

# Étude et Gestion des Sols

Numéro spécial  
« La biodiversité des sols, un bien commun  
au service de tous »



## ÉTUDE ET GESTION DES SOLS

Étude et Gestion des Sols (E.G.S.) publie des articles en français. Sa vocation première est d'être un lieu d'échange et de transfert en ce qui concerne la science du sol appliquée. Les articles sont soumis à une procédure de relecture critique par des pairs. E.G.S. publie des résultats originaux, des synthèses et des revues bibliographiques, ainsi que des notes techniques et historiques. E.G.S. publie également des numéros ou des dossiers thématiques. E.G.S. peut aussi publier des articles brefs d'opinion scientifique, contribuant à l'avancée des réflexions sur notre champ d'étude et de recherche.

Depuis le 1<sup>er</sup> janvier 2013, "Étude et Gestion des Sol" a cessé de paraître sous sa forme traditionnelle sur papier.

Cette revue est désormais publiée sous forme électronique (fichiers.pdf) avec accès et téléchargement libres et gratuits.

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

Les illustrations sont en couleurs ou en noir et blanc.

Certains numéros spéciaux peuvent faire l'objet d'un tirage papier exceptionnel lorsqu'ils bénéficient d'une aide financière pour le faire.

### AFES

INRAE - Site d'Orléans

2163, avenue de la Pomme de Pin, CS 40001, Ardon

F-45075 Orléans Cedex 02, France

[www.afes.fr](http://www.afes.fr)

### DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

Jacques Thomas

### RÉDACTEUR EN CHEF

Dominique Arrouays

### RÉDACTEURS EN CHEF ADJOINTS

Denis Baize, Anne Richer-de-Forges

### SECRÉTAIRES DE RÉDACTION

Florence Héliès, Jean-Pierre Rossignol

### COMITÉ ÉDITORIAL

D.	Angers	Sainte Foy	Canada
M.	Bardy	Paris	France
E.	Blanchart	Montpellier	France
W.	Blum	Vienne	Autriche
L.	Bock	Gembloux	Belgique
A.	Bruand	Orléans	France
T.	Chevallier	Montpellier	France
C.	Cheverry	Rennes	France
J.L.	Chotte	Montpellier	France
G.	Colinet	Gembloux	Belgique
S.	Cornu	Aix-en-Provence	France
I.	Cousin	Orléans	France
E.	Dambrine	Chambéry	France
S.	Deckers	Leuven	Belgique
A.	Delaunois	Albi	France
B.	Delvaux	Louvain-la-Neuve	Belgique
P.	Faivre	Chambéry	France
C.	Feller	Montpellier	France
N.	Filippi	Ispra	Italie
E.	Frossard	Zurich	Suisse
J.C.	Germon	Dijon	France
M.C.	Girard	Paris	France
J.M.	Gobat	Neuchâtel	Suisse
A.	Halitim	Batna	Algérie
B.	Jabiol	Nancy	France
J.L.	Julien	Laon	France
C.	Keller	Aix-en-Provence	France
P.	Lagacherie	Montpellier	France
B.	Laroche	Orléans	France
J.P.	Legros	Montpellier	France
B.	Lemercier	Rennes	France
F.	Macias Vasquez	St-Jacques de C.	Espagne
C.	Mathieu	Paris	France
J.	Meersmans	Cranfield	Royaume Uni
J.P.	Montoroi	Bondy	France
R.	Moreau	Montpellier	France
J.L.	Morel	Nancy	France
J.	Moulin	Châteauroux	France
R.	Mrabet	Rabat	Maroc
V.	Parnaudeau	Rennes	France
N.	Pousse	Nancy	France
S.	Recous	Laon	France
G.	Richard	Orléans	France
N.	Saby	Orléans	France
D.	Schwartz	Univ. Strasbourg	France
T.	Sterckeman	Nancy	France
E.	van Ranst	Gand	Belgique
F.	van Oort	Versailles	France
C.	Walter	Rennes	France

# Sommaire

## La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous

Blanchart E., Cortet J., Gers C. (2023). Éditorial, numéro spécial "La biodiversité des sols". La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 30.	Pages 75-81
Ponge J.-F. (2022). Évolution de l'acquisition des connaissances en écologie et biodiversité des sols : de l'espèce à la fonction. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 93-98
Capowiez Y., Decaëns T., Hedde M., Marsden C., Jouquet P., Marchan D. F., Nahmani J., Pelosi C., Bottinelli N. (2022). Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? Une vision historique et critique. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 51-58
Palka L., Bittner L., Lara E., Adl S. (2022). Les protistes dans les sols. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 145-151
Pelosi C., Capowiez Y. (2022). Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 59-67
Le Bayon R.C., Campiche S., Gerber V., Fietier A., Scherrer L., Turberg P. (2022). Outils d'évaluation de la diversité et de l'activité des vers de terre : de la science participative à la recherche fondamentale. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 99-116
El jaouhari M., Damour G., Mauriol C., Coulis M. (2022). Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 77-91
Austruy A., Gers C., Bur T., Probst A. (2022). Diversité des communautés de microarthropodes dans des sols agricoles (Sud-Ouest de la France) : influence des facteurs environnementaux et bioaccumulation de métaux traces. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 309-327
Villeneuve C., Chauvin C., Puissant J., Henaux M., Trap J. (2022). Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les connaissances scientifiques sur les nématodes. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 199-210
Vincent Q., Mangin N., Rigolot R., Blanchart A. (2022). Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune - <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 275-294
Christel A., Maron P.-A., L. Ranjard L. (2022). Méta-analyse sur l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 117-144
Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Maron P.-A. (2022). Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 239-274
Valery A. et Pansu M. (2022). Dynamique des matières organiques des sols, modèles proposés et relations modèles-organismes. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 169-184
Erktan A., Coq S., Blanchart E., Chevallier T., Trap J., Bernard L., Nahmani J., Hartmann C., Hedde M., Ganault P., Barot S., Cortet J. (2022). Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 153-167
Barbier M., Jeanjean J., Labadie-Lafforgue E., Loechleiter A., Plumet L., Schatt F., Abdelli Z., Alary S., Benzouaoui H., Casi D., Cornélie S., Monie-Ibanes M., Pierre M., Pirou L., Reggiardo B., Surage I., Teyssier C., Carré-Mlouka A. (2022). Apprentissage par la recherche à l'Université de Montpellier : Étude de la biodiversité microbienne du sol de la réserve naturelle du Lunaret. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 185-197
Clause J., Leblanc D., Deguines N. (2022). La biodiversité du sol au cœur d'un projet pédagogique sur le campus de l'Université de Poitiers, France : entre formation, gestion et conservation. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 223-238
Lavelle P. (2022). Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols. <i>Étude et Gestion des Sols</i> . Vol. 29.	Pages 211-221



# La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous

E. Blanchart<sup>(1)</sup>, J. Cortet<sup>(2)</sup> et C. Gers<sup>(3\*)</sup>

- 1) Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Montpellier, France
- 2) CEFE UMR 5175, Univ Paul-Valéry Montpellier 3, Univ Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France
- 3) Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, Université de Toulouse, CNRS, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

\* Auteurs correspondants : eric.blanchart@ird.fr - jerome.cortet@univ-montp3.fr - charles.gers.albert@gmail.com  
Contribution égale des 3 auteurs à la publication

## INTRODUCTION

En décembre 2020, la Journée Mondiale des Sols (JMS) a été célébrée en France sur le thème de la **biodiversité des sols**. Organisée par l'AFES (Association Française pour l'Étude du Sol) et en partenariat avec la Région PACA, le Département des Bouches-du-Rhône et la Ville de Marseille, l'Office Français de la Biodiversité (OFB), le Ministère de l'Agriculture et l'Agence de la Transition Ecologique (ADEME), elle a permis de mettre en lumière cette biodiversité cachée et pourtant essentielle au maintien de fonctions et services les plus fondamentaux ; ceci a pu se faire à travers différents webinaires portant sur les sols forestiers, urbains et agricoles, insistant sur la nécessité du transfert de connaissances (<https://www.afes.fr/actions/journee-mondiale-des-sols/journee-mondiale-des-sols-2020/>).

L'occasion était trop belle de poursuivre cette JMS à travers un numéro spécial de la revue Etude et Gestion des Sols (EGS), consacré à la biodiversité des sols. Les recherches et actions sur le sujet sont en effet nombreuses et variées, en lien avec un intérêt citoyen renouvelé, dans un contexte législatif très dynamique, aussi bien au niveau international qu'europpéen et national, et qui se doit de répondre aux pressions exercées par l'Homme, mais aussi s'emparer des nouveaux concepts qui ont émergé ces dernières années en écologie des sols.

Comment citer cet article :

Blanchart E., Cortet J. et Gers C., 2023 -  
*La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous - Étude et Gestion des Sols*,  
30, 75-81

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-30/>

Comment consulter/télécharger

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

## L'INCROYABLE BIODIVERSITÉ DE “L'ÉCOSYSTÈME SOL”

Le concept de biodiversité est largement utilisé, avec souvent une vision large comme celle de la Convention sur la Diversité Biologique des années 1992, article 2, qui la définit ainsi : « *la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que la diversité des écosystèmes* ». Nous définissons ainsi la biodiversité des sols comme la variété de la “vie souterraine” (*Lato sensu*), depuis les gènes et les espèces jusqu'aux communautés qu'ils forment, ainsi qu'à l'ensemble de l'écosystème-sol (comme décrit par Ponge, 2012). Les communautés qu'ils forment, ainsi que les complexes écologiques auxquels ils contribuent et donc auxquels ils appartiennent, sont envisagés à différentes échelles, depuis les micro-habitats du sol jusqu'aux paysages.

Le concept est souvent utilisé dans un sens taxonomique et désigne le nombre d'espèces distinctes, mais il peut être étendu pour englober la diversité génétique, phénotypique (exprimée), fonctionnelle, structurelle ou trophique. De fait, les sols sont l'un des principaux réservoirs mondiaux de biodiversité (Bardgett et van der Putten, 2014 ; Carey, 2016). Presque tous les embranchements du vivant sont représentés dans les sols excepté les Cnidaires, les Éponges et les Échinodermes. Ce réservoir comprend, entre autres, des bactéries et des archées, des champignons, des protistes et bien d'autres eucaryotes, comme les nématodes, les acariens, les mille-pattes, les enchytréides, les tardigrades, les rotifères, les collemboles, les fourmis, les carabes et les vers de terre, etc. (Stork, 2018 ; Coleman et Whittman, 2005). Le sol renferme également de nombreuses espèces de Vertébrés comme les taupes, mulots ou encore les squamates qui y trouvent des habitats propices à leur développement. Si on utilise une approche purement taxonomique, le chiffre de plus de 25 % de la totalité des espèces décrites sur Terre est largement répandu. Mais il ne prend pas en compte les nombreuses espèces qui ont besoin du sol (et souvent de nature spécifique, au sens de sa qualité) pour assurer une partie de leur cycle de vie, de reproduction (stades larvaires de nombreux arthropodes, gîtes de reproduction, terriers, apport de calcaire du sol pour les coquilles d'escargot... Le chiffre (au sens de la diversité spécifique) s'élèverait alors à plus de 40 % (Decaëns *et al.*, 2006 ; Gobat *et al.*, 2003)

Cette extraordinaire diversité d'organismes est grandement liée à la nature du sol. Le sol est un système complexe et hétérogène, comprenant des agrégats organo-minéraux de différentes tailles et des composants organiques, dont l'organisation spatiale crée des habitats pour la biodiversité du sol à plusieurs échelles. La diversité de la composition de l'habitat, avec des pores de différentes tailles remplis d'air et/ou d'eau, permet à un

nombre incroyable de taxons de tailles et d'écologies différentes d'y cohabiter (André *et al.*, 2002). Les communautés du sol sont des systèmes hiérarchiques dans lesquels différents types d'organismes peuplent des volumes (ou des surfaces de volume) de sol très différents. Cela inclut le film d'eau d'un micromètre d'épaisseur autour des particules du sol, qui abrite des organismes aquatiques tels que des bactéries, des protistes, des nématodes et les tardigrades (c'est-à-dire la microfaune), l'espace poreux rempli d'air pour les animaux du sol, d'une largeur comprise entre 100 µm et 2 mm de large (c'est la mésofaune), ou supérieur à 2 mm, qui seront le domaine de la macrofaune. Cette diversité d'habitats génère une diversité d'interactions fonctionnelles, qui, associée à la diversité génétique, très importante, en assure ainsi la continuité temporelle et donc son évolution.

Les organismes du sol participent à des processus (transferts de matière, agrégation...) qui sont à l'origine des principales fonctions des écosystèmes, ce qui fait référence à l'ensemble des processus biologiques naturels réalisés par les organismes du sol en son sein. Les fonctions écologiques remplies par les organismes des sols et leurs interactions sont à la base des services écosystémiques fournis par les sols, qui eux font référence à l'ensemble de processus qui contribuent au bien-être humain, notamment les services de production et de régulation. Ainsi, il est reconnu que les organismes du sol, à travers des interactions complexes, réalisent 4 grandes fonctions écologiques : la décomposition des matières organiques, le recyclage des nutriments, le maintien de la structure des sols et le contrôle des populations biologiques, notamment des bioagresseurs et pathogènes. À travers la réalisation de ces 4 fonctions, les organismes du sol participent grandement à la croissance végétale et donc au service de production, à la résistance des plantes aux maladies, à la résistance du sol à l'érosion, à la régulation des flux hydriques, mais aussi aux flux de gaz à effet de serre et à la séquestration du carbone, à la détoxification de (certains) polluants, etc. (voir numéro spécial EGS sur les services écosystémiques, Eglin *et al.*, 2021).

## LE RENOUVEAU DE L'INTÉRÊT POUR LES SOLS ET LEUR BIODIVERSITÉ

Depuis 2015 et la mise en œuvre de l'année internationale des sols, la FAO entreprend de très nombreuses actions destinées à accroître la sensibilisation auprès de la société civile et des décideurs de l'importance cruciale des sols pour la vie humaine, d'informer les politiques et le public des rôles que jouent les sols dans les grands enjeux actuels : sécurité alimentaire, atténuation et adaptation au changement climatique, fourniture de services écosystémiques essentiels à l'humanité (<https://www.fao.org/soils-2015/about/fr/>).

La FAO, en lien avec le partenariat mondial pour les Sols (GSP), s'investit particulièrement pour une meilleure conservation de

la biodiversité des sols considérée comme essentielle pour la réalisation des fonctions des sols : organisation du congrès mondial sur la biodiversité des sols (Global Symposium on Soil Biodiversity, 2021, Rome), création d'un Réseau mondial sur la biodiversité des sols (Netsob) pour soutenir la mise en œuvre d'un Observatoire mondial sur cette biodiversité (Glosob). Ce réseau mondial entend travailler dans 4 directions pour faciliter les décisions des politiques : (i) orientations pour la mesure, l'évaluation et la surveillance de la biodiversité du sol, (ii) manuel de bonnes pratiques de gestion pour conserver la biodiversité du sol, (iii) méthodologie pour une évaluation économique des services écosystémiques rendus par la biodiversité des sols, (iv) notes de politique sur l'état des connaissances, la protection, la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité des sols aux niveaux national, régional et mondial.

Ces organisations (FAO, GSBI, GSP) ont permis la récente publication de nombreux ouvrages sur la biodiversité du sol (<https://www.fao.org/global-soil-partnership/resources/publications/fr/>).

De son côté, l'Union Européenne (UE) est également très active sur cette thématique, notamment à travers le JRC qui a publié les fameux atlas, européen et mondial, de la biodiversité des sols (avec le concours, pour ce dernier, de l'Initiative mondiale sur la biodiversité des sols (GSBI)). Dans le cadre de sa stratégie sur les sols pour 2030, l'Union Européenne reconnaît que la vie sur Terre dépend de sols sains et a récemment lancé l'établissement de 100 'laboratoires vivants' et 'sites phares' pour mener la transition vers des sols sains, partout en Europe, en 2050. L'UE a également annoncé une nouvelle loi sur la santé des sols d'ici 2023.

Créée en 2011, l'Initiative mondiale sur la biodiversité des sols (GSBI), avec plus de 4000 membres, est également très active pour informer et sensibiliser les différents acteurs. Elle mène des actions 'grand public' et des webinaires, organise des conférences scientifiques (comme la prochaine 'Global Soil Biodiversity Conference' en Irlande en mars 2023) et publie des ouvrages. Elle est également très présente auprès des politiques, par exemple à travers cette lettre envoyée à la Convention sur la Diversité Biologique CDB en novembre 2021 pour mieux protéger, restaurer et promouvoir la biodiversité des sols<sup>1</sup>.

Les initiatives françaises ont également été nombreuses ces dernières années pour mieux connaître, comprendre et interpréter la biodiversité des sols. Les premières impulsions ont souvent été coordonnées par l'ADEME, à travers de nombreux programmes et actions de recherche. Citons par exemple le programme GESSOL ("Fonctions environnementales et GESTion du patrimoine SOL"), qui a financé 46 programmes de recherche sur les sols en 18 ans d'existence, dont de nombreux portaient

sur la biodiversité du sol. On citera également le programme "Bioindicateurs" (Bispo *et al.*, 2009), avec notamment RMQS Biodiv Bretagne, issu du programme RMQS (Réseau de Mesure de la Qualité des Sols) et qui constitue sans doute le premier projet d'échantillonnage systématique de biodiversité des sols dans l'hexagone (Cluzeau *et al.*, 2009). Aujourd'hui, ces activités se poursuivent et s'amplifient, sous d'autres formes et avec l'implication de nouveaux acteurs, comme l'OFB (Office Français de la Biodiversité), qui coordonne par exemple actuellement un projet visant à joindre un volet biodiversité au RMQS, ce qui représenterait un réseau de surveillance de 2240 sites en France, incluant certains territoires ultramarins (Imbert *et al.*, 2021). Certains taxons ont déjà exploité le RMQS, ce qui a permis de produire les premiers atlas de diversité microbienne français (Dequiedt *et al.*, 2020). Au niveau local, de nettes impulsions sont visibles dans nos territoires, comme par exemple le projet Territoire d'Innovation "Alimentation durable 2030", qui propose sur l'agglomération dijonnaise d'évaluer la biodiversité des sols sur plus de 400 sites, et constitue déjà un des plus beaux exemples européens de "laboratoires vivants" sur la biodiversité des sols.

À côté des chercheurs, organismes de recherche et institutions, sont apparus, depuis quelques années, des projets incluant plus spécifiquement les citoyens, à travers les sciences participatives d'une part, et les approches dites "sensibles" d'autre part, bien qu'elles ne soient pas forcément exclusives l'une de l'autre. Ainsi, plusieurs observatoires participatifs sur la biodiversité ont vu le jour en France. On pourra citer l'OPVT (Observatoire Participatif des Vers de Terre, [https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT\\_accueil.php](https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT_accueil.php)) qui, depuis plus de 10 ans, à travers plusieurs propositions de protocoles (moutarde, test bêche, tri manuel), permet aux citoyens, et plus particulièrement aux agriculteurs, d'échantillonner et identifier les vers de terre sur leurs parcelles, en liaison avec des scientifiques spécialistes du domaine. De même, l'initiative Jardibiodiv (<https://ephytia.inra.fr/fr/P/165/jardibiodiv>; Auclerc *et al.*, 2019), qui concerne la macrofaune du sol et vise plutôt un public urbain. Ou plus récemment le projet QUBS ([www.qubs.fr](http://www.qubs.fr)), qui permet aux participants d'identifier la biodiversité du sol à partir de photographies et d'outils d'identification en ligne. Une liste plus exhaustive de ce genre d'initiatives participatives est disponible en ligne sur le site de l'AFES (<https://www.afes.fr/actions/recherches-participatives/porteurs-de-projets-recherche-participative/>). Ces observatoires participatifs permettent de remplir deux objectifs essentiels aujourd'hui concernant la biodiversité des sols : (i) combler le déficit de connaissances du grand public, et (ii) acquérir des données en plus grand nombre, permettant ainsi de constituer des bases de données conséquentes sur de larges zones de territoires souvent inexplorées jusqu'ici. Ces initiatives obligent à repenser les méthodologies jusqu'alors utilisées par les spécialistes, par exemple en modifiant ou adaptant les protocoles existants, ou même à réfléchir à des méthodes innovantes pour capter l'information, par exemple par la prise d'images. Il est clair que,

1 [https://static1.squarespace.com/static/5b9033f1f8370a3700df6f4b/t/61a51ba0cb3aea5591bad0cb/1638210465305/Letterhead-v9-FINAL\\_updated+11\\_28\\_2021+%281%29.pdf](https://static1.squarespace.com/static/5b9033f1f8370a3700df6f4b/t/61a51ba0cb3aea5591bad0cb/1638210465305/Letterhead-v9-FINAL_updated+11_28_2021+%281%29.pdf)

dans ce contexte, les méthodes de reconnaissance automatique à partir d'images, largement développées pour d'autres taxons et systèmes écologiques (Inat, Plantnet...), sont amenées à se développer dans les prochaines années. Elles obligent également à repenser la question de la qualité de la donnée acquise, puisque le risque d'erreur est augmenté, mais qu'il est compensé par la quantité de données collectées. Elles interrogent aussi sur la propriété des données et les questions d'éthique autour de l'acquisition et de la diffusion des données, engageant ainsi la responsabilité des chercheurs à ce sujet. Par exemple, dans ces démarches participatives, la question de la létalité des animaux récoltés devient un sujet parfois central.

Les approches sensibles permettent également une approche différente de la biodiversité des sols. Elles amènent souvent à la découverte de groupes méconnus. Par exemple, l'ouvrage de Cortet et Lebeaux (2015) permet, à travers la photographie, de faire découvrir le groupe des Collemboles à des publics jusqu'ici totalement ignorants de leur existence. D'autres arts picturaux, comme la bande dessinée (Richer-de-Forges *et al.*, 2009) ou l'exposition sol-fiction (<http://www.projetcoal.org/coal/2016/04/03/le-lab-sols-au-domaine-de-chamarande/>) favorisent la découverte de ce sujet par un large public.

## UNE ACTIVITÉ DE RECHERCHE FOISSONNANTE, À L'IMAGE DE CE NUMÉRO SPÉCIAL D'EGS

Les recherches concernant la biodiversité des sols restent très actives en France. De nombreux laboratoires métropolitains et ultramarins contribuent à l'amélioration de la connaissance de ces organismes, de leur taxonomie, de leurs interactions entre eux ou avec le milieu abiotique, de leurs rôles vis-à-vis des grandes fonctions écologiques des sols et des services écosystémiques, des actions à entreprendre pour préserver, voire accroître, cette biodiversité dans les sols.

Ce présent numéro spécial de la revue EGS (Étude et Gestion des Sols), consacré à la Biodiversité des Sols, rassemble 16 articles montrant à la fois la diversité des questions scientifiques et des approches, mais aussi la nécessité de mieux connaître cette biodiversité pour intensifier les fonctions essentielles qu'elle remplit pour le bien de l'humanité.

De nombreux taxons d'organismes des sols, pourtant déjà relativement bien connus, continuent d'être étudiés pour améliorer notre connaissance de leurs capacités fonctionnelles. Il en est ainsi pour les **vers de terre** dont les aspects fonctionnels et les classifications écologiques interrogent avec raison les chercheurs (Capowiez *et al.*, 2022). D'autres groupes taxonomiques sont en revanche moins connus et les mises au point réalisées pour ce numéro spécial sont d'une grande importance : citons les synthèses des connaissances sur les **protistes**, organismes eucaryotes unicellulaires très abondants dans les sols et jouant

un rôle sûrement très sous-estimé (Palka *et al.*, 2022), et les **enchytréides**, petits cousins des vers de terre mais 10 fois moins étudiés qu'eux, qui peuvent être de très bons indicateurs de stress chimiques ou d'effet des pratiques agricoles sur le fonctionnement des écosystèmes (Pelosi et Capowiez, 2022). Dans le même ordre d'idée, des laboratoires approfondissent nos connaissances sur les **nématodes**, vers microscopiques, présentant des régimes trophiques très variés, particulièrement abondants dans les sols et perçus comme bénéfiques (les nématodes libres) ou nuisibles (les nématodes phytoparasites) (Villeneuve *et al.*, 2022).

Les **techniques** d'échantillonnage ou d'étude des organismes des sols continuent également leur développement. Certains chercheurs proposent des outils, des techniques ou des approches qui peuvent intéresser aussi bien les approches participatives que les recherches de pointe. C'est le cas de l'article de Le Bayon *et al.* (2022) qui liste et analyse les principales méthodes d'étude des vers de terre (du simple comptage au séquençage d'ADN) et de leurs fonctions (du test bêche à la tomographie à rayons X).

À côté des recherches biologiques ou taxonomiques, les recherches s'orientent principalement dans deux directions : (i) la bioindication de la **qualité des sols** et (ii) l'implication des organismes dans les grandes **fonctions écologiques** des sols (flux de nutriments, décomposition des matières organiques, maintien de la structure du sol, régulation des populations biologiques).

Concernant le premier aspect, ce numéro spécial présente quelques articles qui montrent comment les organismes du sol sont d'excellents indicateurs de la qualité d'un sol. L'étude réalisée en Martinique indique que l'abondance des macro-arthropodes du sol (arthropodes visibles à l'œil nu) est plus élevée en parcelles de bananiers 'raisonnées', qu'en parcelles de bananiers 'conventionnelles'. Ces organismes, surtout les isopodes, sont très sensibles aux pratiques agricoles mises en œuvre dans ces plantations, ils sont plus abondants dans les zones riches en apports organiques que sous sol nu (El Jaouhari *et al.*, 2022). L'étude de Austruy *et al.* (2022) considère la réponse des communautés de micro-arthropodes (collemboles et acariens) à certaines pratiques agricoles et à une contamination métallique. Il est montré que ces organismes sont plus abondants sous prairie que sous culture céréalière et qu'ils peuvent bioaccumuler des métaux traces. Les enchytréides, très sensibles aux contaminants, sont également des organismes utilisés comme modèles biologiques en écotoxicologie (Pelosi et Capowiez, 2022). Les espèces retenues pour ces tests écotoxicologiques sont en effet faciles à élever en laboratoire ; elles peuvent être utilisées pour différents tests : test de survie, test de reproduction, test d'évitement. Comme on l'a vu ci-dessus, la structure des communautés de nématodes apparaît également comme un excellent indicateur de la qualité des sols. Une équipe a développé un outil de simulation de l'effet des pratiques sur les nématodes (Villeneuve

*et al.*, 2022). Cet outil mis en ligne, très convivial, appelé SIPA-NEMA, simule deux risques : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP) ; il est donc particulièrement utile pour les agriculteurs et les aménageurs. Les urbanistes impliqués dans l'aménagement territorial urbain et péri-urbain, et plus spécialement dans l'établissement des trames brunes, pourraient également s'appuyer sur la biodiversité des sols. L'étude de Vincent *et al.* (2022) montre que la composition taxonomique et fonctionnelle de la macrofaune épigée (ensemble des invertébrés du sol visibles à l'œil nu) est un des outils à favoriser dans la création et l'étude de l'efficacité d'une trame brune. Pour cela, de nombreux habitats doivent être considérés pour la création de ces trames brunes car elles renferment une biodiversité variée. En milieu agricole, les organismes du sol sont souvent considérés comme d'excellents indicateurs de la qualité du sol car ils sont très sensibles aux différentes pratiques mises en œuvre. La méta-analyse réalisée par Christel *et al.* (2022) compare l'effet de 3 modes de production alternatifs à l'agriculture dite conventionnelle, sur la qualité biologique des sols : l'agriculture biologique, la biodynamie et l'agriculture de conservation. Cette analyse de la littérature montre que la biodynamie semble le mode de production qui permet la meilleure qualité biologique des sols (caractérisés par de nombreux indicateurs biologiques) devant l'agriculture biologique et l'agriculture de conservation, loin devant l'agriculture 'conventionnelle'.

Concernant les fonctions réalisées par les organismes au sein des sols, ce numéro spécial présente les résultats de différentes études ou synthèses bibliographiques. Deux articles s'intéressent spécialement au rôle des **microorganismes** (bactéries et champignons) dans le devenir de la matière organique (et des nutriments associés) dans les sols.

La synthèse réalisée par Bernard *et al.* (2022) expose un état très complet des connaissances actuelles sur le devenir de cette matière organique sous l'effet d'un processus peu connu, celui du 'priming effect' qui contribue à l'équilibre du carbone du sol. Elle propose également un cadre pour unifier les différents concepts et termes qui ont émergé de la communauté scientifique internationale sur ce sujet. Elle insiste sur l'importance des facteurs abiotiques dans le devenir de cette matière organique et décrit les enzymes et microorganismes impliqués dans les différents mécanismes de ce processus. Enfin, l'effet du changement climatique sur ce processus est discuté et les auteurs proposent des hypothèses quant à l'évolution du carbone des sols selon les projections climatiques. L'article de Valéry et Pansu (2022) évalue les différents modèles de simulation du devenir de la matière organique dans les sols. Il montre que les modèles existants font, en majorité, une référence explicite aux microorganismes malgré le fait qu'ils confrontent peu leurs résultats à des mesures de biomasse microbienne des sols. Il indique également que très peu de modèles considèrent différents groupes fonctionnels microbiens et leurs interactions avec les autres groupes d'orga-

nismes du sol (mésosofaune, macrofaune). Cette importance d'intégrer différents groupes fonctionnels microbiens rejoint les conclusions de l'article de Bernard *et al.* (2022) mais cela reste difficile à mettre en œuvre dans les modèles. L'article de Erktan *et al.* (2022) propose une vision intégrée du fonctionnement du sol, démontrant, à travers une revue de littérature, comment et pourquoi il est nécessaire de prendre en compte les interactions entre la biodiversité et la structure du sol pour comprendre le fonctionnement du sol. Il est important de comprendre à la fois comment la structure physique des sols module l'effet de la biodiversité sur la dynamique des matières organiques, et comment la biodiversité et les interactions trophiques déterminent la structure physique des sols.

Tous ces articles soulignent les progrès scientifiques qui ont été faits et continuent d'être faits concernant la biodiversité des sols. Cette biodiversité des sols est maintenant largement reconnue pour son importance dans les sols, que ce soit en matière de bio-indication et ou de fonctionnement du sol et de conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. De nombreuses études proposent des approches très appliquées à destination du plus grand nombre, que ce soit vers **les agriculteurs, les aménageurs et les politiques**. Il est également intéressant de noter que les **formations académiques** intègrent de plus en plus cette connaissance sur l'écologie des sols. A Montpellier, une étude a été proposée par des enseignants de l'Université à des étudiants de Master pour décrire la biodiversité microbienne dans le sol d'une réserve naturelle (Barbier *et al.*, 2022). Les étudiants ont défini le protocole d'échantillonnage, prélevé les échantillons, analysé les communautés microbiennes par des outils modernes, analysé les résultats et rédigé l'article présenté dans ce numéro spécial. Dans une démarche très similaire, l'Université de Poitiers a également mis en place des mesures de gestion de ses espaces verts dans le but de favoriser la biodiversité du sol (Clause *et al.*, 2022). Ces mesures sont évaluées par des étudiants de Licence et Master qui réalisent, chaque année, des inventaires de macrofaune du sol. Ces projets pédagogiques autour de la biodiversité du sol sont tout à fait intéressants car ils sensibiliseront les étudiants et futurs aménageurs à cette thématique importante.

Ce numéro spécial ne serait pas complet sans un excellent hors-d'œuvre et un succulent dessert pour encadrer les savoureux plats de résistance. C'est pourquoi nous avons invité deux éminents chercheurs à proposer une réflexion sur cette science de l'écologie du sol et sur la biodiversité des sols. En introduction, un article de Jean-François Ponge (2022) présentera l'évolution des connaissances acquises sur la biodiversité des sols depuis les travaux précurseurs de Charles Darwin et Louis Pasteur à la fin du 19<sup>e</sup> siècle et montrera que le sol est une des frontières avancées de la science. En conclusion, sera présentée une réflexion de Patrick Lavelle (2022) sur sept questions d'importance restant à résoudre pour mieux comprendre le fonctionnement du sol et mettre en œuvre les modes de gestion

durables du sol de demain. Ces sept questions concernent des processus encore mal définis, de l'environnement microbien à celui des ingénieurs de l'écosystème, et au paysage agricole. Elles visent notamment à être plus pédagogiques et efficaces dans le conseil et la mise en pratique de modes de gestion des sols différents.

## CHANGER LA DONNE SUR LA BIODIVERSITÉ DES SOLS : UNE URGENTE NÉCESSITÉ

Agriculture intensive, ultra-mécanisée et/ou utilisant les pesticides comme solution facile, urbanisation galopante et non maîtrisée, pollutions métallique et plastique, gestion forestière inappropriée, introduction d'espèces envahissantes, conséquences du changement climatique : les atteintes à la biodiversité des sols sont nombreuses, et nous les connaissons. Nous les avons décrites et documentées dans les milliers de publications aujourd'hui disponibles en ligne sur nos moteurs de recherche.

Pourtant, le droit français et international semble encore totalement inadapté pour protéger cette biodiversité. Alors que de nouvelles espèces endémiques sont encore décrites aujourd'hui en France (par exemple des vers de terre sur l'île de Porquerolles, Marchán *et al.*, 2020), quel statut faut-il donner aux organismes du sol ? Quel niveau de protection devons-nous accorder à cette biodiversité ? Dans quel cadre ? Doit-on privilégier la protection des taxons ou des fonctions ? Si nous privilégions les fonctions et non les taxons, cela signifie-t-il que le patrimoine génétique d'un ver de terre ou d'un collembole a moins de valeur que celui d'un ours brun ? Si nous privilégions les taxons, pourrions-nous préserver le bon fonctionnement des sols, garant d'une bonne qualité des sols et dépendant des interactions entre de nombreux taxons ? Quels critères pour définir la qualité des sols ? Plutôt que de qualité des sols, doit-on privilégier le concept de santé des sols ?

Ces préoccupations rejoignent bien entendu les questionnements plus généraux sur la protection des sols. ZAN (Zéro Artificialisation Nette), séquence ERC (Éviter, Réduire, Compenser), ces notions s'imposent peu à peu et semblent constituer *a priori* des cadres juridiques contraignants, qui devraient aboutir à une meilleure protection des sols, mais qui reste au final très marginale quand on examine les documents d'urbanisme, avec souvent une absence totale de considération pour la biodiversité des sols. Cette protection passera sans doute par une mise en cohérence des différents droits français qui touchent au sol sans jamais l'aborder dans sa globalité. Chaque code a sa propre finalité, mais jamais le sol n'apparaît comme milieu détaché de l'intérêt humain ; bon nombre de ses fonctionnalités particulières sont ignorées. Celui du droit civil, c'est le droit de propriété ; celui du droit de la santé, c'est la qualité des eaux ; pour le code rural,

c'est l'assurance de la production agricole pour tout bailleur ; pour le code de l'urbanisme, c'est la capacité à la résistance des infrastructures ; dans le code de l'environnement, le sol n'est pas considéré comme un milieu, et depuis la loi climat il n'apparaît que comme réceptacle de pollution (plastique, métaux lourds, molécules de la chimie de synthèse...).

Les questions sont complexes et nécessitent de fait une transversalité des approches et une intersectorialité des enjeux. Des groupes comme le RNEST (Réseau National d'Expertise Scientifique et Technique sur les sols, <https://rnest.fr/>) sont constitués et peuvent aider à construire des solutions et accompagner le législateur. Mais il est maintenant plus qu'urgent d'agir. Nous entendons dans les réunions auxquelles nous assistons et parfois participons, que les planètes sont enfin alignées sur la question des sols, que l'Union Européenne serait prête à légiférer pour donner aux sols et à leur biodiversité le statut global de protection nécessaire à sa préservation, que la Directive Sol renaitrait de ses cendres. Alors laissons-nous espérer, mais restons vigilants et mobilisés. Gardons toujours en tête que la biodiversité des sols, quels que soient les services qu'elle nous procure, comme toute forme de vie sur Terre, mérite respect et attention.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions ici tous les auteures et auteurs qui ont permis l'élaboration de ce numéro spécial sur la biodiversité des sols en y soumettant leurs travaux et leurs réflexions sur cette vie si particulière. Nous remercions également les nombreux relectrices et relecteurs qui ont accepté de contribuer à améliorer ces manuscrits par leurs remarques et leurs commentaires toujours très constructifs. Nous remercions également les structures qui ont soutenu, techniquement et financièrement, l'organisation de la Journée Mondiale des Sols 2020 en Région Sud sur le thème « Biodiversité des sols : un enjeu pour les territoires » à l'origine de ce numéro spécial : l'ADEME, l'OFB, la Région Sud, le Département des Bouches-du-Rhône, la ville de Marseille, la Société du Canal de Provence et le Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation.

## BIBLIOGRAPHIE

- André H.M., Ducarme X., Lebrun P. (2002). Soil biodiversity: Myth, reality or conning? *Oikos*. Vol 96, pp. 3-24. Doi 10.1034/j.1600-0706.2002.11216.x
- Auclerc A., Blanchart A., Vincent Q. (2019). Jardibiodiv, un outil de sciences participatives sur la biodiversité des sols urbains. *Etude et Gestion des Sols*. Vol 26, pp. 195-209.
- Austruy A., Gers C., Bur T., Probst A. (2022). Diversité des communautés de microarthropodes dans des sols agricoles (Sud-Ouest de la France) : influence des facteurs environnementaux et bioaccumulation de métaux traces. *Etude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 309-326.
- Barbier M., Jeanjean J., Labadie-Lafforgue E., Loechleiter A., Plumet L., Schatt F., Abdelli Z., Alary S., Benzouaoui H., Casi D., Cornélie S., Monie-Ibanes M., Pierre M., Pirou L., Reggiardo B., Surage I., Teyssier C., Carré-Mlouka

- A. (2022). Apprentissage par la recherche à l'Université de Montpellier : Étude de la biodiversité microbienne du sol de la réserve naturelle du Lunaret. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 185-197.
- Bardgett R.D., van der Putten W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*; 515(7528): 505-11. doi: 10.1038/nature13855.
- Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Maron P.-A. (2022). Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 239-274.
- Bispo A., Grand C., Galsomies L. (2009). Le programme ADEME 'Bioindicateurs de qualité des sols' : Vers le développement et la validation d'indicateurs biologiques pour la protection des sols. *Étude et Gestion des Sols*. Vol.16 (3), pp. 145-158.
- Capowiez Y., Decaëns T., Hedde M., Marsden C., Jouquet P., Marchan D.F., Nahmani J., Pelosi C., Bottinelli N. (2022). Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? Une vision historique et critique. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 51-58.
- Carey J. (2016). Crucial role of belowground biodiversity. *PNAS* Vol 113 (28), pp. 7682-7685. <https://doi.org/10.1073/pnas.160923811>
- Clause J., Leblanc D., Deguines N. (2022). La biodiversité du sol au cœur d'un projet pédagogique sur le campus de l'Université de Poitiers, France : entre formation, gestion et conservation. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 223-238.
- Cluzeau D., Pères G., Guernion M., Chaussod R., Cortet J., Fargette M., Martin-Laurent F., Mateille T., Pernin C., Ponge J.-F., Ruiz-Camacho N., Villenave C., Rougé L., Mercier V., Bellido A., Cannavacciuolo M., Piron D., Arrouays D., Boulonne L., Jolivet C., Lavelle P., Velasquez E., Plantard O., Walter C., Foucaud-Lemercier B., Tico S., Giteau J.-L., Bispo A. (2009). Intégration de la biodiversité des sols dans les réseaux de surveillance de la qualité des sols : exemple du programme pilote à l'échelle régionale, le RMQS BioDiv. *Étude et Gestion des Sols*. Vol 16, pp. 187-201.
- Coleman D.C., Whitman W.B. (2005). Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*. Vol 49, pp. 479-497.
- Cortet J., Lebeaux P. (2015). Planète collemboles : la vie secrète des sols. Bio-Topo éditions, Mèze, France, 252 p., ISBN 978-2-36662-161-7.
- Christel A., Maron P.-A., Ranjard L. (2022). Méta-analyse sur l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 117-144.
- Decaëns T., Jimenez J.J., Gioia C., Measey J., Lavelle P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*. Vol 42 (suppl. 1), pp. S23-S38.
- 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. *Étude et Gestion des Sols*. Vol 27, pp. 51-72.
- Eglin T., Cousin I., Walter C. (2021). Contribution aux réflexions sur les concepts de fonctions des sols et de services écosystémiques, et leur évaluation. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 28, p. 143-146.
- El jaouhari M., Damour G., Mauriol C., Coulis M. (2022). Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 77-91.
- Erktan A., Coq S., Blanchart E., Chevallier T., Trap J., Bernard L., Nahmani J., Hartmann C., Hedde M., Ganault P., Barot S., Cortet J. (2022). Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 153-167.
- Gobat J.-M., Aragno M., Matthey W. (2003). Le Sol vivant. Bases de pédologie, biologie des sols. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne Coll. Gérer l'environnement n° 14, 569 p. 2ème édition.
- Imbert C., Santorufo L., Ortega C., Jolivet C., Bougon N., Cheviron N., Cluzeau D., Cortet J., Lévêque A., Mougin C., Murat C., Pères G., Pottier J., Ranjard L., Villenave C., Bispo A. (2021). Le RMQS comme support de suivi de la biodiversité des sols : les programmes passés, présents et futurs. *Étude et Gestion des Sols*. Vol 28, pp. 193-206.
- Lavelle P. (2022). Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 211-221.
- Le Bayon R.C., Campiche S., Gerber V., Fietier A., Scherrer L., Turberg P. (2022). Outils d'évaluation de la diversité et de l'activité des vers de terre : de la science participative à la recherche fondamentale. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 99-116.
- Marchán D.F., Decaëns T., Díaz Cosín D.J., Hedde M., Lapied E., Domínguez J. (2020). French Mediterranean islands as a refuge of relic earthworm species: *Cataladrilus porquerollensis* sp. nov and *Scherotheca portocrosana* sp nov. (Crassiclitellata, Lumbricidae). *European Journal of Taxonomy*. Vol 701, pp. 1-22.
- Palka L., Bittner L., Lara E., Adl S. (2022). Les protistes dans les sols. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 145-151.
- Pelosi C., Capowiez Y. (2022). Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 59-67.
- Ponge J.-F. (2012). Le sol est-il un écosystème ? hal-00746119.
- 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*. Vol. 29, pp. 93-98.
- Richer-de-Forges A., Verheijen F., Arrouays D., Blanchart E., Bernoux M. (2009). Soil in comic strips and cartoons. In "Soil and Culture", Ed. Landa and C. Feller (eds), Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 439-452.
- Stork N.E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*. Vol 63. Pages 31-45.
- Valéry A. et Pansu M. (2022). Dynamique des matières organiques des sols, modèles proposés et relations modèles-organismes. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 169-184.
- Villenave C., Chauvin C., Puissant J., Henaux M., Trap J. (2022). Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les connaissances scientifiques sur les nématodes. *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 199-210.
- Vincent Q., Mangin N., Rigolot R., Blanchart A. (2022). Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune - *Étude et Gestion des Sols*. Vol. 29, pp. 275-294.



# 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 (Lavorel *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 Cosín 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., Santorufo 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.

Article d'opinion scientifique

# Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ?

## Une vision historique et critique

Y. Capowiez<sup>(1\*)</sup>, T. Decaëns<sup>(2)</sup>, M. Hedde<sup>(3)</sup>, C. Marsden<sup>(4)</sup>, P. Jouquet<sup>(5)</sup>, D. F. Marchan<sup>(2, 6)</sup>, J. Nahmani<sup>(7)</sup>, C. Pelosi<sup>(1)</sup> et N. Bottinelli<sup>(5)</sup>

1) INRAE, UMR EMMAH, Site Agroparc, 84914 Avignon cedex 09, France

2) CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

3) INRAE, UMR Eco&Sols, 34000 Montpellier France

4) Montpellier SupAgro, UMR Eco&Sols, 34000 Montpellier France

5) IRD, UMR IESS, 93143 Bondy, France

6) Université de Vigo, Grp Ecoloxia Anim GEA, Vigo, Espagne

7) CNRS, CEFE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5

\* Auteur correspondant : yvan.capowiez@inrae.fr

### RÉSUMÉ

Les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché sur les vers de terre français entre 1971 et 1977 ont eu un succès mondial et sont maintenant utilisées par tous les auteurs de tous les continents. Cependant, deux glissements de sens et d'usage peuvent être décelés dans la littérature scientifique. Le premier est que la plupart des auteurs ont oublié que selon Marcel Bouché, les catégories anécique, épigée et endogée ne sont que 3 pôles entre lesquels toutes les autres espèces se projettent, raison pour laquelle il utilisait des catégories intermédiaires (épi-endogée, épi-anécique, endo-anécique et intermédiaire). On est donc passé d'une vision continue à une vision discrète, ce qui pose des problèmes pour assigner certaines espèces de vers de terre. Le second glissement est que les catégories ont de plus en plus souvent été utilisées en synonymie de groupe fonctionnel. Ce glissement est problématique car les catégories définies par Marcel Bouché n'ont jamais eu pour but de décrire les effets des vers de terre sur leur écosystème. Les implications de ces glissements sont discutées. Par ailleurs, nous recommandons (i) de revenir aux textes originels, (ii) d'utiliser les catégories intermédiaires (ou des pourcentages d'appartenance aux 3 classes principales) pour mieux décrire les caractéristiques des espèces de vers et (iii) de ne pas utiliser le terme « groupe fonctionnel » pour parler des catégories écologiques de vers.

### Mots-clés

Groupe fonctionnel, anécique, épigé, endogé, lombric, faune du sol

Comment citer cet article :

Capowiez Y., Decaëns T., Hedde M., Marsden C., Jouquet P., Marchan D. F., Nahmani J., Pelosi C. et Bottinelli N., 2022 - Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? Une vision historique et critique *Étude et Gestion des Sols*, 29, 51-58

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****SHOULD WE STILL USE THE EARTHWORM ECOLOGICAL CATEGORIES DEFINED 50 YEARS AGO BY MARCEL BOUCHÉ?****A critical and historical review**

The earthworm ecological categories defined by Marcel Bouché between 1971 and 1977 were successful and universally adopted. However, two silent shifts can be detected about their use. The first shift is that most of the authors forgot that the three main categories (anecic, endogeic and epigeic) were indeed the three poles of a ternary plot between which all the existing species should be placed. This is the reason why, intermediate categories were used by Marcel Bouché (epi-anecic, endo-anecic and endo-epigeic and intermediate, i.e. in the centre of the ternary plot). This first shift made a categorical representation out of a continuous world and this led to difficulties in assigning accurately some earthworm species. The second shift is the use of ecological categories as functional groups, something Marcel Bouché never did since he never intended to describe the effects of earthworms on their environment. The consequences of these shifts are discussed. In conclusion, we recommend to (i) read the seminal papers (however written in French), (ii) use the intermediate ecological categories in order to better describe the characteristics (and their variability) of earthworm species and (iii) not use the term « functional group » for ecological categories.

**Key-words**

Functional group, anecic, epigeic, endogeic

**RESUMEN****¿ES NECESARIO SEGUIR UTILIZANDO LAS CATEGORÍAS ECOLÓGICAS DE LOMBRICES DEFINIDAS POR MARCEL BOUCHÉ HACE 50 AÑOS?****Una visión histórica y crítica**

Las categorías ecológicas de lombrices definidas por Marcel Bouché para las lombrices francesas entre 1971 y 1977 tuvieron un suceso mundial y están ahora utilizadas por todos los autores de todos los continentes. Sin embargo, en la literatura científica pueden detectarse dos cambios de sentido y de uso. El primero es que la mayoría de los autores olvidaron que según Marcel Bouché, las categorías anécicas, epigeas y endogeas no son 3 polos entre los cuales todas las demás especies se proyectan, razón por la que utilizaba categorías intermedias (epi-endogea, epi-anécica, endo-anécica e intermedia). Así pasamos de una visión continua a una visión discreta, lo que plantea problemas para asignar ciertas especies de lombriz. El segundo cambio es que se utilizaron las categorías cada vez más como sinónimo de grupo funcional. Este cambio es problemático porque las categorías definidas por Marcel Bouché nunca tuvieron por objeto describir los efectos de las lombrices sobre su ecosistema. Se discuten las implicaciones de estos cambios. Por otra parte, recomendamos (i) volver a los textos originales, (ii) utilizar las categorías intermedias (o porcentajes de pertenencia a las 3 clases principales) para describir mejor las características de las especies de lombrices y (iii) no utilizar el término «grupo funcional» para hablar de las categorías ecológicas de lombrices.

**Palabras clave**

Grupo funcional, anécico, epigeo, endogeo

## ASPECTS HISTORIQUES

Les vers de terre sont les organismes du sol les mieux connus par le grand public et parmi la faune des sols, ce sont les organismes les plus étudiés par les scientifiques. Marcel Bouché a grandement contribué à ces recherches. Il a notamment publié en 1972 l'ouvrage de référence « Lombriciens de France : écologie et systématique », dans lequel il décrit les nombreuses espèces et communautés de vers de terre qu'il a observées sur plus de 1 000 localités couvrant toute la France métropolitaine. Il y définit également ce qu'il a nommé des « catégories écologiques » qui connaîtront un succès mondial. La réponse à la question posée dans le titre est donc bien sûr oui. Toutefois, au-delà de l'aspect provocateur de ce titre, nous voulons attirer l'attention de la communauté scientifique sur les usages (et mésusages) actuels de ces catégories écologiques et sur les limites de leur application. Pour ce faire, il est crucial de comprendre la genèse de cette classification et les raisons de son succès mondial. Il est aussi utile de se rappeler que ce travail a été publié presque uniquement en français ce qui a pu être la cause d'une transmission imparfaite des idées.

La définition des catégories écologiques a d'abord été proposée par Marcel Bouché dans deux publications (Bouché, 1971; Bouché, 1972) puis affinée ensuite dans un article plus tardif (Bouché, 1977). L'article de 1971 présente les 3 catégories écologiques principales (vers anéciques, endogés et épigés) sans offrir de définition formelle et décrit également des « cas particuliers » (comme par exemple les vers géants méditerranéens). Dès cette première publication, Marcel Bouché dit explicitement que la plupart des espèces occupent des positions intermédiaires entre les 3 pôles définis notamment à cause des variations horizontales des caractéristiques des sols qui sont plus continues qu'abruptes. Mais c'est véritablement dans son livre de 1972 que Marcel Bouché a défini et généralisé les catégories écologiques. À propos de ce livre, dont le contenu n'est accessible qu'aux chercheurs francophones, il est important de faire d'emblée plusieurs remarques importantes :

- (i) la définition des catégories écologiques de vers est placée, comme le démontre l'index à la fin de l'ouvrage, dans le septième chapitre du livre intitulé « Chorologie ». Ce chapitre vise à décrire et expliquer la répartition spatiale des espèces dans le but de « (comprendre) le passé phylogénétique et paléographique des taxons considérés », tâche d'autant plus importante en « absence de fossiles » pour ces organismes ;
- (ii) dans ce septième chapitre, Marcel Bouché définit les 3 catégories principales (anécique, épigé et endogé) en se basant sur une dizaine de paramètres, que l'on nommerait traits selon la sémantique actuelle. Ces traits se réfèrent à des attributs morphologiques (coloration de l'épiderme, caractéristiques de la queue et taille de l'organisme), anatomiques (types de musculature, type de néphridiopores), physiologiques (intensité respiratoire, pouvoir de régénération), comportementaux (mobilité) et à un trait d'histoire de vie (forme

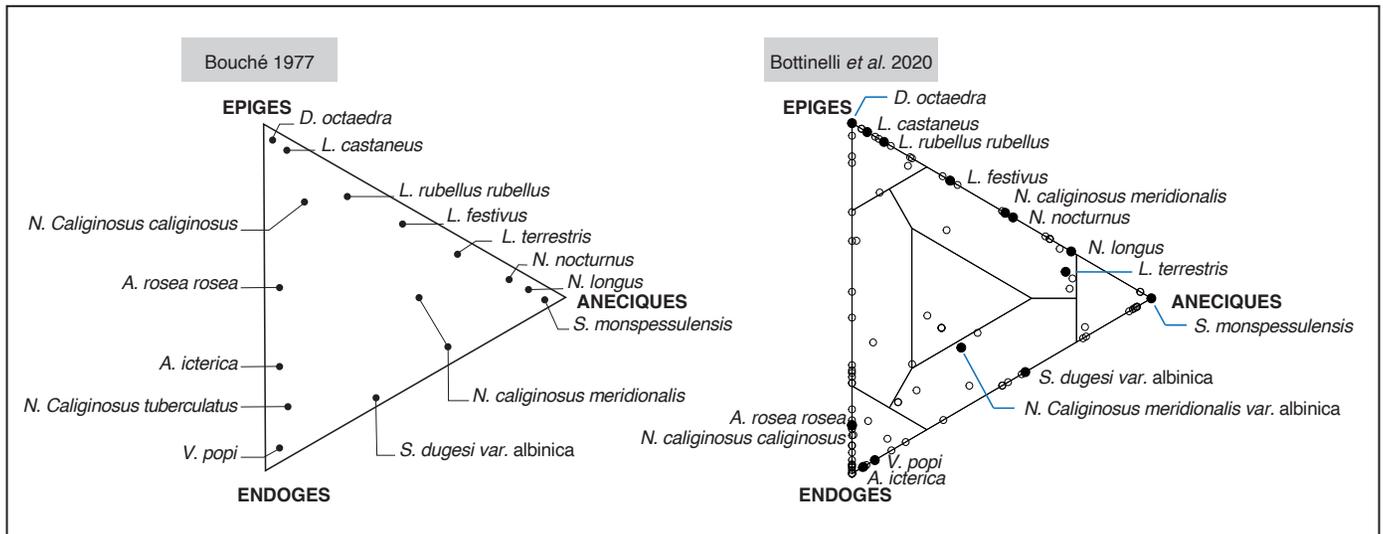
de vie ralentie). Même si Marcel Bouché parle un peu plus tôt dans l'ouvrage de la distribution verticale des vers comme un critère potentiellement distinctif, celle-ci est la conséquence des adaptations des vers et surtout elle a le défaut, selon Marcel Bouché, d'être variable en fonction du climat et des actions humaines comme le labour. Il est important de noter que cette définition des catégories principales et la liste des traits utilisés ne permettent pas au lecteur de classer les vers existants puisqu'aucune méthodologie de calcul n'est proposée. Que fait-on quand un ver a cinq caractéristiques des vers anéciques, trois des vers endogés et deux des vers épigés ? Si le lecteur ne peut classer les vers lui-même, Marcel Bouché a pris soin dans le chapitre 6 ("Taxologie") de son livre de 1972 de décrire chacune des espèces présentes en France et de lui attribuer, dans la plupart des cas, une catégorie écologique (principale ou intermédiaire). Néanmoins et sans qu'il soit possible d'en comprendre la raison, un certain nombre d'espèces (39) n'ont pas été attribuées à une catégorie écologique. C'est par exemple souvent le cas des vers de la famille des Hormogasteridae pour laquelle parmi les 6 espèces décrites par Bouché, seulement trois sont assignées à une catégorie. Il y a là probablement des efforts à faire car dans la littérature les membres de cette famille sont décrits comme des vers endogés (Novo *et al.*, 2012) alors qu'ils sont parfois très pigmentés et de grande taille (mais Bouché (1972) en décrit certains comme des anéciques imparfaits) ;

- (iii) En toute cohérence par rapport à ses propos liminaires de 1971, Marcel Bouché n'utilise pas les 3 catégories écologiques comme des catégories exclusives mais plutôt comme les 3 pôles d'un triangle et assigne à certaines espèces des catégories « intermédiaires » (les vers épi-anéciques, les vers épi-endogés, les vers endo-anéciques et les vers intermédiaires). Notons qu'aucune définition formelle n'est proposée dans le livre (l'index du livre ne répertorie que le mot « épi-endogé » et renvoie à une page où ce mot est utilisé sans définition). Marcel Bouché se borne à rappeler que « certaines espèces peuvent avoir pris une position écologique effectivement transitoire, d'autres occupent successivement deux fonctions dans le temps ».

En 1977, Marcel Bouché publie dans les actes d'un colloque francophone une synthèse de ses réflexions sur le sujet. Cet article est le plus cité car des versions traduites en anglais sont disponibles. Cette troisième publication reprend les principes précédents en redécrivant les 3 catégories écologiques archétypales et en présentant une espèce type pour chaque catégorie : *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826) pour les épigés, *Aporrectodea longa* (Ude, 1885) pour les anéciques et *A. ictérica* (Savigny, 1826) pour les endogés. Le lecteur avisé notera que les 11 critères utilisés précédemment sont devenus 15, que certains critères ont disparu (la forme des pores de

**Figure 1** : Diagramme situant approximativement quelques espèces communes dans le système tripôle des catégories écologiques : il n'y a pas de coupures tranchées mais un moyen de classement relatif (à gauche, la version originale de Bouché (1977), à droite celle revue par Bottinelli et al. (2020)).

**Figure 1** : Figure showing the location of some species in the ternary plot of the main ecological categories (left: the original version of Bouché (1977) ; right: the new version of Bottinelli et al. (2020)).



néphridies, la forme de la queue et l'épaisseur des téguments) et que de nouveaux sont apparus (liés à la reproduction, la maturation, la résistance aux irritants, la diète, la réaction à un stimulus lumineux, la vitesse du transit intestinal et les types de soies). Ces différences ne sont pas commentées dans l'article en question. Cette publication insiste aussi, figure à l'appui, sur un aspect décrit depuis 1971 : ces 3 catégories représentent 3 pôles, et donc un triangle, entre lesquels les espèces se répartissent. La figure en question a eu un beau succès d'estime et est souvent reproduite telle quelle alors même que sa légende est des plus succinctes, ne citant pas la méthode utilisée pour créer le triangle en question (Figure 1).

L'article ne donne pas non plus d'indication sur comment le triangle et la projection des espèces ont été réalisés. Quand, après de vaines recherches, nous avons posé la question directement à Marcel Bouché, il a avoué qu'il ne savait plus comment cette figure avait été obtenue et il a précisé qu'en fait, c'était un chercheur anglais (J.E. Satchell) qui l'aurait réalisée ! Pour la petite histoire, précisons aussi qu'il y a sur cette figure célèbre une chose étrange avec une flèche précisant la position d'une espèce (*A. caliginosa meridionalis*) qui mène à 2 endroits du triangle ! Il est néanmoins possible que cela fasse référence aux 2 formes possibles de cette espèce (une brune et une albinique, pour cette dernière Marcel Bouché précise dans son livre qu'elle est plus endogée).

## LES CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES DE MARCEL BOUCHÉ REPOSITIONNÉES DANS LES COURANTS DE LA RECHERCHE ACTUELLE

Les traits utilisés pour créer la classification peuvent être mis en lien avec un large spectre de contraintes environnementales. La coloration de l'épiderme peut être vue comme un trait d'anti-prédation (camouflage par homochromie avec la litière végétale) et de résistance aux rayons UV. L'existence d'une forme de vie ralentie peut être reliée à des contraintes climatiques et la taille de l'organisme à la profondeur de sol ; et ainsi de suite pour les autres traits. Il semble que la logique qui préside à ces choix était de capter la réponse des vers de terre aux variations de l'environnement, au travers de traits qui seraient dits, aujourd'hui, de réponse (Pey et al., 2014). Il apparaît que les catégories écologiques des vers de terre, telles que définies par Marcel Bouché, regroupent des espèces qui se chevauchent de manière significative dans leurs manières d'exploiter leur habitat : il s'agit alors de « guildes » (Grinnell, 1917).

## UN SUCCÈS MONDIAL QUI CACHE MAL QUELQUES ZONES D'OMBRE ET CERTAINS MÉSUSAGES

La définition des catégories écologiques a eu un succès incroyable et évident. Bottinelli *et al.* (2020) ont montré que depuis les années 70, plus de 10 % des articles de recherche ayant « earthworm » comme mot-clé citent au moins un des 3 publications princeps de Marcel Bouché. Il faut néanmoins noter plusieurs dérives ou oublis à propos du travail pionnier de Marcel Bouché :

- (i) Dans la très grande majorité des cas, seules les 3 catégories principales de ver sont utilisées. Cela peut se comprendre puisque la communauté scientifique ne dispose pas de définition précise des 4 autres catégories. Ces pôles sont devenus peu ou prou des catégories fixes et exclusives alors même que Marcel Bouché insistait, dès 1971, sur le caractère continu de son classement. Cet usage restreint à 3 catégories exclusives plaqué sur un continuum entraîne inévitablement des problèmes et peut, par exemple, expliquer certains échecs de généralisation. Ainsi, van Groenigen *et al.* (2019) ont dans une méta-analyse récente étudié la fertilité chimique des turricules de vers de terre (teneurs totales et disponibles en N et P). Leur conclusion est sans appel : il n'y a pas, à leur grande surprise, de relation claire entre ces paramètres et les catégories écologiques de vers. De la même manière, plusieurs auteurs (Bastardie *et al.*, 2005 ; Felten et Emmerling, 2009) ont voulu étudier les caractéristiques des galeries produites par les vers de terre et ont été étonnés de la très grande variabilité qui existe entre vers de terre au sein d'une même catégorie écologique.
- (ii) L'usage majoritaire et exclusif des 3 catégories principales fait aussi que les 4 autres catégories ne sont presque jamais utilisées. De fait, si on se focalise sur les espèces les plus fréquentes et décrites par Bouché comme appartenant à une catégorie intermédiaire, on trouve *L. terrestris* (nommé *L. herculeus* dans Bouché (1971)) comme épi-anécique, *Octolasion cyaneum* comme épi-endogé et *Allolobophora chlorotica* qui est épi-endogé pour la forme « verte » et intermédiaire pour la forme leucotypique. Or, dans une étude bibliographique récente, Bottinelli *et al.* (2020) ont montré que *A. chlorotica* est toujours donné comme un ver endogé (sauf dans 1 publication), *O. cyaneum* également alors que *L. terrestris* est décrite comme un ver anécique ou un ver épigé dans 92 et 8 % des cas respectivement. Donc soit les auteurs ne se réfèrent pas à l'ouvrage de Marcel Bouché (1972) et utilisent des définitions ad-hoc (voir le point (iv)), soit les catégories intermédiaires sont vues comme une hiérarchie emboîtée avec des vers épi-anéciques qui constitueraient par exemple une sous-catégorie des vers anéciques. Dans tous les cas, cela pose problème par l'absence de référentiel clair et précis.

(iii) C'est cette absence de référentiel et de règles précises d'assignation qui rend malaisé l'usage de ces catégories dans d'autres situations ou continents où les vers Lumbricidae, très majoritaires en France, sont plus rares ou absents. Cela aboutit à un flou qui peut rendre difficile la stabilisation des connaissances : ainsi dans la même étude bibliographique (Bottinelli *et al.*, 2020), le ver asiatique *Metaphire guillelmi* est décrit soit comme anécique (dans 80 % des cas), soit comme endogé (dans 20 % des cas) mais le cas extrême est un autre ver asiatique *Amyntas gracilis* qui est considéré par les auteurs comme anécique dans 14 % des cas, endogé dans 14 % des cas, épigé dans 43 % des cas et épi-endogé dans 29 % des cas. Il est alors véritablement difficile de comprendre comment les catégories écologiques ont été attribuées par les auteurs et cela peut avoir des répercussions négatives pour les futures études bibliographiques et notamment pour les méta-analyses.

(iv) On peut comprendre le flou qui règne dans les assignations d'espèces non-européennes que Marcel Bouché n'a jamais étudiées ni rencontrées. Mais, il est quand même intéressant de comprendre comment les auteurs justifient la catégorie écologique des vers utilisés dans leurs expériences ou observations. Notons tout d'abord que des justifications ne sont données que dans 10 % des cas (Bottinelli *et al.*, 2020). Quand il y a des justifications, dans 24 % des cas, une simple citation d'un des articles de Bouché est faite. Si on se penche sur les autres cas (soit 190 publications), on constate alors que dans 28 % des cas, il est fait mention de la diète (ce que mangent les vers), dans 19 % de la distribution verticale et donc de la position dans le sol, dans 22 % du type de galeries réalisées (verticales ou non), dans 5 % de la taille des organismes et dans 2 % de la pigmentation des vers. Au final, on perçoit que des définitions personnelles et pratiques ont émergé, pas toujours en accord avec les principes énoncés par Marcel Bouché. Ainsi, en caricaturant, les anéciques sont de gros vers pigmentés faisant des galeries verticales et profondes et consommant de la litière en surface ; les endogés, de taille moyenne et au tégument non pigmenté, font des galeries « horizontales » et consomment uniquement du sol ; les épigés mangent de la litière et ne creusent pratiquement pas. Nous pensons que ces définitions « maison » ne sont pas toujours en parfaite cohérence avec les propos de Marcel Bouché (par exemple, Marcel Bouché ne parle pas de la forme ou de la profondeur des galeries, sauf à propos des vers anéciques) et ont fini par constituer un écran de fumée derrière lequel tout le monde se cache. Cela pose question car ces définitions n'ont jamais été formellement testées.

(v) Dans le même ordre d'idée, au fil du temps, une dérive est perceptible dans l'usage qui est fait de ces catégories écologiques et on note que, de plus en plus souvent, ces catégories sont utilisées en synonymie de groupe fonctionnel

(Bottinelli et Capowiez, 2021), terme qui n'a pourtant jamais été utilisé par Marcel Bouché. Il est évident que cette dérive est également alimentée par l'usage des définitions « maison » concernant les 3 principales catégories puisque ces dernières mobilisent des caractéristiques de galeries, de diète et de position dans le profil de sol. Cette dérive n'est cependant pas neutre et alimente tout un pan de la recherche actuelle qui veut faire un lien entre vers de terre et fonctionnement du sol, jusqu'aux services écosystémiques. Mais quel crédit apporter à de telles études si, *in fine*, les définitions ont été modifiées par des usages successifs ? D'un point de vue historique, il est probable que des mélanges aient été réalisés entre les définitions des catégories écologiques de Marcel Bouché et celles définies par Lee (1959) à propos des vers Megascolecoida de Nouvelle-Zélande (les vers de litière, les vers du sous-sol et les vers du sol superficiel). Les 2 classifications étant à 3 catégories et se recoupant globalement, on peut penser qu'une fusion a pu s'opérer (voir Lee (1985) pour une discussion sur les ressemblances et les différences entre ces 2 classifications). Or parmi les critères utilisés par Lee (1985), on trouve la présence et le type de galeries créées par les vers. Ce flou sur les critères utilisés/utilisables et sur le fait que ces catégories puissent être fonctionnelles va connaître son point d'orgue dans une revue de Lee et Foster (1991) qui affirme (sans citer de référence) la concordance entre type de galeries et vers anéciques ou endogés (les vers épigés sont vite écartés : « epigeic earthworms do not make burrows ») avec des galeries nombreuses, ramifiées, non ouvertes à la surface et labiles pour les endogés et de véritables terriers, durables et ouverts à la surface (il n'est pas fait référence à la verticalité) pour les anéciques. On voit donc ici à l'œuvre un mélange entre classifications et, par rebond, une adéquation entre catégories écologiques et organisation du réseau de galeries, prémisses indispensables à l'utilisation des catégories comme des groupes fonctionnels, i.e. nous renseignant sur les effets que les vers ont sur leur environnement. Avec le peu de moyens existant à l'époque pour étudier le comportement excavateur des vers, cet amalgame a pu perdurer. Ce n'est que dans les années 2000 que des observations non conformes à ces prédictions se sont accumulées (Bastardie *et al.*, 2005 ; Felten et Emmerling, 2009).

Toutes ces remarques pourraient apparaître comme des batailles un peu vaines entre experts. Néanmoins, nous pensons que c'est bien plus que cela. Tout d'abord, d'un point de vue épistémologique, il est regrettable que des catégories écologiques qui n'ont jamais été créées pour décrire les effets des vers sur leur milieu soient utilisées, par dérives successives, comme de possibles groupes fonctionnels alors que la pertinence de cet usage n'a jamais été testée ni démontrée. D'un point de vue plus général, nous pensons qu'il est également dommageable que, partis dans les années

70 de définitions précises (même si des règles d'assignation manquaient) et de la description d'un continuum entre catégories, on soit passé à une vision appauvrie n'utilisant que les 3 archétypes pour décrire la grande variabilité de vers existant. Il est même devenu difficile pour un jeune chercheur de revenir en arrière tant l'utilisation des 3 archétypes est devenue massive, omniprésente et presque incontournable. Nous en voulons pour preuve, le fait que dans tous les livres généraux relatifs à la faune du sol (Lee, 1985 ; Edwards et Bohlen, 1996 ; Lavelle et Spain, 2001), seules les 3 catégories principales sont décrites. Notons toutefois que dans ce dernier ouvrage, les vers endogés sont néanmoins subdivisés en 3 catégories (més-, poly- et oligohumiques). Cependant, de manière concrète, cette vision restreinte pose problème et il n'est pas surprenant de voir depuis quelques années des articles distinguant, au sein des vers anéciques, des vers dits « anéciques stricts » et vers « épi-anéciques » (Hoeffner *et al.*, 2018). Mais, si les auteurs citent Bouché (1972, 1977) pour se justifier et basent leur définition sur des différences en matière d'intensité de creusement de galeries et de taux d'enfouissement de litière, jamais Marcel Bouché n'a distingué ces catégories en fonction de l'intensité de creusement, s'étant juste borné à rappeler que toutes les positions intermédiaires sont possibles, ce qui peut impacter leur diète. Même à ce propos, Marcel Bouché explique que anéciques et épigés consomment tous deux de la litière mais que ce qui les différencie c'est la taille des éléments consommés et le fait que les anéciques mélangent cette litière avec de la terre minérale, pas l'intensité de l'enfouissement. L'usage du distinguo entre anéciques stricts et épi-anéciques ressemble donc plus à une astuce face à un problème rencontré (la grande disparité des comportements au sein des « anéciques » quand on ne considère que 3 catégories) qu'à une réelle réévaluation des catégories et de leurs possibles (més)-usages. Nous comprenons parfaitement ce qui peut amener des auteurs à faire ce distinguo utile que Marcel Bouché faisait lui-même (sans contester, il classe la plupart des *Lumbricus* de grande taille comme des épi-anéciques dans son livre de 1972) mais, encore une fois, les bases scientifiques sont très friables (utilisation de l'intensité de creusement ou d'enfouissement) et montrent que chacun adopte des définitions « maison » pour s'accommoder des difficultés rencontrées. Nous pensons qu'au contraire qu'une remise à plat s'impose.

Au-delà du microcosme français, les dérives observées nous semblent également hasardeuses dans un contexte actuel où les forts besoins soit en matière de généralisation spatiale soit d'indicateurs de services poussent certains auteurs non spécialistes de la faune du sol à simplement utiliser les 3 catégories archétypales comme des proxy fiables à la fois de la réponse des vers à des variations de leur milieu (sous l'influence de pratiques agricoles ou de contaminations) mais également de leur influence sur les fonctions du sol. Ainsi, Orgiazzi et Panagos (2018), dans un article conceptuel, proposent d'intégrer

un effet vers de terre dans les modèles d'érosion classiques. En absence de données plus précises, ils utilisent l'abondance totale et la richesse spécifique mais précisent bien qu'à terme, un usage des groupes fonctionnels (sic) de vers de terre, à savoir les vers épigés, endogés et anéciques, serait utile. Nous pensons que pour étudier plus finement les interactions entre vers et érosion, il sera plus intéressant de considérer des catégories écologiques moins grossières et idéalement des groupes véritablement fonctionnels si ceux-ci venaient à être définis, ce que souhaitons ardemment.

De fait, et pour aller plus loin qu'une simple critique d'un mésusage, il convient de remarquer que les études des liens entre les catégories écologiques de vers de terre et les services écosystémiques sont pour l'instant purement qualitatives et donc globalement inopérantes : les auteurs relient par des flèches les 3 catégories archétypales à des fonctions puis des services. Dans le meilleur des cas, l'épaisseur desdites flèches est censée nous renseigner sur l'intensité de la relation. A une exception, tous ces articles ne tiennent compte que des 3 catégories principales de vers et malheureusement pour l'article où ce n'est pas le cas (Rüdiger *et al.*, 2021), les auteurs ont certes utilisé des catégories intermédiaires mais ont réalisé une assignation étonnante des vers aux catégories avec, par exemple, *L. castaneus* (le ver épigé typique selon Bouché (1977)) placé dans la catégorie des endogés (polyhumiques mais peu importe). Bref, on sent bien que pour avancer sereinement dans cette direction, il est indispensable de reposer les bases d'un bon usage des catégories écologiques définies par Marcel Bouché ou alors, si c'est possible, de les revisiter.

## LES SOLUTIONS : MIEUX RELIRE LES AUTEURS ANCIENS ET TESTER DE NOUVELLES CATÉGORIES ?

En réponse aux usages actuels des catégories écologiques qui se sont éloignés des définitions originales, notre premier conseil est de relire les différents écrits de Marcel Bouché, souvent plus modérés et subtils que les citations ultérieures. Cependant, relire les écrits de Bouché est malheureusement impossible ou très difficile pour les chercheurs non francophones et c'est donc à notre communauté française qu'il appartient de faire ce travail de relecture (ou de traduction des écrits originaux en anglais) et de rappeler sans cesse que la majorité des espèces occupent des positions intermédiaires entre les 3 pôles, raison pour laquelle des catégories intermédiaires ont été définies mais malheureusement peu utilisées. À l'évidence, l'absence de définition précise a été préjudiciable à leur bon usage.

C'est pour répondre à ces problèmes que Bottinelli *et al.* (2020) ont récemment entrepris d'utiliser une démarche inverse (ou rétro-ingénierie) qui, partant des assignations proposées

dans l'ouvrage *Lombriciens de France* (Bouché, 1972), avait pour but de comprendre la façon dont Marcel Bouché avait procédé. Ils ont montré que 13 critères morpho-anatomiques étaient suffisants, avec un poids particulièrement fort pour les 4 premiers (pigmentation (oui/non), coloration de l'épiderme, longueur et masse des vers). Grâce à cette démarche statistique, ces auteurs ont pu, en outre, réaliser des assignations pour les espèces « orphelines » (i.e. non assignées par Bouché en 1972), et consolider les catégories intermédiaires en comprenant ce qui les sous-tendait (*Figure 1*). Enfin, conformément au principe énoncé par Bouché (1971) et repris par Lee (1985), c'est-à-dire que les 3 catégories principales sont les 3 pôles d'un triangle, ces auteurs ont proposé de définir chaque espèce par 3 pourcentages d'appartenance aux 3 classes majeures, une idée que toute personne habituée aux analyses de sol peut aisément comprendre (cf le triangle de texture). La première solution pour garantir un bon usage de l'héritage de Marcel Bouché est donc d'utiliser les 7 classes ainsi redéfinies (discrétisation) ou les pourcentages par rapport aux 3 pôles (forme continue). Notons que la connaissance des 13 critères peut, en théorie, aboutir à une assignation pour n'importe quelle espèce de ver de n'importe quel continent (sous hypothèse que cette catégorisation fasse sens pour des familles de vers autres que les Lumbricidae européens). Pour la petite histoire, le triangle originel de Bouché (1977) et celui revisité par Bottinelli *et al.* (2020) sont globalement similaires (*Figure 1*) donc quelle que soit la méthode (inconnue) utilisée dans les années 1970 pour faire ce triangle, l'usage de statistiques modernes confirme le résultat. Cependant, les positions de *A. caliginosa meridionalis*, *A. rosea* et *N. caliginosus caliginosus* (appelé *A. caliginosa* dans la littérature actuelle) sont plus proches du pôle endogé que ce qu'avait estimé Marcel Bouché.

Même si cette solution (7 catégories ou usage des pourcentages) va dans le bon sens et répond à une dérive dans l'usage des catégories, il reste le problème relatif à l'utilisation de ces catégories comme des groupes fonctionnels. En effet, dans l'approche de Bottinelli *et al.* (2020), les auteurs ont adopté la démarche de Bouché et se sont placés dans une démarche de « chorologie ». Pour avancer sur la question de la possibilité que les catégories écologiques soient également des groupes fonctionnels, il faudra soit en passer par des méta-analyses (avec les limites de celles-ci; cf van Groenigen *et al.*, 2019) mais là aussi en dépassant le cadre étrié des 3 catégories principales, soit réaliser des études expérimentales qui risquent malheureusement de devoir se passer, au moins en partie, en conditions de laboratoire. Dans tous les cas, ces études visant à analyser les relations entre les traits des vers de terre et les fonctions pourront, elles aussi, bénéficier de l'utilisation des pourcentages d'appartenance aux 3 pôles, rendant possible des études par régression ou corrélation plutôt que des analyses de variance sur variable catégorique.

## CONCLUSIONS

Oui, il faut continuer à utiliser les catégories écologiques de Marcel Bouché mais dans le respect de l'esprit et des écrits de cet auteur :

- Les 3 catégories principales ne sont que les trois pôles d'un triangle dans lequel se projettent toutes les espèces ; il faut donc autant que possible favoriser l'usage des 7 catégories ou celui des pourcentages relatifs aux 3 pôles ; tous les pédologues de la terre sont rompus à cet usage pour analyser les sols, les biologistes du sol peuvent le faire également.
- Les catégories écologiques n'ont pas été conçues pour être des groupes fonctionnels et donc le fait qu'elles puissent être assimilées à des groupes fonctionnels, c'est-à-dire des groupes d'espèces aux effets similaires sur des fonctions du sol, reste à démontrer formellement.

La communauté française de biologie du sol est, qu'elle le veuille ou non, responsable et garante du bon usage des termes définis par Marcel Bouché et de leur bonne compréhension notamment puisqu'il ne s'est pas exprimé, à l'époque, dans l'actuelle langue véhiculaire des sciences.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions chaleureusement les collègues du réseau TEBIS ([www.reseau-tebis.fr](http://www.reseau-tebis.fr)) qui ont participé aux discussions fructueuses ayant abouti à cet article d'opinion.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bastardie F., Capowiez Y., Renault P., Cluzeau D., 2005 - A radio-labelled study of earthworm behaviour in artificial soil cores in term of ecological types. *Biology and Fertility of Soils*, 41, pp. 320–327.
- Bottinelli N., Hedde M., Jouquet P., Capowiez Y., 2020 - An explicit definition of earthworm ecological categories - Marcel Bouché's triangle revisited. *Geoderma*, 372, 114361.
- Bottinelli N., Capowiez Y., 2021 - Earthworm ecological categories are not functional groups. *Biology and Fertility of Soils*, 57, pp. 329-331.
- Bouché M., 1971 - Relation entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrés par le rôle pédobiologique des vers de terre. In: Pesson, P., Ed.) *La vie des sols*. Paris, Gauthier-Villars, pp. 187-209.
- Bouché M., 1972 - Lombriciens de France. *Ecologie et Systématique*. INRA, Paris.
- Bouché M., 1977 - Stratégies lombriciennes. In: Lohm U, Persson T (Eds) *Soil organisms as components of ecosystems*, vol. 25, *Ecology Bulletin*, Stockholm, pp. 122-132.
- Edwards C.A, Bohlen P.J., 1996 - *Biology and ecology of earthworms*. Chapman & Hall, Londres.
- Felten D., Emmerling C., 2009 - Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, 45, pp. 789–797.
- Grinnell J., 1917 - The niche-relationships of the california thrasher. *The Auk*, 34, pp. 427-433.
- Hoeffner K., Monard C., Santonja M., Cluzeau D., 2018 - Feeding behavior of epinecic earthworm species and their impacts on soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, pp. 1-9.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil ecology*. Kluwer Academic Publisher, New-York.
- Lee K.E., 1959 - The earthworm fauna of New-Zeland. *N.Z. Dept. Sci. Industry. Res. Bull.*, 130.
- Lee K.E., 1985 - *Earthworms their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney.
- Lee K.E., Foster R.C., 1991 - Soil fauna and soil structure. *Australian Journal of Soil Research* 29, pp. 745–775.
- Novo M., Almodovar A., Fernandez R., Trigo D., Diaz-Cosin J., Giribet G., 2012 - Appearances can be deceptive: different diversification patterns within a group of Mediterranean earthworms (Oligochaeta, Hormogastridae - *Molecular Ecology*, 21, pp. 3776-3793.
- Orgiazzi A., Panagos P., 2018 - Soil biodiversity and soil erosion: it is time to get married. Adding an earthworm factor to soil erosion modeling. *Glob. Ecol. Biogeog.*, 27, pp. 1155–116.
- Pey B., Laporte M.-A., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., ..., Hedde M., 2014 - A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches. *PLoS ONE* 9(10): e108985.
- Rüdiger J., Tasser E., Peham T., Meyer E., Tappeiner U., 2021 - Hidden engineers and services providers: Earthworms in agricultural land-use types of South Tyrol, Italy. *Sustainability*, 13, 312.
- van Groenigen J.W., van Groenigen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M.J., Lubbers I.M., 2019 - How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma*, 338, pp. 525–535.

# Les protistes dans les sols

L. Palka<sup>(1\*)</sup>, L. Bittner<sup>(2)</sup>, E. Lara<sup>(3)</sup> et S. Adl<sup>(4)</sup>

- 1) Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France
- 2) Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles; Institut Universitaire de France, Paris, France
- 3) Real Jardín Botánico de Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas CSIC, C/Moyano 1, 28014 Madrid, Espagne
- 4) Department of Soil Science, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, S7N 5A8, Canada

\* Auteur correspondant : laurent.palka@mnhn.fr

## RÉSUMÉ

Depuis les années 2010, le séquençage à haut-débit a permis la multiplication des études de diversité génomique environnementale dans des milieux variés, générant des descriptions sans précédent des eucaryotes unicellulaires tels que les protistes. Aujourd'hui, les données étant au fur et à mesure croisées, des séquences génétiques appartenant à des lignées initialement considérées comme spécifiques des milieux lacustres ou marins sont retrouvées de manière récurrente dans les sols du monde entier. En conséquence, une question se pose. Les lignées de protistes des sols sont-elles strictement édaphiques ? Les données de la littérature les plus récentes montrent qu'il existe bien des communautés spécifiques des sols, indépendantes de celles des milieux aquatiques environnants. Cependant, certaines lignées majoritairement aquatiques semblent avoir réussi à coloniser les sols et à rester actives.

## Mots-clés

Sol, protistes, diversité taxonomique, communautés, séquençage à haut-débit

Comment citer cet article :

Palka L., Bittner L., Lara E. et Adl S., 2022 -  
Les protistes dans les sols  
*Étude et Gestion des Sols*, 29, 145-151

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****PROTISTS IN SOILS**

Since the 2010s, high-throughput sequencing has allowed the multiplication of environmental genomic diversity studies in various environments, generating unprecedented descriptions of unicellular eukaryotes such as protists. Today, as the data are progressively cross-referenced, genetic sequences belonging to lineages initially considered specific to lake or marine environments are recurrently found in soils throughout the world. As a result, a question arises. Are the lineages of soil protists strictly edaphic? The most recent data in the literature show that there are indeed communities specific to soils, independent of those in the surrounding aquatic environments. However, some lineages that are mainly aquatic seem to have succeeded in colonizing soils and remaining active.

**Key-words**

Soil, protists, taxonomic diversity, communities, high-throughput sequencing

**RESUMEN****PROTISTAS EN LOS SUELOS**

Desde la década de 2010, la secuenciación de alto rendimiento ha permitido multiplicar los estudios de diversidad genómica ambiental en diversos entornos, generando descripciones sin precedentes de eucariotas unicelulares como los protistas. Hoy en día, a medida que los datos se cruzan progresivamente, las secuencias genéticas pertenecientes a linajes considerados inicialmente como específicos de entornos lacustres o marinos se encuentran de forma recurrente en suelos de todo el mundo. De ahí surge una pregunta. ¿Son los linajes de los protistas del suelo estrictamente edáficos? Los datos más recientes de la bibliografía demuestran que, efectivamente, existen comunidades específicas de los suelos, independientes de las de los medios acuáticos circundantes. Sin embargo, algunos linajes principalmente acuáticos parecen haber logrado colonizar los suelos y permanecer activos.

**Palabras clave**

Suelo, protistas, diversidad taxonómica, comunidades, secuenciación de alto débito

## INTRODUCTION

Sur tous les continents, les eucaryotes unicellulaires ou protistes (Adl *et al.*, 2019) sont reconnus comme des acteurs-clés du fonctionnement des sols, où ils stimulent la décomposition et le recyclage de la matière organique ainsi que la nutrition des plantes au niveau de la rhizosphère (Bonkowski et Clarholm, 2012). Ils occupent également une place cruciale au sein des communautés microbiennes, animales et végétales en tant qu'hétérotrophes, et de manière de plus en plus reconnue comme phototrophes (Rønn *et al.*, 2012; Lara et Adl, 2018). Les protistes hétérotrophes se nourrissent de constituants organiques préexistants, soit par phagotrophie en ingérant des proies (procaryotes, champignons, autres protistes, nématodes), soit par osmotrophie en absorbant des nutriments à travers la membrane cellulaire (Adl, 2003). Les phagotrophes ont un mode de vie libre et les osmotrophes un mode de vie libre ou parasite. Les protistes phototrophes fabriquent leurs constituants organiques grâce à la photosynthèse. Certains ont la capacité de passer d'un métabolisme autotrophe en surface, là où il y a suffisamment de lumière, à hétérotrophe en profondeur où règne l'obscurité (Lara et Adl, 2018). C'est le cas chez les diatomées siliceuses. D'autres microalgues parmi les Stramenopiles ont perdu la phototrophie au cours de l'évolution et se nourrissent aujourd'hui par phagotrophie. Un tableau complet des modes trophiques est présenté dans Adl *et al.* (2019) supplément 2.

Les protistes hétérotrophes représentent la catégorie fonctionnelle la plus commune et diversifiée quels que soient le sol et la zone géographique (Bonkowski *et al.*, 2019). Ils appartiennent en grande partie aux clades des Amoebozoa (amibes nues ou à thèques), des Cercozoa (amibes à thèques, flagellés, amoeboflagellés) et des Ciliophora (ciliés). Les Stramenopiles (flagellés dont certains sont parasites) et les Discoba (amibes, flagellés) complètent cette liste. Les phototrophes sont aussi présents, sous forme de microalgues siliceuses appartenant aux Stramenopiles comme les diatomées et de microalgues vertes se rattachant aux Archaeplastida. La présence de Dinophyceae (dont beaucoup sont mixotrophes c'est-à-dire

à la fois hétérotrophes et phototrophes) et d'Haptophyta a été également signalée (Tableau 1). Alors que les premiers ont bien été observés au microscope, rarement cependant et par des non-spécialistes (Foissner, 1991), les seconds ne l'ont jamais été, à notre connaissance, et encore moins isolés.

Bien que les connaissances sur les protistes des sols constituent un immense corpus, beaucoup d'interrogations subsistent (Geisen *et al.*, 2017). Il en est une qui émerge à mesure que des séquences génétiques de taxons, typiquement recensés par la microscopie dans les milieux d'eau douce et/ou marins, sont signalées dans les sols du monde entier (Tableau 1). Les lignées présentes dans les sols sont-elles strictement édaphiques ? Seule une espèce de Foraminifera caractérisée par un test, non pas calcaire et rigide comme dans le milieu marin, mais membraneux et flexible, a été isolée d'un humus forestier en Australie et décrite morphologiquement par Meisterfeld *et al.* (2001). Des séquences de radiolaires, taxon typiquement marin, ont été mentionnées récemment dans les sols par Singer *et al.* (2021) mais proviennent vraisemblablement de mauvaises annotations dans la base de données de séquences de références sur les protistes PR<sup>2</sup> (Guillou *et al.*, 2013).

La présence de taxons d'eau douce et/ou marins dans les sols rappelle l'hypothèse de Rønn *et al.* (2012) selon laquelle les protistes seraient fondamentalement des « aquatic creatures visiting a terrestrial world », autrement dit des visiteurs de passage. Aussi réductrice soit-elle, cette vision mérite d'être questionnée sachant que : 1) les protistes des sols ne peuvent être actifs qu'en présence d'eau liquide ; 2) les précipitations se placent au premier rang des conditions environnementales qui affectent leur activité, devant la température, le pH et le carbone (Oliverio *et al.*, 2020) ; 3) l'enkystement, qui transforme les formes actives en structures coccoïdes résistantes appelées kystes, est une adaptation aux changements des conditions environnementales (Gutierrez *et al.*, 2001 ; Ekelund *et al.*, 2002). Cette hypothèse doit être également discutée car considérer les protistes des sols comme des « visiteurs » sous-entend que le sol serait pour eux un habitat accidentel. Si cela se confirmait

**Tableau 1** - Principaux protistes typiquement lacustres ou/et marins recensés dans les sols par les techniques de séquençage.

**Table 1** - Main protists typically found in soils by sequencing techniques.

Taxons	Modes de vie, morphotypes	Références
Foraminifera (Rhizaria)	libre, amoeboïde à test et loges, quelques fois sans	2, 5, 8
Centroheliozoa (Haptista)	libre, flagellé - exosquelette à symétrie rayonnante	7, 8
Haptophyta (Haptista)	libre, flagellé - exosquelette	6, 7, 8
Jakobida (Excavata)	libre, flagellé	4, 7
Choanoflagellida (Opisthokonta)	libre, flagellé	2, 3, 6, 7, 8, 9
Dinophyceae (Alveolata)	libre ou parasite, flagellé - exosquelette	1, 2, 6, 7
Perkinsea (Alveolata)	parasite, flagellé - conoïde	6

(1) Bates *et al.* (2013), (2) Geisen *et al.* (2015), (3) Ekelund *et al.* (1997), (4) Lara *et al.* (2006), (5) Lejzerowicz *et al.* (2010), (6) Mahé *et al.* (2017), (7) Sieber *et al.* (2020), (8) Singer *et al.* (2021), (9) Urik *et al.* (2008).

notre compréhension de l'influence et du rôle de ces micro-organismes dans les écosystèmes terrestres pourrait en être modifiée.

L'article présenté ici propose donc de vérifier si les communautés de protistes des sols diffèrent ou non de celles des milieux aquatiques (surtout les lacs). Nous examinons dans la littérature les découvertes taxonomiques les plus récentes issues de la diversité génomique environnementale et du séquençage à haut-débit, tout en montrant les limites ou les biais de cette technique.

## UNE VISION À HAUT-DÉBIT DES COMMUNAUTÉS

L'identification des morphotypes, à l'exception de la plupart des kystes, est réalisable au microscope optique ou électronique et permet de caractériser superficiellement les communautés de protistes. Cependant, l'étude des traits morphologiques peut s'avérer chronophage et la précision taxonomique atteinte reste limitée. Par conséquent, le nombre d'échantillons raisonnablement utilisables est restreint, ce qui rend difficile la réalisation d'études biogéographiques ou écologiques à grande échelle. C'est pourquoi les techniques moléculaires appliquées à l'étude de la diversité environnementale d'eucaryotes (= « métabarcoding ») sont si importantes en protistologie. Cette approche consiste à extraire la totalité de l'ADN présent dans un environnement donné (par exemple un sol) puis à amplifier par PCR un marqueur ou « barcode », situé pour les protistes dans une région hypervariable du gène codant pour la petite sous-unité des ribosomes (ARN 18S). Un tableau complet des amorces et de leurs performances respectives est présenté dans Adl *et al.* (2019) et Vaultot *et al.* (2022). Pour chaque échantillon de sol, des millions de séquences génétiques sont ainsi générées. On parle de lectures ou encore de *reads*. Elles sont ensuite nettoyées, triées et analysées soit telles quelles, soit regroupées en fonction de leur similarité en unités taxonomiques opérationnelles (OTUs). Les séquences obtenues sont alors comparées à des bases de données d'accès public comme PR<sup>2</sup> ou SILVA. Les séquences de référence qui composent ces bases de données proviennent soit de cultures, soit d'individus isolés qui ont été identifiés au préalable à partir de leur phénotype. Ainsi, les communautés peuvent être caractérisées dans un laps de temps relativement court, à partir d'un grand nombre d'échantillons et pour différents écosystèmes.

Cette technique comporte cependant des limites ou des biais dont il faut avoir conscience pour interpréter correctement les résultats. Lorsqu'un barcode est appliqué sur l'ADN, rien ne dit si les protistes correspondants sont actifs, enkystés ou même

s'ils sont viables<sup>1</sup>. Par ailleurs, l'ensemble des barcodes utilisés ne permet pas d'identifier la plupart des protistes au niveau de l'espèce, car le gène qui code pour l'ARN 18S n'est pas suffisamment variable (Geisen *et al.*, 2019; Lara *et al.*, 2020). Certaines lignées restent difficilement amplifiables et ce, quels que soient les milieux (Egge *et al.*, 2013; Bittner *et al.*, 2013). Enfin, la plupart des estimations de diversité pourraient être largement sous-estimées chez les Amoebozoa, en raison de longues séquences d'ARN 18S. À l'inverse, elles pourraient être surestimées chez les ciliés du fait d'un nombre extrêmement élevé de copies du gène d'ARN 18S (Geisen *et al.*, 2019). Malgré tout, rechercher la diversité moléculaire donne une image beaucoup plus précise des communautés que les études morphologiques et permet de suivre les éventuels transferts entre les différents écosystèmes, notamment entre les milieux aquatiques et les sols.

## DES LIGNÉES SPÉCIFIQUES DES SOLS

Sieber *et al.* (2020) ont recherché s'il existait des transferts de taxons entre les milieux aquatiques et terrestres, mis à part les zones naturellement inondables. Ils ont comparé les OTUs issus de 30 lacs répartis à travers toute l'Allemagne, avec ceux des sols situés à 50 mètres de chaque lac. Les prélèvements ont été effectués jusqu'à un mètre de profondeur dans les lacs, et dans les cinq premiers centimètres des sols. Sur un total de 33745 OTUs, 55,5 % ont été trouvés exclusivement dans les sols et seulement 2 % étaient communs aux deux milieux. Ces auteurs ont donc montré que les transferts de taxons entre les lacs et les sols étaient très limités et que la composition des communautés était en grande partie distincte. Cette conclusion va dans le sens de González-Miguéns *et al.* (2021) qui ont mis en évidence des lignées d'amibes à thèque de la famille des Arcellidae (Amoebozoa) vivant exclusivement dans les sols et d'autres strictement aquatiques. Enfin, pour Singer *et al.* (2021), si un recouvrement entre les communautés de protistes des sols et des lacs existe, celui-ci reste faible, et quasiment inexistant entre les sols et les milieux marins. Que se passe-t-il en zone inondable ? Graupner *et al.* (2017) ont abordé la question en mésocosme où ils ont simulé les effets d'une inondation de courte durée avec de l'eau de rivière sur du sol de prairie. Cette simulation a affecté avant tout les communautés aquatiques et très peu celles du sol; dans cette expérience, environ 50 taxa furent transférés du sol vers l'eau de rivière.

Il n'est pas surprenant que les sols comportent des communautés en grande partie distinctes de celles des eaux douces ou marines, notamment du fait du gradient de salinité (Adl, 2003; Jamy *et al.*, 2021). En effet, la salinité naturelle

<sup>1</sup> Dans une expérience consistant à colorer à l'éosine des kystes d'une culture de *Colpoda ecaudata*, une espèce de ciliés *Colpodea* très commune dans les sols, près de 15 % n'étaient pas colorés et donc non viables (non publié).

des sols se place entre celle des eaux douces et marines et les protistes sont capables d'ajuster l'osmolarité de leur cytoplasme aux conditions ambiantes mais jusqu'à un certain point. La granulométrie et la structure des sols doivent avoir aussi un impact. En effet, les communautés édaphiques sont dominées par des protistes capables de se nourrir entre les agrégats grâce à leurs pseudopodes comme les Amoebozoa et certains Cercozoa (Oliverio *et al.*, 2020 ; Singer *et al.*, 2021). Les protistes amoeboïdes ont donc un avantage sélectif. Les Ciliophora opportunistes de la classe des Colpodea ainsi que les Spirotrichea possèdent aussi des caractéristiques avantageuses dans les sols. Par exemple chez les Colpodea, le genre *Colpoda* se divise en donnant au minimum quatre cellules-filles. La croissance des populations suit donc une courbe exponentielle dès que les conditions favorables se présentent. Cette stratégie est favorable dans les sols où l'eau est disponible seulement sporadiquement, et où les ressources doivent être exploitées rapidement. Chez les Spirotrichea, les cils groupés en paquets sur la face ventrale, appelés cirres, permettent aux ciliés de se mouvoir et se nourrir à la surface des agrégats.

## LES LIGNÉES PRÉSENTES VERSUS LES LIGNÉES ACTIVES

Dans les sols, les lignées phagotrophes constituent en général les trois quarts des communautés. Cependant, les parasites comme les Apicomplexa peuvent être aussi très abondants en forêts tropicales (Mahé *et al.*, 2017) et dans une moindre mesure, dans les sols des Alpes (Singer *et al.*, 2020). La présence des Apicomplexa, et en particulier des grégarines, serait liée à celle de leurs hôtes (arthropodes et annélides). Les lignées mixotrophes ou phototrophes sont les moins représentées, mais leur importance en tant que « capteurs » de carbone atmosphérique est de plus en plus reconnue (Seppey *et al.*, 2017 ; Hamard *et al.*, 2021 ; Jassep *et al.*, 2022).

Si les protistes phagotrophes dominent les communautés édaphiques, sont-ils pour autant sous forme active ? La question se pose car d'après les études morphologiques, la majeure partie serait enkystée (Ekelund *et al.*, 2002). Ce phénomène avait d'ailleurs amené Wilhelm Foissner à proposer dès 1987 le terme « ciliatostase » pour traduire la prédominance des kystes chez les ciliés des sols (Petz et Foissner, 1988). Même si tous les kystes ne sont sans doute pas viables, la majeure partie permet à la population d'être résiliente lorsque se produit un événement défavorable comme le dessèchement, le manque de nourriture, un changement de température, l'apparition de molécules toxiques, voire une irradiation (Saito *et al.*, 2020). Ainsi, des organismes ayant des optima écologiques divergents peuvent cohabiter en dormance, chacun s'activant quand les conditions deviennent favorables (Velasco-González *et al.*, 2020). Dans les sols, s'enkyster est donc clairement un avantage. Cependant,

l'enkystement n'est pas caractéristique du sol : d'une part, parce qu'il est fréquent aussi chez les protistes aquatiques (Lundholm *et al.*, 2011) ; d'autre part, beaucoup de ciliés édaphiques en forêts tropicales humides ont perdu cette capacité (Foissner, 1997).

Quelles sont les lignées actives dans les sols ? Cette question est primordiale pour comprendre le fonctionnement des communautés. Elle l'est également pour savoir si les taxons caractéristiques des milieux aquatiques signalés dans les sols (Tableau 1) jouent un rôle. Il est possible d'y répondre en ciblant non plus l'ADN mais l'ARN messager (Urlich *et al.*, 2008). En effet, l'ARNm est issu de la transcription et reflète par conséquent une activité métabolique. C'est par cette technique que Geisen *et al.* (2015) ont identifié les communautés actives d'un sol de prairie en Angleterre, d'une forêt de hêtres en Autriche, et de deux tourbières de l'Arctique. Les OTUs correspondant à l'ARNm étaient dominées dans la prairie et la hêtraie par : 1) les Rhizaria (entre 40 et 50 %) dont les Cercozoa, 2) les Amoebozoa (entre 20 et 30 %) ; et 3) les Stramenopiles (entre 4 et 10 %). Par contre, dans les tourbières, les OTUs étaient plutôt représentées par : 1) les Alveolata c'est-à-dire les Ciliophora, Dinophyceae et Apicomplexa (entre 40 et 60 %) ; 2) les Rhizaria (entre 11 et 17 %) ; et 3) les Amoebozoa (8 et 11 %). Geisen *et al.* (2015) ont montré très peu d'OTUs de Foraminifera : au maximum 4 % dans une des deux tourbières, 2 % dans le sol de prairie et 1 % dans le sol forestier. Idem pour les Choanoflagellida qui composaient moins de 1 % des communautés quel que soit le sol. Ainsi, même s'ils sont peu représentés, certains protistes typiquement aquatiques semblent être actifs, ce qui va dans le sens de Ekelund et Patterson (1997) qui avaient observé des choanoflagellés animés dans un sol de jardin. En revanche, pour ce qui concerne les Dinophyceae, les OTUs proviendraient plutôt de l'ADN de kystes d'origine aquatique, si l'on se réfère à Gottschling *et al.* (2020).

## CONCLUSION

La littérature la plus récente montre que la plupart des protistes présents dans les sols sont typiquement édaphiques et ne sont pas des « visiteurs ». La composition des communautés est indépendante des milieux aquatiques environnants, même en cas d'inondation. Enfin, il est acquis que certaines lignées d'origine aquatique ont réussi à coloniser les sols et s'y adapter. Il reste à les isoler, les cultiver et les observer en microscopie pour révéler leurs phénotypes. Sur le plan moléculaire, l'intérêt de cibler l'ARNm n'est plus à démontrer mais les données s'y rapportant ne sont pas encore suffisantes. De plus, la technique implique des analyses lourdes, coûteuses et le nombre de séquences d'eucaryotes dans les bases de données de référence est très limité. C'est pourquoi le metabarcoding basé sur l'ADN apparaît comme la seule technique disponible

actuellement pour étudier la macro-écologie des protistes des sols. Comme le disent Adl *et al.* (2019), les sols nous réservent encore bien des surprises.

## REMERCIEMENTS

Les auteur(e)s remercient les deux relecteurs pour leurs remarques constructives qui ont amélioré le manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adl M.S., 2003 - The ecology of soil decomposition, CAB International, UK, pp. 335.
- Adl M.S., Bass D., Lane C.E., Luke J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., Cardenas P., Cepicka I., Chistyakova L., Campo J.D., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampf V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.J., Karnkowska A., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W., Torruella G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q., 2019 - Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 66, pp. 4-119.
- Bates S.T., Clemente J.C., Flores G.E., Walters W.A., Parfrey L.W., Knight R., Fierer N., 2013 - Global biogeography of highly diverse protistan communities in soil. *ISME J.*, 7, pp. 652-659.
- Bittner L., Gobet A., Audic S., Romac S., Egge E., Santini S., Ogata H., Probert I., Edvardsen B., de Vargas C., 2013 - Diversity Patterns of Uncultured Haptophytes Unravelling by Pyrosequencing in Naples Bay. *Mol. Ecol.* 22 (1), pp. 87101. <https://doi.org/10.1111/mec.12108>.
- Bonkowski M., Clarholm M., 2012 - Stimulation of Plant Growth through Interactions of Bacteria and Protozoa: Testing the Auxiliary Microbial Loop Hypothesis. *Acta Protozool.*, 51, pp. 237-247.
- Bonkowski M., Dumack K., Fiore-Donno A.M., 2019 - The protists in soil – a token of untold eukaryotic diversity, in *Modern Soil Microbiology*, eds J.D. van Elsas, J.T. Trevors, A. Soares Rosado, and P. Nannipieri (Boca Raton, FL: CRC Press), pp. 125-140.
- Egge E., Bittner L., Andersen T., Audic S., de Vargas C., Edvardsen B., 2013 - 454 Pyrosequencing to Describe Microbial Eukaryotic Community Composition, Diversity and Relative Abundance: A test for Marine Haptophytes. *PLoS ONE*, 8 (9), e74371.
- Ekelund F., Patterson D.J., 1997 - Some Heterotrophic Flagellates from a Cultivated Garden Soil in Australia. *Archiv für Protistenkunde*, 148, pp. 461-478.
- Ekelund F., Frederiksen H.B., Rønn R., 2002 - Population Dynamics of Active and Total Ciliate Populations in Arable Soil Amended with Wheat. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68 (3), pp. 1096-1101.
- Foissner W., 1991 - Diversity and Ecology of Soil Flagellates, in: Patterson, D.J., Larsen, J. (Ed.), *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Clarendon Press, Oxford, pp. 93-112.
- Foissner W., 1997 - Soil ciliates (Protozoa: Ciliophora) from evergreen rain forests of Australia, South America and Costa Rica: diversity and description of new species. *Biol. Fertil. Soils*, 25, pp. 317-339.
- Geisen S., Tveit A.T., Clark I.M., Richter A., Svenning M.M., Bonkowski M., Ulrich T., 2015 - Metatranscriptomic census of active protists in soils. *ISME J.*, 9, pp. 2178-2190.
- Geisen S., Mitchell E.A.D., Wilkinson D.M., Adl S., Bonkowski M., Brown M.W., Fiore-Donno A.M., Heger T.J., Jassey V.E.J., Krashevska V., Lahr D.J.G., Marcisz K., Mulot M., Payne R., Singer D., Anderson O.R., Charman D.J., Ekelund F., Griffiths B.S., Rønn R., Smirnov A., Bass D., Belbahri L., Berney C., Blandenier Q., Chatzinotas A., Clarholm M., Dunthorn M., Feest A., Fernandez L.D., Foissner W., Fournier B., Gentekaki E., Hajek M., Helder J., Jousset A., Koller R., Kumar S., La Terza A., Lamentowicz M., Mazei Y., Santos S.S., Seppely C.V.W., Spiegel F.W., Walochnik J., Winding A., Lara E., 2017 - Soil protistology rebooted: 30 fundamental questions to start with. *Soil. Biol. Biochem.*, 111, pp. 94-103.
- Geisen S., Vaulot D., Mahé F., Lara E., de Vargas C., Bass D., 2019 - A user guide to environmental protistology: primers, metabarcoding, sequencing, and analyses. *bioRxiv*, DOI: 10.1101/850610.
- González-Miguéns R., Soler-Zamora C., Villar-Depablo M., Todorov M., Lara E., 2021 - Multiple convergences in the evolutionary history of the testate amoeba family Arcellidae (Amoebozoa: Arcellinida: Sphaerothecina): when the ecology rules the morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlab074, <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab074>.
- Gottschling M., Czech L., Mahé F., Adl S., Dunthorn M., 2020 - The Windblown: Possible Explanations for Dinophyte DNA in Forest Soils. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 68, e12833.
- Graupner N., Röhl O., Jensen M., Beisser D., Begerow D., Boenigk J., 2017 - Effects of short-term flooding on aquatic and terrestrial microeukaryotic communities: a mesocosm approach. *Aquat. Microb. Ecol.*, 80, pp. 257-272.
- Guillou L., Bachar D., Audic S., Bass D., Berney C., Bittner L., Boutte C., Burgaud G., de Vargas C., Decelle J., del Campo J., Dolan J.R., Dunthorn M., Edvardsen B., Holzmann M., Kooistra W.H.C.F., Lara E., Le Bescot N., Logares R., Mahé F., Massana R., Montresor M., Morard R., Not F., Pawlowski J., Probert I., Sauvadet A.L., Siano R., Stoeck T., Vaulot D., Zimmermann P., Christen R., 2013 - The Protist Ribosomal Reference database (PR2): a catalog of unicellular eukaryote Small Sub-Unit rRNA sequences with curated taxonomy. *Nucleic Acids Res.*, 41 (D1), pp. D597-D604.
- Gutierrez J.C., Callejas S., Borniquel S., Benitez L., Martin-Gonzalez A., 2001 - Ciliate cryptobiosis: a microbial strategy against environmental starvation. *Int. Microbiol.*, 4, pp. 151-157.
- Hamard S., Céréghino R., Barret M., Sytiuk A., Lara E., Dorrepaal E., Kardol P., Küttim M., Lamentowicz M., Leflaive J., Le Roux G., Tuittila E.S., Jassey V.E.J., 2021 - Contribution of microbial photosynthesis to peatland carbon uptake along a latitudinal gradient. *J. Ecol.*, 109, pp. 3424-3441.
- Holzmann M., Gooday A.J., Siemensma F., Pawlowski J., 2021 - Review: Freshwater and soil Foraminifera - a story of long-forgotten relatives. *J. Foraminiferal Res.*, 51 (4), pp. 318-331.
- Jamy M., Biwer C., Vaulot D., Obiol A., Jing H., Peura S., Massana R., Burki F., 2021 - Global patterns and rates of habitats transitions across the eukaryotic tree of life. *bioRxiv*, DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.11.01.466765>.
- Jassey V.E.J., Walcker R., Kardol P., Geisen S., Heger T., Lamentowicz M., Hamard S., Lara E., 2022 - Contribution of soil algae to the global carbon cycle. *New Phytologist*, 234, pp. 64-76.
- Lara E., Chatzinotas A., Simpson A.G.B., 2006 - *Andalucia* (n. Gen.) - the deepest branch within jakobids (Jakobida; Excavata), based on morphological and molecular study of a new flagellate from soil. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 53, pp. 112-120.
- Lara E., Adl S., 2018 - La diversité des protistes dans le sol, in *Microbiodiversité: un nouveau regard*, Editions Matériologistes, sous la direction de L. Palka, pp. 239-251.
- Lara E., Dumack K., García-Martín J.M., Kudryavtsev A., Kosakyan A., 2020 - Amoeboid protist systematics: A report on the "Systematics of amoeboid protists" symposium at the VIIIth ECOP/ISOP meeting in Rome, 2019. *Eur. J. Protistol.*, 76, 125727.

- Lejzerowicz F., Pawlowski J., Fraissinet-Tachet L., Marmeisse R., 2010 - Molecular evidence for widespread occurrence of Foraminifera in soils. *Environ. Microbiol.*, 12, pp. 2518-2525.
- Lundholm N., Ribeiro S., Andersen T.J., Koch T., Godhe A., Ekelund F., Ellegaard M., 2011 - Buried alive - Germination of up to a century-old marine protist resting stages. *Phycologia*, 50, pp. 629-640.
- Mahé F., de Vargas C., Bass D., Czech L., Stamatakis A., Lara E., Singer D., Mayor J., Bunge J., Sernaker S., Siemensemeyer T., Trautmann I., Romac S., Berney C., Kozlov A., Mitchell E.A.D., Seppey C.V.W., Egge E., Lentendu G., Wirth R., Trueba G., Dunthorn M., 2016 - Soil Protists in Three Neotropical Rainforests are Hyperdiverse and Dominated by Parasites. *bioRxiv*, DOI: 10.1101/050997.
- Meisterfeld R., Holzmann M., Pawlowski J.A.N., 2001 - Morphological and Molecular Characterization of a New Terrestrial Allogromiid Species: *Edaphoallogromia australica* gen. et spec. nov. (Foraminifera) from Northern Queensland (Australia). *Protist*, 152, pp. 185-192.
- Oliverio A.M., Geisen S., Delgado-Baquerizo M., Maestre F.T., Turner B.L., Fierer N., 2020 - The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems. *Sci. Adv.*, 6, eaax8787.
- Petz W., Foissner W., 1988 - Spatial Separation of Terrestrial Ciliates and Testaceans (Protozoa): a Contribution to Soil Ciliatostasis. *Acta Protozool.*, 27 (3/4), pp. 249-258.
- Rønn R., Vestergard M., Ekelund F., 2012) Interactions between Bacteria, Protozoa and Nematodes in Soil. *Acta Protozool.*, 51, pp. 223-235.
- Saito R., Koizumi R., Sakai T., Shimizu T., Ono T., Wanner M. Takyu T., Tanaka T., Sogame Y., 2020 - Recovery of proliferative capability in gamma irradiated *Colpoda cucullus* (ciliated protist) resting cysts and its radiation hormesis. *Protistology*, 14 (3), pp. 160-171.
- Seppey C.V.W., Singer D., Dumack K., Fournier B., Belbahri L., Mitchell E.A.D., Lara E., 2017 - Distribution patterns of soil microbial eukaryotes suggests widespread algivory by phagotrophic protists as an alternative pathway for nutrient cycling. *Soil Biol. Biochem.*, 112, pp. 68-76.
- Sieber G., Beisser D., Boenigk J., 2020 - Protistan and fungal diversity in soils and freshwater lakes are substantially different. *Scientific Reports*, 10, 20025.
- Singer D., Duckert C., Heděnc P., Lara E., Hiltbrunner E., Mitchell E.A.D., 2020 - High-throughput sequencing of litter and moss eDNA reveals a positive correlation between the diversity of Apicomplexa and their invertebrate hosts across alpine habitats. *Soil Biol. Biochem.*, 147, 107837.
- Singer D., Seppey C.V.W., Lentendu G., Dunthorn M., Bass D., Belbahri L., Blandenier Q., Debroas D., de Groot G.A., de Vargas C., Domaizon I., Duckert C., Izaguirre I., Koenig I., Mataloni G., Schiaffino M.R., Mitchell E.A.D., Geisen S., Lara E., 2021 - Protist taxonomic and functional diversity in soil, freshwater and marine ecosystems, *Environ. Intern.*, 146, 106262.
- Urich T., Lanzén A., Qi J., Huson D.H., Schelper C., Schuster C., 2008 - Simultaneous Assessment of Soil Microbial Community Structure and Function through Analysis of the Meta-Transcriptome. *PLoS ONE*, 3 (6), e2526.
- Vaulot D., Geisen S., Mahé F., Bass D., 2022 - Pr2-primers: An 18S rRNA primer database for protists. *Mol. Ecol. Res.*, doi: 10.1111/1755-0998.13465.
- Velasco-González I., Sanchez-Jimenez A., Singer D., Murciano A., Diez-Hermano S., Lara E., Martin-Cereceda M., 2020 - Rain-Fed Granite Rock Basins Accumulate a High Diversity of Dormant Microbial Eukaryotes. *Microb. Ecol.*, 79, 882-897.



# Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser

C. Pelosi<sup>(1\*)</sup> et Y. Capowiez<sup>(1)</sup>

1) INRAE, Avignon Université, UMR EMMAH, F-84000 Avignon, France.

\* Auteur correspondant : [celine.pelosi@inrae.fr](mailto:celine.pelosi@inrae.fr)

## RÉSUMÉ

Les enchytréides sont omniprésents et bien plus abondants que les vers de terre dans de nombreux sols. Leur abondance varie de 5000 à 300000 individus par mètre carré avec une diversité allant d'une à plus d'une vingtaine d'espèces. Ils sont également tolérants à une plus large gamme de conditions environnementales, ce qui leur permet de vivre dans des habitats « extrêmes » comme par exemple en montagne, où les sols sont sujets au gel, ou dans les sols acides (ex. sols forestiers), que les vers de terre peuvent difficilement supporter. Les enchytréides vivent généralement dans les 5 à 10 premiers centimètres du sol et sont fortement impliqués dans le fonctionnement des sols naturels (dégradation de la matière organique, dynamique de la structure) et dans les réseaux trophiques. Bien que de petite taille, les enchytréides dominent en biomasse dans de nombreux habitats, principalement les milieux riches en matières organiques. Bien moins étudiés que leurs cousins taxonomiques et fonctionnels les vers de terre (10 fois moins d'articles publiés sur les enchytréides que sur les vers de terre dans le WOS), les enchytréides sont pourtant reconnus comme des bioindicateurs de stress chimiques et des effets des pratiques agricoles sur le fonctionnement des agroécosystèmes. Cet article décrypte les similitudes, complémentarités et différences des deux groupes d'annélides du sol et donne des pistes d'étude prometteuses sur les enchytréides.

## Mots-clés

Annélide oligochète, bioturbation, bioindicateur.

Comment citer cet article :

*Pelosi C. et Capowiez Y., 2022 - Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser - Étude et Gestion des Sols, 29, 59-67*

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****ENCHYTRAEIDS, KNOWING THEM BETTER TO USE THEM EFFICIENTLY**

*Enchytraeids are ubiquitous and much more abundant than earthworms in many soils. Their abundance varies from 5,000 to 300,000 individuals per square meter with a diversity ranging from one to more than twenty species. They are also tolerant of a wider range of environmental conditions, which allows them to live in “extreme” habitats such as in the mountains, where soils are prone to frost, or in acidic soils (e.g. forest soils) that earthworms can hardly tolerate. Enchytraeids generally live in the first 5 to 10 centimeters of the soil and are strongly involved in the functioning of natural soils (degradation of organic matter, dynamics of soil structure) and in soil food webs. Although small in size, enchytraeids dominate in biomass in many habitats, mainly environments rich in organic. Much less studied than their taxonomic and functional cousins the earthworms (10 times less articles published on enchytraeids than on earthworms in the WOS), enchytraeids are nevertheless recognized as bioindicators of chemical stresses and effects of agricultural practices on the functioning of agroecosystems. This article deciphers the similarities, complementarities and differences of the two groups of soil annelids and gives promising avenues of research on enchytraeids.*

**Key-words**

*Annelida Oligochaeta, bioturbation, bioindicator.*

**RESUMEN****LOS ENQUITREIDOS, CONOCERLOS MEJOR PARA UTILIZARLOS MEJOR**

*Los enquitreidos son omnipresentes y mucho más abundantes que las lombrices en muchos suelos. Su abundancia oscila entre 5 000 y 300 000 individuos por metro cuadrado, con una diversidad que oscila entre una y más de una veintena de especies. También son tolerantes a una gama más amplia de condiciones ambientales, lo que los permite vivir en hábitats «extremos», como por ejemplo en las montañas, donde los suelos están sujetos a heladas, o en suelos ácidos (p. ej., suelos forestales) que las lombrices difícilmente pueden soportar. Los enquitreidos viven generalmente en los 5-10 primeros centímetros del suelo y están muy implicados en el funcionamiento de los suelos naturales (degradación de la materia orgánica, dinámica de la estructura) y en las redes tróficas. Aunque pequeños, los enquitreidos predominan en la biomasa en muchos hábitats, principalmente en los medios ricos en materia orgánica. Mucho menos estudiados que sus primos taxonómicos y funcionales las lombrices (10 veces menos artículos publicados sobre los enquitreidos que sobre las lombrices en el WOS), sin embargo, los enquitreidos son reconocidos como bioindicadores del estrés químico y de los efectos de las prácticas agrícolas sobre el funcionamiento de los agroecosistemas. Este artículo descifra las similitudes, complementariedades y diferencias entre los dos grupos de anélidos del suelo y da pistas de estudio prometedoras sobre los enquitreidos.*

**Palabras clave**

*Anélidos oligoquetos, bioturbación, bioindicadores.*

## GÉNÉRALITÉS, SIMILARITÉS TAXONOMIQUES ET DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ENTRE VERS DE TERRE ET ENCHYTRÉIDES

Les enchytréides sont bien plus petits et moins étudiés que les vers de terre. Pourtant, ils sont présents dans de nombreux habitats (Orgiazzi *et al.*, 2016), ils sont tolérants à une large gamme de stress (Beylich et Graefe, 2009) et ils sont des indicateurs reconnus des activités anthropiques (Didden et Römcke, 2001 ; Pelosi et Römcke, 2016). L'objectif de cet article est de mettre en évidence l'importance de ces organismes dans le fonctionnement des écosystèmes, de présenter les caractéristiques qu'ils partagent avec les vers de terre, de lister des différences qui existent entre ces deux groupes d'organismes, et de donner des pistes de recherche sur les enchytréides.

Au niveau taxonomique, les enchytréides partagent avec les vers de terre l'appartenance à un même ordre. Tous deux sont des Annelida Clitellata Oligochaeta Haplotaxida. Les annélides rassemblent les animaux prostomiens métamérisés vermiformes, autrement dit les « vers » (à l'exception notable des nématodes). Les métamères sont également appelés anneaux ou segments (*Figure 1*). Le terme « clitellé » désigne les animaux qui possèdent un clitellum, à savoir un renflement sur certains segments servant à la reproduction. Les organismes oligochètes possèdent quatre paires de soies par métamère, dont le rôle principal est la reptation sur le substrat (pour la locomotion).

Au niveau morphologique, les vers de terre et les enchytréides sont proches (*Figure 1*) mais diffèrent principalement par la taille de leur corps, puisque les premiers appartiennent à la mésofaune du sol, ayant un diamètre compris entre 0,2 et 2 mm pour la majorité des espèces, alors que les seconds font partie de la macrofaune, avec un diamètre allant de 2 à 20 mm pour la majorité des espèces (*Figure 2*). À chaque classe de taille correspond une taille d'échantillon de sol à prospecter pour évaluer l'abondance et la diversité des organismes. Ainsi, les méthodes de prélèvement sur le terrain pour évaluer les communautés d'enchytréides et de vers de terre ne sont pas les mêmes.

## ÉCHANTILLONNAGE ET IDENTIFICATION

L'échantillonnage des communautés de vers de terre se réalise directement sur le terrain par une méthode simple (extraction éthologique des animaux à l'aide d'un produit répulsif ou tri manuel du sol) ou combinée. Les organismes sont fixés dans l'alcool ou conservés vivants dans le sol, amenés au laboratoire, triés, identifiés et pesés. Pour les enchytréides, l'échantillonnage en conditions naturelles (ISO 23611, 2011) s'opère à l'aide d'un carottier (Ø 5 cm généralement) permettant de prélever des carottes de sol à différentes profondeurs (par tranches de 5 cm

d'épaisseur généralement). Les échantillons de sol sont placés dans un sac plastique et peuvent être conservés au réfrigérateur pendant plusieurs semaines avant d'être traités (l'idéal étant de commencer l'extraction dès que possible après l'échantillonnage). Les enchytréides sont extraits par une méthode d'extraction humide à l'aide d'un entonnoir ou d'une passoire remplie d'eau et d'une lampe à incandescence (O'Connor, 1955 ; ISO 23611, 2011). L'extraction des enchytréides hors du sol est engendrée par les mouvements actifs de ceux-ci pour fuir la lumière et la chaleur dans l'échantillon saturé en eau.

Après extraction, les enchytréides sont identifiés vivants, à la différence des vers de terre. La plupart des critères utilisés pour identifier les vers de terre européens à l'espèce sont des critères morphologiques (externes) (*Figure 1a*) qui peuvent être observés sous loupe binoculaire. L'identification des enchytréides au genre ou à l'espèce est essentiellement basée sur l'anatomie (interne) de l'animal (*Figure 1b*). Ainsi, les individus doivent être placés entre lame et lamelle et observés au microscope à contraste de phase, qui exploite les changements de phase d'une onde lumineuse traversant un échantillon transparent (*Figure 3*).

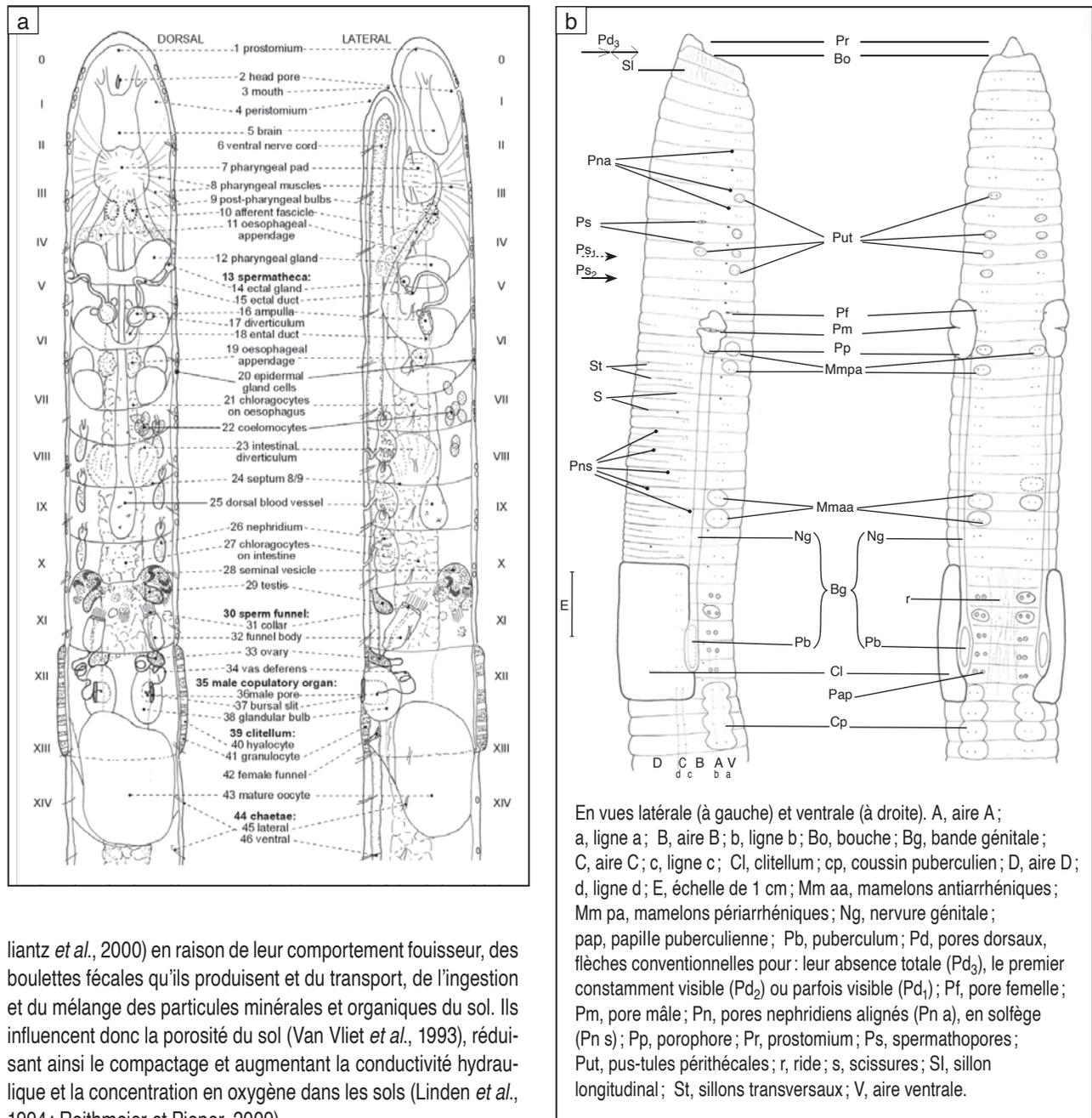
Il est ainsi possible d'observer, au travers de ces animaux à la paroi translucide, les structures et organes du système digestif (*Figure 3a*) ou du système reproducteur (*Figure 3b*), qui permettent, grâce à la clé d'identification proposée par Schmelz et Collado (2010), de nommer les genres ou les espèces. Les valeurs d'abondance et de biomasse dans les échantillons peuvent être recalculées et rapportées à la surface du carottier ou, plus rarement, à des paramètres liés au volume (ISO 23611, 2011).

## DES RÔLES FONCTIONNELS SIMILAIRES MAIS À DES ÉCHELLES DIFFÉRENTES

Tout comme les vers de terre, les enchytréides sont des acteurs clés du fonctionnement biologique des sols. Les enchytréides et les vers de terre ont des rôles similaires mais à des échelles différentes (Van Vliet *et al.*, 1993). Ils sont fortement impliqués dans la dégradation de la matière organique du sol, notamment *via* des interactions avec les microorganismes du sol. Au niveau de leur régime alimentaire, les vers de terre sont majoritairement saprovores tandis que les enchytréides sont microbivores et saprovores, dans une proportion encore mal connue (Gajda *et al.*, 2017) : 50 % - 50 % selon Lagerlöf *et al.* (1989) alors que Didden (1993) rapporte qu'ils ne seraient que 20 % saprovores et 80 % microbivores. Quoi qu'il en soit, les enchytréides interagissent fortement avec les microorganismes du sol. Dotés d'une faible efficacité d'assimilation, les enchytréides peuvent ingérer de grandes quantités de matière organique (plus de 2 kg de sol minéral par mètre carré dans les parcelles agricoles chaque année (Van Vliet *et al.*, 1995)). Ils sont également impliqués dans l'évolution de la structure des sols (Topo-

**Figure 1** - Aperçu anatomique a) des enchytréides (schéma extrait de Schmelz et Collado, 2010) et b) des vers de terre (extrait de Bouché, 1972).

**Figure 1- a)** Anatomical overview of enchytraeids (taken from Schmelz and Collado, 2010) and **b)** morphological overview of earthworms (from Bouché, 1972).



liantz *et al.*, 2000) en raison de leur comportement fouisseur, des boulettes fécales qu'ils produisent et du transport, de l'ingestion et du mélange des particules minérales et organiques du sol. Ils influencent donc la porosité du sol (Van Vliet *et al.*, 1993), réduisant ainsi le compactage et augmentant la conductivité hydraulique et la concentration en oxygène dans les sols (Linden *et al.*, 1994; Roithmeier et Pieper, 2009).

Oldenburg *et al.* (2008) ont mis en évidence que les vers de terre détritivores de l'espèce *Lumbricus terrestris* pouvaient favoriser la disparition des pathogènes du genre *Fusarium* et de la mycotoxine déoxynivalénol dans les résidus végétaux, réduisant ainsi le risque d'infestation et de contamination pour les cultures. Cette forme de contrôle biologique n'a pas été beaucoup explorée pour les enchytréides mais leur régime alimen-

taire, pour (grande) partie microbivore (Dash et Cragg, 1972), peut influencer les communautés d'agents pathogènes du sol affectant les plantes et les humains. Friberg *et al.* (2009) ont en effet mis en évidence que les enchytréides modifiaient les communautés de micro-organismes et en particulier le développement des agents phytopathogènes. Les actions physiques

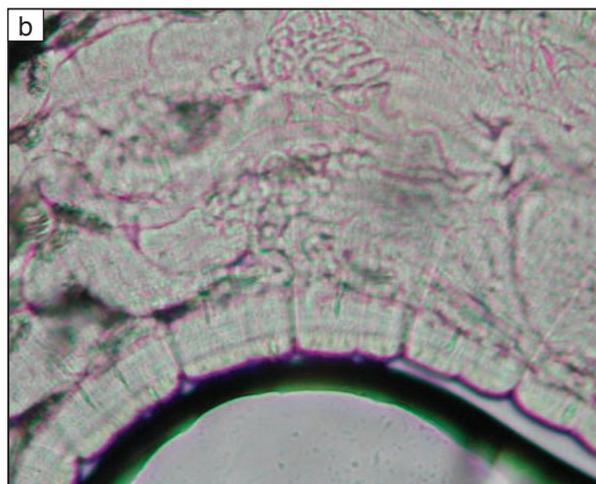
**Figure 2** - Enchytréides a) seuls (taille 2-3 cm) (les œufs, partie blanche, sont visibles dans le corps des animaux) et b) avec un ver de terre (anéciq) sortant de son cocon ; l'enchytréide est en forme de S au-dessus du ver de terre sur la photo (crédit : C. Pelosi).

**Figure 2** - Enchytraeids a) alone (size 2-3 cm) (we can observe the eggs, white parts, in the body of animals) and b) with an earthworm (anecic) emerging from its cocoon; the enchytraeid is S-shaped above the earthworm in the photo (photos: C. Pelosi).



**Figure 3** - Eléments d'anatomie des enchytréides observés au microscope à contraste de phase : a) « appendice œsophagien » (circonvolutions sur la photo) (système digestif) d'un *Enchytraeus* sp. (x 20) ; on peut observer les soies à la surface du corps, et b) spermathèque (système reproducteur) de *Fridericia galba* (x 40) (photos C. Pelosi).

**Figure 3** - Anatomy of enchytraeids observed under a phase contrast microscope: a) "oesophageal appendage" (convolutions in the photo) (digestive system) of an *Enchytraeus* sp. (x 20); we can observe the setae on the surface of the body, and b) spermatheca (reproductive system) of *Fridericia galba* (x 40) (photos C. Pelosi).



(incorporation des résidus de surface dans le sol) et chimiques (digestion) des annélides oligochètes dans les sols pourraient expliquer cette influence. Cela est particulièrement vrai dans le contexte de l'agriculture de conservation (couverture permanente sans travail du sol) où les résidus végétaux restent à la surface et constituent de véritables réacteurs d'agents pathogènes pouvant mettre en danger la récolte suivante.

## MODELES EN ECOTOXICOLOGIE ET BIOINDICATEURS DES EFFETS DES PRATIQUES AGRICOLES

L'utilisation des enchytréides comme modèles biologiques en écotoxicologie a débuté avec la réalisation d'un essai interlaboratoires incluant une trentaine d'instituts à la fin des années 1990 (Römbke et Moser, 2002). Cet essai a permis d'aboutir aux premiers tests standardisés sur les enchytréides (ASTM 2000 ;

**Figure 4** - Élevage au laboratoire d'*Enchytraeus albidus* ; les enchytréides restent préférentiellement à la surface où la nourriture (des flocons d'avoine broyés finement) est déposée.

**Figure 4** - Laboratory culture of *Enchytraeus albidus*; the enchytréides preferentially remain on the surface where the food (finely ground organic oatmeal) is deposited.



ISO 16387, 2002; OECD 220, 2004), qui sont régulièrement mis à jour (ex. ISO 16387, 2014). Pour la réalisation de ces tests, l'espèce préconisée est *Enchytraeus albidus*. Cette espèce est présente sur tous les continents, aussi bien dans les habitats marins et limniques que terrestres. Elle vit principalement dans les zones à forte concentration en matière organique (algues, compost) ; elle est rarement trouvée en zones cultivées. *E. albidus* fait partie des plus grandes espèces d'enchytréides (1.5 à 4 cm de long), ce qui facilite la manipulation des individus au laboratoire (Figure 4).

De plus, il est relativement facile de se procurer cette espèce puisqu'elle est vendue dans le commerce comme nourriture pour les poissons. Il convient cependant de vérifier la pureté des échantillons car ceux-ci sont souvent contaminés par d'autres espèces plus petites du même genre. La norme ISO 16387 (2014) recommande également d'autres espèces du genre *Enchytraeus* (ex. *E. crypticus*, *E. luxiosus*). Cependant, l'utilisation d'espèces fréquemment rencontrées en champs cultivés, telle que *Fridericia* sp., permettrait une meilleure représentativité des conditions de terrain et une meilleure pertinence des tests réalisés. *Fridericia* est le genre le plus varié et le plus commun dans les sols sous les climats tempérés (Ivask et al., 2008). L'élevage de telles espèces reste cependant difficile.

L'utilisation des enchytréides présente de nombreux avantages pour les expérimentations de laboratoire et les tests en mésocosmes (ex. « Terrestrial Model Ecosystems », Römbke et al., 2017). En effet, ces animaux de petite taille ont un temps de génération relativement court (environ 33 jours à 18 °C pour *E. albidus* et plus court pour les espèces plus petites), comparé aux vers de terre. Les tests nécessitent donc des volumes de sol plus faibles et des durées d'expérimentation plus courtes que pour les vers de terre. Par ailleurs, en plus des tests classiques

de survie (toxicité aiguë) et de reproduction (toxicité chronique) permettant d'estimer des CL50 (concentration létale médiane), ECx (concentration associée à x % de réponse) ou NOEC (No Observed Effect Concentration). Les enchytréides peuvent également être utilisés dans des tests d'évitement (Amorim et al., 2008) et pour évaluer la bioaccumulation des contaminants dans les organismes du sol (OECD 317, 2010).

Pour leur sensibilité aux contaminants mais également :

- parce qu'ils sont présents en abondance dans de nombreux écosystèmes,
- parce qu'ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes,
- parce qu'ils sont sensibles à une large gamme de stress environnementaux et à leurs changements, à la fois en termes d'abondance et de composition en espèces,
- parce qu'ils peuvent être utilisés sur le terrain comme au laboratoire,

les enchytréides sont reconnus comme des bioindicateurs de l'utilisation des terres, des modes de gestion et des effets des pratiques agricoles dans les agroécosystèmes (labour, pesticides, fertilisation) (Pelosi et Römbke, 2016, 2018).

## MOINS COMPÉTITEURS MAIS PLUS RÉSISTANTS QUE LES VERS DE TERRE

Les potentielles relations de compétition entre les vers de terre et les enchytréides ne sont pas bien connues et doivent encore être étudiées sur le terrain comme au laboratoire. En conditions naturelles, certains auteurs ont trouvé une relation négative entre les abondances de vers de terre et d'enchytréides, suggérant que ces deux groupes pouvaient s'exclure

mutuellement (Dominguez et Bedano, 2016; Wardle, 1995; Nowak, 2004). Des relations de compétition pour la nourriture ont été suggérées et il a été précisé que les enchytréides étaient de piètres compétiteurs face aux vers de terre, donc moins présents dans les sols riches en vers de terre (Cochran *et al.*, 1994) mais qu'ils étaient plus résistants aux facteurs de l'environnement. En effet, ils sont moins sensibles à la salinité (Owojori *et al.*, 2009) ou encore à certains produits chimiques comme les pesticides (Amossé *et al.*, 2018; Bart *et al.*, 2017). Pelosi *et al.* (2021) ont récemment montré que l'effet positif de la présence de vers de terre sur la minéralisation de la matière organique disparaissait en présence de pesticides alors que l'effet des enchytréides était stable avec ou sans pesticides. Ainsi, les enchytréides pourraient assurer des fonctions (par exemple, la dégradation de la matière organique du sol) lorsque les vers de terre sont moins abondants ou absents en raison de conditions environnementales défavorables.

## DES PISTES INTÉRESSANTES POUR L'ÉTUDE DE CES ORGANISMES

### Identification au genre ou à l'espèce

Les communautés d'enchytréides sont sensibles aux changements d'utilisation et de gestion des terres, à la fois en termes d'abondance totale et de composition en espèces. Cependant, dans les études de terrain (ou en conditions semi-contrôlées), l'abondance totale est souvent le principal (ou l'unique) indicateur utilisé. Or, les indicateurs au niveau du genre ou de l'espèce (ou de la structure de la communauté en général) semblent plus sensibles que l'abondance totale (Beylich et Graefe, 2012; Nowak, 2004) qui ne reflète pas toujours les perturbations du milieu en raison des potentielles compensations entre espèces (Nowak, 2007). S'il existe des difficultés d'identification des enchytréides à l'espèce (cf section 1.2), il est possible de façon plus accessible de les identifier au genre. Par ailleurs, de nouvelles méthodes et bases de données en génétique sont en développement et pourront être utilisées pour nommer les espèces présentes dans un milieu donné, comme c'est actuellement le cas des nématodes et des bactéries du sol. L'intérêt d'étudier ces organismes au genre ou à l'espèce est d'acquérir des informations plus précises sur l'effet des actions anthropiques sur les différentes populations d'enchytréides, qui peuvent présenter des sensibilités différentes et influencer en conséquence le fonctionnement des systèmes étudiés.

### L'écologie des enchytréides

Les premières publications trouvées dans le WOS sur les enchytréides datent des années 1950 et portent pour beaucoup

sur le système reproducteur d'une espèce capable, comme son nom l'indique, de se reproduire par fragmentation, *Enchytraeus fragmentosus*. Les articles concernent également les méthodes d'extraction et de culture au laboratoire (O'Connor, 1955; Dougherty et Solberg, 1960). Les premières publications sur l'écologie des enchytréides apparaissent dans les années 50-60 et décrivent la composition de communautés dans des systèmes terrestres, surtout forestiers (O'Connor, 1957; Moller, 1969). En 1980, Healy publie un article qui étudie statistiquement l'impact des facteurs du milieu (pH, teneur en eau du sol) sur 30 espèces d'enchytréides échantillonnées dans 178 sites terrestres d'Irlande. Au début des années 1990, des travaux des écologues Wim Didden et Jan Lagerlöf ont mis en évidence l'intérêt fonctionnel des enchytréides, notamment leur contribution à la respiration hétérotrophe totale du sol (Lagerlöf *et al.*, 1989), au transport des particules du sol (Didden, 1990) ou à la construction d'une structure spongieuse (Didden, 1991). En parallèle, leur « casquette » d'indicateurs écotoxicologiques (Didden et Römbke, 2001) a quelque peu orienté les recherches menées sur ce groupe taxonomique. En effet, environ 40 % des articles publiés à ce jour concernent leur utilisation en écotoxicologie. À ce jour, si leur rôle dans le fonctionnement du sol et notamment dans les processus de minéralisation de la matière organique n'est plus à démontrer (ex. Cole *et al.*, 2000, 2002), de belles parts d'ombre demeurent sur l'écologie de ces organismes, notamment leurs relations avec les autres organismes du sol, ou encore leur impact (quantifié) sur la porosité du sol et ses conséquences fonctionnelles, notamment les flux d'eau.

### Etude de la bioturbation par méthodes innovantes d'analyse d'image

À travers leur comportement de fouissement et l'ingestion des particules minérales et organiques du sol, les enchytréides (comme les vers de terre) créent de l'hétérogénéité et modifient les mouvements particuliers (Didden, 1990). Or, nos connaissances sur la bioturbation due à ces organismes sont limitées. Le seul article disponible dans la littérature montrant le réseau de pores interconnectés créé par les enchytréides est celui de Porre *et al.* (2016). Ces auteurs ont réalisé des colonnes de sols de 6,7 cm de diamètre et 14 cm de hauteur dans lesquelles ils ont introduit des enchytréides *E. albidus*. Les échantillons passés au microtomographe aux rayons X ont révélé un réseau continu de pores dans ces microcosmes qui influençait les émissions de gaz à effet de serre (N<sub>2</sub>O dans cette étude).

Ces techniques d'imagerie peuvent donc être utilisées pour tenter d'en savoir plus sur la proportion et la direction des mouvements de masse dans les sols sous l'action des enchytréides. Il est également possible, pour avancer sur ce sujet, d'utiliser des cadres 2D (milieux translucides avec de l'agar ou du sol) et des traceurs (Capowiez *et al.*, 2021) dans lesquels les enchytréides évoluent. Ces méthodes peuvent permettre d'évaluer (i)

les effets de facteurs biotiques (ex. interactions entre espèces) et abiotiques (propriétés physico-chimiques des sols, température, humidité du sol) qui influencent les populations et les communautés, et (ii) les conséquences fonctionnelles et rétroactions, en particulier sur les propriétés de transfert d'eau et de particules et de rétention de l'eau dans les sols.

## L'approche « traits »

La diversité des caractéristiques des espèces qui peuvent constituer la diversité fonctionnelle d'une communauté fait référence à la notion de traits fonctionnels. Ceux-ci désignent les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques d'un organisme ayant un effet sur sa performance individuelle et déterminant sa réponse aux facteurs de l'environnement et son action sur le milieu environnant (Pey *et al.*, 2014). À ce jour, aucune étude n'a été menée sur les traits fonctionnels des enchytréides alors que des informations sont disponibles, notamment dans l'ouvrage de Schmelz et Collado (2010) qui est une clé d'identification des enchytréides à l'espèce. Une étude approfondie de ce « Guide to European Terrestrial and Freshwater Species of Enchytraeidae (Oligochaeta) » nous a permis de déterminer que plus de 20 traits étaient renseignés dans cet ouvrage, mais certains sur une petite quantité d'espèces. En revanche, certains traits (morphologiques, anatomiques mais également physiologiques) sont renseignés pour une majorité des quelque 200 espèces décrites, comme la longueur et la largeur du corps, le nombre de segments, l'emplacement et le nombre de soies, l'épaisseur de la cuticule, le mode de reproduction ou encore la forme et la taille des organes reproducteurs. La constitution d'une base de données (ENCHYTRAITS) est à l'œuvre pour amorcer ces travaux sur les traits fonctionnels des enchytréides.

Pour conclure, l'omniprésence et le rôle fonctionnel des enchytréides dans les sols en font des organismes d'importance qu'il convient de mieux étudier. De plus, leur relative tolérance aux facteurs environnementaux en comparaison des vers de terre peut leur conférer un avantage compétitif sur leurs homologues taxonomiques dans certaines conditions (ex. sols acides, froids). Dans ce contexte, les approches basées sur les traits fonctionnels peuvent permettre de mieux comprendre les effets des facteurs de l'environnement et des activités anthropiques sur ces deux groupes d'organismes, les relations biotiques qui lient ces taxons et les conséquences fonctionnelles de leur présence/absence sur le fonctionnement des écosystèmes.

## BIBLIOGRAPHIE

- Amorim M.J.B., Novais S., Römcke J., Soares A., 2008 - *Enchytraeus albidus* (Enchytraeidae): A test organism in a standardised avoidance test? Effects of different chemical substances. *Environ. Int.* 34, pp. 363-371
- Amossé J., Bart S., Péry A.R.R., Pelosi C., 2018 - Short-term effects of two fungicides on enchytraeid and earthworm communities under field conditions. *Ecotoxicology*, 27, 3, pp. 300-312
- ASTM (American Society for Testing and Materials), 2000. Standard Guide for Conducting Laboratory Soil Toxicity or Bioaccumulation Tests with the Lumbricid Earthworm *Eisenia fetida* and the Enchytraeid Potworm *E. albidus* ASTM Guideline E 1676-97 (Draft). ASTM, Philadelphia, USA
- Bart S., Laurent C., Péry A.R.R., Mougin C., Pelosi C., 2017 - Differences in sensitivity between earthworms and enchytraeids exposed to two commercial fungicides. *Ecotox. Environ. Safe.*, 140, pp. 177-184
- Beylich A., Graefe U., 2012 - Relationships between microannelid and earthworm activity. *Newsletter on Enchytraeidae* 12. Proceedings of the 9th International Symposium on Enchytraeidae 14-16 July 2010, Braunschweig, Germany
- Beylich A., Graefe U., 2009 - Investigations of annelids at soil monitoring sites in Northern Germany: reference ranges and time-series data. *Soil Organisms*, 81, pp. 175-196
- Bouché M.B., 1972 - Lombriciens de France: Ecologie et Systématique. France, INRA Ann. Zool. Ecol. Anim. Publication
- Capowicz Y., Lévêque T., Pelosi C., Capowicz L., Mazzia C., Schreck E., Dumat C., 2021 - Using the ecosystem engineer concept to test the functional effects of a decrease in earthworm abundance due to an historic metal pollution gradient. *Appl. Soil Ecol.*, 158, 103816
- Cochran V.L., Sparrow S.D., Sparrow E.B., 1994 - Residue effects on soil micro- and macroorganisms. In: Unger P. W., ed.). *Managing Agricultural Residues*. Lewis Publ., Berlin, Germany, pp. 163-184
- Cole L., Bardgett R.D., Ineson P., Hobbs P.J., 2002 - Enchytraeid worm (Oligochaeta) influences on microbial community structure, nutrient dynamics and plant growth in blanket peat subjected to warming. *Soil Biol. Biochem.*, 34, 1, pp. 83-92
- Cole L., Cole L., Bardgett R.D., Ineson P., 2000 - Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. *Eur. J. Soil Sci.*, 51, 2, pp. 185-192
- Dash M.C., Cragg J.B., 1972 - Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain soils. *Pedobiol.*, 12, pp. 323-335
- Didden W.A.M., 1991 - Population ecology and functioning of Enchytraeidae in some arable farming systems. PhD Dissertation, Agricultural University Wageningen, The Netherlands
- Didden W.A.M., 1990 - Involvement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in soil structure evolution in agricultural fields. *Biol. Fertil.*, 9, 2, pp. 152-158
- Didden W., Römcke J., 2001 - Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems. *Ecotox. Environ. Safe.*, 50, 1, pp. 25-43
- Dominguez A., Bedano J.C., 2016 - Earthworm and Enchytraeid Co-occurrence Pattern in Organic and Conventional Farming: Consequences for Ecosystem Engineering. *Soil Science*, 181, 3-4, pp. 148-156
- Dougherty E., Solberg B., 1961 - Axenic cultivation of an enchytraeid annelid. *Nature*, 192, 479, pp. 184
- Friberg H., Fayolle L., Edel-Hermann V., Gautheron N., Steinberg C.F.C., 2009 - Response of *Rhizoctonia solani* to soil faunal grazing and organic amendments - different from general microbial dynamics. *IOBC/WPRS Bulletin* 42, pp. 63-67
- Gajda Ł., Gorgoń S., Urbisz A.Z., 2017 - Food preferences of enchytraeids. *Pedobiologia* 63, pp. 19-36.
- Healy B., 1980 - Distribution of terrestrial Enchytraeidae in Ireland. *Pedobiologia* 20, pp. 159-175.
- ISO (International Organisation for Standardisation) 23611, 2019 - Qualité du sol - Prélèvement des invertébrés du sol - Partie 3: Prélèvement et extraction des enchytréides, Genève

- ISO (International Organisation for Standardisation), 2000 - Soil Quality – Effects of Pollutants on Enchytraeidae (Enchytraeus sp.). Determination of effects on reproduction. ISO WD16387. ISO, Geneva, Switzerland.
- ISO (International Organisation for Standardization), 2014 - Soil quality - Effects of contaminants on Enchytraeidae (Enchytraeus sp.) - Determination of effects on reproduction. No. 16387. Geneva
- Ivask M., Annely K., Mart M., Jaak T., Marika T., Valmar V., 2008 - Invertebrate communities (Annelida and epigeic fauna) in three types of Estonian cultivated soils. *Eur. J. Soil Biol.*, 44, 5–6, pp. 532-540
- Lagerlöf J., Andrén O., Paustian K., 1989 - Dynamics and contribution to carbon flows of Enchytraeidae (Oligochaeta) under four cropping systems. *J. Appl. Ecol.*, 26, pp. 183-199.
- Linden D.R., Hendrix P.F., Coleman D.C., van Vliet P.C.J., 1994 - Faunal indicators of soil quality. In *Defining soil quality for a sustainable environment* (Doran J.W., Coleman D.C., Bezdicek D.F. & Stewart B.A., eds.), Vol. 35, pp. 91-106. SSSA Special Publication
- Moller F., 1969 - Ecological studies of terrestrial enchytraeid worm populations. *Pedobiol.*, 9, 1-2, pp. 114
- Nowak E., 2007 - Enchytraeids (Enchytraeidae, Oligochaeta) in midfield shelterbelts of different age and in adjoining croplands. *Pol. J. Ecol.*, 55, pp. 681-690
- Nowak E., 2004 - Enchytraeids (Oligochaeta) in the agricultural landscape. *Pol. J. Ecol.*, 52, 2, pp. 115-122
- O'Connor F.B., 1957 - An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos*, 8, pp. 162-198
- O'Connor F.B., 1955 - Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil, *Nature* 175, pp. 815-816
- OECD (Organisation for Economic development) (2000 - OECD-guideline for testing of chemicals proposal for a new guideline no. 220. Enchytraeidae reproduction Test, Paris, France
- OECD (Organisation for Economic development) (2010 - Guidelines for the testing of chemicals: Bioaccumulation in Terrestrial Oligochaetes. No 317. Paris, France
- Oldenburg E., Kramer S., Schrader S., Weinert J., 2008 - Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* on the degradation of Fusarium-infected and deoxynivalenol-contaminated wheat straw. *Soil Biol. Biochem.* 40, pp. 3049-3053.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J-L., De Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandeler E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Miko L., Montanarella L., Moreira F.M.S., Ramirez K.S., Scheu S., Singh B.K., Six J., van der Putten W.H., Wall D.H., Eds., 2016 - *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp
- Owojori O.J., Reinecke A.J., Voua-Otomo P., Reinecke S.A., 2009 - Comparative study of the effects of salinity on life-cycle parameters of four soil-dwelling species (*Folsomia candida*, *Enchytraeus doerjesi*, *Eisenia fetida* and *Aporrectodea caliginosa*). *Pedobiol.*, 52, 6, pp. 351-360
- Pelosi C., Römbke J., 2018 - Enchytraeids as bioindicators of land use and management. *Applied Soil Ecology*, 123, pp. 775-779
- Pelosi C., Römbke J., 2016 - Are *Enchytraeidae* (*Oligochaeta*, *Annelida*) good indicators of agricultural management practices? *Soil Biol. Biochem.*, 100, pp. 255-263
- Pelosi C., Thiel P., Bart S., Amossé J., Jean-Jacques J., Thoisy J.C., Crouzet O., 2021 - The contributions of enchytraeids and earthworms to the soil mineralization process in soils with fungicide. *Ecotoxicology*, 80
- Pey B., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., Cluzeau D., Cortet J., Decaëns T., Deharveng L., Dubs F., Joimel S., Briard C., Grumiaux F., Laporte M.-A., Pasquet A., Pelosi C., Pernin C., Ponge J.-F., Salmon S., Santorufo, L., Hedde, M., 2014 - Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2014.03.007>
- Porre R.J., van Groenigen J.W., De Deyn G.B., de Goede R.G.M., Lubbers I.M., 2016 - Exploring the relationship between soil mesofauna, soil structure and N<sub>2</sub>O emissions. *Soil Biol. Biochem.*, 96, Supplement C, pp. 55-64
- Roithmeier O., Pieper S., 2009 - Influence of Enchytraeidae (*Enchytraeus albidus*) and compaction on nutrient mobilization in an urban soil. *Pedobiol.* 53, 29-40
- Römbke J., Moser T., 2002 - Validating the enchytraeid reproduction test: organisation and results of an international ringtest. *Chemosphere* 46, 7, pp. 1117-1140
- Römbke J., Schmelz R., Pelosi C., 2017 - Effects of organic pesticides on enchytraeids (*Oligochaeta*) in agroecosystems: laboratory and higher-tier tests. *Front. environ. Sci.*, 5, pp. 20
- Schmelz R.M., Collado R., 2010 - A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, 82, 1, pp. 1-176
- Topoliantz S., Ponge J.F., Viaux P., 2000. Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant Soil* 225, 39-51
- Van Vliet P.C.J., West L.T., Hendrix P.F., Coleman D.C., 1993 - The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. *Geoderma*, 56, pp. 287-299
- van Vliet P.C.J., et al., 1995 - Population dynamics and functional roles of Enchytraeidae (Oligochaeta) in hardwood forest and agricultural ecosystems. *Plant Soil*, 170, 1, pp. 199-207
- Wardle D.A., 1995 - Impacts of Disturbance on Detritus Food Webs in Agro-Ecosystems of Contrasting Tillage and Weed Management Practices. *Advances in Ecological Research*. Begon M. and A.H. Fitter, Academic Press. 26, pp. 105-185



# Outils d'évaluation de la diversité et de l'activité des vers de terre :

## De la science participative à la recherche fondamentale

R.C. Le Bayon<sup>(1\*)</sup>, S. Campiche<sup>(2)</sup>, V. Gerber<sup>(1)</sup>, A. Fietier<sup>(3)</sup>, L. Scherrer<sup>(3)</sup> et P. Turberg<sup>(4)</sup>

- 1) Université de Neuchâtel, Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle, Emile Argand 11, 2000 Neuchâtel - Suisse
- 2) EnviBioSoil, Rue des Cerisiers 6, 1124 Gollion - Suisse
- 3) FRI, Fondation Rurale Interjurassienne, Courtemelon, 2852 Courtételle - Suisse
- 4) École Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), School of Architecture, Civil and Environmental Engineering (ENAC), Station 2, 1015 Lausanne - Suisse

\* Auteur correspondant : [claire.lebayon@unine.ch](mailto:claire.lebayon@unine.ch)

### RÉSUMÉ

La compréhension et le suivi du fonctionnement des écosystèmes requièrent l'utilisation d'indicateurs biologiques simples et efficaces. Les vers de terre en font partie et leur étude permet d'appréhender l'écosystème à différents niveaux, depuis les sciences participatives impliquant le grand public à la recherche de pointe nécessitant des compétences scientifiques de haut niveau. Cet article présente une synthèse et une comparaison des techniques et outils actuels pour l'étude des communautés de vers de terre et leurs activités de bioturbation en fonction des objectifs et des besoins des potentiels utilisateurs. Depuis le simple comptage d'animaux au séquençage d'ADN en passant par les techniques de tomographie, l'étude des vers de terre offre un large éventail d'outils et de techniques qui permettent de mieux comprendre leur implication essentielle dans les services écosystémiques.

### Mots-clés

Ver de terre, sciences participatives, outil diagnostique, biodiversité, monitoring.

#### Comment citer cet article :

*Le Bayon R.C., Campiche S., Gerber V., Fietier A., Scherrer L. et Turberg P., 2022 - Outils d'évaluation de la diversité et de l'activité des vers de terre : de la science participative à la recherche fondamentale - Étude et Gestion des Sols, 29, 99-116*

#### 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****TOOLS FOR ASSESSING BIODIVERSITY AND EARTHWORM ACTIVITY:  
from participatory science to basic research**

Understanding and monitoring the functioning of ecosystems requires the use of simple and effective biological indicators. Earthworms are one of them their study allows to understand the ecosystem at different levels, from participatory science involving the general public to advanced research requiring high level scientific skills. This article presents a synthesis and comparison of current techniques and tools for the study of earthworm communities and their bioturbation activities according to the objectives and needs of potential users. From simple animal counts to DNA sequencing and tomographic techniques, the study of earthworms offers a wide range of tools and techniques to better understand their essential involvement in ecosystem services.

**Key-words**

Earthworm, participatory sciences, diagnostic tool, biodiversity, monitoring.

**RESUMEN****HERRAMIENTAS PARA EVALUAR LA BIODIVERSIDAD Y LA ACTIVIDAD DE LAS LOMBRICES DE TIERRA:  
de la ciencia participativa a la investigación básica**

La comprensión y el seguimiento del funcionamiento de los ecosistemas requiere el uso de indicadores biológicos sencillos y eficaces. Las lombrices de tierra son uno de esos indicadores y su estudio permite comprender el ecosistema a diferentes niveles, desde la ciencia participativa que involucra al público en general hasta la investigación avanzada que requiere conocimientos científicos de alto nivel. Este artículo presenta una síntesis y comparación de las técnicas y herramientas actuales para el estudio de las comunidades de lombrices de tierra y sus actividades de bioturbación en función de los objetivos y necesidades de los usuarios potenciales. Desde el simple recuento de animales hasta la secuenciación del ADN y las técnicas tomográficas, el estudio de las lombrices de tierra ofrece una amplia gama de herramientas y técnicas para comprender mejor su participación esencial en los servicios del ecosistema.

**Palabras clave**

Lombric de tierra, ciencia participativa, herramienta de diagnóstico, biodiversidad, seguimiento.

# 1. INTRODUCTION

Le sol est au cœur du fonctionnement des écosystèmes terrestres. Situé à l'interface entre plusieurs compartiments (biosphère, atmosphère, lithosphère, hydrosphère), il est le siège d'interactions qui vont déterminer son fonctionnement et sa capacité à fournir des services écosystémiques essentiels au bien-être de l'homme (Costanza *et al.*, 1997; MEA, 2005). Dans ce contexte, les organismes du sol interviennent à différents niveaux et de nombreuses façons, notamment dans la transformation de la matière organique du sol, le recyclage des nutriments, la mise en place et le maintien de la structure du sol ainsi que la régulation de populations d'organismes subordonnés (Kibblewhite *et al.*, 2008). Leur rôle est donc essentiel et, parmi ces organismes, les vers de terre en tant qu'ingénieurs du sol ont un impact primordial sur les processus de pédogenèse et le fonctionnement des sols au travers de leurs activités de bioturbation (Blouin *et al.*, 2013; Le Bayon *et al.*, 2021). De plus, ils présentent l'avantage d'être faciles à collecter et à reconnaître du point de vue de leur morphologie générale. Ainsi, l'identification des catégories écologiques de vers de terre (épigés, anéciques, endogés; Bouché, 1972; Bottinelli *et al.*, 2020) peut se réaliser au travers de critères simples de taille ou de couleur (OPVT, 2021), ce qui la rend accessible à un public relativement large. La détermination au genre voire à l'espèce nécessite quant à elle des outils et des connaissances plus

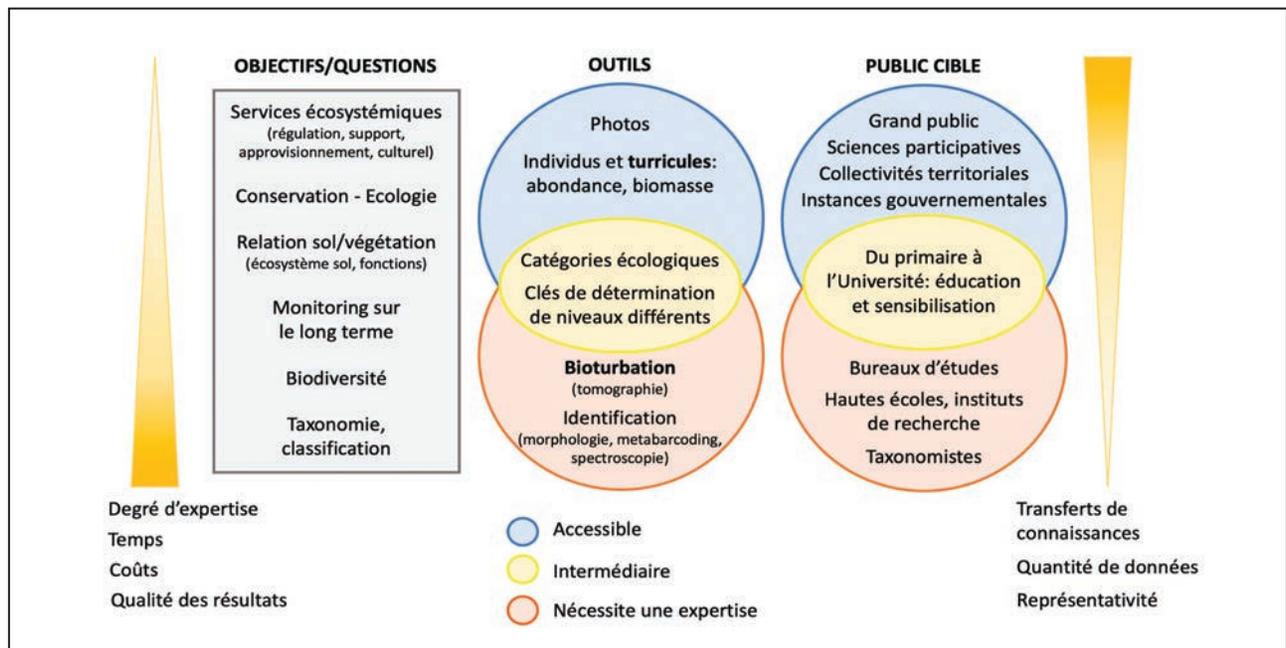
poussées et se limite par conséquent à un panel de personnes plus expérimentées. Plusieurs approches sont donc possibles avec ces animaux, depuis les sciences participatives par des particuliers (OPVT, 2021) à la recherche universitaire pour des spécialistes en taxonomie (Drilobase, 2021). Cet article a pour objectif de présenter une synthèse des techniques et outils actuels pertinents pour l'étude des communautés de vers de terre et leurs activités de bioturbation du sol en fonction des approches et des besoins des potentiels utilisateurs.

# 2. QUELLE EST LA QUESTION ? QUE SOUHAITE-T-ON ÉTUDIER ?

Pour étudier les communautés de vers de terre, il est essentiel d'identifier clairement l'objectif que l'on souhaite atteindre et en fonction duquel l'approche variera notamment en termes d'échelle, de qualité des mesures mais aussi de coûts. La *figure 1* donne un aperçu de ces différents aspects en présentant dans les grandes lignes les relations entre questions posées (objectifs de l'étude), outils à disposition et public cible. Les codes couleurs (bleu : accessible à tous, jaune : intermédiaire, orange : nécessite une expertise) permettent d'évaluer à la fois le degré de connaissances et de savoir-faire nécessaires, mais aussi les notions de temps investi par

**Figure 1** - Synthèse des différents outils à disposition pour étudier les vers de terre, en lien avec les questions posées et le public cible selon les niveaux d'expertise exigés. Les termes en gras indiquent les études indirectes (comme par exemple les traces d'activités que sont les déjections et les galeries).

**Figure 1** - Summary of the different tools to study earthworms, concerning the asked questions and the target audience according to the levels of expertise required. Words in bold indicate indirect studies (as for example traces of activities such as casts and burrows).



échantillon, de coûts relatifs aux techniques employées et de qualité des résultats obtenus. La distinction est faite également entre les études directes (comptages d'individus par exemple) et les études indirectes au travers des indices d'activité de vers de terre tels que les déjections et les galeries (termes en gras). La représentativité spatiale, le volume de données récoltées et le transfert de connaissances sont également indiqués. Cette figure sert de base de référence *aux sections 2.1 et 2.2.*

## 2.1 L'objectif détermine l'outil et le public cible

Les vers de terre sont de bons indicateurs de la qualité des sols au travers de leur implication dans des fonctions essentielles telles que la stabilité structurale ou encore les cycles de l'eau et des nutriments (Fründ *et al.*, 2011 ; Bünemann *et al.*, 2018 ; Creamer *et al.*, 2022). La collecte des vers de terre étant relativement aisée, ces organismes sont par conséquent de bons candidats pour répondre à des problématiques de biodiversité globale, mieux appréhender le fonctionnement des écosystèmes mais également participer à la surveillance de la qualité des sols ainsi qu'à la découverte de nouvelles espèces et l'incrémentation de bases de données de références taxonomiques (Drilobase, 2021).

### 2.1.1 Etudier la biodiversité des vers de terre grâce aux sciences participatives

S'agissant des services écosystémiques, les vers de terre sont des acteurs incontournables du maintien de la fertilité des sols au travers de leur activité de bioturbation, avec en ligne de mire plus particulièrement les services de régulation et d'approvisionnement (MEA, 2005). Les concepts de conservation des espèces ou encore de biodiversité sont par conséquent directement concernés, termes qui sont très percutants et relativement phares pour le grand public. Dans ce contexte, il est aisé de privilégier les formes de communication de ces enjeux lors de conférences, débats radio et/ou télévisés en mettant en avant les vers de terre. Ainsi, en 2011, le ver de terre a été élu animal de l'année par l'association de protection de la nature Pronatura en Suisse (Pronatura, 2011). Une telle popularité a permis au public de mieux connaître cet invertébré souvent discret qui est pourtant indispensable dans nos sols et de sensibiliser dans certains cas les collectivités territoriales du point de vue des traitements phytosanitaires en ville (jardins publics mais aussi collectifs ou privés ; Tresch *et al.*, 2019), des types de couverts végétaux à privilégier pour favoriser la macrofaune, etc. (TerresVivantes, 2021).

La sensibilisation du public permet de promouvoir les relations d'échanges avec les institutions scientifiques. Ces dernières peuvent ainsi bénéficier d'une aide bienvenue pour incrémenter les bases de données sur la répartition des vers

**Figure 2** - Tests à la bêche dans le cadre du projet Terres Vivantes. Les galeries de vers de terre sont bien visibles dans les mottes de terre (droite). Crédit photos : Claire Le Bayon.

**Figure 2** - Spade tests in the Terres Vivantes project. The earthworm galleries are well visible in the soil clods (right). Photo credit: Claire Le Bayon.



de terre. C'est notamment le cas en France de l'Observatoire Participatif des Vers de Terre (OPVT) lancé conjointement par le CNRS et l'Université de Rennes en 2011 (OPVT, 2021). Ce projet a pour but de recenser l'abondance et la biodiversité spécifique des vers de terre sur le territoire français. Les sites étudiés sont principalement liés à l'agriculture, la viticulture, l'agroforesterie mais aussi les jardins de particuliers. Les premières tendances de l'étude sur 731 sites indiquent une abondance moyenne de 264 individus au mètre carré sur le territoire français sur la période 2005-2015 (Nature France, 2021).

En Suisse, la biodiversité des vers de terre est encore mal connue au regard de ce qui est recensé du point de vue de la flore (Infoflora, 2021) et du reste de la faune (CSCF, 2021). Récemment, le projet Terres Vivantes (2019-2026) cible une vision de sciences participatives intégrant cette fois plus spécifiquement les acteurs du monde agricole. Financé entre autres par l'Office Fédéral de l'Agriculture (OFAG), il s'intéresse tout particulièrement à l'impact des pratiques culturelles sur les communautés de vers de terre. Sur la base du volontariat, et moyennant une compensation financière pour la mise à disposition de leurs parcelles, des agriculteurs se sont impliqués dans ce projet qui s'attache à résoudre des problématiques concrètes rencontrées sur le terrain, comme celle de la perte de matière organique dans les sols ou encore l'érosion (TerresVivantes, 2021). Dans ce type d'approche participative focalisée sur une problématique spécifique et des

besoins concrets, il est essentiel que la démarche fasse sens pour l'agriculteur (Scherrer et Fietier, comm. pers.) et qu'elle soit en lien direct avec leurs activités professionnelles. Pour ce faire, l'étude se concentre parmi d'autres variables sur l'abondance et la diversité des vers de terre, mais également sur leur activité de bioturbation au travers du suivi des déjections de surface, les turricules. Ces observations sont ensuite mises en relation avec la qualité structurale des sols et les pratiques culturales.

Ainsi, étudier la biodiversité des vers de terre au travers d'approches participatives permet, grâce à la mise en place d'outils simples, et dans l'idéal standardisés, d'obtenir une grande quantité de données à moindre coût de temps et d'investissement. Ces sciences citoyennes s'adressent au grand public au sens large (les retraités sont particulièrement actifs dans ces réseaux; Aebi, comm. pers.), mais également à des corps de métiers tels que les agriculteurs ou encore des bureaux d'études et des collectivités territoriales. Elles peuvent également servir de base à des projets pédagogiques innovants pour des classes d'élèves voire des enseignements plus poussés dans les Hautes Ecoles et Universités.

### 2.1.2 Biodiversité et fonctions du sol : l'intérêt des kits pédagogiques

Biodiversité et approche fonctionnelle se réalisent la plupart du temps à l'échelle de l'écosystème, et les vers de terre représentent un excellent indicateur des relations entre le

**Figure 3** - Atelier découverte des vers de terre pour les seniors (Université du 3<sup>e</sup> âge, Neuchâtel).

Crédit photos: Laure Chappuis Sandoz.

**Figure 3** - Workshop on earthworms for seniors (University of the Third Age, Neuchâtel). Photo credit: Laure Chappuis Sandoz.



sol et la végétation en tant qu'ingénieur de l'écosystème. Les formes d'humus sont par ailleurs le reflet de cette approche fonctionnelle, notamment du point de vue de l'intégration et du recyclage de la matière organique, et ce quel que soit le milieu étudié. L'activité des vers de terre et les divers processus et fonctions dans lesquels ils sont impliqués jouent en effet un rôle majeur dans la structure du sol. Cette dernière peut être appréhendée sur le terrain au travers de la forme, de la taille et de la stabilité des agrégats dans l'horizon organo-minéral de surface. Pour ce faire, l'Humus Index est particulièrement adapté aux sols forestiers (Ponge *et al.*, 2002) et met en avant la facilité d'approche de cette zone critique d'échanges d'énergie et de matières, où les vers de terre sont les acteurs privilégiés. La gamme de compétences nécessaires pour ce niveau d'expertise intermédiaire varie grandement selon le degré de précision que l'on souhaite atteindre (*Figure 1*) et c'est la raison pour laquelle l'enseignement est selon toute vraisemblance le meilleur moyen d'aborder ce niveau. En effet, des écoles maternelles à l'Université, l'apprentissage scolaire de la biodiversité des vers de terre peut être adapté à tous les niveaux, depuis le prélèvement et la simple observation de ces animaux à l'utilisation de clés de détermination. Des kits pédagogiques existent sur le sol et ses organismes (FRAPNA, 2009; WWF, 2016; CARABE, 2021) et des clés simplifiées de détermination de vers de terre sont également disponibles en ligne notamment pour la France, le Royaume-Uni et l'Irlande (OPVT, 2021; ESB, 2021). Elles sont tout à fait utilisables pour déterminer facilement les catégories écologiques de vers de terre grâce à des critères simples tels que la couleur, la taille, la position du clitellum, etc. Des ateliers de découverte et d'initiation sont régulièrement organisés dans les écoles, depuis la maternelle au lycée, et peuvent être ainsi directement intégrés au programme d'études en biologie et Sciences de la Vie et de la Terre (du collège au Bachelor/Licence universitaire), notamment lors d'excursions et de travaux pratiques. En Suisse, des formations d'adultes sont également possibles, à la fois pour les enseignants (CRB, 2021) mais également pour les retraités toujours très actifs, notamment au sein de l'Université du 3<sup>e</sup> âge (U3a Neuchâtel, *Figure 3*).

### 2.1.3 Monitoring et taxonomie : une affaire de spécialistes

S'agissant d'études sur le long terme de type monitoring intégrées dans des programmes de recherche fondamentale ou appliquée (*Figure 1*, niveau nécessitant une expertise), un degré de formation d'études supérieures (par exemple, Bachelor/Licence universitaire en 3<sup>e</sup> année) est généralement nécessaire à l'identification des vers de terre. Il s'agit en effet non seulement de se former aux clés de détermination usuelles (Bouché 1972; Sims et Gerard, 1999; Csuzdi et Zicsi, 2003; Blakemore, 2008; pour les plus connues en Europe) mais également de maîtriser les outils d'ADN metabarcoding et de

séquençage (Bienert *et al.*, 2012) ou de spectroscopie en moyen infrarouge (MIR; Pham *et al.*, 2021) ainsi que les traitements statistiques correspondants. Les publications scientifiques qui en découlent visent par conséquent un public averti, depuis les bureaux d'études et institutions gouvernementales en charge de suivi d'écosystèmes et de préservation d'habitats jusqu'aux unités de recherche spécialisées dans la taxonomie des vers de terre à l'échelle mondiale et la mise en place de bases de données de références (Cameron *et al.*, 2016; Rutgers *et al.*, 2016; Drilobase, 2021; Csuzdi, 2021; Phillips *et al.*, 2021). À ce jour, 23 familles, près de 400 genres et plus de 5 300 espèces de vers de terre ont été identifiés à l'échelle mondiale (Drilobase, 2021).

En France, un inventaire de la communauté de vers de terre a été réalisé pour la région Bretagne (Programme RMQS BioDiv; Cluzeau *et al.*, 2009) entre 2006 et 2007, et a ensuite été étendu à l'échelle nationale (projet de Réseau de Mesures de la Biodiversité du Sol, RMQS2 2016-2027; Jolivet *et al.*, 2018). En Suisse, une grande campagne a été effectuée entre 1991 et 1994 sur mandat de 9 cantons et de l'Office Fédéral de l'Environnement. Elle a été conduite par des chercheurs expérimentés et s'est limitée à un territoire ciblé, à savoir 91 prairies permanentes du plateau suisse situées entre 400 et 800 m d'altitude (Cuendet *et al.*, 1997). Un total de 23 espèces a été recensé pour une biomasse de vers de terre variant entre 130 et 515 g/m<sup>2</sup>, avec une médiane à 301 g/m<sup>2</sup>. Les résultats obtenus mettent également en avant le fait que les variations sont largement dépendantes du mode d'exploitation des prairies permanentes : la fertilisation par ajout de purin et de lisier augmente systématiquement la biomasse des vers de terre, alors que l'intensité de la pâture n'a aucun effet significatif. Suite à cette étude, le canton de Berne a mis en place en 1998 un réseau de surveillance des communautés de vers de terre au niveau cantonal. D'autres pays, comme les Pays-Bas (Programme BISQ - Biological Indicators of Soil Quality), ont également intégré les vers de terre comme paramètres de surveillance de la qualité de leurs sols (Pulleman *et al.*, 2012). À l'échelle européenne, le projet LUCAS (Land Use and Coverage Area Frame Survey) présente également un volet biologie dont un des axes concerne les vers de terre pour l'année 2018; les données ne sont pas publiées à ce jour (Orgiazzi *et al.*, 2018).

### 2.2. L'objectif et le public cible déterminent l'outil

Les outils à disposition pour étudier la biodiversité des vers de terre sont variés et dépendent avant tout du but et de la précision de l'approche recherchée (Butt, 2009). Cela implique par conséquent de connaître et de définir explicitement les questions de recherche en amont. D'autres outils complémentaires permettent de faire le lien entre l'activité

biologique des vers de terre, voire des organismes du sol en général, et le fonctionnement de l'écosystème (cf. 2.2.3).

L'étude des vers de terre peut se dérouler par le biais d'études directes (prélèvement d'individus, comptage, pesée, identification) ou indirectes en se focalisant sur certaines traces laissées par les vers de terre (déjections, galeries, ADN). Si les premières donnent une information précise, les traces d'activité de vers de terre restent encore à ce jour délicates du point de vue de leur mise en relation avec les communautés en place. Les études directes sont par conséquent souvent privilégiées. Pour l'étude de la biodiversité globale par le grand public ou les sciences participatives, des techniques simples comme le tri manuel des vers présents dans un cube de sol ou encore l'extraction à la moutarde ou au jus d'oignon sont facilement accessibles et relativement aisées à mettre en œuvre (cf. 2.2.1). Elles permettent d'informer et de sensibiliser le public sur le rôle des communautés de vers de terre dans le fonctionnement de l'écosystème sol. De plus, elles présentent l'avantage de pouvoir relâcher les vers de terre une fois comptés, pesés et rincés à l'eau claire. Les approches ciblant un monitoring ou une identification taxonomique à l'espèce requièrent quant à elles des techniques plus élaborées permettant de garantir une plus grande fiabilité et reproductibilité des résultats (cf. 2.2.2). Dans ce cadre, les méthodes standardisées doivent être privilégiées. Ces techniques nécessitent en revanche le sacrifice des individus collectés pour permettre une détermination ultérieure.

### 2.2.1 Techniques d'extraction de vers de terre

Les techniques d'extraction de vers de terre sont variées et cela a l'avantage de pouvoir être pratiqué par une gamme d'intervenants relativement vaste tout en assurant une comparaison possible, même si des biais sont inévitables. La première partie du *tableau 1* présente les techniques d'extraction les plus couramment utilisées et citées dans la littérature, une estimation des coûts engendrés (temps, financier) ainsi que leurs principaux avantages et inconvénients.

Les produits chimiques sont les plus couramment employés, qu'ils soient issus de l'industrie chimique (le formaldéhyde et l'allyl isothiocyanate AITC) ou du commerce (la moutarde, sous forme de condiment ou de farine, le jus d'oignon obtenu par extraction). Le formaldéhyde est toxique et interdit d'usage dans plusieurs pays car cancérigène et mutagène avéré pour l'homme et néfaste pour l'environnement (INRS, 2021). L'AITC est quant à lui potentiellement irritant mais reste une alternative moins toxique que le formaldéhyde (Zaborski, 2003; Pelosi *et al.*, 2009). La moutarde ou l'oignon ont démontré leur efficacité (Lawrence et Bowers, 2002; Singh *et al.*, 2016, 2018) mais restent plus aléatoires du point de vue de la préparation des solutions de départ (les concentrations en substances irritantes pouvant varier d'une fois à l'autre selon le produit de base utilisé) et rendent ainsi le protocole d'extraction moins rigoureux. De plus, quelle que soit la méthode d'extraction chimique utilisée,

le facteur limitant le plus contraignant reste la nécessité d'avoir à proximité un point d'eau; en effet, sur une surface d'un mètre carré, pas moins de 30 litres d'eau sont déversés, sans tenir compte du rinçage de la surface. Outre cette contrainte, une forte teneur en argile, un sol compacté, un terrain en pente ou encore le fait de travailler dans une réserve naturelle ne permettent pas toujours d'utiliser ces méthodes. Par conséquent, selon le site d'étude, il est nécessaire d'adapter la méthode. En zone alluviale par exemple, la méthode de la moutarde est particulièrement efficace au regard de la texture particulièrement sableuse et limoneuse (Bullinger *et al.*, 2012), alors qu'en sols urbains, l'AITC ou la méthode électrique sont à privilégier et montrent des résultats similaires (Pelosi *et al.*, 2009).

Le tri manuel est souvent réalisé conjointement avec l'extraction chimique, avant ou après application du produit sur la surface (Andriuzzi *et al.*, 2017). Il permet notamment de récupérer des individus (la plupart du temps des endogés) qui restent souvent piégés dans le réseau racinaire des plantes, assurant ainsi une extraction la plus exhaustive possible. Des tests sur plusieurs parcelles agricoles ont permis de prouver l'efficacité de la combinaison oignon + tri manuel au détriment du tri manuel seul ou de l'oignon seul (Fischer, 2021; données non publiées). Le tri manuel est toutefois la seule alternative possible dans des milieux dépourvus de points d'eau proches, dans des milieux difficilement accessibles, très en pente et peu propices à l'utilisation de solutions liquides comme c'est le cas en haute montagne (Tatti, 2016).

L'extraction des vers de terre grâce aux vibrations (Catania, 2008) ou par électrisation (Schmidt, 2001; Pelosi *et al.*, 2009) est également utilisée. L'avantage est que ces systèmes perturbent très peu le milieu environnant et sont donc tout à fait pertinents dans des milieux sensibles tels que les réserves naturelles. Un inconvénient majeur toutefois est le coût d'achat de l'appareil au départ, ou de sa construction (environ 3 000,00 € pour un extracteur électrique), et son inefficacité lorsque le sol est trop sec (Eisenhauer *et al.*, 2008). De plus, l'utilisation d'électricité nécessite une certaine protection pour éviter tout risque d'électrocution car l'ampérage est très élevé (bottes en caoutchouc, éviter de faire de grandes enjambées). L'appareil Kempton (Coja *et al.*, 2008), qui est proche d'un extracteur Berlese, est quant à lui efficace pour extraire les vers de terre mais il nécessite de prélever une colonne de sol dans le milieu (souvent 25 cm de côté, jusque 50 cm de profond), ce qui n'est pas toujours envisageable.

### 2.2.2 Quelles variables pour quelles réponses ?

L'abondance et la biomasse des vers de terre sont les deux variables les plus simples à mesurer sur le terrain et sont donc couramment utilisées dans la plupart des projets de sciences participatives. Un autre paramètre à prendre en compte lors des prélèvements est la proportion de vers de terre juvéniles que l'on peut facilement reconnaître à l'œil nu par l'absence de clitellum.

En effet, les juvéniles présentent des comportements différents de ceux qu'ils adoptent au stade adulte. Par exemple, un juvénile de *Lumbricus terrestris* a un comportement épigé alors qu'adulte, il a tendance à vivre en quasi-permanence dans sa galerie en U (Lee, 1985 ; Edwards et Bohlen, 1996).

Essentielle à connaître pour mieux comprendre non seulement un état ponctuel mais également l'évolution de la composition des communautés, la diversité spécifique apporte également des informations cruciales du point de vue du fonctionnement du sol. En effet, certaines espèces de vers de terre sont reconnues pour jouer des rôles particuliers ou tolérer des conditions environnementales spécifiques (Lee, 1985 ; Edwards et Bohlen, 1996). Ainsi, l'espèce *Lumbricus rubellus* est connue pour être pionnière dans des milieux souvent perturbés (Zorn et al., 2005 ; Bullinger et al., 2012). Des espèces peuvent aussi caractériser des conditions édaphiques particulières telles que le degré d'humidité du sol : selon Bouché (1972), *Octolasion cyaneum* est une espèce typique des sols humides, tandis qu'*Allolobophora cupulifera* et *Aporrectodea longa ripicola* affectionnent les milieux ripicoles et sont toutes deux qualifiées d'espèces hygrophiles. L'espèce *Allolobophora chlorotica* est connue pour accentuer la densité du sol, jouant ainsi un rôle non négligeable sur la structure et la porosité (Milleret et al., 2009 ; Kohler-Milleret et al., 2013).

Il est donc essentiel dans le contexte d'une recherche fondamentale de pouvoir déterminer les individus au minimum au niveau de la catégorie écologique, au moins dominante si on se réfère aux récents travaux de Bottinelli et al. (2020), voire à l'espèce, certaines techniques le permettant à la fois sur des adultes et des juvéniles (Tableau 1, seconde partie). Toutefois, elles engendrent la plupart du temps le sacrifice des organismes étudiés et leur conservation pose également question pour la préservation sur le long terme d'espèces types qui puissent servir de référence pour des études futures (Sherlock, 2018).

L'utilisation de clés basées sur des critères morphologiques est une des méthodes d'identification les plus courantes et permet de valider celles plus récentes impliquant par exemple des outils moléculaires. Peu coûteuses, elles sont sujettes parfois à des erreurs ou des imprécisions, voire à l'impossibilité d'identifier l'espèce pour les individus juvéniles. Les méthodes d'identification les plus onéreuses sont celles utilisant l'imagerie numérique, la microtomographie, la spectroscopie MIR et les analyses ADN (tissus de ver de terre ou échantillons de sol). Ces deux dernières sont complémentaires car elles permettent de prendre en compte les effets de l'habitat « sol » sur la composition biogéochimique des vers de terre en plus de l'identification de l'appartenance à une espèce (Pham et al., 2021). En contrepartie de leur coût, elles apportent une précision sur les mesures et éliminent quasiment tout risque d'erreur. Réservées à un public d'initiés, ces techniques de pointe offrent une grande qualité de résultats et permettent aux spécialistes du domaine de progresser dans l'étude des vers de terre, de la

communauté à la diversité spécifique en passant par l'activité de bioturbation (cf. 2.2.3.2).

## 2.2.3 L'activité biologique : le lien entre communautés de vers de terre et fonctions du sol

Etudier l'activité des organismes est un moyen d'aborder le fonctionnement d'un écosystème et en particulier les fonctions du sol. La gamme des outils à disposition est relativement large, les techniques les plus couramment utilisées sont présentées dans le Tableau 2 avec les coûts estimés ainsi que leurs avantages et inconvénients. Vis-à-vis des vers de terre, ce sont des études essentiellement indirectes au travers des traces laissées pas ces animaux (déjections, galeries, ADN) ou alors des méthodes en lien avec la mesure de la dégradation de la matière organique (Bait lamina, sachets de litière, cottons trip, etc.) impliquant également d'autres organismes vivants.

### 2.2.3.1 Sur le terrain

Les structures biogéniques fabriquées par les vers de terre sont facilement reconnaissables au champ et constituent par conséquent un moyen usuel de mettre en évidence l'activité des vers de terre. Dans le cadre du projet Terres Vivantes (TerresVivantes, 2021), le comptage et la pesée des turricules ont été testés et il est rapidement apparu que la distinction d'un turricule parmi un amoncellement de déjections était source de subjectivité (Figure 4). De plus, les vers de terre anéciques fabriquent leurs turricules en plusieurs étapes, parfois sur plusieurs jours et en modifiant par leurs passages successifs tout ou partie de la déjection précédemment émise ; il est donc délicat d'individualiser chaque turricule. Pour éviter toute confusion, la masse des turricules doit être le critère à privilégier dans ce cas de figure. Outre l'activité de surface, il est également envisageable d'observer voire de quantifier la formation de galeries de vers de terre *in situ*. Au travers du test à la bêche qui permet d'évaluer la structure d'un sol (Ball et al., 2007 ; Guimarães et al., 2011), une étude dans la motte du réseau de galeries (nombre de galeries, longueur, diamètre, etc. ; Figure 4) ou encore des déjections peut être intéressante mais elle reste informative car les techniques d'imagerie par tomographie à rayons X permettent un degré de précision plus poussé. Ces dernières peuvent être pratiquées sur des colonnes de sols non remaniées prélevées au champ et analysées au laboratoire (cf. 2.2.3.2).

En complément de ces approches ciblées sur les vers de terre, des mesures plus générales de l'activité biologique sont disponibles, comme celles permettant par exemple la mesure (directe ou indirecte) de la dégradation de la matière organique. Le test du Bait lamina (von Törne, 1990 ; Kratz, 1998 ; Beyaert et Fox, 2006 ; Römbke, 2014 ; ISO, 2016 ; Figure 5) permet d'étudier l'activité alimentaire des organismes édaphiques *in situ*, en particulier mais pas exclusivement celle de la méso- et macrofaune comme les vers de terre. Des bandelettes de

**Tableau 1** - Synthèse des techniques les plus courantes utilisées dans le prélèvement et l'identification des vers de terre. Les coûts présentés ne concernent que les consommables usuels, sans prise en compte de l'achat d'équipement.

**Table 1** - Summary of the most common techniques used in the collection and identification of earthworms. The costs presented concern only the usual consumables, without considering the purchase of equipment.

Technique	Méthode usuelle	Coût estimé par échantillon	Avantages	Inconvénients	Références présentant et/ou comparant les techniques
<b>EXTRACTION</b>					
<b>Vibrations</b>	Bois dans le sol frotté par une plaque de métal	Préparation : 5 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 15 min/m <sup>2</sup> Finance : 0 €/m <sup>2</sup>	Rapide, peu coûteux	Difficile de standardiser la méthode	Catania (2008)
<b>Moutarde</b>	Condiment ou farine à diluer dans de l'eau	Préparation : 5 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 45 min/m <sup>2</sup> Finance : 0,20 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux Achat accessible à tous Possibilité de relâcher les vers de terre après extraction	Difficile de standardiser la méthode selon l'origine du produit	Gunn (1992) Lawrence et Bowers (2002) Starking et Roloff (2019)
<b>Oignon</b>	Jus d'oignon dilué dans de l'eau	Préparation : 15 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 45 min/m <sup>2</sup> Finance : 0,20 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux Achat accessible à tous Possibilité de relâcher les vers de terre après extraction	Difficile de standardiser la méthode selon l'origine du produit Coûteux en temps de préparation pour extraire le jus d'oignon	Singh <i>et al.</i> (2016, 2018)
<b>AITC allyl isothiocyanate</b>	Concentration comprise entre 0,25 et 4 mM	Préparation : 10 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 45 min/m <sup>2</sup> Finance : 0,10 €/m <sup>2</sup>	Méthode standardisée	Potentiellement toxique pour l'environnement, effet à étudier. Irritant pour l'homme	Zaborski (2003) Pelosi <i>et al.</i> (2009) ISO (2018)
<b>Formaldéhyde</b>	Solution diluée entre 0,25 % et 1,6 %	Préparation : 5 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 45 min/m <sup>2</sup> Finance : 0,20 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux	Toxique, cancérigène Atteinte à la santé des vers de terre : impossible de les relâcher	Bouché et Aliaga (1986) ISO (2004)
<b>Tri manuel</b>	Cube de sol extrait à la bêche (30 x 30 x 30 cm)	Préparation : 5 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 10 min/m <sup>2</sup> Finance : 0 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux	Nécessite de pouvoir extraire un cube de sol : pas toujours possible selon les milieux (accès, réserve naturelle, etc.) Sous-estime les anéciques	Bouché et Aliaga (1986)
<b>Électricité</b>	Courant : 2 A, 250 V jusque 7,5 A, 600V	Préparation : 10 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 30-40 min/m <sup>2</sup> Finance : 2 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux Perturbe très peu le milieu	Sous-estime les espèces endogées Dangerosité de la technique selon l'humidité du milieu Nécessite des conditions d'humidité minimales Investissement coûteux au départ	Schmidt (2001) Pelosi <i>et al.</i> (2009)
<b>Chaleur et lumière</b>	Kempson, type extraction Berlese Extraction d'un monolithe de sol (50 x 25 x 25 cm)	Préparation : 5 min <i>In situ</i> : 10 min Finance : 1 €/échantillon	Peu coûteux	Perturbe le milieu Impossible à appliquer dans les environnements protégés Investissement coûteux au départ pour l'extracteur Kempson	Coja <i>et al.</i> (2008)

**Tableau 1 (suite)** - Synthèse des techniques les plus courantes utilisées dans le prélèvement et l'identification des vers de terre. Les coûts présentés ne concernent que les consommables usuels, sans prise en compte de l'achat d'équipement.

**Table 1** - Summary of the most common techniques used in the collection and identification of earthworms. The costs presented concern only the usual consumables, without considering the purchase of equipment.

Technique	Méthode usuelle	Coût estimé par échantillon	Avantages	Inconvénients	Références présentant et/ou comparant les techniques
<b>IDENTIFICATION</b>					
<b>Clés d'identification taxonomique</b>	Identification grâce à des critères morphologiques	Préparation : 2 min/ind Finance : dépend de l'expérience du taxonomiste	Permet de mesurer des traits individuels (longueur, masse, diamètre, etc.)	Long et nécessite une formation préalable Difficulté voire impossibilité d'identifier les juvéniles	Bouché (1972) Sims et Gerard (1999) Csuzdi et Zicsi (2003) Blakemore (2008)
<b>Spectroscopie MIR et NIRS</b>	Analyse sur des vers de terre (MIR) ou sur des structures biogéniques (NIRS)	Préparation : 5 min/ind <i>In situ</i> : 10 min/m Finance : 5 à 10 €/échantillon selon la technique	Rapide Complémentaire aux outils moléculaires La spectroscopie MIR apporte une plus-value sur l'écologie	Difficile à utiliser dans certains contextes Nécessite une expertise pointue dans les analyses de données	Pham <i>et al.</i> (2021) Bottinelli <i>et al.</i> (2013) Zangerlé <i>et al.</i> (2014, 2016) Dominguez-Haydar <i>et al.</i> (2020)
<b>Reconnaissance par imagerie</b>	Identification basée sur l'imagerie numérique	Préparation : 5 min/ind <i>In situ</i> : 10 min/m Finance : 1 €/échantillon	Peu coûteux Rapide Permet de préserver les organismes vivants	Nécessite une expertise pointue dans les analyses de données et l'utilisation du modèle	Anleeb <i>et al.</i> (2021)
	Microtomographie sur spécimens de collection colorés à l'I <sub>2</sub> K	Préparation : 5 min/ind <i>In situ</i> : - Finance : 20 €/échantillon	Excellente résolution (2D, 3D) Possibilité de voir les organes internes sans dissection	Cher Nécessite une expertise pointue dans les analyses de données Les animaux sont sacrifiés	Fernandez <i>et al.</i> (2014)
<b>DNA barcoding</b>	Analyses sur des vers de terre (ADNmt 16S, 18S et COI) ou sur des échantillons de sol (ADN environnemental)	Préparation : 10 min/échantillon <i>In situ</i> : 20-40 min/m <sup>2</sup> selon la technique d'extraction Finance : 25 €/échantillon	Rapide Demande peu d'expertise de terrain	Cher Nécessite une expertise pointue dans les analyses et le traitement du séquençage Les animaux sont sacrifiés	Pop <i>et al.</i> (2003, 2007) Chang et James (2011) Bienert <i>et al.</i> (2012) Jackson <i>et al.</i> (2017)

PVC perforées contenant un appât sont placées dans le sol : plus les organismes sont actifs et nombreux, plus l'activité de nutrition est élevée. Les sachets de litière (Beyaert et Fox, 2006), de thé (Keuskamp *et al.*, 2013) ou encore les bandes de coton (cotton strips; Latter *et al.*, 1988; Colas *et al.*, 2019; Sanyal *et al.*, 2020) représentent également des moyens relativement simples d'aborder la décomposition de la matière organique mais n'impliquent pas uniquement les vers de terre (Figure 5).

### Au laboratoire

L'étude de colonnes de sol reconstituées (Kohler-Milleret *et al.*, 2013; Amossé *et al.*, 2015; Schomburg *et al.*, 2019) ou prélevées *in situ* (Lienur *et al.*, 2017) apporte des informations précises sur l'activité de bioturbation des vers de terre. Les galeries et les déjections peuvent être ainsi analysées grâce à des outils puissants d'imagerie tels que la tomographie à rayons X (Capowiez *et al.*, 1998, 2011, 2021; Amossé *et al.*, 2015;

**Tableau 2** - Synthèse des techniques les plus courantes utilisées pour étudier l'activité biologique des sols.**Table 2** - Summary of the most common techniques used to study soil biological activity.

Technique	Méthode usuelle	Coût estimé par échantillon	Avantages	Inconvénients	Références présentant et/ou comparant les techniques
<b>Turricules</b>	Comptage Pesée	Préparation : 0 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 10 min/m <sup>2</sup> Finance : 0 €/m <sup>2</sup>	Rapide et facile à mettre en place	Activité corrélée à la pluviométrie Parfois difficile de distinguer les anciens turricules	Binet et Le Bayon (1999) Le Bayon <i>et al.</i> (2002)
	Stabilité structurale	Préparation : 10 min Protocole : 2-5 min Finance : 2 €/échantillon	Permet de lier activité lombricienne et propriété du sol Méthode standardisée	Investissement coûteux au départ pour l'appareil	Schomburg <i>et al.</i> (2019)
	Rock Eval	Préparation : 10 min Protocole : 15 min/échantillon Finance : 20 €/échantillon	Permet de discriminer l'origine des agrégats Important en recherche fondamentale Méthode standardisée	Nécessite une expertise et l'accès à l'appareil	Sebag <i>et al.</i> (2006) Schomburg <i>et al.</i> (2018)
<b>Bait lamina</b>	Activité alimentaire par comptage du nombre d'appâts consommés	Préparation : 10 min/bandelette <i>In situ</i> : 10 min/m <sup>2</sup> Finance: 3 €/ bandelette	Peu coûteux Méthode standardisée Méthode fonctionnelle (proxy pour la dégradation de la matière organique) Réponse rapide (10 à 14 jours en milieu tempéré) Simple à appliquer et à interpréter	Nécessite un matériel de base spécifique Doit rester en place plusieurs jours Implique de ne pas perturber le milieu pendant plusieurs jours	von Törne (1990) Kratz (1998) Römbke (2014) ISO (2016)
<b>Sachets de litière</b>	Différence de biomasse	Préparation : 30 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 15 min/m <sup>2</sup> Finance : 5 €/m <sup>2</sup> (selon la taille du maillage)	Peu coûteux Facile d'analyse Représentatif de la litière en place, proche de la réalité de terrain	Long à préparer Risque de perte de matériel lors du transport Doit rester en place plusieurs jours Implique de ne pas perturber le milieu pendant plusieurs jours	Karberg <i>et al.</i> (2008)
<b>Sachets de thé</b>	Différence de biomasse	Préparation : 0 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 10 min/m <sup>2</sup> Finance : 1 €/m <sup>2</sup>	Peu coûteux Facile d'analyse	Peu représentatif de la réalité de terrain car très appétant pour les organismes Doit rester en place plusieurs jours Implique de ne pas perturber le milieu pendant plusieurs jours	Keuskamp <i>et al.</i> (2013)
<b>Cotton strip</b>	Résistance à la traction	Préparation : 15 min/m <sup>2</sup> <i>In situ</i> : 10 min/m <sup>2</sup> Test de résistance : 10-15 min/échantillon Finance : 5 €/m <sup>2</sup>	Méthode standardisée Facile d'emploi	Nécessite une expertise et l'accès à l'appareil de test de résistance Peu représentatif de la réalité de terrain car très appétant pour les organismes Doit rester en place plusieurs jours Implique de ne pas perturber le milieu pendant plusieurs jours	Latter <i>et al.</i> (1988) Colas <i>et al.</i> (2019) Sanyal <i>et al.</i> (2020)

**Tableau 2 (Suite)** - Synthèse des techniques les plus courantes utilisées pour étudier l'activité biologique des sols.**Table 2** - Summary of the most common techniques used to study soil biological activity.

Technique	Méthode usuelle	Coût estimé par échantillon	Avantages	Inconvénients	Références présentant et/ou comparant les techniques
Tomographie CT	Analyse d'images sur échantillons non remaniés <i>in situ</i> ou en microcosmes	Préparation et prélèvement : 15-30 min selon la méthode de prélèvement <i>In situ</i> : 30 min/m <sup>2</sup> Au laboratoire : 15 min/colonne Analyse : variable selon la précision souhaitée Finance : 40-80 € / échantillon selon la précision souhaitée	Méthode standardisée Précision et résolution optimales Reconstitution de réseau de galeries, calculs par analyse d'image Analyses d'agrégats de tailles variables	Coûteux Nécessite une expertise et l'accès à l'appareil	Capowiez <i>et al.</i> (1998, 2011, 2021) Amossé <i>et al.</i> (2015) Lienur <i>et al.</i> (2017) Schomburg <i>et al.</i> (2019) Le Bayon <i>et al.</i> (2020)

**Figure 4** - Dans une pelouse urbaine (haut, gauche), en prairie temporaire (haut, droite) ou en forêt (bas, gauche), il est difficile d'individualiser les déjections produites par les vers de terre. Les galeries d'anéciques (bas, droite) sont faciles à identifier ; en haut de la photo à gauche, on aperçoit un cocon de ver de terre. Crédit photos: Claire Le Bayon et Valentine Gerber.

**Figure 4** - In an urban lawn (top left), in temporary grassland (top right) or in a forest (bottom left), it is difficult to identify the droppings produced by earthworms. The galleries of anecdotics (bottom right) are easy to identify; at the top of the photo on the left, an earthworm cocoon can be seen. Photo credit: Claire Le Bayon and Valentine Gerber.



Lienur *et al.*, 2017; Schomburg *et al.*, 2019). Il est alors possible de reconstituer le réseau 3D de galeries de vers de terre, d'étudier l'architecture de ces réseaux mais aussi d'évaluer leur connectivité et la porosité de l'échantillon. Par cette technique d'imagerie, il est également possible de suivre l'évolution des galeries dans le temps au sein d'un même échantillon de sol (4D

monitoring). La *figure 6* montre bien par exemple la différence de comportement des vers de terre endogés *Allolobophora chlorotica* et *Aporrectodea rosea*, par rapport à la colonne témoin sans vers de terre.

De récentes recherches apportent des compléments sur l'activité des vers de terre et notamment leur rôle

**Figure 5** - Quelques techniques pour étudier l'activité biologique. De gauche à droite : Bait lamina, sachets à litière de différents maillages (de 1 à 4 mm, parfois combinés comme ici), sachet de thé.

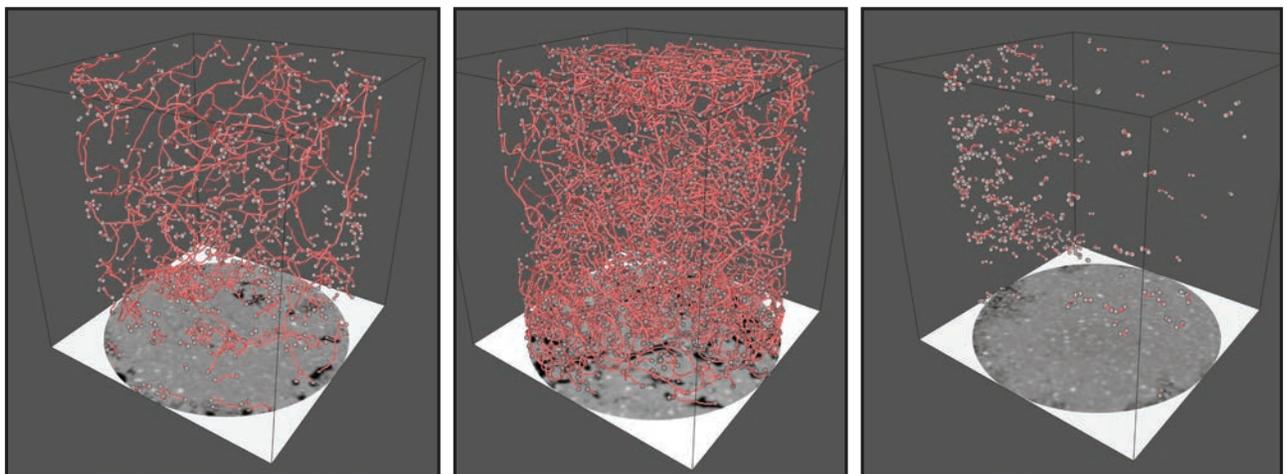
Crédit photos : Sophie Campiche, Valentine Gerber et Claire Le Bayon.

**Figure 5** - Some techniques for studying biological activity. From left to right : Bait lamina, litter bags of different mesh sizes (from 1 to 4 mm, sometimes combined like here), tea bag. Photo credits : Sophie Campiche, Valentine Gerber and Claire Le Bayon.



**Figure 6** - Images 3D de colonnes de sol urbain reconstituées, avec vers de terre (gauche : *Aporrectodea rosea*, centre : *Allolobophora chlorotica* ; 3 individus de chaque espèce par colonne de sol, 5 répliques, 3 mois d'incubation), ou sans ver de terre (droite). Sur ces reconstructions 3D, les galeries des vers de terre sont représentées par des tubes (squelettisation) pour mieux les visualiser et les caractériser. Crédit photos : Pascal Turberg.

**Figure 6** - 3D images of reconstructed urban soil columns with earthworms (left: *Aporrectodea rosea*, centre: *Allolobophora chlorotica*; three individuals per soil column for each species, 5 replicates, 3 months of incubation), or without earthworms (right). On these 3D reconstructions, the earthworm galleries are represented by tubes (skeletonisation) to better visualise and characterise them. Photo credit: Pascal Turberg.



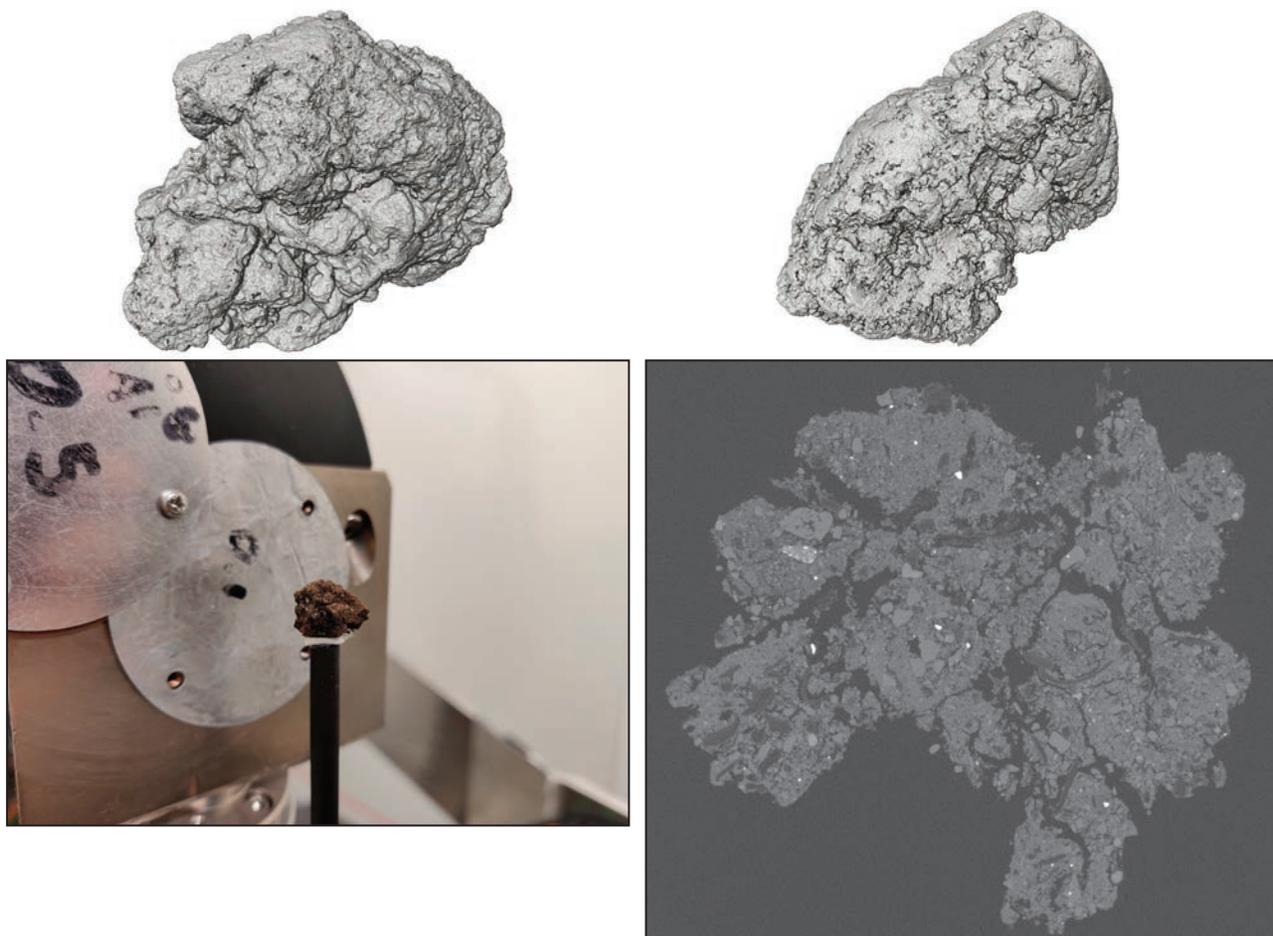
d'intégration de la matière organique à la matrice minérale. Elles permettent de discriminer visuellement et par analyse d'image les agrégats fabriqués par des vers de terre des agrégats contrôlés (Figure 7). Il est clairement visible que le turricule de *Lumbricus terrestris* présente un aspect plus arrondi et modelé que l'agrégat de sol qui n'est pas passé dans le tractus digestif d'un ver de terre. Il est également possible par ces techniques d'imagerie d'analyser la composition des agrégats, par exemple leurs proportions en grains minéraux, en pores, en matière organique et en matrice fine (Le Bayon et al., 2020). Ces résultats préliminaires sont encourageants et laissent présager un bel avenir à ces techniques d'imagerie non invasives à haute résolution.

De plus, l'identification de l'origine des agrégats est rendue possible grâce à la pyrolyse Rock Eval (Sebag et

al., 2006) qui indique clairement que la nature chimique des matières organiques contenues dans les agrégats diffère selon qu'elles soient d'origine racinaire (majoritairement des exsudats) ou issues des vers de terre (principalement le mucus ; Schomburg et al., 2018). La spectroscopie NIRS permet également de discriminer dans certains cas les galeries fabriquées par des vers de terre (Zangerlé et al., 2016) ou d'estimer l'âge des déjections (Zangerlé et al., 2014). Toutefois, les résultats dépendent du contexte et nécessitent des investigations plus poussées (Bottinelli et al., 2013 ; Dominguez-Haydar et al., 2020). C'est le cas notamment dans les sols très riches en carbonates qui brouillent le signal et engendrent un bruit de fond trop conséquent (Shomburg, données non publiées).

**Figure 7** - Haut : Représentation en volume par X-ray CT à haute résolution d'un turricule de ver de terre *Lumbricus terrestris* (gauche) et d'un agrégat de sol (droite). Bas : Un agrégat biomacrostructuré (> 4 mm) issu d'un horizon A en cours de mesure par microtomographie (gauche) et l'image de sa structure interne en coupe 2D transversale (droite). Crédit photos: Pascal Turberg.

**Figure 7** - Top: High resolution X-ray CT volume representation of an earthworm *Lumbricus terrestris* surface-cast (left) and a soil aggregate (right). Bottom: A biomacrostructured aggregate (> 4 mm) from an A horizon being measured by microtomography (left) and the image of its internal structure in 2D transverse section (right). Photo credit: Pascal Turberg.



### 2.2.4 L'approche par les traits fonctionnels

Depuis plusieurs années, la recherche s'intéresse aux « traits fonctionnels » des organismes du sol. Il s'agit des caractéristiques morphologiques, biochimiques, physiologiques, structurelles, phénologiques ou comportementales qui influencent non seulement la performance d'un individu (« fitness ») mais permettent d'étudier son impact et sa réponse à différents filtres environnementaux (Violle *et al.*, 2007; Pey *et al.*, 2014). L'approche par traits permet ainsi de se focaliser sur les fonctions assurées par les organismes et apporte une meilleure compréhension que les seules densité et diversité des communautés (Hedde *et al.*, 2012). La standardisation des méthodes de mesure des traits fonctionnels est à ce stade un enjeu majeur (Moretti *et al.*, 2017) pour assurer une bonne résolution des traits et la prise en compte de la complexité des interactions trophiques, en particulier lorsque l'on s'intéresse aux rôles des invertébrés dans le recyclage des nutriments à l'échelle de l'écosystème (McCary et Schmitz, 2021). La collecte et l'établissement de bases de données sont des étapes essentielles dans ce processus, à l'image du projet Biological and Ecological Traits for Soil Invertebrates (BETSI, 2022).

S'agissant des vers de terre, quelques bases de données sur les traits existent (BETSI, Drilobase, EOL; Cameron *et al.*, 2016). La base EGrowth (Mathieu, 2018; Egrowth, 2022) rassemble exclusivement des données sur la variabilité intraspécifique de la croissance corporelle des vers de terre en fonction des conditions environnementales. Selon Mathieu (2018), ce trait est essentiel dans l'élaboration de modèles sur l'écologie des vers de terre. De plus en plus d'études s'intéressent à ces interrelations entre traits, fonctions du sol et services écosystémiques (Andriuzzi *et al.*, 2016; Marichal *et al.*, 2017). Aborder le rôle des vers de terre dans le fonctionnement des écosystèmes au travers d'approches ciblées sur les traits fonctionnels est assurément une perspective d'avenir.

## 3. CONCLUSION

L'étude de la biodiversité du sol au travers des communautés de vers de terre couplée à leurs activités de bioturbation permet de répondre à différents objectifs en intégrant plusieurs niveaux, depuis les sciences participatives impliquant le grand public jusqu'à la recherche fondamentale visant à mieux comprendre *in fine* les processus de pédogenèse ou encore à incrémenter les connaissances sur la taxonomie des vers de terre. La complémentarité des outils, depuis la collecte des animaux jusqu'aux analyses moléculaires et aux traits fonctionnels, offre un large éventail qui ouvre des possibilités de combiner des études de terrain et en laboratoire permettant ainsi une meilleure appréhension du rôle des vers de terre sur les fonctions du sol et à l'échelle des écosystèmes. Incrémenter le savoir sur ces invertébrés, que ce soit leur diversité, leur abondance,

leur activité en tant qu'ingénieurs du sol, mais également les interactions engendrées avec d'autres organismes du sol est fondamental pour mieux valoriser leur implication indéniable dans les services écosystémiques.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs sont très reconnaissants aux étudiants et collaborateurs qui ont participé à la valorisation de ce travail au travers de leur expérience de terrain ainsi que des tests réalisés en mésocosmes et *in situ*, en particulier : Dylan Tatti, Sarah Frey, Andreas Schomburg, Simon Tresch, Joël Amossé, Alyssa Fischer, Franziska Fischer, Sandrine Fattore, Séverine Didier, Nathalie Moreira et Coraline Sahin. Les auteurs remercient chaleureusement le Fonds National suisse de la Recherche Scientifique d'avoir financé les projets de recherche FloodSTRESS (SNF n°315230\_153460), FloodSTRUBIO (SNF n°3100A0-116825) et Sinergia BetterGardens (CRSII1\_154416). Ils remercient également l'Office Fédéral de l'Environnement (OFEV) pour le financement du projet Bioindication in Urban Soils (BUS) et l'Office Fédéral de l'Agriculture (OFAG) pour leur contribution financière au projet Terres Vivantes. Les auteurs remercient également les relecteurs de cet article pour leurs commentaires et leurs suggestions d'amélioration.

## BIBLIOGRAPHIE

- Amossé J., Turberg P., Kohler R., Gobat J.M., Le Bayon R.C. - 2015 - Effects of endogeic earthworms on the soil organic matter dynamics and the soil structure in urban and alluvial soil materials. *Geoderma*, 243-244, pp. 50-57.
- Andriuzzi W.S., Pulleman M.M., Cluzeau E.D., Pérès G., 2017 - Comparison of two widely used sampling methods in assessing earthworm community responses to agricultural intensification. *App. Soil Ecol.* 119, pp. 145-151.
- Andriuzzi W.S., Schmidt O., Brussaard L., Faber J.H., Bolger T., 2016 - Earthworm functional traits and interspecific interactions affect plant nitrogen acquisition and primary production. *App. Soil Ecol.*, 104, pp. 148-156.
- Andleeb S., Abbasi W.A., Mustafa R.J., Islam G.U., Naseer A., Shafique I., Parween A., Shaheen B., Shafiq M., Altaf M., Abbas S.A., 2021 - ESIDE : A computationally intelligent method to identify earthworm species (*E. fetida*) from digital images : Application in taxonomy. *PlosOne*, 16, e0255674.
- Ball B.C., Batey T., Munkholm L.J., 2007 - Field assessment of soil structural quality – a development of the Peerkamp test. *Soil Use Manag.*, 23, pp. 329-337.
- Beyaert R.P., Fox C.A., 2006 - Assessment of soil biological activity. In Carter M.R. et Gregorich E.G., eds.) - *Soil Sampling and Methods of Analysis*. 2nd Edition, CRC Press Taylor & Francis, Boca Raton, FL, USA, Chapter 40, pp. 527-547.
- Biernert F., De Danieli S., Miquel C., Coissac E., Poillot, C., Brun J.-J., Taberlet P., 2012 - Tracking earthworm communities from soil DNA. *Mol. Ecol.*, 21, pp. 2017-2030.
- Binet F., Le Bayon R.C., 1999 - Space-time dynamics in situ of earthworm casts under temperate cultivated soils. *Soil Biol. Biochem.*, 31, pp. 85-93.

- Blakemore R.J., 2008 - An updated list of valid, invalid and synonym names of Criodrilioidea (Criodrilidae) and Lumbricoidea (Annelida: Oligochaeta: Sparganophilidae, Ailoscolecidae, Hormogastridae, Lumbricidae, and Lutodrilidae).
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussaard L., Butt K. R., Dai J., Dendooven L., Peres J., Tondoh E., Cluzeau D., Brun J.-J., 2013 - A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.*, 64, pp. 161-182.
- Bottinelli N., Hedde M., Jouquet P., Capowiez Y., 2020 - An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché's triangle revisited. *Geoderma*, 372, 114361.
- Bottinelli N., Capowiez Y., Hallaire V., Rangera J., Jouquet P., 2013 - Inability of Near Infrared Reflectance Spectroscopy (NIRS) to identify belowground earthworm casts in no-tillage soil. *App. Soil Ecol.*, 70, pp. 57-61.
- Bouché M.B., 1972 - Lombriciens de France - écologie et systématique. Institut national de la recherche agronomique, France, 671 p.
- Bouché M.B., Aliaga R., 1986 - Contre une dégradation physique et chimique des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage des lombriciens : une urgente nécessité. *La Défense des Végétaux*, 242, pp. 30 -36.
- Bouché M.B., Gardner, R.H., 1984 - Earthworm functions. VII. Population estimation techniques, *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 21, pp. 37-63.
- Bullinger-Weber G., Guenat C., Salomé C., Gobat J.M., Le Bayon R.C., 2012 - Impact of flood deposits on earthworm communities in alder forests from a subalpine floodplain (Kandersteg, Switzerland). *Eur. J. Soil Biol.*, 49, pp. 5-11.
- Bünemann E.K., Bongiorno G., Bai Z., Creamer R.E., De Deyn G., de Goede R., Fleskens L., Geissen V., Kuyper T.W., Mäder P., Pulleman M., Sukkel W., van Groenigen J.W., Brussaard L., 2018 - Soil quality - A critical review. *Soil Biol. Biochem.*, 120, pp. 105-125.
- Butt K.R., 2009 - Collection and rearing of earthworms. Workshop Kommission III der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft « Experimenting with Earthworms ». Veranstalter: Kommission III der DBG. [https://clouk.uclan.ac.uk/1533/1/Butt\\_TrierDBG\\_2009b.pdf](https://clouk.uclan.ac.uk/1533/1/Butt_TrierDBG_2009b.pdf)
- Cameron E.K., Decaëns T., Lapié E., Porco D., Eisenhauer N., 2016 - Earthworm databases and ecological theory: Synthesis of current initiatives and main research directions. *Appl. Soil Ecol.*, 104, pp. 85-90.
- Capowiez Y., Gilbert F., Vallat A., Poggiale J.-C., Bonzom J.-M., 2021 - Depth distribution of soil organic matter and burrowing activity of earthworms—mesocosm study using X-ray tomography and luminophores. *Biol. Fert. Soils*, 57, pp. 337-346.
- Capowiez Y., Pierret A., Daniel O., Monestiez P., Kretzschmar A., 1998 - 3D skeleton reconstructions of natural earthworm burrow systems using CAT scan images of soil cores. *Biol. Fertil. Soils*, 27, pp. 51-59.
- Capowiez Y., Sammartino S., Miche, E., 2011 - Using X-ray tomography to quantify earthworm bioturbation non-destructively in repacked soil cores. *Geoderma* 162, pp. 124-131.
- Catania K.C., 2008 - Worm grunting, fiddling, and sharming - humans unknowingly mimic a predator to harvest bait. *PlosOne*, 3, e3472.
- Chang C.H., James S., 2011 - A critique of earthworm molecular phylogenetics. *Pedobiol.*, 54S, pp. S3-S9.
- Cluzeau D., Pérès G., Guernion M., Chaussod R., Cortet J., Fargette M., Martin-Laurent F., Maitelle T., Pernin C., Ponge J.-F., Ruiz-Camacho N., Villenave C., Rougé L., Mercier V., Bellido A., Cannavacciuolo M., Piron D., Arrouays D., Boulonne L., Jolivet C., Lavelle P., Velasquez E., Plantard O., Walter C., Foucaud-Lemercier B., Tico S., Giteau J.-L., Bispo A., 2009 - Intégration de la biodiversité des sols dans les réseaux de surveillance de la qualité des sols: Exemple du programme-pilote à l'échelle régionale, le RMQS BioDiv. *Etude et Gestion des Sols*, 16, pp.187-201.
- Coja T., Zehetner K., Bruckner A., Watzinger A., Meyer E., 2008 - Efficacy and side effects of five sampling methods for soil earthworms (Annelida, Lumbricidae). *Ecotox. Env. Saf.*, 71, pp. 552-565.
- Colas F., Woodward G., Burdon F.J., Guérol F., Chauvet E., Cornut J., Cébron A., Clivot H., Danger M., Danner M.C., Pagnout C., Tiegs S.D., 2019 - Towards a simple global-standard bioassay for a key ecosystem process: organic-matter decomposition using cotton strips. *Ecol. Indic.*, 106, 105466.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., van den Belt M., 1997 - The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, pp. 253-260.
- Creamer R.E., Barel J.M., Bongiorno G., Zwetsloot M., 2022 - The life of soils: Integrating the who and how of multifunctionality, *Soil Biol. Biochem.*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108561>.
- Csuzdi C., Zicsi A., 2003 - Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 278 p.
- Cuendet G., Suter E., Stähli R., 1997 - Peuplements lombriciens des prairies permanentes du plateau suisse: rapport de synthèse: valeurs de comparaison pour l'interprétation des prélèvements de vers de terre. *Cahier de l'Environnement* 291, Berne: Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP.
- Dominguez-Haydar Y., Velasquez E., Zangerlé A., Lavelle P., Gutierrez-Eisman S., Jimenez J.J., 2020 - Unveiling the age and origin of biogenic aggregates produced by earthworm species with their NIRS fingerprint in a subalpine meadow of Central Pyrenees. *PLoS ONE*, 15, e0237115.
- Edwards C.A., Bohlen P.J., 1996 - Biology and Ecology of Earthworms. Chapman & Hall, London.
- Eisenhauer N., Straube D., Scheu S., 2008 - Efficiency of two widespread non-destructive extraction methods under dry soil conditions for different ecological earthworm groups. *Eur. J. Soil Biol.*, 44, pp. 141-145.
- Fernandez R., Kvist S., Lenihan J., Giribet G., Ziegler A., 2014 - Sine systemate chaos? A versatile tool for earthworm taxonomy: non-destructive imaging of freshly fixed and museum specimens using micro-computed tomography. *PlosOne*, 9, e96617.
- FRAPNA (2009 - Le Sol m'a dit – A la découverte du sol et de ses habitants. Fédération Rhône Alpes de Protection de la Nature, Kit pédagogique, ISBN 2-912552-11-7.
- Fründ H.-C., Graefe U., Tischer S., 2011 - Earthworms as bioindicators of soil quality. In: Karaca A., eds) *Biology of Earthworms. Soil Biology*, vol 24. Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-14636-7\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-14636-7_16)
- Guimarães R.M.L., Ball B.C., Tormena C.A., 2011 - Improvements in the visual evaluation of soil structure. *Soil Use Manag.*, 27, pp. 395-403.
- Gunn A., 1992 - The use of mustard to estimate earthworm populations. *Pedobiol.*, 36, pp. 65-67.
- Hedde M., van Oort F., Lamy I., 2012 - Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Env. Poll.*, 164, pp. 59-65.
- ISO (2004 - Soil Quality - Sampling of soil invertebrates. Part 1: hand-sorting and formalin extraction of earthworms. ISO 23611-1. International Organization for Standardization, Geneva, Switzerland.
- ISO (2018 - Soil quality - Sampling of soil invertebrates. Part 1: hand-sorting and extraction of earthworms. ISO 23611-1. International Organization for Standardization, Geneva, Switzerland.
- ISO (2016 - Soil quality - Method for testing effects of soil contaminants on the feeding activity of soil dwelling organisms - Bait-lamina test. ISO 18311:2016. International Organization for Standardization, Geneva, Switzerland.

- Jackson M., Myrholm C., Shaw C., Ramsfield T., 2017 - Using nested PCR to improve detection of earthworm eDNA in Canada. *Soil Biol. Biochem.*, 113, pp. 215-218.
- Jolivet C., Almeida-Falcon J.-L., Berché P., Boulonne L., Fontaine M., Gouny L., Lehmann S., Maître B., Ratié C., Schellenberger E., Soler-Dominguez N., 2018 - Manuel du Réseau de mesures de la qualité des sols. RMQS2: deuxième campagne métropolitaine, 2016 – 2027, Version 3, INRA, US 1106 InfoSol, Orléans, France.
- Karberg N.J., Scott N.A., Giardina C.P., 2008 - Methods for estimating litter decomposition. *In* Field Measurements for Forest Carbon Monitoring, C.M. Hoover (ed.), Durham, USA, pp. 103-111.
- Keuskamp J.A., Dingemans B.J.J., Lehtinen T., Sarneel J.M., Hefting M.M., 2013 - Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods Ecol. Evol.* 4, pp. 1070-1075.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Phil. Trans. R. Soc., B: Biological Sciences*, 363, pp. 685-701.
- Kohler-Milleret R., Le Bayon R.C., Chenu C., Gobat J.M., Boivin P., 2013 - Impact of two root systems, earthworms and mycorrhizae on the physical properties of an unstable silt loam Luvisol and plant production. *Plant Soil*, 370, pp. 251-265.
- Kratz W.R., 1998 - The bait-lamina test: general aspects, applications and perspectives. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 5, pp. 94–96
- Latter P.M., Bancroft G., Gillespie J., 1988 - Technical aspects of the cotton strip assay in soils. *Intern. Biodeter.*, 24, pp. 25-47.
- Lawrence A.P., Bowers M.A., 2002 - A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 34, pp. 549-552.
- Le Bayon R.C., Bullinger-Weber G., Schomburg A.C., Turberg P., Brunner P., Schlaepfer R., Guenat C., 2021 - Earthworms, plants, and soils. *In* Hydrogeology, Chemical Weathering, and Soil Formation. New-York, John Wiley and Sons, Inc. pp. 81-103.
- Le Bayon R.C., Guenat C., Schlaepfer R., Fischer F., Luiset A., Schomburg A.C., Turberg P., 2020 - Use of X-ray microcomputed tomography for characterizing earthworm-derived belowground soil aggregates. *Eur. J. Soil Sci, Special Issue*, pp. 1-15.
- Le Bayon R.C., Moreau S., Gascuel-Oudou C., Binet F., 2002 - Annual variations in earthworm surface-casting activity and soil transport by water runoff under a temperate maize agroecosystem. *Geoderma*, 106, pp. 121-135.
- Lee K.E., 1985 - Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Sydney.
- Liernur A., Schomburg A.C., Turberg P., Guenat C., Le Bayon R.C., Brunner P., 2017 - Coupling X-ray computed tomography and freeze-coring for the analysis of fine-grained low-cohesive soils. *Geoderma*, 308, pp. 171-186.
- Marichal R., Praxedes C., Decaëns T., Grimaldi M., Oszwald J., Brown G.G., Desjardins T., Lopes da Silva Junior M., Martinez A.F., Oliveira M.N.D., Velasquez E., Lavelle P., 2017 - Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *Eur. J. Soil Biol.*, 83, pp. 43-51.
- Mathieu J., 2018 - EGrowth: A global database on intraspecific body growth variability in earthworm. *Soil Biol. Biochem.*, 122, pp. 71-80.
- McCary M.A., Schmitz O.J., 2021 - Invertebrate functional traits and terrestrial nutrient cycling: Insights from a global meta-analysis. *J. Anim. Ecol.*, 90, pp. 1714-1726.
- MEA (2005 - Millennium Ecosystem Assessment - Ecosystems and human well-being: general synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Milleret R., Le Bayon R.C., Lamy F., Gobat J.-M., Boivin P., 2009 - Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis. *J. Hydrol.*, 373, pp. 499-507. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.05.013
- Moretti M., Dias A. T.C., Bello F., Altermatt F., Chown S.L., Azcárate F.M., Bell J.R., Fournier B., Hedde M., Hortal J., Ibanez S., Öckinger E., Sousa J.P., Eilers J., Berg M.P., 2017 - Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Funct. Ecol.*, 31, pp. 558–567.
- Orgiazzi A., Ballabio C., Panagos P., Jones A., Fernández-Ugalde O., 2017 - LUCAS Soil, the largest expandable soil dataset for Europe: a review. *Eur. J. Soil Sci.*, 69, doi: 10.1111/ejss.12499.
- Pham T., Rumpel C., Capowiez Y., Jouquet P., Pelosi C., Pando A., Boukbida H.A., Bottinelli N., 2021 - Mid-infrared spectroscopy of earthworm bodies to investigate their species belonging and their relationship with the soil they inhabit. *App. Soil Ecol.*, 162, 103894.
- Pelosi C., Bertrand M., Capowiez Y., Boizard H., Roger-Estrade J., 2009 - Earthworm collection from agricultural fields: comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting. *Eur. J. Soil Biol.*, 45, pp. 176-183.
- Pey B., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., Cluzeau D., Cortet J., Decaëns T., Deharveng L., Dubs F., Joimel S., Briard C., Grumiaux F., Laporte M.-A., Pasquet A., Pelosi C., Pernin C., Ponge J.-F., Salmon S., Santorufo L., Hedde M., 2014 - Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic Appl. Ecol.*, 15, pp. 194-206. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2014.03.00>
- Phillips H.R.P., Bach E.M., Bartz M.L.C. *et al.*, 2021 - Global data on earthworm abundance, biomass, diversity and corresponding environmental properties. *Sci Data* 8, 136. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00912-z>
- Ponge J.F., Chevalier R., Lousot P., 2002 - Humus Index: an integrated tool for the assessment of 14 forest floor and topsoil properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 66, pp. 1996-2001.
- Pop A.A., Cech G., Win M., Csuzdi C., Pop V.V., 2007 - Application of 16S, 18S rDNA and COI sequences in the molecular systematics of the earthworm family Lumbricidae (Annelida, Oligochaeta). *Eur. J. Soil Biol.*, 43, pp. S43-S52.
- Pop A.A., Wink M., Pop V.V., 2003 - Use of 18S, 16S rDNA and cytochrome c oxidase sequences in earthworm taxonomy (Oligochaeta, Lumbricidae). *Pedobiol.*, 47, pp. 428-433.
- Pulleman M., Creamer R., Hamer U., Helder J., Pelosi C., Pérès G., Rutgers M., 2012 - Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—an overview of European approaches. *Cur. Op. Environ. Sustain.*, 4, pp. 529-538.
- Rutgers M., Orgiazzi A., Gardi C., Römbk J., Jänsch S., Keith A.M., Neilson R., Boag B., Schmidt O., Murchie A.K., Blackshawi R.P., Pérès G., Cluzeau D., Guernion M., Briones M.J.I., Rodeiro R., Piñeiro R., Diaz Cosin D.J., Soutan J.P., Suhadol M., Kos I., Krogh P.H., Faber J.H., Mulder C., Bogte J.J., van Wijnen H.J., Schouten A.J., de Zwart D., 2016 - Mapping earthworm communities in Europe. *App. Soil Ecol.*, 97, pp. 98-111.
- Römbke J., 2014 - The feeding activity of invertebrates as a functional indicator in soil. *Plant Soil*, 383, pp. 43–46.
- Sanyal D., Wolthuizen W., Bly A., 2020 - Cotton strip soil test: Rapid assessment of soil microbial activity and diversity in the field. Technical Report, doi:10.13140/RG.2.2.31527.98722.
- Schmidt O., 2001 - Appraisal of the electrical octet method for estimating earthworm populations in arable land. *Ann. appl. Biol.*, 138, pp. 231-241.
- Schomburg A.C., Brunner P., Turberg P., Guenat C., Riaz M., Le Bayon R.C., Luster J., 2019 - Pioneer plant *Phalaris arundinacea* and earthworms promote initial soil structure formation despite strong alluvial dynamics in a semi-controlled field experiment. *Catena*, 180, pp. 41-54.
- Schomburg A.C., Verrecchia E., Guenat C., Brunner P., Sebag D., Le Bayon R.C., 2018 - Rock-Eval pyrolysis discriminates soil macro-aggregates formed by plants and earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 117, pp. 117-124.
- Sebag D., Disnar J.R., Guillet B., Di Giovanni C., Verrecchia E.P., Durand A., 2006 - Monitoring organic matter dynamics in soil profiles by Rock-Eval

- pyrolysis : bulk characterization and quantification of degradation. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, pp. 344-355.
- Sherlock E., 2018 - Key to the earthworms of the UK and Ireland. Second Edition, FSC Publications, Telford.
- Sims R.W., Gerard B.M., 1999 - Earthworms : note for the identification of British species, Field Studies Council, Shrewsbury.
- Singh J., Singh S., Vig A.P., 2016 - Extraction of earthworm from soil by different sampling methods : a review. *Environ. Dev. Sustain.*, 18, pp. 1521-1539.
- Singh J., Singh S., Bhat S.A., Vig A.P., Schädler M., 2018 - Eco-friendly method for the extraction of earthworms : comparative account of formalin, AITC and *Allium cepa* as extractant. *App. Soil Ecol.*, 124, pp.141-145.
- Starking M.D., Roloff J.R., 2019 - Evaluating a mustard extraction technique for sampling earthworms. *Wildlife Soc. Bull.* pp. 1-6.
- Tatti D., 2016 - Des formes d'humus au bois mort et du bois mort aux formes d'humus : contribution à l'étude des formes d'humus et des communautés lombriciennes en zone forestière subalpine, avec une emphase particulière sur le bois mort. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.
- Tresch S., Frey D., Le Bayon R.C., Zanetta A., Rasche F., Fliessbach A., Moretti M., 2019 - Litter decomposition driven by soil fauna, plant diversity and soil management in urban gardens. *Sci. Total Env.*, 658, pp. 1614-1629.
- von Törne E., 1990 - Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests. *Pedobiol.*, 34, pp. 89-101.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E.C.F., Hummel I., Garnier E., 2007 - Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116, 882e892.
- Zaborski E.R., 2003 - Allyl isothiocyanate : an alternative chemical expellant for sampling earthworms. *Appl. Soil Ecol.*, 22, pp. 87-95.
- Zangerlé A., Hissler C., Blouin M., Lavelle P., 2014 - Near infrared spectroscopy (NIRS) to estimate earthwormcast age. *Soil Biol. Biochem.*, 70, pp. 47-53.
- Zangerlé A., Hissler C., McKey D., Lavelle P., 2016 - Using near infrared spectroscopy (NIRS) to identify the contribution of earthworms to soil macroaggregation in field conditions. *Appl. Soil Ecol.*, 104, pp. 138-147.
- Zorn M.I., Van Gestel C.A.M., Eijsackers H., 2005 - Species-specific earthworm population responses in relation to flooding dynamics in a Dutch floodplain soil. *Pedobiol.*, 49, pp. 189-198.
- ## RÉFÉRENCES WEB
- BETSI., 2022 - Biological and Ecological Traits for Soil Invertebrates. Consulté le 2 février 2022. <https://portail.betsi.cnrs.fr/node/2>
- CRB., 2021 - Commission romande de biologie – Formation continue pour les enseignants. Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.crbio.ch/>
- CARABES., 2021 - Comité Associatif de Recherche Appliquée dans la Biodiversité des Ecosystèmes. Consulté de 30 novembre 2021. <https://assocarabes.com/>
- CSCF, 2021 - Centre Suisse de Cartographie de la Faune. Consulté le 30 novembre 2021. <http://www.cscf.ch/>
- Csuzdi, C., 2021 - Consulté le 30 novembre 2021. <http://earthworm.uw.hu/index.php>
- Drilobase., 2021 - The world earthworm database. Consulté le 30 novembre 2021. <http://drilobase.org/>
- Nature France., 2021 - Le service public d'information sur la biodiversité. Consulté le 30 novembre 2021. <https://naturefrance.fr/indicateurs/abondance-des-vers-de-terre>
- EGrowth., 2022 - Consulté le 2 février 2022. [EGrowth \(jerome-mathieu.com\)](http://www.egrowth.com)
- ESB., 2021 - Earthworm Society of Britain. Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.earthwormsoc.org.uk/sampling>
- Infoflora., 2021 - Centre national de données et d'informations sur la flore de Suisse. Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.infoflora.ch/fr/>
- INRS., 2021 - Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.inrs.fr/risques/formaldehyde/ce-qu-il-faut-retenir.html>
- OPVT., 2021 - Observation Participatif des vers de terre. Consulté le 30 novembre 2021. [https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT\\_accueil.php](https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT_accueil.php)
- Pronatura., 2011 - Animal de l'année 2011 : le lombric. Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.pronatura.ch/fr/animal-de-l-annee-2011>
- TerresVivantes., 2021 - Programme de protection des ressources. Fondation Rurale Interjurassienne. Consulté le 30 novembre 2021. <https://www.frij.ch/PROJETS/Production-vegetale-et-environnement/Terres-vivantes>
- WWF., 2016 - Kit d'exploration "Le Sol" – Dossier pour les enseignants. Consulté le 30 novembre 2021. [https://www.wwf.ch/sites/default/files/doc-2017-09/2016-02-materiel-pedagogique-kit-exploration-sol-dossier-enseignants\\_0.pdf](https://www.wwf.ch/sites/default/files/doc-2017-09/2016-02-materiel-pedagogique-kit-exploration-sol-dossier-enseignants_0.pdf)

# Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique

M. El jaouhari<sup>(1, 3\*)</sup>, G. Damour<sup>(2,3)</sup>, C. Mauriol<sup>(1,3)</sup> et M. Coulis<sup>(1,2)</sup>

- 1) CIRAD, UPR GECCO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France
- 2) CIRAD, UPR GECCO, F-34398 Montpellier, France
- 3) UPR GECCO, Université de Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

\* Auteur correspondant : meryem.el\_jaouhari@cirad.fr

## RÉSUMÉ

Les services écosystémiques rendus par la biodiversité du sol sont la clé d'une production alimentaire durable. En Martinique, la banane est la principale culture s'étendant sur 26 % de la surface agricole. Elle est cultivée en tant que monoculture d'exportation et subit une forte pression parasitaire nécessitant l'utilisation de produits phytosanitaires et la mise en œuvre de pratiques souvent nuisibles pour la biodiversité du sol. Il est donc urgent d'identifier et de promouvoir les pratiques innovantes aidant à préserver cette biodiversité. Cette étude vise donc à déterminer l'effet des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol. Pour ce faire, nous avons sélectionné 25 parcelles de bananiers de manière à former un gradient de pratiques agricoles dans les agrosystèmes bananiers allant de pratiques agroécologiques aux pratiques intensives en intrants chimiques. Le gradient de pratiques comporte trois catégories représentant des pratiques agricoles contrastées : conventionnel, raisonnée, agroforesterie qui sont complétées par des forêts comme milieu non perturbé et des jachères comme état initial des bananeraies avant la plantation. De plus, nous avons étudié l'effet de la répartition des résidus de culture dans la parcelle, le petit inter-rang étant la zone où les feuilles de bananier sont déposées et le grand inter-rang étant la zone de passage des engins. L'abondance et la diversité des macro-arthropodes du sol ont été mesurées par la méthode des quadrats, suivie d'une extraction de la litière et de sol par la méthode de Tullgren. Un total de seize ordres taxonomiques a été répertorié dans l'ensemble des parcelles de cette étude. Cependant, la diversité n'a pas significativement changé selon les pratiques agricoles. Nos résultats ont montré que l'abondance est plus élevée

Comment citer cet article :

El jaouhari M., Damour G., Mauriol C. et Coulis M., 2022 - Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique, *Étude et Gestion des Sols*, 29, 77-91

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/>

en parcelles raisonnées ( $1\ 187\pm 146$  ind/m<sup>2</sup>) que dans les parcelles conventionnelles ( $971\pm 131$  ind/m<sup>2</sup>). Les détritvires sont le groupe trophique le plus impacté par les pratiques agricoles intensives avec  $517\pm 118$  ind/m<sup>2</sup> dans les parcelles agroforestières contre  $141\pm 20$  ind/m<sup>2</sup> dans les parcelles conventionnelles. Les isopodes représentent le taxon le plus impacté par les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. D'autre part, à l'échelle intraparcellaire, nos résultats montrent que l'abondance des macro-arthropodes est 20 % plus élevée dans le petit inter-rang, où la masse de litière est plus importante, que dans le grand inter-rang. Cet effet est principalement dû à une forte augmentation de l'abondance des détritvires dans le petit inter-rang. Pour conclure, cette étude montre que la réduction des intrants chimiques et l'adoption des pratiques agroécologiques telles que l'agroforesterie et le paillage peuvent augmenter les populations des macro-arthropodes du sol, notamment les espèces détritvires qui jouent un rôle majeur dans la fertilité des sols.

### Mots-clés

Biodiversité du sol, Petites Antilles, Agroécosystème tropical, diplopoda, isopoda, chilopoda, arachnida, insecta.

### SUMMARY

#### EFFECTS OF AGRICULTURAL PRACTICES ON SOIL MACRO-ARTHROPODS IN BANANA PLANTATIONS IN MARTINIQUE

Ecosystem services provided by soil biodiversity are key to sustainable food production. In Martinique, banana is the main crop, covering 26% of the agricultural area. It is cultivated as an export monoculture and is subject to strong pest pressure requiring the use of phytosanitary products and the implementation of practices that are often harmful to soil biodiversity. It is therefore urgent to identify and promote innovative practices that help preserve this biodiversity. This study aims to determine the effect of agricultural practices on soil macro-arthropods. To do so, we selected 25 banana plots in order to form a gradient of agricultural practices in banana agrosystems ranging from agroecological practices to intensive chemical input practices. The gradient of practices comprises three categories representing contrasting agricultural practices: conventional, integrated and agroforestry, which are complemented by forests as an undisturbed environment and fallow lands as the initial state of the banana plantations before planting. In addition, we studied the effect of the distribution of crop residues in the plot; the small inter-row being the area where banana leaves are deposited and the large inter-row being the area where machinery passes. The abundance and diversity of soil macro-arthropods were measured by the quadrat method, followed by litter and soil extraction by the Tullgren method. A total of sixteen taxonomic orders were recorded in all plots of this study. However, the diversity did not change significantly according to agricultural practices. Our results showed that the abundance was higher in plots with integrated crop management ( $1187\pm 146$  ind/m<sup>2</sup>) than in conventional plots ( $971\pm 131$  ind/m<sup>2</sup>). Decomposers are the trophic group most affected by intensive agricultural practices with  $517\pm 118$  ind/m<sup>2</sup> in agroforestry plots compared to  $141\pm 20$  ind/m<sup>2</sup> in conventional plots. Isopods are the most impacted taxa by intensive agricultural practices using chemical inputs. On the other hand, at the intra-plot scale, our results show that macro-arthropod abundance is 20% higher in the small inter-row, where litter mass is greater than in the large inter-row. This effect is mainly due to a strong increase in the abundance of decomposers in the small inter-row. In conclusion, this study shows that the reduction of chemical inputs and the adoption of agroecological practices such as agroforestry and mulching can increase soil macro-arthropod populations, especially decomposer species that play a major role in soil fertility.

### Key-words

Soil biodiversity, lesser antilles, tropical agro-ecosystem, diplopoda, isopoda, chilopoda, arachnida, insecta.

### RESUMEN

#### EFFECTOS DE LAS PRÁCTICAS AGRÍCOLAS SOBRE LOS MACROARTRÓPODOS DEL SUELO EN LAS PLANTACIONES DE PLÁTANOS DE MARTINICA

Los servicios ecosistémicos que proporciona la biodiversidad del suelo son fundamentales para la producción sostenible de alimentos. En Martinica, el plátano es el principal cultivo, que ocupa el 26% de la superficie agrícola. El plátano se cultiva como monocultivo de exportación y está sometido a una fuerte presión de plagas que exige el uso de productos fitosanitarios y la aplicación de prácticas que a menudo son perjudiciales para la biodiversidad del suelo. Por lo tanto, es urgente identificar y promover prácticas innovadoras que ayuden a preservar esta biodiversidad. Este estudio pretende determinar el efecto de las prácticas agrícolas sobre los macroartrópodos del suelo. Para ello, seleccionamos 25 parcelas de plátano con el fin de formar un gradiente de prácticas agrícolas en los agrosistemas de plátano que van desde las prácticas agroecológicas hasta las prácticas intensivas de insumos químicos. El gradiente de prácticas comprende tres categorías que representan prácticas agrícolas contrastadas: convencional, integrada y agroforestal, que se complementan con los bosques como entorno no perturbado y el barbecho como estado inicial de las plantaciones de plátano antes de la plantación. Además, se estudió el efecto de la distribución de los residuos del cultivo en la parcela, siendo el interlineado pequeño la zona donde se depositan las hojas de plátano y el interlineado grande la zona de paso de la maquinaria. La abundancia y la diversidad de macroartrópodos del suelo se midieron por el método de

cuadrillas, seguido de la extracción de hojarasca y suelo por el método de Tullgren. Se registraron un total de dieciséis órdenes en todas las parcelas de este estudio. Sin embargo, la diversidad no cambió significativamente según las prácticas agrícolas. Nuestros resultados mostraron que la abundancia fue mayor en las parcelas gestionadas ( $1\ 187 \pm 146$  ind/m<sup>2</sup>) que en las parcelas convencionales ( $971 \pm 131$  ind/m<sup>2</sup>). Los alimentadores de detritus son el grupo trófico más afectado por las prácticas agrícolas intensivas, con  $517 \pm 118$  ind/m<sup>2</sup> en las parcelas agroforestales frente a  $141 \pm 20$  ind/m<sup>2</sup> en las parcelas convencionales. Los isópodos son el taxón más afectado por las prácticas agrícolas intensivas con insumos químicos. Por otro lado, a escala intraparceldaria, nuestros resultados muestran que la abundancia de macroartrópodos es un 20% mayor en el interparcelario pequeño, donde la masa de mantillo es mayor que en el interparcelario grande. Este efecto se debe principalmente a un fuerte aumento de la abundancia de detritívoros en la fila pequeña. En conclusión, este estudio muestra que la reducción de los insumos químicos y la adopción de prácticas agroecológicas como la agrosil-vicultura y el acolchado pueden aumentar las poblaciones de macroartrópodos del suelo, especialmente las especies detritívoras que desempeñan un papel importante en la fertilidad del suelo.

### Palabras clave

Biodiversidad del suelo, Antillas menores, agroecosistema tropical, diplopoda, isopoda, chilo-poda, arachnida, insecta.

Dans les écosystèmes agricoles, la biodiversité des groupes taxonomiques liée aux différents compartiments de la matière organique dans le sol joue un rôle primordial dans la fourniture des services écosystémiques (Swinton *et al.*, 2007; Cardinale *et al.*, 2012; Bardgett et van der Putten, 2014; Tamburini *et al.*, 2020). Ces services se concentrent sur le recyclage des nutriments et du carbone, le maintien de la structure du sol et sa fertilité ainsi que la régulation biologique des ravageurs (Power, 2010). Néanmoins, l'agriculture est une des activités anthropiques qui, en modifiant l'écosystème, peut provoquer un grand impact sur la vie dans le sol, notamment avec les différentes opérations culturales comme le labour, la fertilisation, l'irrigation et l'utilisation des produits phytosanitaires (Paoletti *et al.*, 1991; Pelosi *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2021).

En effet, de nombreux invertébrés du sol sont sensibles aux perturbations environnementales et répondent rapidement à une pollution des sols (Paoletti, 2012), cela soit par une toxicité due aux pesticides ou par suppression du couvert végétal suite à des traitements herbicides. En outre, le labour exerce un effet direct sur la faune du sol par l'exposition des organismes aux prédateurs, la mortalité des individus suite au passage des engins, ou la modification physique de leurs habitats (Pelosi *et al.*, 2014). L'effet délétère de ces pratiques agricoles sur ces organismes dépend de plusieurs caractéristiques, notamment leur sensibilité, leur stade de développement au moment de l'application (plus l'organisme est à un stade jeune, plus il est vulnérable), leur stratégie de développement *K* ou *r* (les populations d'invertébrés ayant un développement *K* sont plus amenés à disparaître), ainsi que leur distribution verticale dans le sol et leur capacité de recolonisation (Pelosi *et al.*, 2014). De plus, l'absence d'un organisme peut se répercuter sur les liens trophiques engendrant des effets en cascade.

Toutefois, il existe des pratiques agroécologiques comme le paillage, la fertilisation organique, la diminution du labour et la mise en jachère qui pourront amoindrir les perturbations liées à l'agriculture sur les invertébrés du sol, ceci en augmentant leur abondance et leur diversité (Pelosi *et al.*, 2014; Coulis, 2021). Il est donc urgent de définir l'effet des pratiques agricoles sur les communautés d'invertébrés du sol (Ponge *et al.*, 2013).

Plusieurs études se sont intéressées à l'effet des systèmes agricoles sur les communautés d'invertébrés du sol. Ces études comparent des savanes, pâturages, et différents systèmes de cultures annuelles ou pérennes entre elles (Fragoso *et al.*, 1999; Marichal *et al.*, 2014; Suárez *et al.*, 2018). Au-delà de mettre en regard des systèmes de culture très différents, l'effet de la variabilité des pratiques agricoles au sein d'une même culture a été relativement moins étudié (Rousseau *et al.*, 2013). Pourtant, l'hétérogénéité intra-parcellaire est un facteur important de la distribution des organismes du sol, car les organismes sont souvent agrégés dans des micro-habitats qui leur sont favorables. De plus, les pratiques agricoles peuvent fortement modifier cette hétérogénéité intra-parcellaire; par exemple dans les plantations de palmiers à huile en Indonésie, la disposition des résidus de taille influence la distribution des invertébrés du sol ainsi que la disponibilité des nutriments (Carron *et al.*, 2015, 2016; Collard, 2020).

Pour combler ces lacunes, notre étude vise à déterminer l'effet des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol en particulier, à travers une étude de cas (i) d'un gradient de pratiques agricoles dans les agrosystèmes bananiers en Martinique, et (ii) de l'hétérogénéité spatiale au sein des parcelles.

En Martinique, la culture de la banane Cavendish est actuellement d'une importance économique majeure. Le système majoritaire est la monoculture de la variété Cavendish, qui connaît une grande pression parasitaire (nématodes, champignons et

charançons) ce qui a conduit à une forte utilisation de produits phytosanitaires, notamment les nématicides, fongicides et herbicides, polluant ainsi les sols. De plus, Le chlordécone, insecticide actuellement interdit (mais employé jusqu'au début des années 90), a été utilisé pendant 20 ans afin de lutter contre le charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*) et a causé des problèmes environnementaux et de santé humaine majeurs. Il s'agit d'un des éléments déclencheurs ayant poussé les producteurs de la filière banane au développement de pratiques agricoles innovantes. Ces pratiques agricoles s'illustrent par des jachères couplées à l'utilisation de vitroplants de bananiers indemnes de nématodes, par l'application de traitements en fonction du suivi des populations de ravageurs ainsi que l'introduction d'arbres au sein des parcelles. L'utilisation de produits phytosanitaires a donc fortement diminué dans certaines exploitations mettant en œuvre ces pratiques (Risède *et al.*, 2019).

À l'échelle des parcelles, les bananiers sont généralement organisés en rangs jumelés avec des petits inter-rangs de 2 mètres et des grands inter-rangs de 4 mètres de large permettant une meilleure circulation dans la parcelle. Afin de lutter contre la cercosporiose noire (champignon parasite des bananiers), les feuilles nécrosées sont découpées et les résidus sont déposés dans les petits inter-rangs. Ces résidus forment alors une couche épaisse de litière sur le sol (Poeydebat *et al.*, 2017). Dans les grands inter-rangs, le passage des engins est possible pour l'épandage d'engrais, de produits phytosanitaires et le désherbage. Ils sont généralement enherbés ou laissés sol nu.

Toutefois, ces pratiques innovantes ne sont pas encore standardisées chez tous les planteurs. Une vaste diversité de pratiques agricoles allant d'une agriculture conventionnelle à une agriculture utilisant peu de produits phytosanitaires (agriculture raisonnée) et des pratiques innovantes telles que l'agroforesterie sont présentes en Martinique. Notre objectif est donc d'utiliser ces situations contrastées pour étudier l'effet des pratiques agricoles sur la biodiversité des macro-arthropodes du sol dans les bananeraies. Nous faisons l'hypothèse que (1) l'abondance est plus élevée dans les forêts que dans les agroécosystèmes et que (2) l'abondance totale et en particulier des détritivores augmente lorsque l'on passe d'une bananeraie conventionnelle à une bananeraie raisonnée. Nous nous attendons également à ce que (3) la diversité des ordres taxonomiques augmente lorsque l'on passe d'une bananeraie conventionnelle à une bananeraie raisonnée. Cela en partant de l'hypothèse que les produits phytosanitaires; notamment les herbicides, peuvent avoir un effet direct par toxicité sur les espèces de macro-arthropodes et indirect par suppression du couvert végétal.

À l'échelle intra-parcellaire, nous émettons l'hypothèse que le paillage du sol dans le petit inter-rang confère un habitat et une ressource pour les macro-arthropodes (Coulis, 2021) et que le passage des engins dans le grand inter-rang perturbe les communautés des macro-arthropodes du sol (Paoletti *et al.*,

1997). Nous nous attendons donc à trouver (4) une plus grande abondance totale ainsi que (5) une plus grande diversité dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Contexte de l'étude

Cette étude a été menée dans un contexte de milieu insulaire tropical à la Martinique. Il s'agit d'une île volcanique située dans l'archipel des petites Antilles (14°40'N, 61°00'O). Elle est bordée par la mer des Caraïbes à l'ouest et l'Océan Atlantique à l'est. Sa superficie est de 1 128 km<sup>2</sup> et elle compte environ 370 000 habitants. Son relief est montagneux dans l'ensemble et culmine à 1 397 m d'altitude (Montagne Pelée).

Le climat est tropical et comporte deux saisons faiblement prononcées : une saison humide de mai à novembre marquée par des précipitations abondantes, de fortes températures et des risques de vents violents (cyclones), et une saison sèche de février à avril appelée aussi carême, marquée par un déficit de pluviométrie faiblement prononcé. Le climat est variable, il dépend de l'altitude ainsi que de la situation géographique, la côte-au-vent étant beaucoup plus arrosée et exposée au vent que la côte sous-le-vent. La plupart des bananeraies se situent sur la côte atlantique (au-vent), le climat y est caractérisé par une température moyenne annuelle de 26 °C et une moyenne annuelle des précipitations de 2 406 mm (Meteo France, 2018). Nos prélèvements ont tous été réalisés dans le nord atlantique de l'île, en plein cœur de la zone de culture de banane de la Martinique. Dans cette zone, les sols sont issus d'un volcanisme andésitique récent, on retrouve soit des sols peu évolués sur cendre et ponce, soit des andosols jeunes. Ce sont des sols majoritairement sableux, à allophane, à faible CEC et à forte teneur en matière organique.

### Choix des parcelles expérimentales

Un ensemble de 15 parcelles de bananiers se répartissant sur 7 exploitations a été sélectionné de manière à représenter tout l'éventail des pratiques agricoles réalisées en Martinique. Cet ensemble de parcelles contrastées a ensuite été ordonné selon un gradient de pratiques agricoles allant des parcelles agroécologiques aux parcelles recevant le plus d'intrants chimiques. La sélection des parcelles a été réalisée à la suite d'entretiens semi-directifs avec des agriculteurs dans le nord-est de la Martinique (secteur où la culture de la banane occupe une place prépondérante). Les agriculteurs ont été interrogés sur leur gestion de l'enherbement, leur gestion des ravageurs, sur le précédent cultural de la parcelle ainsi que sur la présence d'arbres ou non dans les parcelles. Dans le cas où l'enherbement est géré par des herbicides, les deux principales molé-

**Tableau 1** - Synthèse des pratiques agricoles recensées lors des entretiens avec les agriculteurs de chaque exploitation. Les pratiques sont considérées homogènes sur toutes les parcelles de chaque exploitation. L'IFT est un indicateur de fréquence de traitements phytosanitaires, il correspond ici au nombre de traitements réalisés par an selon le dosage réglementaire. Il est décliné pour les herbicides (les molécules utilisées sont principalement le glyphosate et le glufosinate) et pour les insecticides/nématicides (la seule molécule utilisée est le fosthiazate).

**Table 1**- Summary of agricultural practices identified during interviews with farmers on each farm. The practices are considered homogeneous on all the plots of each farm. The IFT is an indicator of the frequency of phytosanitary treatments, it corresponds here to the number of treatments carried out per year according to the regulatory dosage. It is broken down for herbicides (the molecules used are mainly glyphosate and glufosinate) and for insecticides/nematicides (the only molecule used is fosthiazate).

Bananaerie Exploitation	Catégorie de pratique agricole	Nombre de parcelles (nb d'échantillons)	Précédent cultural	IFT Herbicide	IFT nématocide/ insecticide	Présence d'arbres
C1	Conventionnelle	3 (30)	Bananier	5	1	Non
C2	Conventionnelle	3 (30)	Jachère solarisée	2	0	Non
R1	Raisonnée	1 (10)	Canne à sucre	2	0	Non
R2	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	1	0	Non
R3	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	1	0	Non
R4	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	0,5	0	Non
AF	Agroforesterie	2 (20)	Jachère enherbée	0,5	0	Oui

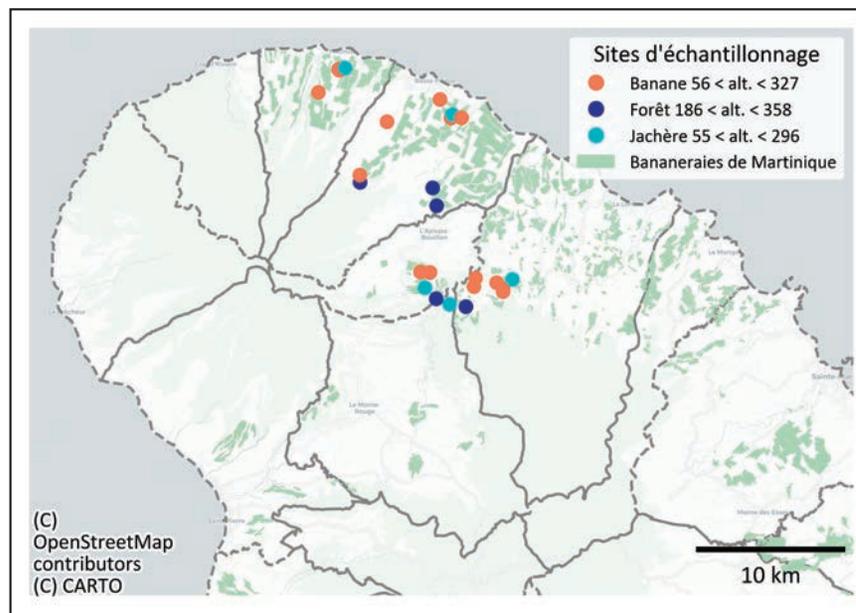
cules utilisées sont par ordre d'importance le glyphosate et le glufosinate. La seule molécule autorisée comme nématocide et également comme insecticide est le fosthiazate. Toutes les parcelles ont eu un travail de sol similaire avant la plantation (roto-bêche et sous-solage à 80 cm). Ainsi, un gradient de pratique agricole a été conceptualisé d'une manière discrète sous forme de 3 catégories, en assignant à chaque exploitation et à chaque parcelle étudiée un type de gestion en fonction des données collectées lors des entretiens (Tableau 1):

- Bananeraies en agroforesterie: 2 parcelles dans une plantation (AF)
- Bananeraies raisonnées: 7 parcelles dans 4 plantations (R1, R2, R3 et R4)
- Bananeraies conventionnelles intensives: 6 parcelles dans 2 plantations (C1 et C2)

En plus des bananeraies, nous avons sélectionné 5 forêts et 5 jachères représentant respectivement le milieu non perturbé et l'état initial de la parcelle (Figure 1). Les écosystèmes et agroécosystèmes ont été classés de la manière suivante selon un gradient d'intensité des pratiques qui reflète notamment une utilisation plus ou moins intense des pesticides: Forêts (F) > Jachères (J) > Bananeraies en agroforesterie (AF) > Bananeraies raisonnées (R) > Bananeraies conventionnelles (C).

**Figure 1** - Localisation des parcelles échantillonnées dans le nord de la Martinique. Pour chaque catégorie, la gamme de variation de l'altitude est indiquée dans la légende.

**Figure 1** - Location of the sampled plots in the north of Martinique. For each category, the range of elevation variation is indicated in the legend.



## Echantillonnage des macro-arthropodes du sol

Cette étude concerne les macro-arthropodes du sol superficiel. Pour estimer leur abondance et leur diversité dans les différentes parcelles, nous avons fait un échantillonnage par la méthode des quadrats, suivie d'une extraction de la litière et de sol par la méthode de Tullgren-Berlèse (David *et al.*, 1999; Coulis, 2021). La période d'échantillonnage a duré du 24/03/2018 au 21/06/2018. Durant cette période, 10 quadrats ont été prélevés sur chacune des parcelles, représentant 250 échantillons au total. Cet échantillonnage a été fait au cours de deux sessions (5 échantillons ont été prélevés sur l'ensemble des 25 parcelles pendant la 1<sup>re</sup> session, les 5 échantillons suivants pendant la 2<sup>e</sup> session), cela afin d'éviter un effet de la saisonnalité sur l'ensemble de la campagne d'échantillonnage (les dates de prélèvement exactes sont indiquées dans le tableau de données disponible sur le dataverse <https://doi.org/10.18167/DVN1/FBZYCT>). De plus, dans le but d'analyser l'effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés des macro-arthropodes du sol, les 10 échantillons prélevés sur chaque parcelle de bananeraies ont été répartis équitablement entre le petit inter-rang (n = 5 échantillons) et le grand inter-rang (n = 5 échantillons). Les jachères et les forêts n'ayant pas d'organisation spatiale particulière, les 10 prélèvements ont donc été répartis aléatoirement sur les parcelles.

Le quadrat utilisé, d'une surface de 25 x 25 cm<sup>2</sup>, a été enfoncé au sol jusqu'à une profondeur de 10 cm. La litière ainsi qu'environ 3 cm de profondeur du sol ont été prélevés et mis directement dans un sachet hermétiquement fermé jusqu'au laboratoire. Le contenu du sachet a ensuite été mis sur une grille placée dans un entonnoir de 35 cm de diamètre sur 45 cm de hauteur. Une ampoule à incandescence a assuré le chauffage et la dessiccation de l'échantillon, ainsi qu'une production de lumière ayant pour effet la descente des invertébrés dans un récipient contenant un liquide de préservation. La faune de chaque prélèvement a donc été collectée dans des pots remplis de 50 % d'éthanol à 70° et 50 % d'éthylène-glycol afin de la conserver en bon état. Après 10 jours, les récipients ont été retirés des extracteurs et transportés au laboratoire pour le tri.

Les litières récupérées ont ensuite été triées au laboratoire afin d'enlever les agrégats de sol collés sur les feuilles en décomposition. Conditionnées dans des barquettes, elles ont été mises dans une étuve à 60 °C pendant 48 heures puis pesées afin d'estimer la masse des litières en kg par m<sup>2</sup>. Cela a été fait pour 6 échantillons par parcelle en prenant en compte 3 échantillons dans le petit inter-rang et 3 échantillons dans le grand inter-rang.

Tous les invertébrés dont la taille était supérieure à 2 mm ont été dénombrés, à l'exception des vers de terre, des guêpes, des diptères, les termites ailés, et des gastéropodes, pour lesquels la méthode d'échantillonnage n'était pas adaptée. Les spécimens ont été identifiés à des niveaux taxonomiques différents selon leur groupe mais, *in fine*, le niveau de détermination

**Tableau 2** - Récapitulatif de l'ensemble des taxons considérés dans cette étude et des groupes trophiques qui leur ont été attribués. Le niveau de détermination est précisé pour chaque taxon (Cl. : Classe, Or. : Ordre, Fam. : famille).

**Table 2** - Summary of all the taxa considered in this study and the trophic groups that have been assigned to them. The level of determination is specified for each taxon (Cl.: Class, Or.: Order, Fam.: family).

Classe	Taxon	Groupe trophique
Diplopoda	Glomeridesmida (Or.)	Détritivore
	Polydesmida (Or.)	Détritivore
	Polyxenida (Or.)	Détritivore
	Spirobilida (Or.)	Détritivore
	Spirostreptida (Or.)	Détritivore
Chilopoda	Geophilomorpha (Or.)	Prédateur
	Lithobiomorpha (Or.)	Prédateur
	Scolopendromorpha (Or.)	Prédateur
Arachnida	Aranea (Or.)	Prédateur
Malacostraca	Isopoda (Sous Or.)	Détritivore
Insecta	Dermaptera (Or)	Prédateur
	Formicidae (Fam.)	Omnivore
	Blattoptera Or.)	Détritivore
	Dermestidae (Fam.)	Détritivore
	Hydrophilidae (Fam.)	Détritivore
	Carabidae (Fam.)	Prédateur
	Scarabeidae (Fam.)	Détritivore
	Staphylinidae (Fam.)	Prédateur
	Curculionidae (Fam.)	Détritivore
	Hemiptera (Or.)	Herbivore
	Orthoptera (Or.)	Omnivore
	Lepidoptera (Or.)	Herbivore

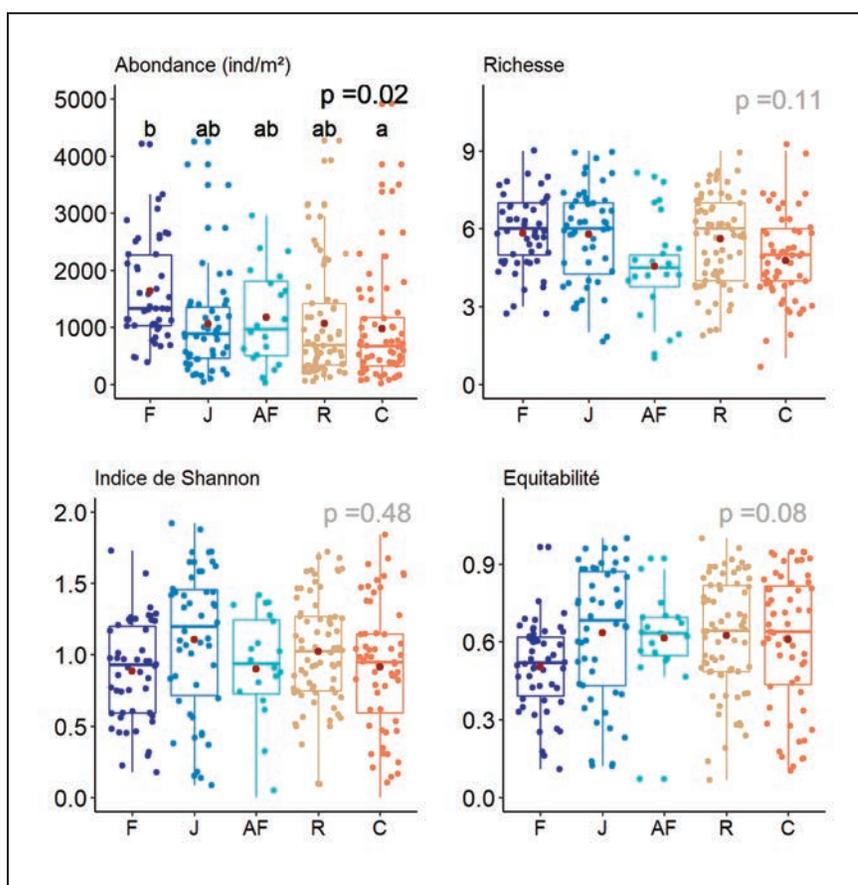
commun qui a été retenu est l'ordre. Une identification plus fine au niveau de certains taxons, tels que les familles d'insectes, a permis de créer 4 groupes trophiques fiables : prédateurs, omnivores, herbivores et détritivores (*Tableau 2*).

## Traitement statistique

L'abondance des invertébrés du sol par m<sup>2</sup> a été calculée pour l'ensemble de la communauté des invertébrés du sol, ainsi que pour les groupes trophiques. Elle a été obtenue en comptant le nombre d'individus de chaque ordre par échantillon (25 x 25 cm<sup>2</sup>) et en le multipliant par 16 pour avoir le nombre d'individus par m<sup>2</sup>. La richesse a été calculée en additionnant le nombre d'ordres taxonomiques retrouvés dans chaque échantillon. L'indice de

**Figure 2** - Boîtes à moustache montrant l'abondance et trois indices de diversité en fonction des pratiques agricoles. Les catégories sont classées par ordre croissant d'intensification. F : Forêt (n=50), J : Jachère (n=50), AF : Agroforesterie (n=20), R : Raisonnée (n=70), C : Conventionnelle (n=60). Les comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de TukeyHSD, sont indiquées par les lettres minuscules.

**Figure 2** - Boxplots showing abundance and three diversity indices according to agricultural practices. Categories are ranked in increasing order of intensification. F: Forest (n=50), J: Fallow (n=50), AF: Agroforestry (n=20), R: Reasoned (n=70), C: Conventional (n=60). Multiple comparisons between categories, performed by the TukeyHSD test, are indicated by lower case letters.



Shannon et l'équitabilité ont été calculés en utilisant le package « vegan ». Afin de décrire les changements dans la composition de la communauté entre les différents écosystèmes, une analyse multidimensionnelle non métrique (NMDS) et une analyse des similitudes (ANOSIM) (à l'aide des fonctions MetaMDS et anosim du package « vegan ») ont été réalisées. L'effet des pratiques agricoles ainsi que celui de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur l'abondance totale des groupes trophiques, des classes et les ordres taxonomiques, ainsi que sur les métriques de diversité (richesse des ordres taxonomiques, indice de Shannon et équitabilité) ont été testés par des modèles linéaires généralisés mixtes du package « lme4 » avec un effet aléatoire sur la parcelle. L'abondance suivait une distribution de Poisson, la richesse des ordres et l'indice de Shannon suivaient une distribution normale et l'équitabilité suivait une distribution binomiale. Les tests de Tukey, du package « multcomp », ont été utilisés pour réaliser les tests *post hoc* et construire les groupes. Pour tester si la masse de litière explique l'abondance totale, celle des groupes trophiques et les métriques de diversité, des tests de corrélation entre les variables ont été explorés avec la méthode de régression SMA (en utilisant le package « smart »). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R version 3.3.2 (R core team, 2016).

## RÉSULTATS

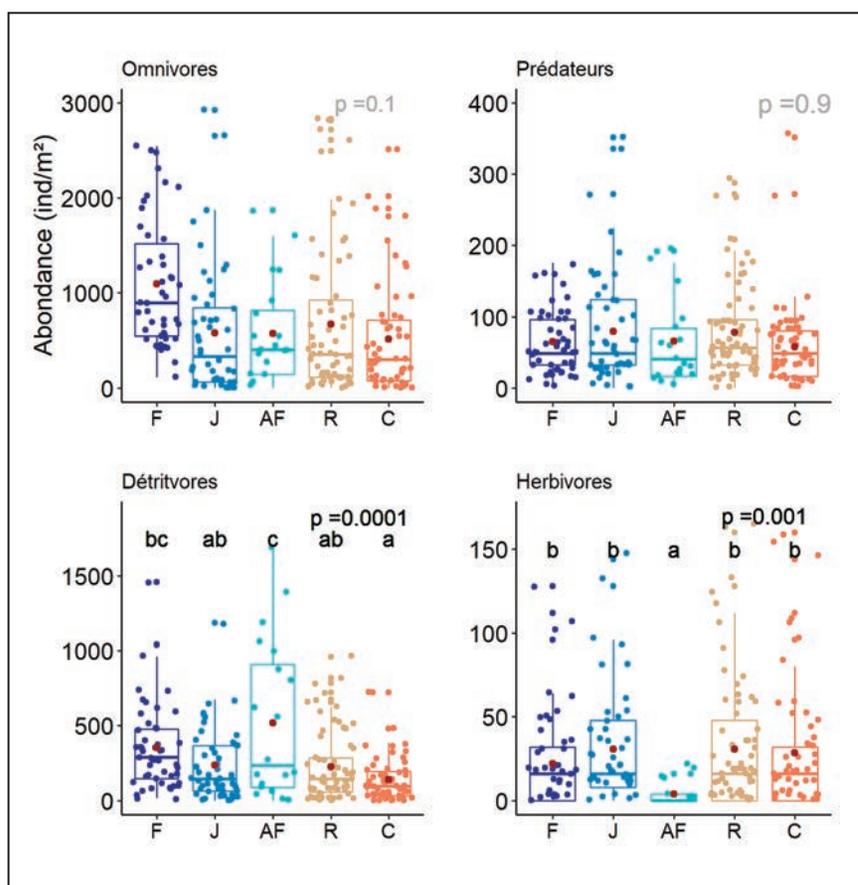
Un total de 19 646 individus a été échantillonné, dont une majorité de fourmis (13 820 individus). L'abondance moyenne par m<sup>2</sup> sur l'ensemble du jeu de données était de  $1\,257 \pm 76$  individus/m<sup>2</sup>. Un ensemble de seize ordres différents ont été identifiés avec une richesse moyenne par échantillon de  $5,4 \pm 0,1$ .

### Effet des pratiques agricoles sur les communautés d'invertébrés

L'abondance des macro-arthropodes a été significativement plus élevée dans les écosystèmes forestiers ( $1\,934 \pm 215$  ind/m<sup>2</sup>) que dans les agroécosystèmes ( $1\,088 \pm 74$  ind/m<sup>2</sup>). L'abondance n'a pas significativement varié entre les jachères et les bananeraies agroforestières et raisonnées mais elle était significativement plus faible dans les bananeraies conventionnelles ( $971 \pm 131$  ind/m<sup>2</sup>) (Figure 2). La diversité des ordres et l'indice de Shannon n'ont pas significativement varié en fonction des pratiques agricoles (Figure 2). En revanche, en termes de composition en ordres, l'analyse de similarité (ANOSIM) a montré une légère dissimilarité significative entre les communautés des macro-arthropodes selon les pratiques agricoles ( $R = 0,06$ ,  $P = 0,001$ ).

**Figure 3** - Boîte à moustache montrant l'abondance de chaque groupe trophique en fonction des pratiques agricoles. Les catégories sont classées par ordre croissant d'intensification. F : Forêt (n=50), J : Jachère (n=50), AF : Agroforesterie (n=20), R : Raisonnée (n=70), C : Conventuelle (n=60). Les points rouges indiquent la moyenne. Les comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de Tukey, sont indiquées par les lettres minuscules.

**Figure 3** - Boxplots showing the abundance of each trophic group according to agricultural practices. The categories are ranked in increasing order of intensification. F: Forest (n=50), J: Fallow (n=50), AF: Agroforestry (n=20), R: Reasoned (n=70), C: Conventional (n=60). Red dots indicate the mean. Multiple comparisons between categories, using the Tukey test, are indicated by lower case letters.



L'abondance des omnivores, prédateurs et herbivores n'a pas significativement varié entre les pratiques agricoles tandis que les détritviores ont été significativement plus abondants dans les systèmes forestiers et agroforestiers, et ont été moins abondants dans les bananeraies avec des pratiques conventionnelles (Figure 3).

Les groupes taxonomiques ont répondu différemment selon les pratiques agricoles. Les arachnides étaient moins abondants dans les bananeraies conventionnelles. Leur abondance était 40 % plus faible que dans les bananeraies raisonnées. Les isopodes (Malacostraca) étaient plus abondants dans les parcelles agroforestières que dans les parcelles raisonnées et conventionnelles (80 % et 87 % respectivement, Tableau 3). Cependant, au sein des chilopodes, les géophilomorphes et les scolopendromorphes étaient plus abondants dans les bananeraies avec des pratiques agricoles intensives et les lithobiomorphes étaient plus abondants en forêts. De plus, les Glomeridesmidae et les Polyxenidae sont des ordres de diplopodes qui ont été retrouvés uniquement en forêt. En revanche, les Polydesmidae étaient plus abondants dans les bananeraies raisonnées ( $96 \pm 16$  ind/m<sup>2</sup>) qu'en forêt ( $3 \pm 1$  ind/m<sup>2</sup>). De même pour les Spirobolidae qui étaient absents en forêt. Cependant, les Spirostreptidae ont été représentés avec des valeurs très

faibles dans notre échantillonnage (en moyenne  $0,4 \pm 0,1$  ind/m<sup>2</sup>) (Figure 4).

Les insectes, notamment les coléoptères et les hyménoptères, étaient significativement plus abondants dans les forêts que dans les bananeraies conventionnelles. En revanche, les orthoptères étaient plus abondants dans les jachères ( $3 \pm 1$  ind/m<sup>2</sup>) et n'ont pas été collectés en forêts ni dans les parcelles agroforestières. Les larves de lépidoptères étaient plus abondantes dans les bananeraies raisonnées et conventionnelles ( $3 \pm 1$  ind/m<sup>2</sup> pour les deux pratiques). Les blattoptères et les dermoptères étaient significativement plus abondants dans les parcelles agroforestières (respectivement  $4 \pm 2$  et  $12,8 \pm 6$  ind/m<sup>2</sup>). Les hémiptères étaient plus abondants dans les jachères et les parcelles conventionnelles ( $38 \pm 6$  ind/m<sup>2</sup>) que dans les parcelles agroforestières ( $4 \pm 1$  ind/m<sup>2</sup>) (Tableau 3, Figure 4).

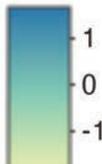
### Effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés d'invertébrés du sol

L'abondance des macro-arthropodes était significativement plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang.

**Tableau 3** - Abondance des 5 Classes d'arthropodes en fonction des pratiques agricoles (F : forêt, J : jachère, AF : agroforesterie, R : raisonnée, C : conventionnelle). Les données sont exprimées en nombre d'individus/m<sup>2</sup> (moyenne±erreur type). L'effet des catégories a été testé pour chaque Classe par un modèle de type glm, la significativité de cette variable catégorique dans le modèle est indiquée dans la colonne de droite. De plus, des comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de TukeyHSD, ont permis de construire des groupes qui sont indiqués par les lettres minuscules. Le code couleur correspond à la moyenne de chaque catégorie pondérée à la moyenne des abondances de tous les systèmes confondus par chaque Classe.

**Table 3** - Abundance of the 5 Classes of arthropods according to agricultural practices (F: forest, J: fallow, AF: agroforestry, R: reasoned, C: conventional). Data are expressed as number of individuals/m<sup>2</sup> (mean±standard error). The effect of the categories was tested for each Class by a glm model, the significance of this categorical variable in the model is indicated in the right-hand column. In addition, multiple comparisons between categories, performed by the TukeyHSD test, allowed the construction of groups which are indicated by lower case letters. The colour code corresponds to the average of each category weighted by the average abundance of all systems combined by each class.

Classe	F (n=50)	J (n=50)	AF (n=20)	R (n=70)	C(n=60)	p
Arachnida	18±3	19±3,4	22±6	21±3,5	8±2	0.11
Diplopoda	112±15	75±14	37±16	122±19	71±17	0.57
Chilopoda	9±2	8±2,7	5±2	10±2	17±3	0.21
Insecta	1595±209 <sup>b</sup>	834±120 <sup>ab</sup>	652±117 <sup>ab</sup>	946±131 <sup>ab</sup>	818±128 <sup>a</sup>	<b>0.04</b>
Malacostraca	210±35 <sup>ab</sup>	128±23 <sup>ab</sup>	460±112 <sup>b</sup>	93±22 <sup>a</sup>	62±11 <sup>a</sup>	<b>0.001</b>



En moyenne, 1 216±130 ind/m<sup>2</sup> dans le petit inter-rang, contre 981±123 ind/m<sup>2</sup> dans le grand inter-rang, soit une abondance 20 % plus élevée dans le petit inter-rang. En revanche, la diversité des ordres taxonomiques (richesse, Shannon et équitabilité) n'était pas significativement différente entre les deux inter-rangs (Figure 5).

L'abondance des 4 groupes trophiques a significativement varié entre le petit et le grand inter-rang. Deux types de réponses face à l'hétérogénéité spatiale sont à distinguer. D'une part, les herbivores étaient concentrés dans le grand inter-rang avec une abondance en moyenne 47 % plus élevée que dans le petit inter-rang (Figure 6). D'autre part, les détritvires et les prédateurs (les omnivores dans une moindre mesure) avaient tendance à être plus concentrés dans le petit inter-rang. En effet, les prédateurs étaient en moyenne 29 % plus abondants, les détritvires ont été en moyenne 53 % plus abondants et les omnivores seulement 8 % plus abondants dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang.

La masse de litière était deux fois plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang (respectivement 325±53 et 165±24 g/m<sup>2</sup>, Figure 7) et était corrélée positivement avec l'abondance des détritvires ( $R^2 = 0,2$ ,  $P = 1,6e^{-8}$ ) (Figure 8).

## DISCUSSION

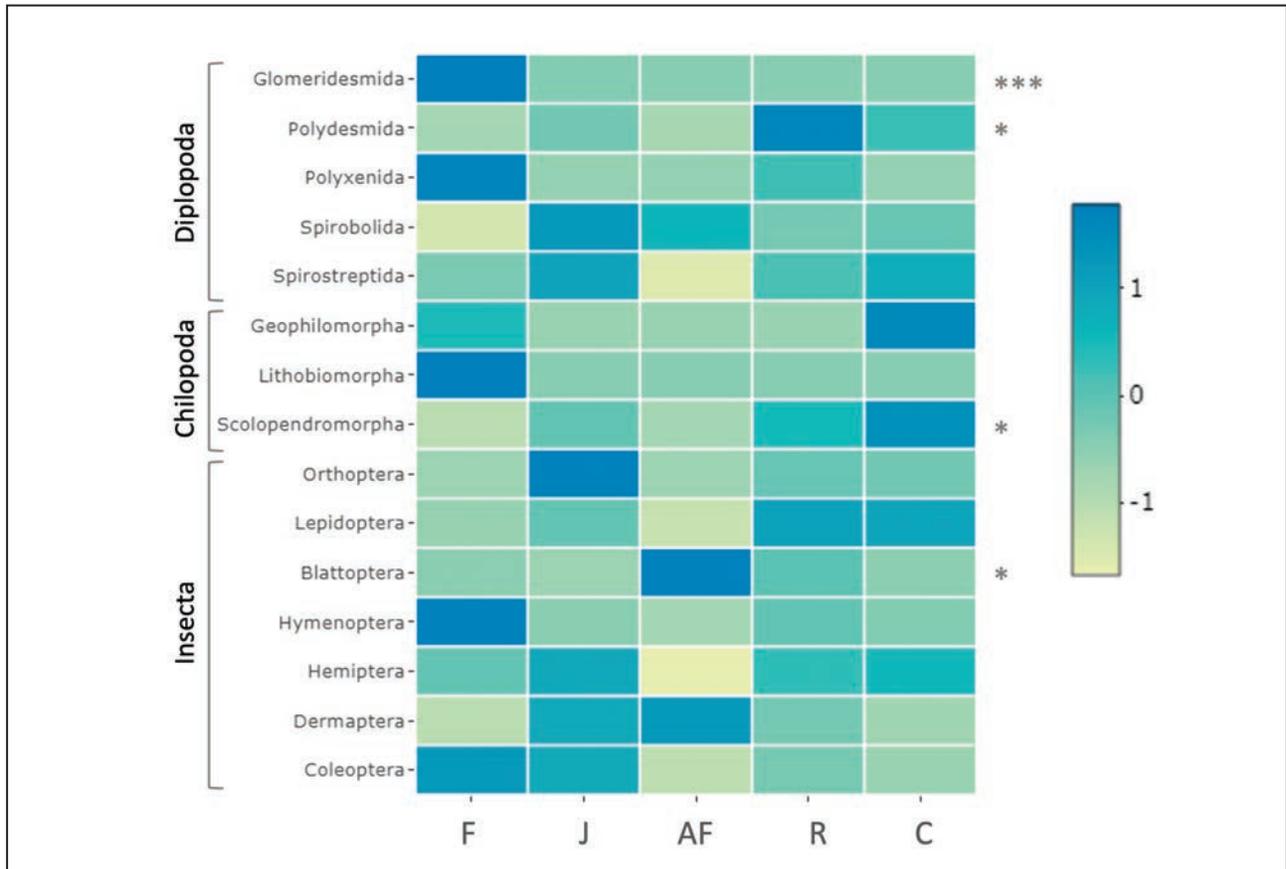
Cette étude contribue à améliorer la connaissance de l'écologie des macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique. L'abondance moyenne par mètre carré des macro-arthropodes du sol observée en Martinique dans ce travail (1 257±76 individus/m<sup>2</sup>) est comparable à celle observée en Amazonie Colombienne (1 496±155 individus/m<sup>2</sup>) (Suárez *et al.*, 2018). Nos données confirment les études de l'effet des pratiques agricoles sur les invertébrés du sol et montrent également que l'abondance des macro-arthropodes du sol est 44 % plus élevée dans des forêts que dans des systèmes cultivés, ce qui confirme notre hypothèse (1). Cette étude confirme également l'existence d'ordres strictement inféodés aux milieux forestiers, ce qui est le cas pour les Glomeridesmidae et Polyxenidae (Diplopoda) et les Lithobiomorpha (Chilopoda).

### Effet des pratiques agricoles sur les communautés des macro-arthropodes

Plusieurs études se sont intéressées à l'effet des pratiques agricoles sur les communautés de macro-arthropodes du sol selon des gradients d'intensité des pratiques agricoles, ceci en calculant un indice d'intensification agricole qui prend en compte la fréquence des interventions mécaniques et chimiques et la

**Figure 4** - Heatmap de l'abondance de chaque Ordre taxonomique en fonction des pratiques agricoles. Le heatmap propose une représentation en dégradé de couleur basée sur la moyenne pondérée de l'abondance dans chaque système de culture par rapport à la moyenne générale, chaque ordre étant analysé indépendamment. Pour chaque Ordre, un modèle de type glm suivi d'un test Tukey HSD a permis de déterminer si les différences observées sont significatives. Code de significativité : 0 '\*\*\*\*' 0,001 '\*\*\*' 0,01 '\*\*'

**Figure 4** - Heatmap of the abundance of each taxonomic order according to agricultural practices. The heatmap provides a colour gradient representation based on the weighted average abundance in each cropping system relative to the overall average, with each order analysed independently. For each Order, a glm model followed by a Tukey HSD test was used to determine whether the observed differences are significant. Significance code: 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*\*'



durée des périodes pendant lesquelles la terre est cultivée (Decaëns et Jiménez, 2002; Tondoh *et al.*, 2011). Ces études comparent différents systèmes de culture tels que les savanes, les pâturages, les cultures annuelles ou pérennes. Dans ce cadre, la comparaison de ces systèmes ayant des pratiques agricoles extrêmement contrastées; allant de pratique de brûlis et de labour intense à la forêt primaire sans aucune intervention, produit des résultats souvent très marqués.

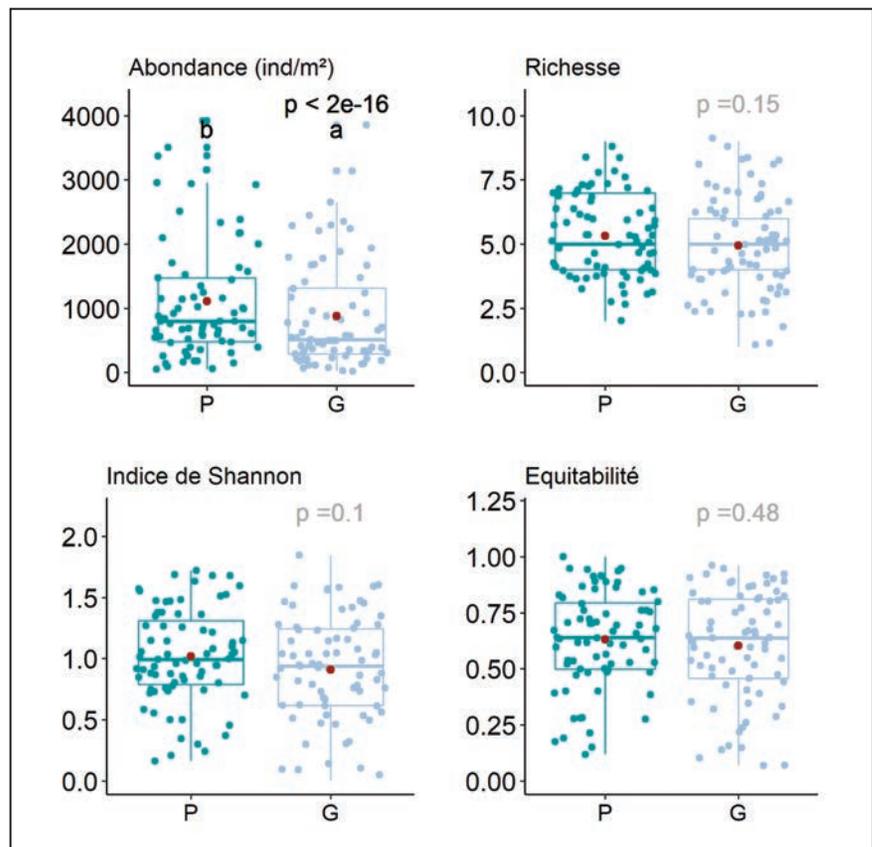
Dans notre étude, nous nous sommes restreints à une seule culture, le bananier. Il s'agit d'une culture semi-pérenne (une parcelle de bananiers est replantée tous les 6 à 8 ans), subissant moins de labour comparativement à d'autres cultures annuelles telles que le maraichage. On retrouve une abondance moyenne de 208 ind/m<sup>2</sup> de macrofaune de sol en maraichage conventionnel dans le centre de la Martinique (Barois *et al.*, 1988). Par

contre, en bananeraies conventionnelles, l'abondance moyenne retrouvée dans cette étude des macro-arthropodes est de 974 ind/m<sup>2</sup>. Afin d'étudier l'effet des pratiques agricoles sur les communautés de macro-arthropodes en bananeraie, nous avons conçu le dispositif expérimental de manière à exprimer la gradation de l'intensité des pratiques agricoles allant du système forestier sans aucune intervention humaine au système conventionnel intensif utilisant régulièrement des intrants de synthèse et des pratiques nuisibles pour la biologie du sol.

Nos résultats montrent que l'abondance des macro-arthropodes est plus faible dans les parcelles conventionnelles que dans les autres parcelles, ce qui confirme l'hypothèse (2). L'utilisation fréquente des herbicides est la pratique qui distingue le plus les parcelles conventionnelles des autres parcelles (Tableau 1). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la différence

**Figure 5** - Boîtes à moustache montrant l'abondance et trois indices de diversité en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=75), G : grand inter-rang (n=75)). Les trois indices de diversité sont calculés à l'échelle de l'échantillon en prenant en compte l'Ordre comme unité taxonomique de référence. Les points rouges indiquent la moyenne.

**Figure 5** - Boxplots showing abundance and three diversity indices as a function of intra-plot spatial heterogeneity (P: small inter-row (n=75), L: large inter-row (n=75)). The three diversity indices are calculated at the sample scale using the Order as the taxonomic reference unit. The red dots indicate the mean.



d'abondance observée entre les pratiques agricoles peut être expliquée par l'utilisation des herbicides. Cette pratique agit indirectement sur les communautés des macro-arthropodes en supprimant les adventices couvrant le sol. Cette suppression peut entraîner une altération des conditions microclimatiques (augmentation de la température et diminution de l'humidité) et aussi une suppression des ressources et des apports en matière organique, entraînant une diminution de l'abondance des espèces, et surtout des détritivores (Shelton et Edwards, 1983; De Menezes et Soares, 2016). Cela peut également impacter les niveaux trophiques supérieurs tels que les araignées (Brust, 1990). Nos résultats sont compatibles avec ce raisonnement. En effet, les détritivores et les prédateurs sont moins abondants dans les parcelles conventionnelles (Figure 3, Tableau 3). Leur faible abondance peut donc être un reflet des pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. Ils sont également considérés comme auxiliaires de culture. En effet, les araignées et les dermaptères sont des prédateurs des ravageurs de cultures (Altieri et Letourneau, 1982; Dassou et Tixier, 2016). Les dermaptères les plus abondants que nous avons observés dans nos échantillons sont du genre *Euborellia*. Ces derniers sont de potentiels bio-régulateurs pour le charançon noir *Cosmopolites sordidus*; ravageur du bananier (Mollot *et al.*, 2014). Les détritivores, quant

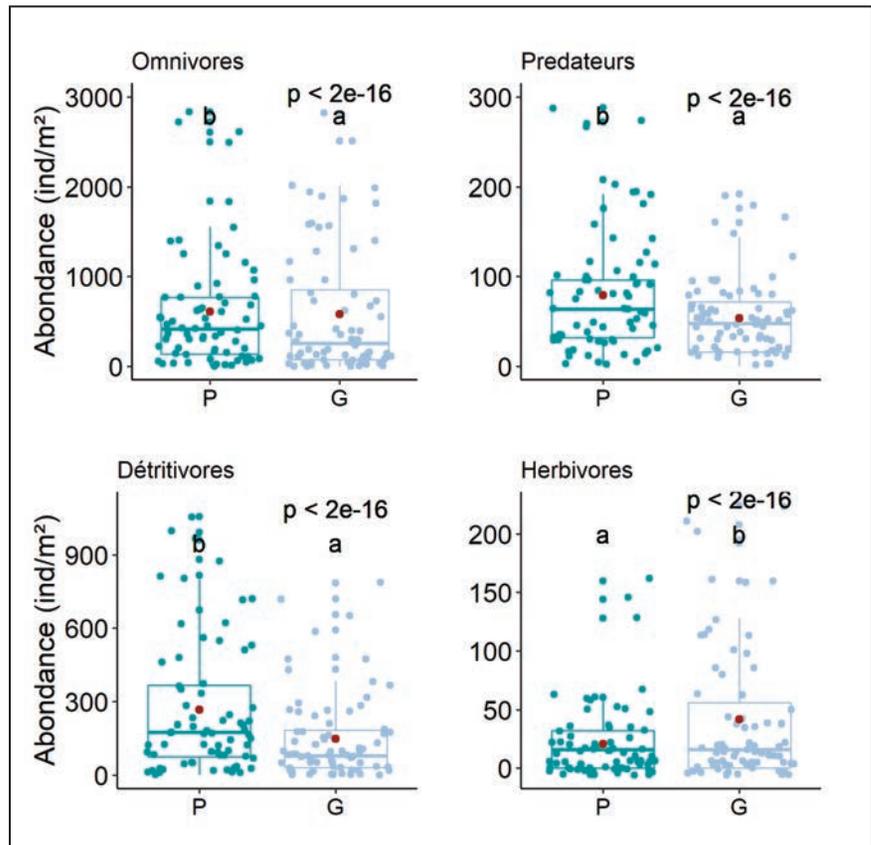
à eux, participent à la fragmentation, la modification de la structure des litières et stimulent l'activité microbienne dans leurs boulettes fécales (Coulis *et al.*, 2014; Joly *et al.*, 2018).

Des études montrent également un effet direct des herbicides par toxicité, ce qui se traduit par un taux de mortalité élevé et un déclin des populations d'isopodes dans des systèmes agricoles intensifs (Paoletti et Hassall, 1999). Nos résultats vont également dans ce sens. En effet, l'abondance des isopodes est 33 % plus élevée dans les parcelles raisonnées et 87 % plus élevée dans les parcelles agroforestières que dans les parcelles conventionnelles. Ce résultat est compatible avec l'étude de Coulis (2021) qui montre un déclin drastique de l'abondance des isopodes dans les parcelles de cannes à sucre conventionnelles comparées aux parcelles biologiques. Les isopodes peuvent donc être considérés comme bioindicateurs des pratiques agro-écologiques. De plus, ils ont un grand intérêt dans la décomposition de la matière organique dans le sol en contribuant à sa fragmentation et à sa minéralisation

La solarisation (assainissement du sol par élévation de température en utilisant l'énergie solaire) est une pratique utilisée dans une partie des bananeraies conventionnelles de cette étude avant la plantation. Cette pratique consiste à augmenter la température du sol à des hauts niveaux pour éliminer les or-

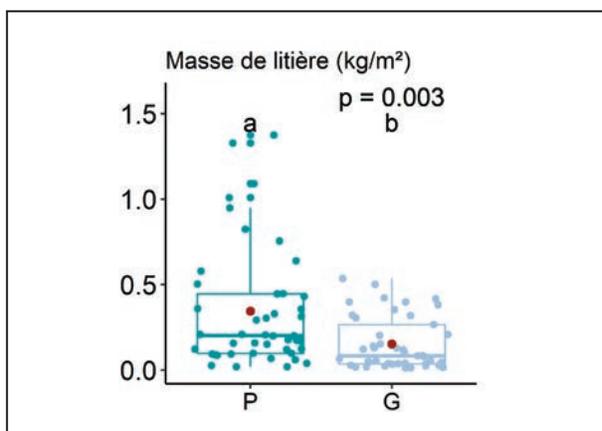
**Figure 6** - Boîtes à moustache montrant l'abondance de chaque groupe trophique en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=75), G : grand inter-rang (n=75)). Les points rouges indiquent la moyenne.

**Figure 6** - Boxplots of the abundances of the trophic groups (omnivores, predators, herbivores and detritivores) according to intra-plot spatial heterogeneity (P: small inter-row (n=75), G: large inter-row (n=75)). Red dots indicate the mean.



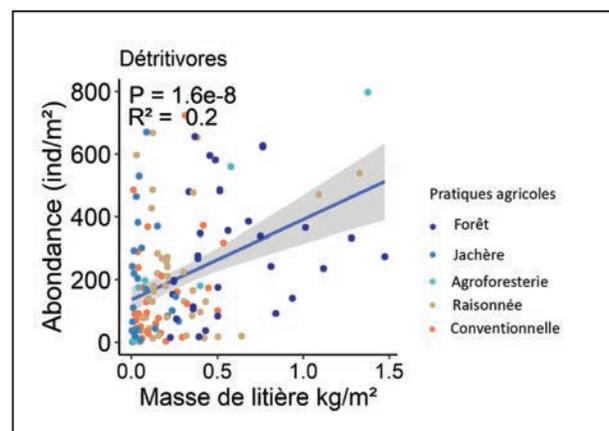
**Figure 7** - Boîtes à moustache montrant la masse de litière (kg/m<sup>2</sup>) en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=48), G : grand inter-rang (n=48)). Les points rouges indiquent la moyenne.

**Figure 7** - Boxplots of litter mass (kg / m<sup>2</sup>) according to intra-plot spatial heterogeneity (P: small inter-row (n=48), G: large inter-row (n=48)). Red dots indicate the mean.



**Figure 8** - Relation entre la masse de litière et l'abondance des détritviores. Les points correspondent aux échantillons et leurs couleurs correspondent aux catégories de pratiques agricoles.

**Figure 8** - Relationship between the mass of litter and the abundance of decomposers. The dots indicate the data according to agricultural practices.



ganismes pathogènes. Or, elle est aussi nuisible pour diverses espèces de la faune du sol (Seman-Varner, 2005). De plus, une partie des bananeraies conventionnelles utilisent un insecticide à base de fosphiazate pour lutter contre le charançon (*Cosmopolites sordidus*). Cet insecticide agit par contact et par ingestion. Il élimine les nématodes et les insectes. Ces pratiques pourraient certainement expliquer la baisse de l'abondance totale de la communauté des macro-arthropodes.

D'autre part, dans les parcelles agroforestières, nos résultats montrent que les détritivores sont plus abondants ( $517 \pm 118$  ind/m<sup>2</sup>). L'agroforesterie est définie par la présence d'arbres dans les écosystèmes cultivés. Ces arbres confèrent un habitat stable et hétérogène, apportant une couverture au sol avec une plus grande quantité de litière et par conséquent un plus grand approvisionnement en ressources et en micro habitats favorables aux espèces détritivores (Gibson *et al.*, 2011).

En revanche, en ce qui concerne la diversité, nos résultats ne montrent pas une diminution selon le gradient de pratiques agricoles, ce qui rejette l'hypothèse (3). Cela pourrait être expliqué en partie par la différence de composition en taxons entre les différents écosystèmes étudiés. En effet, les chilopodes semblent être plus présents dans les parcelles conventionnelles que dans les autres écosystèmes. Les polydesmes sont plus abondants dans les parcelles raisonnées. Les orthoptères, les spirostreptides et les spirobolides sont plus abondants dans les jachères. Les isoptères et les isopodes sont plus abondants dans les parcelles agroforestières. Et dans les forêts, les hyménoptères, les coléoptères, les Glomeridesmidae et les Polyxenidae sont plus abondants. Il y a donc en parallèle une diminution dans un groupe et une augmentation dans un autre, ce qui pourrait expliquer l'effet non significatif de l'intensification agricole sur la diversité. D'autre part, la diversité dans cette étude est mesurée à l'échelle de l'ordre. La diversité spécifique est donc inconnue. De plus, de nombreuses espèces peuvent avoir des réponses différenciées face aux pratiques agricoles. Or, la résolution taxonomique à l'échelle de l'ordre ne permet pas de détecter ces effets. Un autre biais concerne l'estimation de la diversité, sachant que le nombre des espèces n'est pas équivalent selon les ordres. Une résolution taxonomique plus fine (à l'échelle de l'espèce) dans notre étude pourrait apporter plus d'informations sur la composition en espèces des communautés. Nous nous attendrions donc à une différence plus marquée de la composition spécifique des communautés selon le gradient de pratiques agricoles.

## Effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés des macro-arthropodes

Indépendamment des pratiques culturales, nos résultats montrent une abondance totale 20 % plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang, ce qui confirme

l'hypothèse (4). Dans les bananeraies de Martinique, l'effeuillage, qui est pratiqué pour lutter contre un champignon parasite des feuilles, a pour conséquence la formation d'un mulch localisé dans le petit inter-rang. La masse de litière au sol est de  $325 \pm 53$  g/m<sup>2</sup> en moyenne dans le petit inter-rang contre  $165 \pm 24$  g/m<sup>2</sup> en moyenne dans le grand inter-rang ce qui fournit un apport de matière organique (ressource) et un habitat pour les organismes du sol. Ceci concerne les détritivores se nourrissant de la litière qui sont 53 % plus abondants dans le petit inter-rang, et également les taxons de niveau trophique supérieur notamment les prédateurs et omnivores qui sont respectivement 29 % et 8 % plus abondants dans le petit inter-rang. Les herbivores en revanche sont 47 % plus abondants dans le grand inter-rang que dans le petit inter-rang. Indépendamment des pratiques agricoles et notamment de l'utilisation d'herbicides, le manque de paillage dans le grand inter-rang entraîne un développement des plantes adventices. Par conséquent, même dans les parcelles où les herbicides sont utilisés, il y a « concentration » des herbivores dans le grand inter-rang. Ces derniers sont souvent ailés, notamment les curculionidés, les lépidoptères et les hémiptères. Le passage des engins dans le grand inter-rang pourrait ne pas éliminer leurs populations car ils sont en mesure de fuir mais également de recoloniser plus facilement ce milieu, contrairement aux autres espèces de détritivores et de prédateurs qui sont principalement non-ailées dans cette étude. Nous trouvons d'ailleurs un niveau de diversité similaire entre grand inter-rang et petit inter-rang, rejetant l'hypothèse (5), ce qui suggère, un effet compensatoire d'un groupe par un autre.

Cette étude met ainsi clairement en évidence l'importance du paillage dans les parcelles pour le maintien des communautés de détritivores qui jouent un rôle important dans la fragmentation, la modification de la structure des litières et la stimulation de l'activité microbienne (Lavelle *et al.*, 1993 ; Coulis *et al.*, 2014 ; Joly *et al.*, 2015).

## CONCLUSION

Pour conclure, cette étude montre qu'en passant d'un écosystème forestier aux agroécosystèmes bananiers conventionnels, 50 % de l'abondance des communautés de macro-arthropodes du sol est perdue. De plus, au sein des systèmes bananiers, nous avons montré une réponse marquée de l'abondance vis-à-vis des pratiques agricoles, manifestement avec une abondance plus faible dans les parcelles conventionnelles. Le groupe trophique des détritivores est le plus impacté par les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. Or, nous avons confirmé que la présence d'une grande quantité de litière favorise les détritivores, ceci en agroforesterie et de manière générale au niveau du petit inter-rang au sein de l'ensemble des parcelles. En ce qui concerne la diversité des ordres taxonomiques, la réponse de l'ensemble de la communauté n'a

pas changé significativement selon les pratiques agricoles. La diminution dans un groupe et l'augmentation simultanée dans un autre groupe expliquent l'effet non significatif des pratiques agricoles sur la diversité. La principale limite de cette étude est sa faible résolution taxonomique (ordre), une identification des espèces permettrait d'étudier plus en détail l'effet des pratiques agricoles sur la diversité et permettrait probablement de distinguer des réponses contrastées en fonction des stratégies écologiques des espèces.

## REMERCIEMENTS

Nous souhaitons adresser nos remerciements les plus sincères aux agriculteurs qui ont pris le temps de nous écouter et de répondre à nos questions et qui nous ont permis de réaliser cette étude sur leurs plantations. Nous remercions Laurent Gervais pour son aide dans la sélection des bananeraies, Jérôme Sainte-Rose et Roger Rieux pour leur précieuse aide lors des échantillonnages sur le terrain ainsi que Lilou Leonetti et Patrick Maréchal pour leur aide dans l'identification des araignées. Nous tenons à remercier également Eric Blanchart et Pascale Jouquet pour leur relecture et leurs commentaires très constructifs qui ont poussé à la clarification des propos débattus dans ce manuscrit.

Ce travail a pu être réalisé grâce aux financements obtenus par le Cirad dans le cadre du projet AgroBioDev « Agro-écologie et Biodiversité locale au service du Développement agricole en Martinique » financé par les fonds Feder (fonds européens de développement régional) et la Collectivité Territoriale de Martinique.

## BIBLIOGRAPHIQUE

- Altieri M.A., Letourneau D.K., 1982 - Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1, pp. 405-430.
- Bardgett R.D., van der Putten W.H., 2014 - Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, pp. 505-511.
- Barois I., Cadet P., Albrecht A., Lavelle P., 1988 - Systèmes de culture et faune des sols : quelques données. Feller Christian (coord.), *Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes effets des restitutions organiques. Rapport final : Fort-de-France ORSTOM*.
- Blanche C., 2020 - Effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur le contrôle biologique par conservation étude et modélisation des déplacements de dermaptères dans les bananeraies. Thèse de doctorat. Université d'Avignon. p., 166
- Brust G.E., 1990 - Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (coleoptera: Carabidae). *Pesticide Science*, 30, pp. 309-320.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D., Naeem, S., 2012 - Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, pp. 59-67.
- Carron M.P., Auriac Q., Snoeck D., Villenave C., Blanchart E., Ribeyre F., Marichal R., Darminto M., Caliman J.P. 2015 - Spatial heterogeneity of soil quality around mature oil palms receiving mineral fertilization. *European Journal of Soil Biology*, 66, pp. 24-31.
- Carron M.P., Auriac Q., Snoeck D., Villenave C., Blanchart E., Ribeyre F., Marichal R., Darminto M., Caliman J.P., 2016 - Do the impact of organic residues on soil quality extend beyond the deposition area under oil palm? *European Journal of Soil Biology*, 75, pp. 54-61.
- Coulis M., 2021 - Abundance, biomass and community composition of soil saprophagous macrofauna in conventional and organic sugarcane fields. *Applied Soil Ecology*, 164, 103923, 7p.
- Coulis M., Bernard L., Gérard 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.
- Dassou A.G., Tixier P., 2016 - Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 6, pp. 1143-1153.
- David J.-F., Devernay S., Loucougaray G., Le Floch E., 1999 - Belowground biodiversity in a Mediterranean landscape: relationships between saprophagous macroarthropod communities and vegetation structure. *Biodiversity and Conservation*, 8, pp. 753-767.
- Decaëns T., Jiménez J.J., 2002 - Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. *Plant and Soil*, 240, pp. 133-143.
- Fragoso C., Lavelle P., Blanchart E., Senapati B.K., Jimenez J.J., Martinez M.D.L.A., Decaëns T., Tondoh J., 1999 - Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. *Earthworm management in tropical agroecosystems*, pp. 27-55.
- Gibson L., Lee T.M., Koh L.P., Broo, B.W. Gardner T.A., Barlow J., Peres C.A., Bradshaw C.J.A., Laurance W.F., Lovejoy T.E., Sodhi N. S., 2011 - Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478, pp. 378-381.
- [https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees\\_libres/bulletins/BCMOM/BCMOM\\_972](https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees_libres/bulletins/BCMOM/BCMOM_972) - Consulté le 14/10/2021.
- Joly F.-X., Coulis M., Gérard A., Fromin N., Hättenschwiler S., 2015 - Litter-type specific microbial responses to the transformation of leaf litter into millipede feces. *Soil Biology and Biochemistry*, 86, pp. 17-23.
- Joly F.-X., Coq S., Coulis M., Nahmani J., Hättenschwiler S., 2018 - Litter conversion into detritivore faeces reshuffles the quality control over C and N dynamics during decomposition. *Functional Ecology*, 32, pp. 2605-2614.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., 1993 - A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica*, 25, p., 130.
- Marichal R., Grimaldi M., Feijoo M.A., Oszwald J., Praxedes C., Cobo D.H.R., Hurtado M.D.P., Desjardins T., Junior M.L.D.S., Costa L.G.D.S., Miranda I.S., Oliveira M.N.D., G. Brown G.G., Tselouiko S., Martins M.B., Decaëns T., Velasquez E., Lavelle P., 2014 - Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Applied Soil Ecology*, 83, pp. 177-185.
- De Menezes C.W.G., Soares M.A., 2016 - Impactos do controle de plantas daninhas e da aplicação de herbicidas em inimigos naturais. *Revista Brasileira de Herbicidas*, 15, p. 2.
- Mollot G., Duyck P.F., Lefeuvre P., Lescourret F., Martin J.F., Piry S., Canard E., Tixier, P., 2014 - Cover cropping alters the diet of arthropods in a banana plantation: a metabarcoding approach. *Plos one*, 9, p. e93740.
- Paoletti M.G., 2012 - Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes: Practical Use of Invertebrates to Assess Sustainable Land Use. Elsevier.
- Paoletti M.G., Boscolo P., Sommaggio D., 1997 - Beneficial Insects in Fields Surrounded by Hedgerows in North Eastern Italy. *Biological Agriculture & Horticulture*, 15, pp. 310-323.
- Paoletti M.G., Favretto M.R., Stinner B.R., Purrington F.F., Bater J.E., 1991 - Invertebrates as bioindicators of soil use. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 34, pp. 341-362.

- Paoletti M.G., Hassall M., 1999 - Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, pp. 157-165.
- Pelosi C., Pey B., Hedde M., Caro G., Capowiez Y., Guernion M., Peigné J., Piron D., Bertrand M., Cluzeau D 2014 - Reducing tillage in cultivated fields increases earthworm functional diversity. *Applied Soil Ecology*, 83, pp. 79-87.
- Poeydebat C., Tixier P., De Lapeyre De Bellaire L., Carval D., 2017 - Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web. *Biological Control*, 114, pp. 125-132.
- Ponge J.-F., Pérès G., Guernion M., Ruiz-Camacho N., Cortet J., Pernin 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.
- Power A.G., 2010 - Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365, pp. 2959-2971.
- R core team., 2016 - The R Project for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Riséde J.M., Achard R., Brat P., Chabrier C., Damour G., Guillermet C., De Lapeyre De Bellaire L., Loeillet D., Lakhia S., Meynard P., Tixier P., Quoc H.T., Salmon F., Côte F.X., Dorel, M., 2019 - The agroecological transition of Cavendish banana cropping systems in the French West Indies. *Agricultures et défis du monde*, pp. 107-126.
- Rousseau L., Fonte S.J., Téllez O., van der Hoek R., Lavelle P., 2013 - Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in small-holder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological Indicators*, 27, pp. 71-82.
- Seman-Varner R., 2005 - Ecological effects of solarization duration on weeds, microarthropods, nematodes, and soil and plant nutrients. Thèse de doctorat. University of Florida. p. 92
- Shelton M.D., Edwards C.R., 1983 - Effects of Weeds on the Diversity and Abundance of Insects in Soybeans<sup>1</sup> - *Environmental Entomology*, 12, pp. 296-298.
- Suárez L.R., Josa Y.T.P., Samboni E.J.A., Cifuentes K.D.L., Bautista E.H.D., Salazar J.C.S., 2018 - Soil macrofauna under different land uses in the Colombian Amazon. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 53, pp. 1383-1391.
- Swinton S.M., Lupi F., Robertson G.P., Hamilton S.K., 2007 - Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics*, 64, pp. 245-252.
- Tamburini G., Bommarco R., Wanger T.C., Kremen C., van der Heijden M.G., Liebman M., Hallin, S., 2020 - Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Science advances*, 6 (45), p. 1715.
- Tondoh J.E., Guéi A.M., Csuzdi C., Okoth P., 2011 - Effect of land-use on the earthworm assemblages in semi-deciduous forests of Central-West Ivory Coast. *Biodiversity and Conservation*, 20, pp. 169-184.
- Williams D.R., Clark M., Buchanan G.M., Ficotola G.F., Rondinini C., Tilman D., 2021 - Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nature Sustainability*, 4, pp. 314-322.



# Diversité des communautés de microarthropodes dans des sols agricoles (Sud-Ouest de la France) : influence des facteurs environnementaux et bioaccumulation de métaux traces

A. Austruy<sup>(1, 2, 3\*)</sup>, C. Gers<sup>(2)</sup>, T. Bur<sup>(1)</sup> et A. Probst<sup>(1)</sup>

- 1) Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, Université de Toulouse, CNRS, 31326 Castanet Tolosan, France
- 2) Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, Université de Toulouse, CNRS, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
- 3) Adresse actuelle : Institut Ecocitoyen pour la Connaissance des Pollutions, Centre de vie la Fossette RD 268, 13270 Fos sur Mer, France

\* Auteur correspondant : annabelle.austruy@institut-ecocitoyen.fr

## RÉSUMÉ

Les sols cultivés sont sous l'influence du travail mécanique du sol et des pollutions métalliques diffuses d'origine anthropique provenant des dépôts atmosphériques et des intrants agricoles. Les communautés de microarthropodes (collembolés et acariens oribates, gamasides et actinédides), vivant dans les horizons de surface, jouent un rôle essentiel sur le fonctionnement du sol. Ce travail vise à évaluer l'influence de certaines pratiques agricoles, des caractéristiques physico-chimiques et des contaminations métalliques sur la structure et la richesse spécifique des communautés de microarthropodes. Les principaux types de sols agricoles, représentatifs des activités agricoles courantes de la région Midi-Pyrénées, et les microarthropodes associés ont été échantillonnés. Les paramètres physico-chimiques et les concentrations totales de métaux traces (Cr, Ni, Cu, Zn, Cd et Pb) dans les sols et les microarthropodes ont été déterminés, ainsi que la fraction de métaux labiles à l'aide d'extractions séquentielles et d'extractions chimiques à l'EDTA. Les résultats indiquent que l'occupation des sols influence la diversité et l'abondance des microarthropodes. En effet, les sols de cultures céréalières présentent une plus faible abondance et diversité de microarthropodes que les sols prairiaux, viticoles ou sous vergers. Par ailleurs, une corrélation positive et significative a été mise en évidence entre les teneurs en carbone organique total et en azote total du sol et l'abondance des microarthropodes. Au contraire, acariens et collembolés ne sont pas impactés par les concentrations en métaux traces relevées dans les sols agricoles. La capacité de bioaccumulation des métaux chez les microarthropodes est principalement liée aux niveaux trophiques, les acariens gamasides et actinédides (prédateurs)

Comment citer cet article :

Austruy A., Gers C., Bur T. et Probst A., 2022 - Diversité des communautés de microarthropodes dans des sols agricoles (Sud-Ouest de la France) : influence des facteurs environnementaux et bioaccumulation de métaux traces - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 309-326

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/>

accumulant plus que les collemboles et les acariens oribates (détritivores). Enfin, l'accumulation des métaux, en partie régulée par leur disponibilité dans le sol, est également dépendante de leur affinité et toxicité pour les microarthropodes, notamment pour les groupes de détritivores. Par conséquent, les communautés de microarthropodes, et en particulier les populations de collemboles, sont d'intérêt, de par leur capacité de bioaccumulation, pour évaluer les teneurs en métaux traces dans les sols agricoles et peuvent servir de bioindicateur d'impact des perturbations du sol liées au travail du sol et aux pratiques agricoles.

### Mots-clés

Microarthropode, collembole, acarien, bioaccumulation des métaux, bioindicateur, sol agricole.

### SUMMARY

#### **DIVERSITY OF MICROARTHROPOD COMMUNITIES IN AGRICULTURAL SOILS (SOUTH-WEST FRANCE):**

##### ***influence of environmental factors and trace metal bioaccumulation***

*Cultivated soils are under the influence of mechanical tillage and diffuse metal pollution of anthropogenic origin from atmospheric deposits and agricultural inputs. Communities of microarthropods (springtails and oribatid, gamasid and actinedid mites), living in surface horizons, play an essential role in the soil functioning. This work aims to assess the influence of some agricultural practices, physico-chemical characteristics and metal contamination on the structure and specific richness of microarthropod communities. The main types of agricultural soils, representative of current agricultural activities in the Midi-Pyrénées region, and the associated microarthropods were sampled. Physico-chemical parameters and total concentrations of trace metals (Cr, Ni, Cu, Zn, Cd and Pb) in soils and microarthropods were determined, as well as the fraction of labile metals using sequential extractions and EDTA chemical extraction. The results indicate that land cover influences the diversity and abundance of microarthropods. Indeed, cereal crop soils have a lower abundance and diversity of microarthropods than grassland, vineyard or orchard soils. Moreover, a positive and significant correlation was demonstrated between the total organic carbon and total nitrogen contents of the soil and the abundance of microarthropods. On the contrary, mites and springtails are not impacted by the trace metal concentrations measured in agricultural soils. The ability to bioaccumulate metals in microarthropods is mainly related to trophic levels, with gamasid and actinedid mites (predators) accumulating more than springtails and oribatid mites (détritivores). Finally, the accumulation of metals, partly regulated by their availability in the soil, is also dependent on their affinity and toxicity for microarthropods, in particular for groups of détritivores. Consequently, the communities of microarthropods, and in particular the springtail populations, are of interest, due to their bioaccumulation capacity, for evaluating the levels of trace metals in agricultural soils and can serve as a bioindicator of the impact of disturbances in the soil related to soil tillage and agricultural practices.*

### Key-words

Microarthropod, springtail, mite, metal bioaccumulation, bioindicator, agricultural soil.

### RESUMEN

#### **DIVERSIDAD DE COMUNIDADES DE MICROARTRÓPODOS EN SUELOS AGRÍCOLAS (SUROESTE DE FRANCIA):**

##### ***influencia de factores medioambientales y bioacumulación de metales traza***

*Los suelos cultivados están bajo la influencia de la labranza mecánica y la contaminación metálica difusa de suelos de origen antropogénico por deposición atmosférica e insumos agrícolas. Las comunidades de microartrópodos (colémbolos y ácaros oribátidos y gamasidos), que viven en los horizontes superficiales, juegan un papel fundamental en el funcionamiento del suelo. Este trabajo tiene como objetivo evaluar la influencia de ciertas prácticas agrícolas, características físico-químicas y contaminación por metales en la estructura y riqueza específica de las comunidades de microartrópodos. Se tomaron muestras de los principales tipos de suelos agrícolas, representativos de las actividades agrícolas actuales en la región de Midi-Pyrénées, y los microartrópodos asociados. Se determinaron parámetros fisicoquímicos y concentraciones totales de metales traza (Cr, Ni, Cu, Zn, Cd y Pb) en suelos y microartrópodos, así como la fracción de metales lábiles mediante extracciones secuenciales y extracciones químicas con EDTA. Los resultados indican que la cobertura del suelo influye en la diversidad y abundancia de microartrópodos. De hecho, los suelos de cultivo de cereales tienen una menor abundancia y diversidad de microartrópodos que los suelos de pastizales, viñedos o huertas. Además, se demostró una correlación positiva y significativa entre los contenidos de carbono orgánico total y nitrógeno total del suelo y la abundancia de microartrópodos. Por el contrario, los ácaros y los colémbolos no se ven afectados por las concentraciones de metales traza que se encuentran en los suelos agrícolas. La capacidad de bioacumulación de metales en los microartrópodos se relaciona principalmente con los niveles tróficos, con ácaros gamasidos y actinédidos (depredadores) acumulando más que colémbolos y ácaros oribátidos (détritivores). Finalmente, la acumulación de metales, en parte regulada por su disponibilidad en el suelo, también depende de su afinidad y toxicidad por los microartrópodos, en particular por los grupos*

de detritívoros. En consecuencia, las comunidades de microartrópodos, y en particular las poblaciones de colémbolos, son de interés, por su capacidad de bioacumulación, para evaluar los niveles de metales traza en suelos agrícolas y pueden servir como bioindicador del impacto de perturbaciones en el suelo relacionado con el arado y las prácticas agrícolas. .

### Palabras clave

Microartrópodo, colémbolo, ácaro, bioacumulación de metales, bioindicador, suelo agrícola.

## 1. INTRODUCTION

Les concentrations en métaux traces (MT) mesurées dans les sols résultent à la fois de l'altération minérale primaire et des apports exogènes dus aux activités anthropiques. Dans les sols agricoles, les perturbations anthropiques proviennent principalement des amendements (engrais, pesticides, produits phytosanitaires...) apportés aux terres agricoles, du travail du sol mécanique (Mico *et al.*, 2006) et des retombées atmosphériques. Les sols agricoles peuvent ainsi être impactés par la contamination aux MT mais aussi par le travail mécanique du sol, ce qui peut conduire à la perturbation des fonctions biologiques des sols.

La pédofaune peut subir des effets négatifs sur le comportement, la reproduction, le taux de survie et l'altération de leurs fonctions dans l'écosystème (Citeau *et al.*, 2008; Bur *et al.*, 2010, 2012). Pour étudier ces dysfonctionnements potentiels, le choix du matériel biologique s'est communément porté sur les microarthropodes, échelle millimétrique du compartiment de vie dans les sols (Gobat *et al.*, 2010). Ceux-ci contribuent à la dégradation de la matière organique et à la fragmentation de la litière du sol, et jouent ainsi un rôle essentiel sur le fonctionnement du sol (Osler et Sommerkorn, 2007; Querner, 2008; Potapov *et al.*, 2022). Par ailleurs, certains microarthropodes, comme les mycophages, peuvent jouer un rôle important sur les dynamiques des populations fongiques dans les sols par un broutage modéré optimisant la croissance des champignons (Querner, 2008; Neher *et al.*, 2012; Hedene *et al.*, 2013). De plus, ces microarthropodes sont d'une telle abondance que leur biomasse totale est similaire à celle des macroarthropodes (McIntyre *et al.*, 2001).

Dans cette étude, les microarthropodes sont divisés en détritivores (*Collembola* et *Acari oribatida*) et prédateurs (*Acari gamasida* et *actinedida*). Dans la littérature (Syreck *et al.*, 2006; Pfeiffer *et al.*, 2010), les collemboles, les acariens gamasides, actinédides et oribates sont souvent cités parmi les ordres les plus sensibles aux perturbations du sol. Ainsi, ce travail vise à évaluer l'influence de certaines pratiques agricoles et de la contamination métallique sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés vivantes du sol et plus particulièrement sur la structure et la richesse

spécifique des communautés de microarthropodes. Pour cela, l'objectif était (i) d'évaluer la diversité et l'abondance des microarthropodes dans le contexte de diverses cultures et pratiques agricoles en Midi-Pyrénées, (ii) de déterminer les concentrations de 6 MT (Cr, Ni, Cu, Zn, Cd et Pb) dans les collemboles et les acariens, (iii) d'en déduire la bioaccumulation de ces MT dans ces organismes, et (iv) de mettre en relation les mesures de diversité et d'abondance des microarthropodes avec les facteurs environnementaux (occupation du sol et caractéristiques physico-chimiques des sols), ainsi que la bioaccumulation des MT en regard de leur disponibilité. Ce travail apporte des précisions et données sur l'utilisation des organismes du sol comme bioindicateurs de la qualité du sol, qui suscite un grand intérêt de la communauté scientifique.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Description des sites d'étude

Les sols échantillonnés sont issus de terres agricoles et appartiennent au réseau français de mesure de la qualité des sols (RMQS, <http://www.gissol.fr/programme/rmqs/rmqs.php>) exceptés les sols du bassin-versant d'Auradé, AUR7 et AUR8. Ce réseau est un programme de surveillance composé de plus de 2000 points répartis uniformément sur le territoire français, selon un maillage carré de 16 km de côté. Dans notre étude, 11 sites ont été sélectionnés dans la région Midi-Pyrénées, où l'activité agricole est fortement représentée. Les sites ont été sélectionnés sur la base de différents types de sols et de cultures représentatives des activités agricoles présentes dans la région Midi-Pyrénées (Redon *et al.*, 2013) (*Tableau 1*). Cela a permis de considérer un gradient d'apports potentiels de contaminants d'un site cultivé de manière intensive à un site moins influencé par les activités anthropiques avec un couvert forestier historique. Les différents sites sont caractérisés par diverses pratiques de gestion des sols telles que le travail du sol, divers types de cultures et d'intrants. Deux types de sols, les brunisols (3 sites) et les calcosols (5 sites dont 2 calcisols), typiques du paysage de la région Midi-Pyrénées

(Perrin *et al.*, 2008 ; Redon *et al.*, 2013), dominant dans les sites sélectionnés, complétés par un rankosol (site MAS), un fluvisol (site SEM) et un luvisol (site VIT). Les brunisols se caractérisent par la formation d'un horizon d'altération (B), coloré en brun par des oxydes de fer associés à des argiles. Ils sont généralement de type humus de mull, avec un pH compris entre 5 et 6. Ces sols sont fréquemment développés dans la région sur des matériaux non calcaires (schistes, grès) sous le climat tempéré. Les calcosols sont des sols calcaires dont le complexe d'échange est saturé ou presque principalement par les ions  $\text{Ca}^{2+}$  largement dominants (rapport  $\text{Ca}/\text{Mg} > 5$ ). Le calcaire actif présent dans le solum distingue ce type de sol des calcisols, qui ont des teneurs faibles en Ca et ont un pH plus acide.

## 2.2. Prélèvements et procédure de traitement des sols

Selon le protocole normalisé du RMQS, une parcelle de 20 m de côté orientée Nord-Sud a été matérialisée sur le site d'échantillonnage et divisée en 100 placettes de 2 m de côté. Parmi celles-ci, 25 carottes ont été échantillonnées à la tarière pour les horizons supérieurs (0-30 cm ou limite supérieure de la semelle de labour) et profonds (limite inférieure de la semelle de labour ou 30-50 cm). Les 25 carottes ont été mélangées par profondeur pour former deux échantillons composites (un par profondeur), représentatifs de 400 m<sup>2</sup> de chaque site étudié. Les échantillons de sol ont été collectés avec des outils en polypropylène et conservés dans des sacs en plastique. La méthodologie est conforme à la norme NF X 31-071 (Afnor, 1999). Les échantillons de sol ont ensuite été séchés à l'étuve à 40 °C, suivi d'une homogénéisation du sol, d'un quartage et d'un tamisage sur tamis nylon à 2 mm (NF X 31-101, Afnor, 1999). Un nouveau quartage de l'échantillon tamisé à 2 mm a permis de définir la part de l'échantillon destinée à l'analyse des paramètres physico-chimiques (pH, COT, azote total, CEC, granulométrie, C/N) effectuée à l'INRAE d'Arras (<https://www6.hautsdefrance.inrae.fr/las>), et la part de l'échantillon réservée à l'analyse des MT effectuée au laboratoire GET/OMP. Pour l'analyse des teneurs totales en MT, un broyage, à l'aide d'un mortier en agate, a été effectué pour obtenir une poudre très fine afin de faciliter la dissolution minérale. La minéralisation de l'échantillon a été réalisée en utilisant une voie acide et oxydante ( $\text{HF}$ ,  $\text{HNO}_3$  et  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) selon une procédure bien calibrée (Bur, 2008 ; Bur *et al.*, 2010). Un échantillon de sol tamisé et broyé de 100 mg a été introduit dans un tube en téflon et mouillé avec du  $\text{HNO}_3$  bi-distillé. L'oxydation de l'échantillon a été réalisée en ajoutant environ 0,1 mL de peroxyde d'hydrogène ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) en plusieurs étapes jusqu'à obtenir un faible dégazage. La dissolution bi-acide a été réalisée avec 0,5 mL de  $\text{HF}$  et 0,6 mL de  $\text{HNO}_3$ . Le mélange a été soumis aux ultrasons pendant 15 minutes, puis chauffé à 90 °C pendant plusieurs heures.

L'échantillon a été évaporé à sec, puis mouillé avec du  $\text{HNO}_3$  (dilution finale à 2 % de  $\text{HNO}_3$ ) et dilué avec de l'eau MilliQ afin d'effectuer les analyses des MT par ICP-MS. La qualité de la procédure de dissolution a été vérifiée en utilisant des matériaux de référence internationaux (STD2, 142R) et des blancs. Les valeurs mesurées pour les matériaux de référence ne dépassaient pas 10 % des valeurs certifiées.

L'extraction de la phase potentiellement mobile et disponible des MT a été réalisée avec l'EDTA. La méthode consiste à introduire 5 g d'échantillon de sol tamisé à 2 mm dans 20 mL de solution d'acétate d'ammonium à 1 mol.L<sup>-1</sup> dont 0,01 mol.L<sup>-1</sup> d'acide éthylène diamine tétra-acétique (EDTA, sel disodique) à pH 7. Le pouvoir complexant de l'EDTA permet l'extraction des MT labiles, présents dans la solution du sol ou liés à la matière organique et aux oxydes, qui ont ensuite été dosés par ICP-MS sur l'extractant filtré. La procédure détaillée est décrite dans la NF X 31-120 (Afnor, 1999).

Par ailleurs, une procédure d'extraction chimique séquentielle en 7 étapes a été réalisée sur des échantillons de sols du bassin-versant d'Auradé (sites AUR7 et AUR8) tamisés et broyés selon le protocole de Leleyter et Probst (1999) permettant d'estimer en outre la fraction hydrosoluble des MT.

## 2.3. Prélèvements, extraction des microarthropodes, identification des espèces et procédure de traitement

Pour l'étude de la mésofaune, dix prélèvements ont été effectués de façon aléatoire sur la même parcelle de 20 m de côté orientée Nord-Sud définie sur chaque site pour les prélèvements de sol, à l'aide d'un carottier d'un volume d'environ 300 cm<sup>3</sup>, d'un diamètre de 6,5 cm et d'une profondeur de 10 cm (Foutain et Hopkin, 2004) pour prélever préférentiellement les résidus de culture enfouis lors du dernier labour. L'ensemble des prélèvements ont été effectués sur les 11 sites au mois d'avril de la même année. Sur les sols cultivés non végétalisés, les prélèvements ont été effectués à quelques centimètres de la surface (2-3 cm) pour éviter les premiers centimètres de sol, trop sensibles aux variations climatiques quotidiennes. Pour tester l'influence du travail du sol, une procédure adaptée a été établie en conditions viticoles (site COU) et arboricoles (site CAH) (Tableau 1), avec la réalisation de deux types d'échantillons prélevés dans les rangs (nommés R) et les inter-rangs (nommés IR). Lors de l'échantillonnage du sol, les températures de l'horizon de surface et de l'échantillon de sol le plus profond ont été mesurées. En moyenne, la température au niveau de la couche superficielle a augmenté au cours de la journée (de 7,5 à 18 °C), alors que pour le sol le plus profond échantillonné, la température était assez constante (entre 8 et 10 °C). Pour estimer l'humidité du sol, les échantillons de sol ont été pesés avant et après leur dessiccation sur des extracteurs Berlese-

Tullgren (Berlese, 1905). La teneur en eau des sols variait de 18 à près de 60 % (Tableau 1).

Pour l'extraction des microarthropodes, les échantillons de sol ont été placés sur des entonnoirs Berlese-Tullgren (Edward et Fletcher, 1971) en plastique équipés d'un tamis non métallique pendant 10 jours. La mésofaune a été collectée dans une solution d'éthanol diluée avec de l'eau milliQ pour obtenir une solution alcoolique à 70 °C. Les microarthropodes ont été identifiés à la loupe binoculaire, au niveau de l'espèce pour les collemboles et en grands groupes pour les acariens (oribates, gamasides et actinédides) et autres microarthropodes (Coineau *et al.*, 1997). Après comptage et identification des microarthropodes du sol, les concentrations intracorporelles de MT ont été mesurées chez les collemboles et les acariens. Après détermination,

les espèces ont été classées par régime alimentaire pour le dosage des MT, 2 groupes de détritivores (collemboles et acariens oribates) et un groupe de prédateurs (acariens gamasides et actinédides, englobés dans le traitement des résultats dans le terme générique de acariens prédateurs) (Potapov *et al.*, 2022). Afin d'obtenir une quantité suffisante de matériel pour l'analyse des MT, pour un site donné, comptant 10 échantillons de mésofaune prélevés et extraits, les individus recueillis dans l'ensemble des échantillons pour chaque groupe ont été quartés en 3 échantillons. Trois échantillons ont ainsi été obtenus pour chaque site et chaque groupe de microarthropodes, avec un total de 39 échantillons pour chaque groupe de microarthropodes (3 réplicats \* 13 sites). Les échantillons de collemboles et d'acariens ont été minéralisés par digestion acide avec HNO<sub>3</sub> et H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> puis

**Tableau 1 :** Géolocalisation et paramètres physico-chimiques des sols des différents sites d'étude. La teneur en eau a été déterminée à partir des échantillons de sol destinés à l'extraction des microarthropodes.

**Table 1 :** Geolocation and soil physico-chemical parameters of different study sites. The water content was determined from soil samples intended for the extraction of microarthropods.

Nom du site (*)	Symboles	Coordonnées Lambert II étendu		Type de culture	Type de sol et substrat rocheux	Teneur en eau (%)	pH	CEC (cmol <sup>+</sup> .kg <sup>-1</sup> )	COT (mg.kg <sup>-1</sup> )	Azote total (mg.kg <sup>-1</sup> )	C/N
		X	Y								
Cours (46)	COU	534993,48	1947974,67	Vigne	Calcosol - Calcaire	19,1	8,3	24,20	21,10	2,47	8,54
Cahus (46)	CAH	566991,51	1995992,11	Noyer	Brunisol - Gneiss	23,7	4,9	3,60	13,10	1,18	11,10
Le Masnau (81)	MAS	615058,63	1868032,76	Prairie pâturée	Rankosol - Schistes	31,1	6,0	11,00	44,80	4,32	10,37
Serenac (81)	SER	598974,65	1883974,98	Prairie pâturée	Brunisol - Gneiss	20,9	5,4	5,46	11,70	1,18	9,92
Issepts (46)	ISS	566978,27	1963940,60	Prairie pâturée	Calcosol - Calcaire	57,4	8,1	20,70	25,90	2,76	9,38
Semezies (32)	SEM	470991,08	1835997,8	Maïs	Fluvisol - Calcaire	23,3	8,2	19,30	15,40	1,86	8,28
Viterbe (81)	VIT	567094,87	1851931,47	Maïs	Luvisol - Alluvions	18,4	6,3	9,64	8,06	0,99	8,14
Beaumont / Lèze (31)	BEA	518966,35	1819993,83	Blé	Brunisol - Alluvions	18,4	7,2	13,50	8,03	0,92	8,73
Lavaur (81)	LAV	550973,78	1852013,22	Blé	Calcosol - Molasse	19,1	8,3	22,70	10,90	1,13	9,65
Auradé P7 (32)	AUR7	497,98	1839,53	Blé	Calcisol - Molasse	22,6	7,9	22,63	6,76	0,97	6,98
Auradé P8 (32)	AUR8	497,93	1839,55	Forêt	Calcisol - Molasse	27,2	6,3	24,43	11,47	1,56	7,35

(\*) : Numéro de département

dilués avec de l'eau milliQ pour l'analyse par ICP-MS (Bur et al., 2010, 2012). La qualité de la procédure de dissolution a été vérifiée pour chaque série d'échantillons en utilisant des matériaux de référence internationaux (TORT-2, Homard Hepatopancreas) et des blancs. Les valeurs mesurées pour les matériaux de référence ne s'écartaient pas de plus de 10 % de la valeur certifiée.

## 2.4. Procédures analytiques

Les concentrations de MT ont été analysées dans la fraction totale, extraite à l'EDTA et hydrosoluble des sols et dans les échantillons de microarthropodes avec un spectromètre de masse à plasma à couplage inductif Perkin-Elmer (ICP-MS, 7500ce, Agilent Technologies). Préalablement à l'analyse ICP-MS, les solutions obtenues à partir de la minéralisation des sols et des microarthropodes ont été acidifiées (2 %). Un mélange In/Re a été utilisé comme étalon interne pour les mesures de concentrations dans les échantillons. Dans notre étude, nous nous sommes concentrés sur l'analyse de 6 MT : Cr, Ni, Cu, Zn, Cd et Pb. Les limites de quantification étaient inférieures à 0,05 g.L<sup>-1</sup> pour Ni, Cr et Zn et inférieures à 0,005 g.L<sup>-1</sup> pour Cd, Cu et Pb.

## 2.5. Calcul du facteur d'enrichissement des sols (FE) et du facteur de bioaccumulation (FB) dans les microarthropodes

Pour déterminer une contamination potentielle par les MT, les concentrations mesurées dans les différents sols ont été comparées aux valeurs standard pour les sols non pollués déterminées à partir du programme RMQS (Tableau 2). Nous avons utilisé les valeurs RMQS représentant la moyenne des teneurs en MT mesurées dans les sols agricoles de la région Midi-Pyrénées pour les sols calcaires et non calcaires (Redon et al., 2013).

Afin de déterminer l'origine des MT dans l'horizon superficiel des sols agricoles, le Facteur d'Enrichissement (FE) a été calculé pour les différents éléments étudiés. Le scandium (Sc) a été choisi comme élément de référence (Eq. 1), selon plusieurs critères développés dans Sterckeman et al. (2006) et N'Guessan et al. (2009). L'horizon de sol profond a été utilisé comme matériau de référence. Un FE supérieur à 1 révèle théoriquement un apport anthropique, mais en raison de certaines incertitudes, une valeur supérieure à 2 est retenue pour identifier une contamination significative des sols (Hernandez et al., 2003). Le FE a été calculé comme suit :

$$FE = ([MT] / [Sc])_{HS} / ([MT] / [Sc])_{HP} \quad \text{Eq. 1}$$

Avec HS : horizon de surface et HP : horizon profond

Pour évaluer le transfert des MT du sol aux microarthropodes, un facteur de bioaccumulation (FB) a été déterminé (Eq. 2). Il se calcule comme le rapport entre la

concentration en MT dans les microarthropodes (collembolles ou acariens) et la concentration dans le sol.

$$FB = [MT]_{\text{microarthropodes}} / [MT]_{\text{sol}} \quad \text{Eq. 2}$$

## 2.6. Traitements statistiques

L'interprétation de toutes les données, en particulier les analyses statistiques, a été réalisée à l'aide du logiciel R (R Core Team 2015, version 3.2). Compte tenu de la taille des échantillons de microarthropodes par parcelle (10 réplicats), la signification statistique des valeurs a été vérifiée à l'aide d'une analyse de variance ANOVA. Avant le test ANOVA, deux conditions ont été confirmées : (i) la normalité des données par le test de Shapiro-Wilk et (ii) l'homogénéité des variances par le test de Bartlett. La différence statistique est acceptée lorsque la probabilité du résultat (p), en supposant l'hypothèse nulle, était inférieure à 0,05. Le test non paramétrique de Mann Whitney, permettant la comparaison d'échantillons de petites tailles (n = 3) indépendants, a été utilisé pour comparer les différences dans la bioaccumulation des MT dans les microarthropodes. Des « boîtes à moustache » ont été réalisées pour présenter l'abondance des différents groupes, elles contiennent la moyenne, la médiane, le premier et le troisième quartile des données et les valeurs minimales et maximales. Enfin, des régressions linéaires ont été effectuées pour déterminer les corrélations possibles entre différentes variables (abondance des microarthropodes, paramètres du sol).

## 3. RÉSULTATS

### 3.1. Teneurs totales et extractibles en MT des sols

Les concentrations totales et extractibles des 6 MT (Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, Zn) régulièrement rencontrées dans les sols agricoles, ont été analysées dans le premier horizon des différents sols échantillonnés et présentées dans le tableau 2. Ces MT ont été fréquemment investigués dans les sols agricoles (Baize, 2007, 2010 ; Bur, 2008 ; Redon et al., 2013) car ils sont rencontrés couramment dans la composition des pesticides et des engrais utilisés en agriculture (Mico et al., 2006 ; Wei et Yang, 2010 ; Redon et al., 2013). L'ordre de concentration des éléments est le suivant : Zn > Cr > Ni > Pb > Cu > Cd. Les concentrations de Zn, Ni et Pb et, dans une moindre mesure, de Cd et Cu dans de nombreux sites, dépassent les valeurs moyennes RMQS mesurées dans la Région Midi-Pyrénées (Redon et al., 2013). Dans le site AUR7, caractérisé par la culture céréalière (blé), toutes les teneurs en MT sont supérieures aux valeurs moyennes RMQS, tout comme le sol forestier (AUR8). De même, sur le site MAS, tous

les MT étudiés présentent des concentrations qui dépassent les valeurs moyennes RMQS.

Par ailleurs, en moyenne pour l'ensemble des sols, la fraction considérée comme disponible extraite à l'EDTA représente près de 24 % de la teneur totale en Cd, 13 % pour Pb et 9 % pour Cu. Les fractions extractibles à l'EDTA (en pourcentage de la concentration totale) de MT sont dans l'ordre suivant : Cd > Pb > Cu > Zn > Ni > Cr (Tableau 2). Enfin, en ce qui concerne les concentrations totales, Cd a la concentration dans le sol la plus variable (88 %), tandis que Pb présente les plus faibles variations entre les différents sols (17 %). Le même constat s'applique aux concentrations extractibles (Tableau 2).

Les facteurs d'enrichissement (FE, Figure 1) sont généralement de l'ordre de 1 à 1,5 pour Cr, Ni, Cu et Zn, sauf sur le site BEA. Pb et Cd atteignent ou dépassent 2 sur cinq sites, traduisant une contamination significative en surface, notamment dans les sites de cultures céréalières (maïs, blé) tels que les sites BEA, AUR7 et VIT, les sites sous prairies MAS et ISS ou des sols en arboriculture (CAH). Le cuivre montre un FE > 1 dans certains sites, notamment dans les sols viticoles (COU), verger (CAH) et les prairies (ISS). Enfin, le facteur d'enrichissement, supérieur à 2,5 pour tous les MT du site BEA, indique une accumulation importante de MT d'origine anthropique dans l'horizon de surface. En effet, ce sol n'est pas le plus concentré en MT, mais la contamination de surface est la plus importante par référence au sol plus profond.

### 3.2. Structure de la communauté de microarthropodes

L'abondance des microarthropodes (par kg de sol sec) varie fortement entre les sites (Figure 2), mais aussi au sein d'un même site, la variabilité intra-site maximale est observée pour les grandes cultures sous blé.

Dans notre étude de cas, le nombre moyen d'individus mesurés sur l'ensemble des sites varie de 5 ind/kg de sol sur le site AUR7 (culture de blé) à 173 ind/kg de sol sur le site MAS (prairie pâturée). En forêt (AUR8), elle dépasse à peine 20 individus par kg de sol (Fig. 2a, Auradé P8), et apparaît 20 à 200 fois inférieure aux données de la littérature (Gobat *et al.*, 2003 ; Huhta et Ojala, 2006 ; Syrek *et al.*, 2006).

L'abondance maximale totale et de chaque groupe est notée pour les sols sous prairie, vigne et arboriculture (noix), mais elle a fortement diminué dans le cas des sols cultivés (blé et maïs). En général, la proportion entre les détritivores (collembolés et acariens oribates) et les prédateurs (acariens gamasides et actinédides) montre une variabilité relativement importante entre tous les sites (Figure 2b), notamment pour la mésofaune détritivore. Il est intéressant de noter que le groupe des acariens oribates présente la plus forte variation inter-site (Figure 2b). La proportion moyenne de détritivores, collembolés et acariens oribates considérée séparément,

est significativement plus élevée que celles des acariens gamasides et actinédides (prédateurs) dans les prairies, la zone forestière, l'arboriculture et le vignoble. Dans les parcelles de cultures céréalières, les groupes de détritivores sont là encore majoritaires, mais sans différence significative. Il est à noter que les collembolés sont plus abondants que les acariens oribates dans les sols de prairies, de forêt et de vignobles alors que les acariens oribates sont plus nombreux dans les sols de cultures céréalières et d'arboriculture. Enfin, une corrélation positive et significative est observée entre l'abondance des prédateurs et des détritivores ( $R^2 = 0,81$ , p-value < 0,001, n = 11 - Figures 3a) et entre l'abondance des acariens oribates et des collembolés ( $R^2 = 0,89$ , p-value < 0,0001, n = 11 - Figure 3b).

Les figures 3c et 3d présentent les régressions linéaires et significatives enregistrées entre l'abondance totale de la mésofaune des sols collectée sur chaque site et les teneurs en carbone organique total (COT) et l'azote total (Ntot) avec un coefficient de corrélation supérieur à 0,6 pour ces deux paramètres ( $R^2 = 0,55$  et  $0,57$  respectivement pour le COT et Ntot, p < 0,01). Au contraire, le pH, l'humidité du sol (faible variation entre les différents sols), la CEC ou encore la densité du sol n'ont aucune influence sur l'abondance des populations de microarthropodes (collembolés et acariens). Par ailleurs, aucune corrélation significative n'a pu être montrée entre l'abondance des microarthropodes et les concentrations de MT totales ou extractibles à l'EDTA dans les horizons de surface des sols.

Deux des sites d'étude (COU et CAH) ont été échantillonnés avec un protocole particulier (voir matériel et méthodes paragraphe 2.3 ; Figure 2a), avec un échantillonnage dans le rang (R) et un dans l'inter-rang (IR) pour mettre en évidence l'impact des cultures pérennes sur la diversité et l'abondance de la mésofaune. Dans le cas de la parcelle de noyers (arboriculture, site CAH), sur laquelle un travail occasionnel du sol est pratiqué en inter-rang, aucune différence significative n'est observée pour le nombre total d'invertébrés entre rang et inter-rang. Cependant, l'abondance de collembolés et acariens (oribates, gamasides et actinédides) est légèrement plus élevée dans le rang (CAH\_R) que dans l'inter-rang (travaillé, IR). Dans le cas des sols viticoles (site COU), sur lesquels un travail de sol plus régulier est pratiqué, une différence statistique est observée entre les inter-rangs (travaillés) et les rangs (pas de travail) qui présentent une plus forte abondance de microarthropodes.

En ce qui concerne la diversité des collembolés, le nombre d'espèces de collembolés quantifiées dans chaque site est compris entre 3 et 15 espèces, avec une plus grande richesse spécifique relevée sur les sols de prairie et les sols en arboriculture par rapport aux cultures céréalières (Tableau 3). *Protaphorura armata* est l'espèce de collembole rencontrée dans tous les sites. D'autres espèces sont fréquemment retrouvées dans les différents sites étudiés : *Desoria propinqua*,

**Tableau 2 :** Concentrations totales et disponibles (extraction EDTA) de MT ( $\text{mg.kg}^{-1}$  MS) mesurées dans le premier horizon de différents sols, moyennes et écarts types pour tous les sites et les valeurs standard avec les valeurs RMQS pour les sols calcaires et non-calcaires (en gras :  $[\text{MT}] >$  valeurs moyennes RMQS).

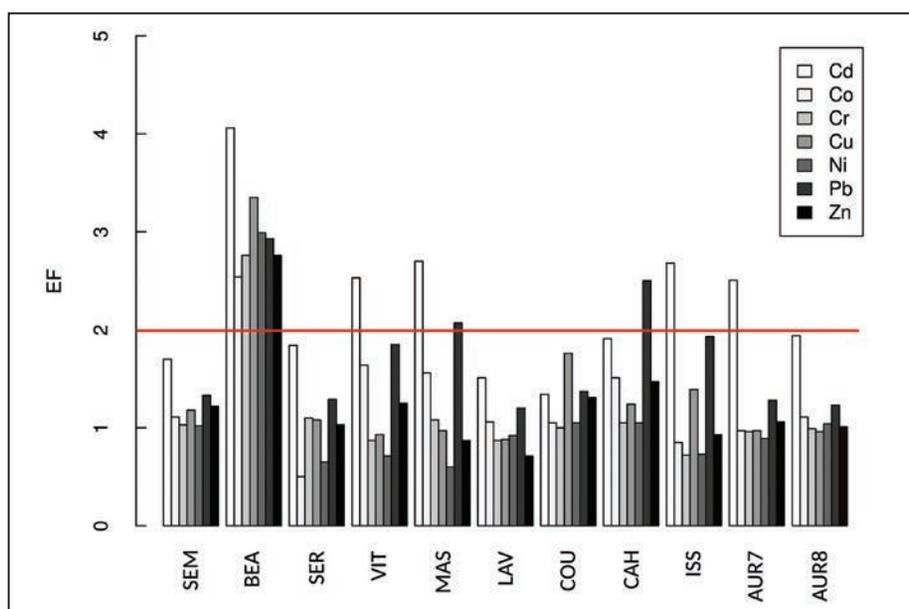
**Table 2:** Total and available (EDTA extraction) concentrations of MT ( $\text{mg.kg}^{-1}$  DW) measured in the first horizon of different soils, means and standard deviations for all sites and standard values with RMQS values for calcareous and non-calcareous soils. (in bold :  $[\text{MT}] >$  mean RMQS values).

Sites	Cr		Ni		Cu		Zn		Cd		Pb	
	Total	EDTA	Total	EDTA	Total	EDTA	Total	EDTA	Total	EDTA	Total	EDTA
COU	65,2	0,09	<b>38,2</b>	0,29	<b>35,8</b>	8,59	66,9	3,15	<b>0,38</b>	0,13	<b>39,5</b>	5,12
CAH	38,0	0,08	<b>18,3</b>	0,30	<b>22,0</b>	2,60	51,9	1,68	0,11	0,05	26,0	3,48
MAS	<b>105,0</b>	0,10	<b>34,7</b>	0,79	<b>34,4</b>	2,80	<b>114,0</b>	1,68	<b>0,19</b>	0,11	<b>40,4</b>	5,04
SER	43,4	0,04	14,5	0,25	12,9	1,25	50,1	0,28	0,03	0,02	<b>31,5</b>	5,58
ISS	<b>83,1</b>	0,08	<b>42,3</b>	2,35	19,8	5,00	<b>108,0</b>	3,60	0,20	0,11	<b>28,9</b>	5,32
SEM	65,2	0,10	33,8	0,27	<b>24,8</b>	3,07	<b>97,0</b>	1,62	0,22	0,10	28,1	4,71
VIT	44,9	0,03	17,1	0,60	12,4	2,01	<b>63,3</b>	0,91	<b>1,08</b>	0,10	26,9	3,82
BEA	49,0	n.d.	<b>25,4</b>	1,58	17,5	2,86	<b>69,8</b>	1,02	<b>0,2</b>	0,12	<b>28,7</b>	5,34
LAV	42,7	0,13	19,6	0,30	13,9	1,08	53,8	0,57	0,15	0,07	23,5	2,58
AUR7	<b>90,0</b>	0,06	<b>58,9</b>	n.d.	<b>33,8</b>	3,11	<b>145,9</b>	2,00	<b>0,68</b>	0,31	<b>30,8</b>	6,59
AUR8	<b>96,1</b>	0,09	<b>57,0</b>	n.d.	<b>32,6</b>	3,27	<b>152,5</b>	3,71	<b>0,41</b>	0,23	<b>32,6</b>	6,82
Moyenne	65,7	0,07	32,7	0,70	23,6	2,12	88,5	1,00	0,34	0,08	30,6	4,04
RSD (%)	36,8	57,1	47,4	67,1	39,0	36,8	42,3	46	88,2	62,5	17,3	37,9
RMQS** valeurs SC	<b>66,2</b>		<b>34,8</b>		<b>23,3</b>		<b>92,0</b>		<b>0,25</b>		<b>28,4</b>	
RMQS** valeurs SNC	<b>49,0</b>		<b>18,0</b>		<b>19,0</b>		<b>62,8</b>		<b>0,13</b>		<b>27,1</b>	

\*\* Valeurs RMQS représentant la moyenne en MT mesurée dans les sols de Midi-Pyrénées pour les sols calcaires (SC) et non calcaires (SNC) (Redon et al., 2013)  
n.d. : non détecté

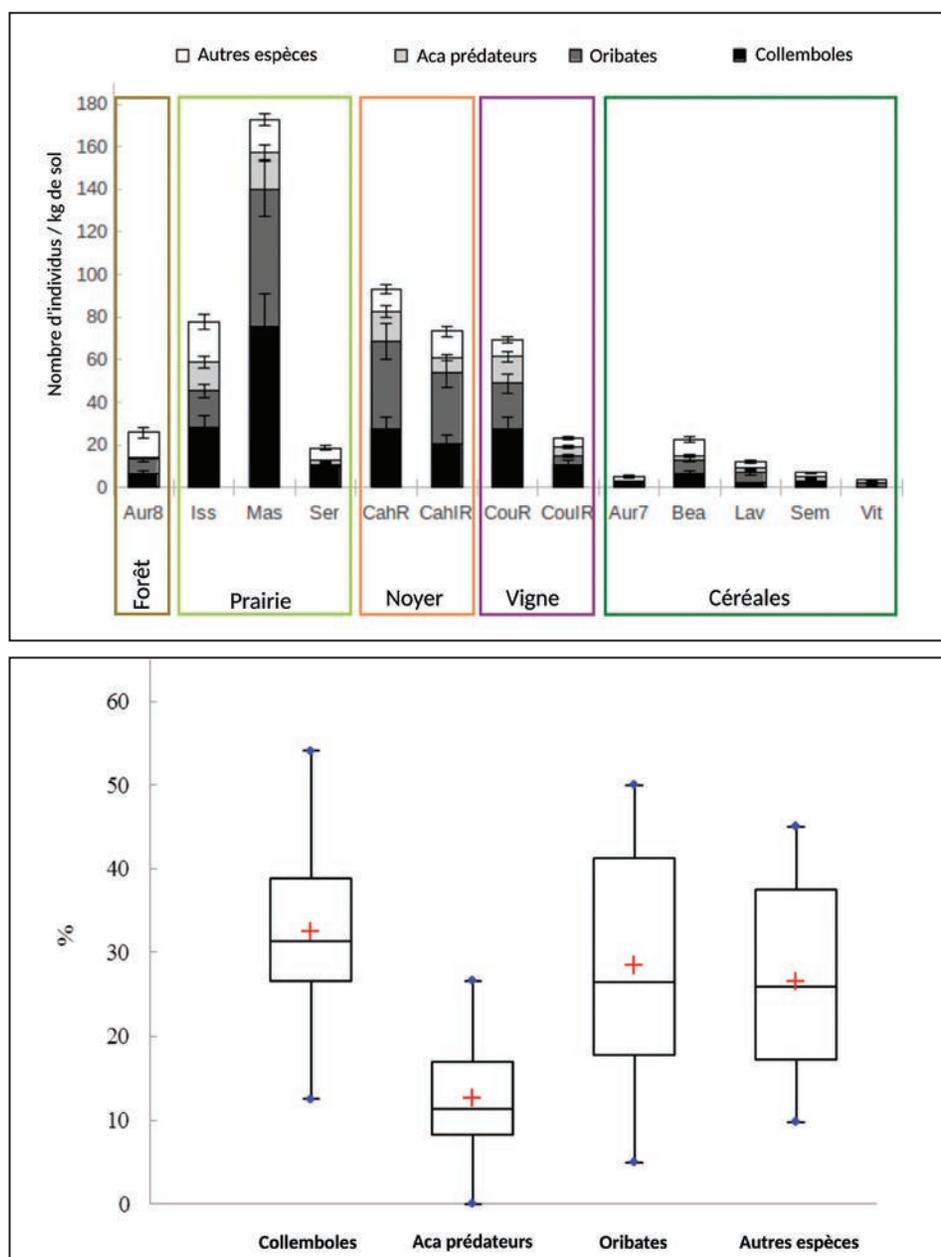
**Figure 1 :** Facteurs d'enrichissement (FE) de Cr, Ni, Cu, Zn, Cd et Pb calculés à partir de l'horizon de surface des différents sols. La limite à 2 indique un enrichissement significatif du métal.

**Figure 1:** Enrichment factors (EF) of Cr, Ni, Cu, Zn, Cd and Pb calculated from the surface horizon of the different soils. The limit at 2 indicates significant enrichment of the metal.



**Figure 2 :** Distribution et abondance des collemboles, acariens oribates et prédateurs (gamasides et actinédides) et autres espèces de mésofaune du sol à régime alimentaire non précisé (a) répartition des taxons dans chaque site regroupé par culture (n = 10), (b) boîtes à moustache présentant la moyenne, la médiane, les premier et troisième quartiles et les valeurs extrêmes de la proportion de chaque groupe de mésofaune échantillonnés dans les différents sites (n = 13).

**Figure 2 :** Distribution and abundance of springtails, oribatid and predatory mites (gamasids and actinedids) and other soil mesofauna species with unspecified diet (a) distribution of taxa in each site grouped by crop (n = 10), (b) boxplot with the mean, the median, the first and third quartiles and the extreme values of the proportion of each group of mesofauna sampled in the different sites (n = 13).



*Parisotoma notabilis*, *Sphaeridia pumilis* ou *Sminthurinus aureus*. En revanche, le sous-ordre *Symphyleona* ne se rencontre que dans les sites de prairie et d'arboriculture et est absent des champs cultivés, excepté sur le site AUR7 (proche du site forestier AUR8) où quelques individus de *Sminthurinus aureus* sont observés.

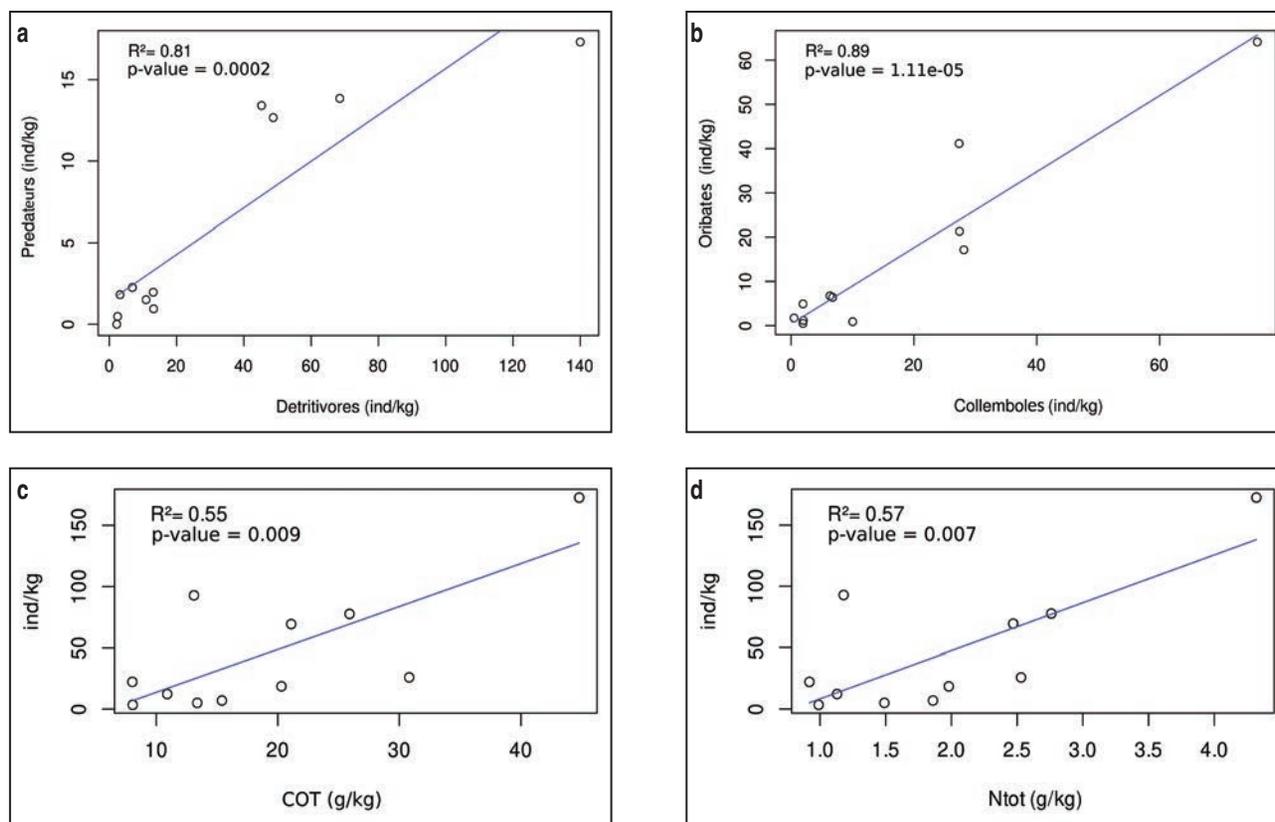
### 3.3. Concentrations intracorporelles en MT des microarthropodes et facteurs de bioaccumulation

Les résultats mettent en évidence une accumulation de MT dans les microarthropodes, Cu et Zn présentant les concentrations les plus élevées (Figure 4a).

Les concentrations de ces éléments dépassent 1000 mg.kg<sup>-1</sup> chez les acariens prédateurs (1100 et 2045 mg.kg<sup>-1</sup> pour Cu et Zn, respectivement). Chez les collemboles et les acariens oribates, les concentrations en Cu n'excèdent pas 200 mg.kg<sup>-1</sup> (183 et 178 mg.kg<sup>-1</sup> pour les collemboles et les

**Figure 3 :** Régressions linéaires entre (a) l'abondance des prédateurs (acariens gamasides et actinédides) et celle des détritivores (collemboles et acariens détritivores) ( $n = 13$ ), (b) l'abondance des oribates et celle des collemboles ( $n = 13$ ), (c) l'abondance totale de la mésofaune et les teneurs en carbone organique total (COT) ( $n = 11$ ) et (d) l'abondance totale de la mésofaune et les teneurs en azote total (Ntot) ( $n = 11$ ).

**Figure 3:** Linear regressions between (a) the predator abundance (gamasid and actinedid mites) and that of detritivores (springtails and detritivorous mites) ( $n = 13$ ), (b) the oribatid abundance and that of springtails ( $n = 13$ ), (c) the total mesofauna abundance and total organic carbon (TOC) contents ( $n = 11$ ) and (d) the total mesofauna abundance and total nitrogen contents (Ntot) ( $n = 11$ ).



acariens oribates, respectivement) et sont inférieures à 500  $\text{mg.kg}^{-1}$  pour Zn (429 et 396  $\text{mg.kg}^{-1}$  pour les collemboles et les acariens oribates, respectivement). Les concentrations les plus faibles chez les microarthropodes concernent Cd (0,7 et 1,5  $\text{mg.kg}^{-1}$  pour les collemboles et les acariens oribates respectivement et proches de 20  $\text{mg.kg}^{-1}$  pour les acariens prédateurs).

Au-delà des concentrations, le facteur de bioaccumulation (FB) permet d'évaluer la relation entre les concentrations mesurées dans le sol et les concentrations corporelles de l'organisme. Le FB varie fortement selon le MT considéré (Figure 4b). Le cuivre, le zinc et le cadmium sont les plus fortement accumulés pour tous les groupes de microarthropodes (FB de  $8,8 \pm 6,1$ ,  $6,9 \pm 0,5$  et  $3,5 \pm 2,6$ , respectivement pour les collemboles). Au contraire, Pb et Cr sont les moins accumulés (FB de  $0,1 \pm 0,0$  et  $0,4 \pm 0,3$ , respectivement pour les collemboles) et Ni est également faiblement accumulé, mais avec une gamme de variation

importante (FB =  $2,4 \pm 3,5$  pour les collemboles). Les mêmes tendances sont observées chez les acariens oribates. Pour les échantillons considérés, la bioaccumulation des MT par les collemboles et les acariens oribates se fait préférentiellement selon l'ordre suivant :  $\text{Cu} > \text{Zn} > \text{Cd} > \text{Ni} > \text{Cr} > \text{Pb}$ . Il en est de même pour les acariens prédateurs à l'exception de Cd qui est l'élément le plus bioaccumulé (FB =  $65,4 \pm 22,3$ ).

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Influence des pratiques agricoles sur les niveaux de MT dans les sols

Comme indiqué par Redon *et al.* (2013) pour l'ensemble de la région, les différents sols étudiés ne présentent pas une contamination très élevée en MT. Ceci indique un impact

**Tableau 3 :** Liste et nombre d'espèces rencontrées dans les différents sites.**Table 3 :** List and number of species encountered in the different sites.

	AUR8	ISS	MAS	SER	CAH	COU	AUR7	BEA	LAV	SEM	VIT
<i>Brachystonella sp.</i>				*	*						
<i>Ceratophysella armata</i>	*			*	*	*	*				
<i>Desoria propinqua</i>	*	*	*		*	*		*	*	*	*
<i>Entomobrya sp.</i>					*						*
<i>Isotoma desoria</i>					*						
<i>Isotomiella sp.</i>				*	*						
<i>Lepidocertus sp.</i>		*	*		*						
<i>Mesaphorura sp.</i>					*				*	*	*
<i>Neanura muscorum</i>			*								
<i>Onychiurus sp.</i>	*				*		*				
<i>Orchesella sp.</i>	*	*			*			*			
<i>Parisotoma notabilis</i>		*		*	*	*		*			
<i>Protaphorura sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sminthurinus violaceus</i>			*		*						
<i>Sphaeridia pumilis</i>	*	*	*	*	*	*	*				
<i>Sminthurinus aureus</i>	*	*	*	*	*	*					
<b>Nombre esp tot</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>15</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>

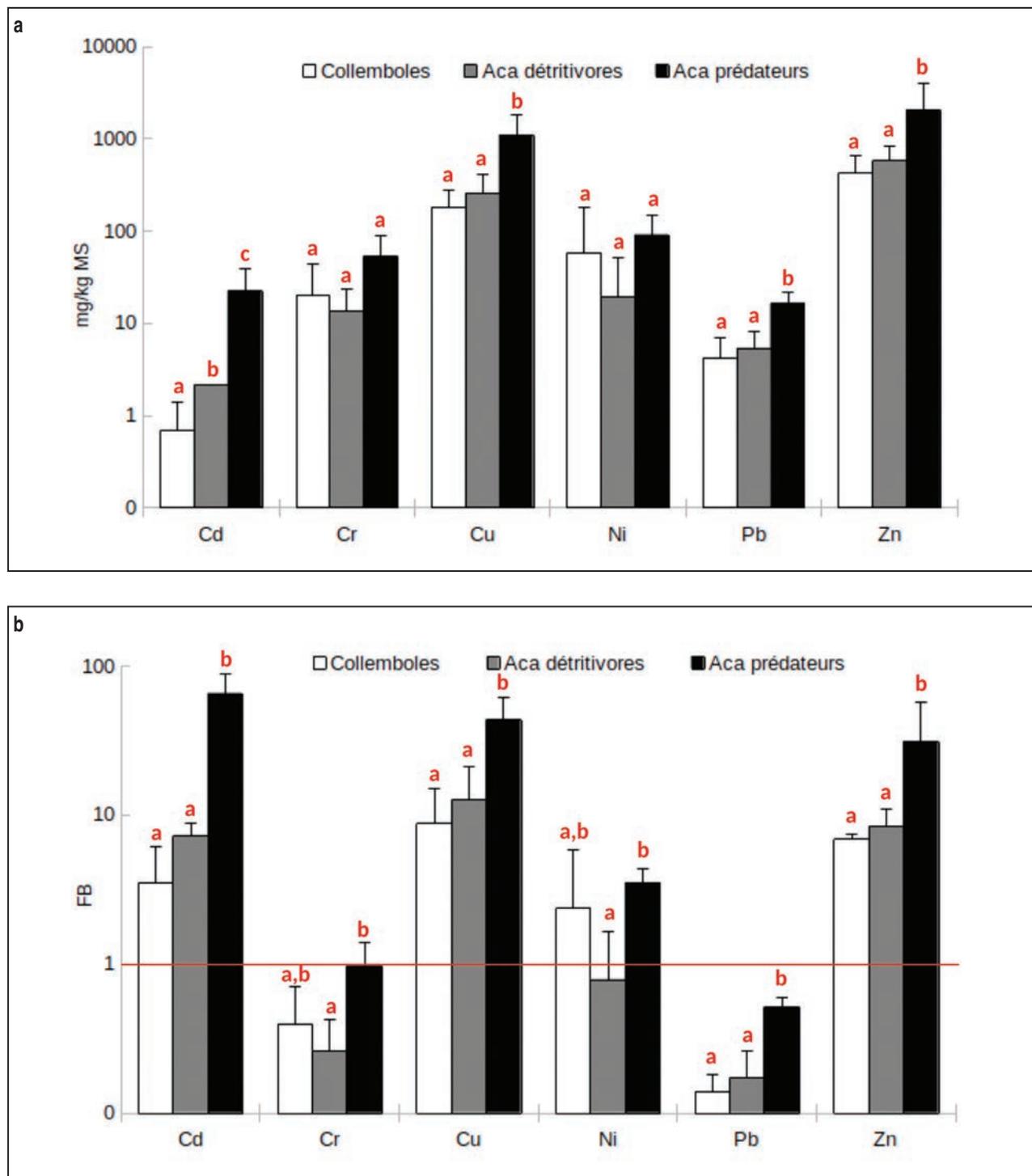
modéré des pratiques agricoles sur la contamination en MT à la surface du sol, à l'exception de Pb, de Cu et de Cd, dont l'enrichissement souligne l'influence des apports d'engrais et de traitements phytosanitaires (Wei et Yang, 2010; Redon *et al.*, 2013; Roussiez *et al.*, 2013). Une contamination multi-métallique (Pb, Cd) est ainsi relevée dans les pâturages (sites ISS et MAS) et suggère que les effluents d'animaux et tous les engrais organiques potentiels (déchets solides et boues d'épuration) appliqués sur les sols, sont des sources d'enrichissement en MT non négligeables (Redon *et al.*, 2013). De même, la concentration en Cd dans le sol forestier d'Auradé (AUR8) est significativement inférieure à celle rapportée dans la parcelle de blé voisine (AUR7), tout comme le FE, ce qui confirme une contamination plus importante, issue de la fertilisation, dans les terres cultivées (N'Guessan *et al.*, 2009; Roussiez *et al.*, 2013). Les concentrations légèrement élevées de Cu dans les vignobles et les vergers reflètent l'application de fongicides à base de Cu (la « bouillie bordelaise »,  $\text{CuSO}_4$ , notamment) comme principales sources de contamination au Cu (Komárek *et al.*, 2008; Viti *et al.*, 2008). Enfin, au-delà des

apports relatifs à l'activité agricole, certains sites, comme le site BEA, mettent en évidence l'influence des activités urbaines et du trafic routier proches sur la contamination diffuse des sols en MT par dépôts atmosphériques. Ainsi, une influence des pratiques agricoles et de l'utilisation des terres, en particulier des cultures, des vignobles et des prairies, sur les teneurs en MT est détectée sur notre set de sols.

D'après nos résultats et des travaux antérieurs (Qishlaqi et Moore, 2007; Roussiez *et al.*, 2013), les apports anthropiques des MT conduisent à une plus grande disponibilité potentielle des MT dans les sols agricoles. Une forte disponibilité est ainsi relevée pour les métaux dont les apports anthropiques sont les plus marqués tels que Cd, Cu, Zn et Pb, notamment sur les sols de grandes cultures et les vignobles, ce qui pourrait conduire à leur transfert vers la faune vivante du sol (Bur *et al.*, 2010, 2012; Austruy *et al.*, 2016) et la végétation (Fayiga *et al.*, 2007; Austruy *et al.*, 2013). Le pH joue également un rôle dans la biodisponibilité des MT (Redon *et al.*, 2013), c'est notamment le cas pour Cd avec une plus grande disponibilité relevée dans les sols acides.

**Figure 4:** (a) Concentrations moyennes de TM dans les échantillons de collemboles et d'acariens détritvovores et prédateurs provenant des différents sites et (b) Facteurs de bioaccumulation de TM (FB) calculés pour ces différents groupes. L'axe des ordonnées est une échelle logarithmique pour les deux graphiques. Les différences significatives sont indiquées par des lettres sur chaque graphique ( $n = 13$ ,  $p < 0,05$ ).

**Figure 4:** (a) TM mean concentrations in samples of springtails and detritivorous and predatory mites from the different sites and (b) TM bioaccumulation factors (FB) calculated for these different groups. The y-axis is a logarithmic scale for both graphs. Significant differences are indicated by letters on each graph ( $n = 13$ ,  $p < 0.05$ ).



## 4.2. Impacts des facteurs environnementaux sur la diversité et l'abondance des microarthropodes

Des variations importantes de l'abondance sont enregistrées entre les différents sites avec les niveaux les plus faibles relevés sur les sols de grandes cultures. Les fortes variabilités du nombre de collemboles et d'acariens (détritivores et prédateurs) collectés dans les différents sites de grandes cultures peuvent être la conséquence de l'hétérogénéité de l'abondance des résidus de culture dans les sols comme déjà observé dans différents travaux (Cortet *et al.*, 2002; Debeljak *et al.*, 2007) mettant en avant une distribution grégaire de ces organismes. De même, la forte variabilité observée entre les sols sous prairie pourrait être liée à une teneur en matière organique (MO) hétérogène entre les différents sites (Tableau 1), les sites MAS et ISS présentant des teneurs en matière organique 2 à près de 4 fois plus élevées que celle relevée sur le site SER. Par ailleurs, la faible abondance de microarthropodes enregistrée sous le sol forestier au regard de la littérature (Gobat *et al.*, 2003; Huhta et Ojala, 2006; Syrek *et al.*, 2006) peut être la conséquence du protocole d'échantillonnage appliqué (6,5 cm de profondeur). En effet, les organismes des sols forestiers colonisent préférentiellement la litière et les premiers centimètres de sol. Cependant, afin de comparer les différents sites d'étude, il était impératif de considérer la même profondeur d'échantillonnage quels que soient le couvert végétal et l'occupation du sol. En outre, ce site peut être considéré comme la forêt relique caractéristique d'un contexte de terres agricoles dans la Région Midi-Pyrénées.

Comme observé pour les sites sous prairies, les teneurs en matière organique et en azote total des sols influencent de manière significative la répartition des microarthropodes, ce qui est confirmé par les corrélations positives et significatives entre ces paramètres. En effet, les microarthropodes vivent principalement dans les premiers centimètres du sol et sont donc très sensibles aux perturbations physiques et chimiques se produisant en surface (Van Straalen *et al.*, 2005; Sousa *et al.*, 2006; Ponge *et al.*, 2008). Plusieurs études ont montré des résultats similaires dans différentes conditions de terrain et mis en évidence un effet des paramètres du sol (teneurs en matière organique et en azote total, densité du sol) sur l'abondance et la diversité des microarthropodes (Gutierrez-Lopez *et al.*, 2010; Querner *et al.*, 2013; Rumble et Gange, 2013). Dans certains sols (sites AUR7, VIT ou SER), une faible teneur en matière organique est relevée. Elle pourrait être un facteur limitant pour la reproduction des collemboles (Bur *et al.*, 2010) et expliquerait ainsi la faible abondance de collemboles relevée sur ces sites.

Au contraire, aucune corrélation significative n'est enregistrée entre les teneurs totales et extractibles en MT dans les sols et la distribution et l'abondance des microarthropodes.

Les concentrations mesurées dans les sols étudiés sont certainement trop faibles pour observer une diminution des populations de microarthropodes. Par exemple, selon Bur *et al.* (2010), un impact toxique des concentrations de MT sur les populations de collemboles a été noté pour des concentrations de Cd supérieures à 182 mg.kg<sup>-1</sup> dans les sols calcaires cultivés. Les concentrations de Cd dans les sols agricoles de la région Midi-Pyrénées sont beaucoup plus faibles, la concentration maximale observée est de 1,1 mg.kg<sup>-1</sup>.

L'occupation du sol a une influence significative sur l'abondance des collemboles et des acariens. Cela suggère l'influence prédominante des pratiques agricoles et du travail du sol sur l'abondance des populations de microarthropodes (collemboles et acariens) comme relevé dans les travaux de Joimel *et al.* (2017). Les différences observées dans l'abondance des microarthropodes entre rang et inter-rang sur les parcelles COU et CAH (respectivement viticulture et arboriculture) confirment l'impact du travail du sol, occasionnel ou régulier, sur la diversité et l'abondance des microarthropodes. Des résultats similaires ont été observés sur des sols agricoles de Bretagne (France) avec un effet négatif de l'intensification des pratiques agricoles sur la macrofaune et les microorganismes (Cluzeau *et al.*, 2009; Ponge *et al.*, 2013). Par ailleurs, diverses études (Birkhofer *et al.*, 2011; Sabais *et al.*, 2011) ont montré que l'abondance des microarthropodes dépendait de la diversité de la végétation et présentait une grande diversité dans les écosystèmes prairiaux. La forte densité de microarthropodes trouvée sur le site MAS pourrait être liée à la teneur élevée en MO et à la couverture herbeuse (Tableau 1). Enfin, la distribution des microarthropodes observée sur nos différents sites confirme que les collemboles et les acariens oribates sont souvent les taxons de microarthropodes les plus abondants dans les sols (Coleman *et al.*, 2004; Eisenhauer, 2010).

La richesse spécifique des collemboles relevée sur nos différents sites est variable en fonction de l'occupation des sols, avec une plus grande diversité dans les prairies que dans les champs cultivés, comme observé par Sousa *et al.* (2006). Les différences de richesse spécifique des collemboles observées notamment pour les prairies entre les deux études, peuvent être dues à l'utilisation des pâturages dans notre cas d'étude alors qu'elles sont non pâturées dans l'autre cas. Les espèces fréquemment rencontrées sur nos sites, *Protaphorura armata* mais aussi *Desoria propinqua*, *Parisotoma notabilis* ou le sous-ordre Symphyplonea, sont régulièrement relevées dans les sols agricoles de milieux tempérés (Sousa *et al.*, 2006). Il est à noter que les cultures céréalières ont largement affecté l'abondance des espèces du sous-ordre Symphyplonea, comme déjà observé dans des études antérieures en Angleterre (Alvarez *et al.*, 2001) ou en Autriche (Querner *et al.*, 2013). Cela peut s'expliquer par le travail du sol dû aux pratiques agricoles intensives (Sousa *et al.*, 2006; Debeljak *et al.*, 2007; Querner, 2008).

### 4.3. Facteurs influençant la bioaccumulation des MT

Malgré l'absence de relation entre les concentrations totales de MT dans le sol et la richesse spécifique des microarthropodes, il est bien connu que la concentration en MT disponible dans le sol est un facteur clé pour l'absorption des MT par les organismes (Bur *et al.*, 2010, 2012; Nursita *et al.*, 2009; Austruy *et al.*, 2016). De plus, il est important d'évaluer la bioaccumulation des MT par les organismes du sol en fonction des différents niveaux de la chaîne trophique, des espèces détriticores ou prédatrices.

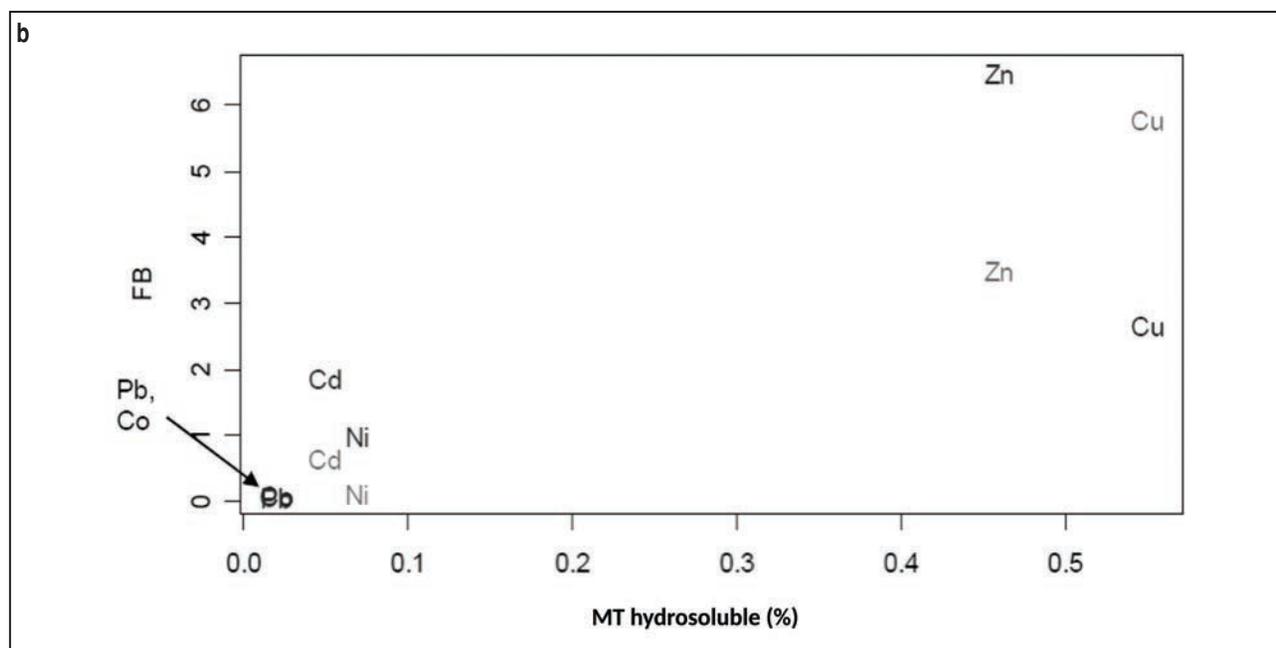
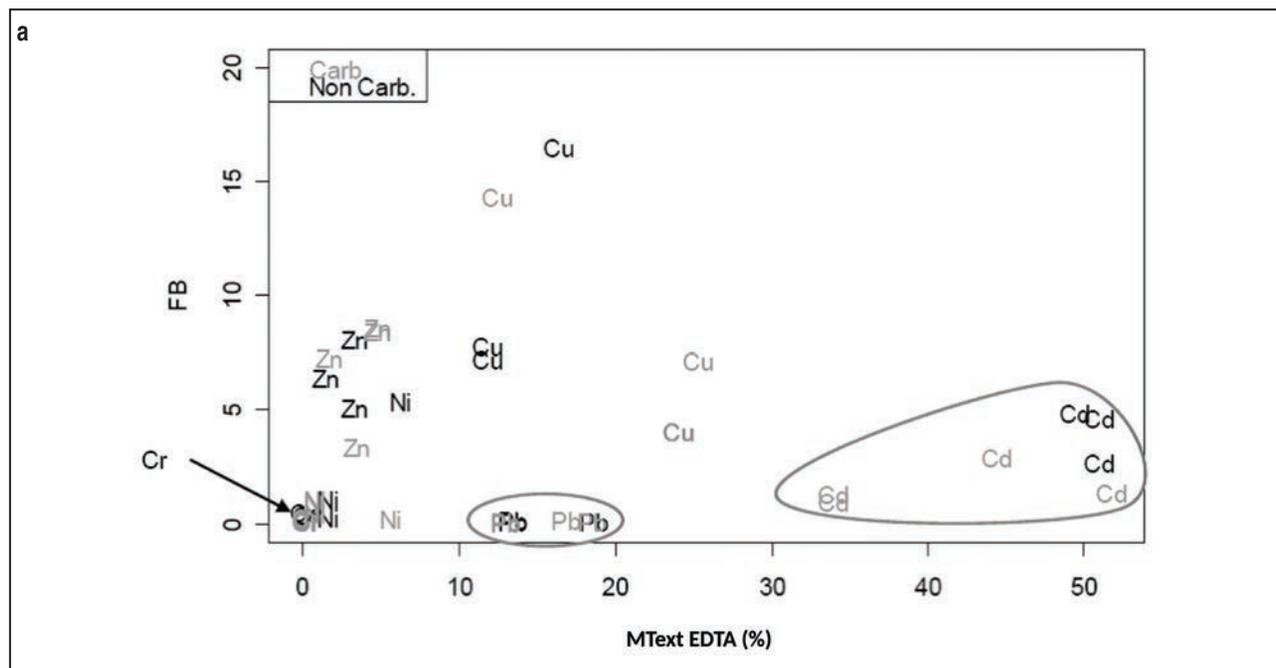
Les concentrations relevées dans les microarthropodes, et plus spécifiquement dans les acariens oribates, sont similaires à celles de Skubala et Zaleski (2012) dont les travaux étaient effectués sur divers sites présentant un gradient de pollution pour Cu, Zn et Cd. Par ailleurs, pour l'ensemble des MT étudiés, les concentrations sont généralement comparables parmi les taxons ayant les mêmes habitudes alimentaires. En effet, les acariens prédateurs (gamasides et actinédides) présentent des concentrations de MT significativement plus élevées que les espèces des groupes détriticores (collembolles et acariens oribates), à l'exception de Ni dont la gamme de variation est large. Comme les concentrations en MT dans les microarthropodes, le FB présente des différences significatives entre les groupes de détriticores (collembolles et acariens oribates) et les prédateurs (acariens gamasides et actinédides), dont la capacité de bioaccumulation est 3 à 10 fois supérieure à celle des groupes de détriticores. Cela soutient l'hypothèse d'un processus de bioaccumulation des MT en fonction du niveau trophique, appelé bioamplification. Cette capacité de bioaccumulation des MT dans les groupes de microarthropodes a été mise en évidence dans plusieurs travaux pour les acariens oribates (Skubala et Kafel, 2004; Skubala et Zaleski, 2012; Austruy *et al.*, 2016) et pour les collembolles (Nursita *et al.*, 2009; Bur *et al.*, 2010, 2012; Austruy *et al.*, 2016) avec une bioaccumulation en fonction du niveau trophique des différents groupes de microarthropodes (Austruy *et al.*, 2016).

Le mode d'absorption préférentiel des MT chez les microarthropodes (sol, eau, nourriture) dépend de l'espèce de microarthropode mais aussi du MT considéré, de sa spéciation chimique et des paramètres physico-chimiques du sol (Austruy *et al.*, 2016). L'intensité de l'accumulation de MT dans les organismes du sol a généralement été décrite comme fortement influencée par la disponibilité de MT dans les sols (Van Straalen *et al.*, 2005; Bur *et al.*, 2010, 2012), notion essentielle pour évaluer leur toxicité. Les deux types d'extractions, extraction hydrosoluble (issue de l'extraction séquentielle réalisée sur les sols AUR7 et AUR8) et extraction EDTA (réalisée sur les différents sols) (*Figure 5 et Tableau 2*), ont permis d'évaluer la fraction de MT la plus facilement disponible pour les organismes du sol.

Sur la *figure 5a*, présentant l'évolution du FB chez les collembolles en fonction des teneurs en MT extractibles à l'EDTA pour les différents sites étudiés, les sols sont distingués selon la présence (gris) ou l'absence (foncé) de carbonates. La bioaccumulation chez les collembolles est sensiblement liée au pourcentage de MT extractibles à l'EDTA (*Figure 5a*). En effet, une augmentation de FB avec la disponibilité du MT peut être observée en particulier pour Ni, Cu et Zn, notamment sur les sols non carbonatés. Le cuivre et le zinc sont connus pour être associés aux oxydes de Fe et d'Al et à la matière organique dont l'EDTA est un puissant extractant (Hernandez *et al.*, 2003; Bur, 2008; Benabdelkader *et al.*, 2018). Même si le nombre de sols pour une classe de pH est limité pour une analyse statistique, on peut remarquer que le FB présente souvent une valeur plus faible pour les sols carbonatés, l'accumulation la plus élevée chez les collembolles concerne préférentiellement les sols les plus acides (*Figure 5a*). En effet, l'acidité facilite la mise en solution des MT dans le sol les rendant plus disponibles pour les organismes vivants (Bur *et al.*, 2012; Austruy *et al.*, 2013). Dans le contexte des sols carbonatés, l'adsorption sur les particules pourrait limiter le transfert rapide vers les organismes. De plus, l'effet d'un pH élevé est associé à des concentrations élevées de  $\text{Ca}^{2+}$  dans les solutions de sols carbonatés (qui sont souvent sur-saturées par rapport à la calcite). Les ions calcium pourraient être en compétition avec les MT pour la fixation et l'absorption par les collembolles (Van Gestel et Koolhaas, 2004), diminuant ainsi la capacité de bioaccumulation. Le FB significativement plus faible observé chez les collembolles pour Cd dans les sols basiques étudiés ( $\text{BF} = 2,8 \pm 2,3$ ,  $n = 7$ ) par rapport aux sols acides ( $\text{BF} = 4,3 \pm 2,5$ ,  $n = 6$ ) confirme que ce MT reste beaucoup plus mobile et biodisponible dans les sols acides en raison d'une mise à disposition favorisée par ces conditions de pH à partir des phases non résiduelles telles que les oxy/hydroxydes de Fe, Al et Mn ou la matière organique (Hernandez *et al.*, 2003; Bur *et al.*, 2010). Ainsi, la concentration en Cd dans les collembolles est principalement due à l'influence combinée de la concentration considérée comme biodisponible et du pH de la solution du sol (Nursita *et al.*, 2009; Van Gestel et Koolhaas, 2004; Bur *et al.*, 2010). Par ailleurs, selon la *figure 5b*, présentant l'évolution du FB chez les collembolles en fonction de la fraction hydrosoluble de MT sur les sols du bassin-versant d'Auradé, la bioaccumulation de tous les MT (sauf Cu) est plus faible pour le sol cultivé (site AUR7) par rapport au sol forestier (site AUR8). Dans ce dernier cas, la concentration en MT a augmenté dans la solution du sol car le pH est plus acide et donc plus disponible pour les organismes du sol (Sumner, 2000; Gandois *et al.*, 2010). Le cuivre a en revanche une tendance opposée, avec une bioaccumulation plus élevée chez les invertébrés du sol cultivé, moins riche en matière organique que la parcelle forestière. La forte affinité du Cu pour la matière organique (Hernandez *et al.*, 2003; Bes, 2008; Kumpiene *et al.*, 2008, 2011), pourrait

**Figure 5 :** Relation entre le Facteur de Bioaccumulation (FB) des collemboles et le pourcentage de MT associés à (a) la fraction extractible à l'EDTA dans l'horizon de surface du sol pour les sols carbonatés (en gris) et non carbonatés (en noir) pour les différents MT étudiés (n = 42) ; (b) la fraction hydrosoluble des sols extraite selon Leleyter et Probst (1999) pour les échantillons du bassin versant de l'Auradé (AUR7 et AUR8). Les valeurs du profil 7 (AUR7, sous blé) sont indiquées en gris et celles du profil 8 (AUR8, sous forêt) sont indiquées en noir (n = 10).

**Figure 5:** Relationship between the bioaccumulation factor (BF) of springtails and the percentage of TM associated with (a) the EDTA-extractable fraction in the soil surface horizon for carbonate (in gray) and non-carbonate (in black) soils for the different TMs (n = 42); (b) the water-soluble fraction of soils extracted according to Leleyter and Probst (1999) for samples from the Auradé watershed (AUR7 and AUR8). The values of profile 7 (AUR7, under wheat) are indicated in gray and those of profile 8 (AUR8, under forest) are indicated in black (n = 10).



réduire l'absorption en présence de matière organique dissoute capable de complexer Cu, comme déjà observé dans les sols dopés (Balasoïu *et al.*, 2001) ou dans les travaux de Kumpiene *et al.* (2008, 2011) et Austruy (2012).

Des teneurs intra-corporelles élevées en Cu et Zn ont été relevées chez les différents groupes de microarthropodes. Ces derniers ont la capacité de réguler la concentration intracorporelle en Cu, car c'est un MT essentiel (Vijver *et al.*, 2001). Ceci est également vrai pour Zn dont les concentrations intracorporelles étaient faiblement variables par rapport aux autres MT étudiés (écart type  $\sim 30\%$ ). Cela illustre que les microarthropodes accumulent les MT les plus labiles, en particulier ceux ayant des fonctions biogéniques. Cette tendance n'inclut pas Cd, Cr et Pb. Pour Cd et Pb, leur FB est relativement faible par rapport à leur fraction extractible à l'EDTA qui est relativement élevée. Contrairement à Cu ou Zn, Pb et Cd ne sont pas essentiels à la vie et sont toxiques pour les organismes vivants (Laperche *et al.*, 2004). En dépit de la forte mobilité de Cd et dans une moindre mesure de Pb, il est probable que l'accumulation par les collembolles ait été régulée par des processus physiologiques afin d'éviter que les organismes n'absorbent des concentrations trop élevées pouvant entraîner des effets délétères (Skubała et Zaleski, 2012). Le rôle des métallothionéines a été mis en évidence dans la fixation des ions métalliques permettant de réduire la toxicité des MT absorbés par les microarthropodes. Ainsi, il a été montré que la concentration corporelle en métallothionéines était fonction de la concentration corporelle en MT (Hensbergen *et al.*, 2000).

Enfin, aucune relation entre la bioaccumulation, le type de végétation et les sols n'est clairement identifiée, potentiellement en raison du nombre limité d'échantillons car certains types de sols ou de cultures sont sous représentés.

## 5. CONCLUSIONS

Cette étude visait à identifier les communautés de microarthropodes vivant dans les couches superficielles des sols agricoles du sud-ouest de la France et à évaluer l'accumulation de MT par ces organismes en relation avec les types de sols.

Les résultats ont montré la présence non homogène de communautés de microarthropodes dans les sols agricoles de la région. Les différents groupes de microarthropodes ont été observés dans tous les sols étudiés quels que soient les caractéristiques physico-chimiques du sol et le type de cultures, les collembolles et les acariens oribates étant les plus abondants. Il a été mis en évidence un impact de l'occupation des sols sur la diversité et l'abondance des microarthropodes. La richesse spécifique des collembolles comme l'abondance des différents groupes de microarthropodes est significativement plus élevée dans les sols sous prairies ou cultures pérennes

que dans les sols cultivés caractérisés par un travail du sol régulier, pouvant ainsi être considéré comme un facteur limitant. De même, la teneur en COT et en azote total influence significativement l'abondance des microarthropodes, avec une diminution de l'abondance lorsque la teneur en matière organique ou en azote total est faible.

Les concentrations de MT sont généralement modérées dans les sols étudiés, seuls Pb, Cd et dans une moindre mesure Cu sont significativement enrichis sur certains sites en raison des intrants anthropiques, avec une fraction disponible pour ces MT relativement élevée pour les organismes du sol. Nous avons pu montrer que plusieurs facteurs influencent la bioaccumulation des MT. D'une part, la capacité de bioaccumulation des MT est fonction du niveau trophique des microarthropodes avec une capacité de bioaccumulation des prédateurs (acariens gamasides et actinédides) significativement supérieure à celle des détritivores (collembolles et acariens oribates). D'autre part, la bioaccumulation dépend de la nature des MT, de leur concentration totale mais surtout de leur disponibilité dans les sols. En effet, les MT les plus labiles et particulièrement ceux présents dans la fraction soluble du sol sont très souvent les plus accumulés par les microarthropodes. La biodisponibilité est en partie régulée par les paramètres physico-chimiques du sol et en particulier par le pH. Un pH élevé et la présence de carbonates diminuent la disponibilité des MT, et donc leur absorption par les microarthropodes. Enfin, les éléments biogènes (tels que Cu, Zn) sont significativement plus accumulés et semblent moins affectés par le pH. Les résultats ont mis en évidence la capacité des microarthropodes à contrôler l'absorption des MT en solution. Ainsi, l'accumulation des MT, en partie régulée par leur disponibilité dans le sol, est également dépendante de leurs affinité et toxicité pour les microarthropodes, notamment pour les groupes de détritivores.

Ce travail nous a ainsi permis de mettre en évidence que les microarthropodes, en particulier les collembolles plus abondants que les autres groupes de microarthropodes, peuvent constituer des bioindicateurs de la teneur en MT dans les sols agricoles par leur capacité de bioaccumulation. De même, l'abondance et la diversité des communautés de microarthropodes peuvent être utilisées comme un bioindicateur d'impact des perturbations du sol liées au travail du sol et aux pratiques agricoles, et ainsi être de bons indicateurs de la durabilité des agrosystèmes. Cependant, leur abondance et leur richesse dans les sols n'ont pas été perturbées par la présence de MT, aux concentrations et aux conditions physico-chimiques rencontrées dans les sols agricoles de la région Midi-Pyrénées, alors que les microarthropodes ont accumulé la majorité des MT, à l'exception de Cr et Pb. Des travaux complémentaires sur l'écotoxicité des MT et les effets cocktails des multi-contaminations relevées dans certains sols agricoles sur les communautés de microarthropodes et leurs réponses biochimiques permettraient de préciser les impacts des MT

sur ces organismes et pourraient aboutir à la détermination de biomarqueurs. De même, l'impact des MT sur la structure et l'organisation des microarthropodes en lien avec les réseaux trophiques mérite d'être précisé.

## BIBLIOGRAPHIE

- Agence Française de Normalisation (Afnor) 1999 - Qualité Des Sols. Volumes 1 & 2, Afnor Ed., Paris.
- Alvarez T., Frampton G.F., Goulson D., 2001 - Epigeic Collembola in winter wheat under organic, integrated and conventional farm management regimes. *Agr., Ecosyst. Environ.*, 83, 95-110.
- Austruy A., 2012 - Aspects physiologiques et biochimiques de la tolérance à l'arsenic chez les plantes supérieures dans un contexte de phytostabilisation d'une friche industrielle. Thèse de l'Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand, 328 p.
- Austruy A., Wanat N., Moussard C., Vernay P., Joussein E., Ledoigt G., Hitmi A., 2013 - Physiological impacts of soil pollution and arsenic uptake in three plant species: *Agrostis capillaris*, *Solanum nigrum* and *Vicia faba*. *Ecotoxicol Environ Saf*, 90, 28-34.
- Austruy A., Laplanche C., Mombo S., Dumat C., Deola F., Gers C., 2016 - Ecological changes in historically polluted soils: metal(loid) bioaccumulation in microarthropods and their impact on community structure. *Geoderma*, 271, 181-190.
- Baize D., 2007 - Les Éléments Traces Métalliques (ETM) dans les SOLS. INRA Ed., Orléans, 16 p.
- Baize D., 2010 - Information sur les éléments traces dans les sols en France État au 18 août 2010 - INRA Editions, Orléans, 5 p.
- Balasoïu C., Zagury G., Deschenes L., 2001 - Partitioning and speciation of chromium, copper, and arsenic in CCA-contaminated soils: influence of soil composition. *Sci. Total Environ.*, 280, 239-255.
- Benabdalkader A., Taleb A., Probst J.L., Belaidi N., Probst A., 2018 - Anthropogenic contribution and influencing factors on metal features in fluvial sediments from a semi-arid Mediterranean river basin (Tafna River, Algeria): A multi-indices approach. *Science of the Total Environment*, 626, 899-914
- Berlese A., 1905 - Dispositif pour la collecte rapide et un grand nombre de petits arthropodes, *Redia*, 2, 85-90.
- Bes C., 2008 - Phytoremédiation des sols d'un site de traitement du bois contaminés par le cuivre. Thèse de l'Université de Bordeaux I, 299 p.
- Birkhofer K., Diekötter T., Boch S., Fischer M., Müller J., Socher S., Wolters V., 2011 - Soil fauna feeding activity in temperate grassland soils increases with legume and grass species richness. *Soil Biol. Biochem.*, 43, 2200-2207.
- Bur T., 2008 - Impact anthropique sur les éléments traces métalliques dans les sols agricoles de Midi-Pyrénées: Implications en termes de limites de charges critiques. Thèse de l'Université de Toulouse, 373 p.
- Bur T., Probst A., Bianco A., Gandois L., Crouau Y., 2010 - Determining cadmium critical concentrations in natural soils by assessing Collembola mortality, reproduction and growth. *Ecotox. Environ. Safe.*, 73, 415-422.
- Bur T., Crouau Y., Bianco A., Gandois L., Probst A., 2012 - Toxicity of Pb and of Pb/Cd combination on the springtail *Folsomia candida* in natural soils: Reproduction, growth and bioaccumulation as indicators. *Science of the Total Environment*, 414, 187-197.
- Citeau L., Bispo A., Bardy M., King D., 2008 - Gestion durable des sols. Ed Quae, Versailles, 320 p.
- Cluzeau D., Bellido A., Boulonne L., Cannavacciuolo M., Chaussod R., Cortet J., Fargette M., Giteau J.L., Guernion M., Jolivet C., Lavelle P., Foucaud-Lemerrier B., Martin F., Mateille T., Mercier V., Péres G., Pernin C., Plantard O., Ponge J.F., Ranjard L., Rougé L., Ruiz N., Tico S., Velasquez H., Villenave C., Walter C., 2009 - RMQS Biodiv Bretagne. Volume 4 - Tome 6 : Mésofaune, ADEME, 82 p.
- Coineau Y., Cleva R., Du Chatenet G., 1997 - Ces animaux minuscules qui nous entourent. Delachaux et Niestlé Ed., Paris, 77 p.
- Coleman D.C., Crossley J.D.A., Hendrix P.F., 2004 - Fundamentals of Soil Ecology, 2nd ed. Elsevier Academic Press, San Diego, US, 386 p.
- Cortet J., Ronce D., Poinso-Balaguer N., Beaufreton C., Chabert A., Viaux P., Cancela de Fonseca J.P., 2002 - Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology*, 38 (3-4), 239-244.
- Debeljak M., Cortet J., Demsar D., Krogh P.H., Dzeroski S., 2007 - Hierarchical classification of environmental factors and agricultural practices affecting soil fauna under cropping systems using Bt maize. *Pedobiologia*, 51, 229-238.
- Edward C., Fletcher K., 1971 - A comparison of extraction methods for terrestrial arthropods. In Phillipson J. Ed., *Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 150-185.
- Eisenhauer N., 2010 - The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia*, 53, 343-352.
- Fayiga A.O., Ma L.Q., Qixing Z., 2007 - Effects of plant arsenic uptake and heavy metals on arsenic distribution in an arsenic-contaminated soil. *Environ. Pollut.*, 147, 737-742.
- Foutain M.T., Hopkin S.P., 2004 - A comparative study of the effects of metal contamination on Collembola in the field and in the laboratory. *Ecotoxicology*, 13, 573-587.
- Gandois L., Probst A., Dumat C., 2010 - Modelling Trace metal extractability and solubility in French forest soils by using soil properties. *Eur J Soil Sci*, 61, 271-286.
- Gobat J.M., Aragno M., Matthey W., 2010 - Le sol vivant, troisième édition revue et augmentée. Ed. Presses Polytechnique et Universitaires Romandes, Lausanne, 819 p.
- Gutierrez-Lopez M., Jesus J.B., Trigo D., Fernandez R., Novo M., Diaz-Cosin D.J., 2010 - Relationships among spatial distribution of soil microarthropods, earthworm species and soil properties. *Pedobiologia*, 53, 381-389.
- Hedenc P., Radochová P., Nováková A., Kaneda S., Frouz J., 2013 - Grazing preference and utilization of soil fungi by *Folsomia candida* (Isotomidae:Collembola). *Eur. J. Soil Biol.*, 55, 66-70.
- Hensbergen P., Velzen M.J.M., Nugroho R., Donker M., Van Straalen N.M., 2000 - Metallothionein-bound cadmium in the gut of the insect *Orchesella cincta* (Collembola) in relation to dietary cadmium exposure. *Comparative biochemistry and physiology. Toxicology & pharmacology: CBP*, 125, 17-24.
- Hernandez L., Probst A., Ulrich E., 2003 - Heavy metal distribution in some French forest soils: evidence for atmospheric contamination. *Sci. Total Environ.*, 312, 195-219.
- Huhta V., Ojala R., 2006 - Collembolan communities in deciduous forests of different origin in Finland. *Appl. Soil Ecol.*, 31, 83-90.
- Joimel S., Schwartz C., Hedde M., Kiyota S., Krogh P.H., Nahmani J., Péres G., Vergnes A., Cortet J., 2017 - Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. *Sc. Tot. Environ.*, 584-585, 614-621.
- Komárek M., Száková J., Rohošková M., Javorská H., Chrástný V., Balík J., 2008 - Copper contamination of vineyard soils from small wine producers: a case study from the Czech Republic. *Geoderma*, 147, 16-22.
- Kumpiene J., Lagerkvist A., Maurice C., 2008 - Stabilization of As, Cr, Cu, Pb and Zn in soil using amendments. *Waste Manage.*, 28 (1), 215-225.

- Kumpiene J., Mench M., Bes C.M., Fitts J.F., 2011 - Assessment of aided phyto-stabilization of copper-contaminated soil by X-ray absorption spectroscopy and chemical extractions. *Environmental Pollution*, vol. 159, p. 1536-1542.
- Laperche V., Bodéan F., Dictor M.C., Baranger P., 2004 - Guide méthodologique du plomb appliqué à la gestion des sites et sols pollués. BRGM/RP-52881-FR, BRGM Ed., Orléans, 138 p.
- Leleyter L., Probst J.L., 1999 - A new sequential extraction procedure for the speciation of particulate trace elements in river sediments. *Int. J. Environ. An. Ch.*, 72 (2), 109-128.
- McIntyre, N.E., Rango, J., Fagan, W.F., Faeth, S.H., 2001 - Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape Urban Plan.*, 52 (4), 257-274.
- Mico C., Recatala L., Peris M., Sanchez J., 2006 - Assessing heavy metal sources in agricultural soils of an European Mediterranean area by multivariate analysis. *Chemosphere*, 65, (5), 863-872.
- Neher D.A., Weicht T.R., Barbercheck M.E., 2012 - Linking invertebrate communities to decomposition rate and nitrogen availability in pine forest soils. *Appl. Soil Ecol.*, 54, 14-23.
- N'Guessan Y.M., Probst J.L., Bur T., Probst A., 2009 - Trace elements in stream bed sediments from agricultural catchments (Gascogne region, S-W France): where do they come from? *Sci. Total Environ.* 407, 2939-2952.
- Nursita A.I., Singh B., Lees E., 2009 - Cadmium bioaccumulation in *Proisotoma minuta* in relation to bioavailability in soils. *Ecotox. Environ. Safe.*, 72, 1767-1773.
- Osler G.H.R., Sommerkorn M., 2007 - Toward a complete soil C and N cycle: Incorporating the soil fauna. *Ecology*, 88, 1611-1621.
- Perrin A.-S., Probst A., Probst J.-L., 2008 - Impact of nitrogenous fertilizers on carbonate dissolution in small agricultural catchments: implications for weathering CO<sub>2</sub> uptake at regional and global scales. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 72, 3105-3123.
- Pfeffer S.P., Khalili H., Filser J., 2010 - Food choice and reproductive success of *Folsomia candida* feeding on copper-contaminated mycelium of the soil fungus *Alternaria alternata*. *Pedobiologia*, 54 (1), 19-23.
- Ponge J.F., Tully T., Gins A., 2008 - Short-term responses of two Collembolan communities after abrupt environmental perturbation: A field experimental approach. *Pedobiologia*, 52, 19-28.
- Ponge J.F., Pérès G., Guernion M., Ruiz-Camacho N., Cortet J., Pernin 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 Biol. Biochem.*, 67, 271-284.
- Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K., Bluhm S.L., Degtyarev M., Devetter M., Goncharov A.A., Gongalsky K.B., Klarner B., Korobushkin D.I., Liebke D.F., Maraun M., Mc Donnell R.J., Pollierer M.M., Schaefer I., Shrubovych J., Semenyuk I.I., Sendra A., Tuma J., Tumova M., Vassilieva A., Ting-Wen Chen, Geisen S., Schmidt O., Tiunov A.V., Scheu S., 2022 - Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*.
- Qishlaqi A., Moore F., 2007 - Statistical analysis of accumulation and sources of heavy metals occurrence in agricultural soils of Khoshk River Banks, Shiraz, Iran. *J. Agric. & Environ. Sci.*, 2 (5), 565-573.
- Querner P., 2008 - Collembola in landscape ecology. University of Natural Resources and Life Sciences BOKU, Vienna, 87 p.
- Querner P., Bruckner A., Drapela T., Moser D., Zaller J.G., Frank T., 2013 - Landscape and site effects on Collembola diversity and abundance in winter oilseed rape fields in eastern Austria. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 164, 145-154.
- Redon P.O., Bur T., Guireesse M., Probst J.L., Toiser A., Revel J.C., Jolivet C., Probst A., 2013 - Modelling trace metal background to evaluate anthropogenic contamination in arable soils of south-western France. *Geoderma*, 206, 112-122.
- Roussiez V., Probst A., Probst J.L., 2013 - Significance of floods in metal dynamics and export in a small agricultural catchment. *J. Hydrol.*, 499, 71-81.
- Rumble H., Gange A.C., 2013 - Soil microarthropod community dynamics in extensive green roofs. *Ecol. Eng.*, 57, 197-204.
- Sabais A.C.W., Scheu S., Eisenhauer N., 2011 - Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland. *Acta Oecologica*, 37, 195-202.
- Skubala P., Kafel A., 2004 - Oribatid mite communities and metal bioaccumulation in oribatid species (Acari, Oribatida) along the heavy metal gradient in forest ecosystems. *Environ. Pollut.*, 132, 51-60.
- Skubala P., Zaleski T., 2012 - Heavy metal sensitivity and bioconcentration in oribatid mites (Acari, Oribatida): Gradient study in meadow ecosystems. *Sci. Total Environ.*, 414, 364-372.
- Sousa J.P., Bolger T., Da Gama M.M., Lukkari T., Ponge J.F., Simon C., Traser G., Vanbergen A.J., Brennan A., Dubs F., Ivtis E., Keating A., Stofer S., Watt A.D., 2006 - Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. *Pedobiologia*, 50, 147-156.
- Sterckeman T., Douay F., Baize D., Fourrier H., Proix N., Schwartz C., 2006 - Trace elements in soils developed in sedimentary materials from Northern France. *Geoderma*, 136, 912-929.
- Sumner M., 2000 - Handbook of Soil Science. CRC Press, New York, 2148 p.
- Syrek D., Weiner W., Wojtylak M., Olszowska G., Kwapis Z., 2006 - Species abundance distribution of collembolan communities in forest soils polluted with heavy metal. *J. Appl. Ecol.*, 31, 239-250.
- Van Gestel C., Koolhaas J., 2004 - Water-extractability, free ion activity, and pH explain cadmium sorption and toxicity to *Folsomia candida* (Collembola) in seven soil-pH combinations. *Environ. Toxicol. Chem.*, 23, 1822-1833.
- Van Straalen N.M., Donker M.H., Vijver M.G., Van Gestel C.A.M., 2005 - Bioavailability of contaminants estimated from uptake rates into soil invertebrates. *Environ Pollut.*, 136, 409-417.
- Vijver M., Jager T., Posthuma L., Peijnenburg W., 2001 - Impact of metal pools and soil properties on metal accumulation in *Folsomia candida* (Collembola). *Environ. Toxicol. Chem.*, 20, 712-720.
- Viti C., Quaranta D., Philippis R., Corti G., Agnelli A., Cuniglio R., Giovannetti L., 2008 - Characterizing cultivable soil microbial communities from copper fungicide amended olive orchard and vineyard soils. *World J. Microb. Biot.*, 24, 309-318.
- Wei B., Yang L., 2010 - A review of heavy metal contaminations in urban soils, urban road dusts and agricultural soils from China. *Microchem. J.*, 94 (2), 99-107.

# Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol :

## SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les nématodes

C. Villenave<sup>(1\*)</sup>, C. Chauvin<sup>(1)</sup>, J. Puissant<sup>(2, 3)</sup>, M. Henaux<sup>(2)</sup> et J. Trap<sup>(2\*)</sup>

1) ELISOL environnement, ZA des Tourels, 10 avenue du midi, 30111 Congénies, France

2) UMR Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France

3) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS, Montpellier, France

\* Auteur correspondant : cecile.villenave@elisol-environnement.fr et jean.trap@ird.fr

### RÉSUMÉ

La caractérisation des nématodes des sols renseigne sur différentes fonctionnalités du sol, et en raison de cette qualité, les nématodes sont utilisés comme indicateurs biologiques des écosystèmes terrestres depuis les années 1990. Par ailleurs, parmi les nématodes présents dans le sol, certains sont phytoparasites, bio-agresseurs des racines, bien connus en agriculture et pour lesquels un contrôle rigoureux est requis sous peine de perte de production. Pour évaluer qualitativement et quantitativement la présence de ces organismes dans les parcelles agricoles, il est nécessaire de réaliser des analyses d'échantillons de sol en laboratoire. Afin d'avoir une première évaluation théorique, un outil de simulation de l'effet des pratiques sur les nématodes des sols nommé SIPANEMA (Scénarios d'impacts des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol) a été développé. Le moteur de calcul de l'outil utilise des données scientifiques issues de 2 bases de données : (1) des résultats d'une méta-analyse qui quantifie l'impact des pratiques agricoles (labour, pesticides, fertilisation, rotation, diversité végétale) sur la nématofaune et (2) Nemabase (Université de Davis, USA) qui synthétise les données scientifiques spécifiques pour les nématodes phytoparasites. SIPANEMA simule deux risques : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP) à partir de la description des pratiques et de la diversité végétale présente sur la parcelle considérée renseignées par l'utilisateur de l'application en ligne. Cet outil innovant permet de sensibiliser les professionnels de l'agriculture sur les rôles joués par les nématodes et sur les effets des pratiques mises en œuvre dans des parcelles agricoles, d'identifier les parcelles à

Comment citer cet article :

Villenave C., Chauvin C., Puissant J., Henaux M. et Trap J., 2022 - Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les nématodes - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 199-209

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/>

risque fort aussi bien en termes de perte de biodiversité que de pression phytoparasitaire, de hiérarchiser les parcelles pour des efforts de suivi de symptômes ou de diagnostic faunistique, et propose de simuler l'effet de changements de pratiques.

### Mots-clés

Nématofaune, biologie du sol, pratiques agricoles, diversité végétale, bio-indicateur, nématodes phytoparasites, outil d'aide à la décision

### SUMMARY

#### **SIPANEMA, A DECISION-MAKING TOOL BASED ON NEMATODES**

Nematodes are highly abundant, directly contribute to soil functioning and show high sensitivity for detecting change in soil quality as influenced by agricultural practices. Those attributes make nematodes key indicators of terrestrial ecosystem health and have been used as such since the 1990s. Among soil nematodes, some are phytoparasites, root bio-aggressors, well known in agriculture and for which rigorous control is required to avoid yield loss. To qualitatively and quantitatively assess the presence of these organisms in agricultural fields, it is necessary to perform laboratory analyzes of soil samples. To minimize sampling and analyses effort, we developed a tool that allows a first theoretical assessment, that simulates the effect of agricultural practices on soil nematodes called SIPANEMA (Scenarios of impacts of agricultural practices on the biological state of the soil). The tool's calculation engine was build based on two data databases: (1) results of a worldwide published meta-analysis which quantifies the impact of agricultural practices (plowing, pesticides, fertilization, crop rotation, plant diversity...) on nematofauna and (2) Nemabase (University of Davis, USA) which synthesizes specific scientific data for phytoparasitic nematodes. From the description of the agricultural practices and the plant diversity present on the plot considered and provided by the user of the online application, SIPANEMA simulates two risks: the risk on biological functioning (RFB) and the risk of parasitic pressure due to phytoparasitic nematodes (RPP). This innovative tool makes it possible to (i) prioritize agricultural fields that present the highest risk both in terms of biodiversity loss and phytoparasitic pressure; (ii) raise awareness among farmers and decision makers about the roles played by nematodes in agricultural practices and (iii) proposes to simulate the effects of changes of practices.

### Key-words

Nematofauna, soil biology, practices, plant diversity, bio-indicator, phytoparasitic nematodes

### RESUMEN

#### **IMPACTO DE LAS PRÁCTICAS AGRÍCOLAS SOBRE EL ESTADO BIOLÓGICO DEL SUELO:**

#### **SIPANEMA, una herramienta de ayuda a la decisión basada en los conocimientos científicos sobre los nematodos**

La caracterización de los nematodos del suelo proporciona información sobre las diferentes funcionalidades del suelo y, debido a esta calidad, los nematodos se utilizan como indicadores biológicos de los ecosistemas terrestres desde la década de 1990. Por otra parte, entre los nematodos presentes en el suelo, algunos son fitoparásitos, bioagresores de las raíces, bien conocidos en agricultura y para los cuales se requiere un control riguroso bajo riesgo de pérdida de producción. Para evaluar cualitativamente y cuantitativamente la presencia de estos organismos en las parcelas agrícolas, es necesario realizar análisis de laboratorio de muestras de suelo. Con el fin de tener una primera evaluación teórica, se desarrolló una herramienta de simulación del efecto de las prácticas sobre los nematodos de los suelos denominada SIPANEMA (Escenarios de impacto de las prácticas agrícolas sobre el estado biológico del suelo). El motor de cálculo de la herramienta utiliza datos científicos procedentes de 2 bases de datos: (1) de los resultados de un meta-análisis que cuantifica el impacto de las prácticas agrícolas (arado, plaguicidas, fertilización, rotación, diversidad vegetal) en la nematofauna y (2) Nemabase (Universidad de Davis, EE.UU.) que sintetiza los datos científicos específicos para los nematodos fitoparásitos. SIPANEMA simula dos riesgos: el riesgo sobre el funcionamiento biológico (RFB) y el riesgo de presión parasitaria debido a los nematodos fitoparásitos (RPP) a partir de la descripción de las prácticas y de la diversidad vegetal presente en la parcela considerada informadas por el usuario de la aplicación en línea. Esta herramienta innovadora permite sensibilizar a los profesionales de la agricultura sobre los papeles que desempeñan los nematodos y sobre los efectos de las prácticas aplicadas en las parcelas agrícolas, identificar las parcelas de alto riesgo tanto en términos de pérdida de biodiversidad como de presión fitosanitaria, priorizar las parcelas para los esfuerzos de seguimiento de los síntomas o de diagnóstico faunístico, y proponer simular el efecto de los cambios de prácticas.

### Palabras clave

Nematofauna, biología del suelo, prácticas agrícolas, diversidad vegetal, bioindicadores, nematodos fitoparásitos, herramienta de ayuda a la decisión

Le sol est un milieu vivant, la multitude d'organismes présents contribue à la réalisation de nombreuses fonctions clé dont certaines sont cruciales pour les agrosystèmes et la durabilité de la production (Gobat *et al.*, 2004; Barrios, 2007). Favoriser la biodiversité des sols tout en contrôlant la minorité d'organismes bio-agresseurs est difficile compte tenu du nombre de facteurs qui impactent les organismes du sol dans le contexte agricole (Van der Putten *et al.*, 2006; Barrios, 2007; Collange *et al.*, 2011; Tsiafouli *et al.*, 2015). Évaluer le bio-fonctionnement du sol n'est pas trivial, toutefois un groupe d'organismes est particulièrement utile comme bio-indicateur du fait de ses caractéristiques -ubiquité, abondance et grande diversité fonctionnelle- ce sont les nématodes du sol (Villanave *et al.*, 2013; Mekonen *et al.*, 2017; van den Hoogen *et al.*, 2019).

Le rôle clé des nématodes dans le fonctionnement du sol et leur ubiquité (4 organismes sur 5 présents sur Terre sont des nématodes) font de ces organismes des outils de bio-indication particulièrement pratiques à utiliser dans le contexte agricole (Villanave *et al.*, 2009; Villanave *et al.*, 2011; Coll *et al.*, 2012; Djigal *et al.*, 2012; du Preez *et al.*, 2018). Les nématodes constituent un groupe extrêmement diversifié (plus de 25 000 espèces décrites) et sont présents dans tous les milieux (sols, eaux douces, océans) sur la totalité de la planète (Hodda *et al.*, 2009). En agriculture, les nématodes sont le plus souvent appréhendés comme des « ennemis » (ravageurs et responsables de dégâts sur les cultures). En effet, certaines espèces de nématodes sont parasites des plantes et sont responsables d'importantes pertes de production sur les cultures agricoles (Nicol *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2015); leur contrôle est difficile et, suite à l'interdiction de nombreux nématicides chimiques couramment utilisés dans les décades précédentes, il est nécessaire désormais de combiner un ensemble de pratiques qui leur sont défavorables pour empêcher leur prolifération sur les cultures sensibles.

Toutefois, la majorité des nématodes du sol vivent librement dans ce milieu et ne sont pas des parasites : ce sont les nématodes libres (Mulder et Vonk, 2011). Les espèces les plus abondantes de nématodes du sol n'ont pas d'activité parasitaire et sont nécessaires pour la réalisation des services de l'écosystème sol. Ces nématodes se nourrissent dans le sol de bactéries, ou de champignons ou d'autres organismes microscopiques, dont d'autres nématodes. Ainsi, depuis les années 1990, la nématofaune, i.e. l'ensemble des nématodes du sol, est utilisée comme bio-indicateur du fait de leur aptitude à renseigner sur différents aspects du fonctionnement biologique du sol : le niveau d'activité biologique, les voies de décomposition des matières organiques, l'intensité des flux de nutriments, la complexité des réseaux trophiques (Villanave *et al.*, 2008; Puissant *et al.*, 2021).

Afin de sensibiliser les acteurs de terrain de la filière agricole aux paramètres qui impactent la vie dans le sol des parcelles agricoles, aussi bien les organismes bénéfiques que

les bio-agresseurs, une application disponible en libre accès sur Internet a été développée : [www.sipanema.fr](http://www.sipanema.fr). Cette application intègre les facteurs majeurs qui contrôlent l'abondance des nématodes du sol : la diversité végétale présente sur une parcelle (succession dans le temps intra- ou inter-annuelle et dans l'espace) ainsi que les pratiques agricoles (fertilisation, travail du sol, application de pesticides...). Cet outil a pour but de simuler, dans des parcelles agricoles, l'effet des pratiques agricoles sur (1) le fonctionnement biologique du sol et (2) la pression parasitaire liée aux nématodes phytoparasites. Deux risques, i.e. le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP), sont calculés à partir de la description des pratiques et de la diversité végétale présente sur la parcelle considérée. Cet article vise à présenter les informations utilisées et les principes des méthodes de calcul des risques de l'outil d'aide à la décision.

## PRINCIPE DE FONCTIONNEMENT DE L'APPLICATION : UN OUTIL POUR PRÉDIRE L'EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES NÉMATODES DES SOLS

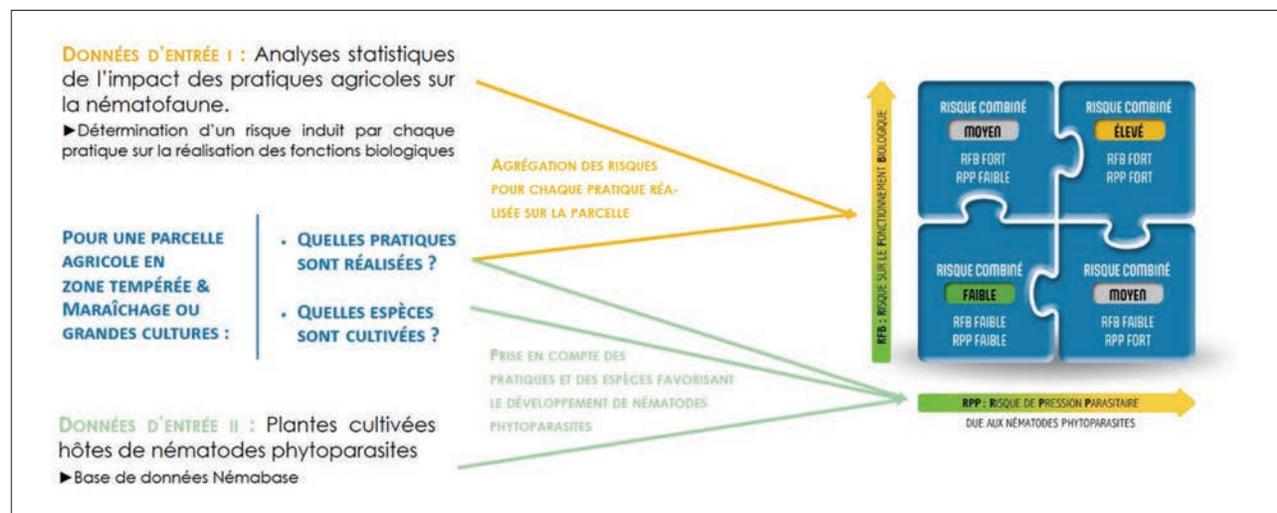
L'application se base sur la connaissance des nématodes du sol utilisés comme bio-indicateurs. Plus précisément, cette application a été développée à partir de deux ensembles de connaissances scientifiques : 1) les résultats quantitatifs d'une méta-analyse de Puissant *et al.* (2021) rassemblés dans la base de données META et 2) NEMABASE : <http://nemaplex.ucdavis.edu/Nemabase2010/Nemabase%20Search%20Menu.htm> (UC Davis Nemabase, 2010), une base de données sur les nématodes phytophages qui renseigne pour chaque espèce végétale les différents nématodes phytoparasites qui peuvent l'affecter, ainsi que les différents niveaux de résistance de la plante à ces nématodes (Figure 1).

Au travers d'un questionnaire, l'utilisateur renseigne, pour une parcelle agricole donnée de type « grandes cultures », la diversité végétale présente sur la parcelle (culture principale et autres espèces végétales de la rotation, diversité végétale utilisée en association ou en inter-cultures...), ainsi que les pratiques qui ont été et vont être mises en œuvre (concernant la fertilisation, le travail du sol, les produits phytopharmaceutiques, etc.). Pour chaque pratique, le questionnaire propose de choisir parmi une liste de possibilités figées (liste à choix multiple).

Un moteur de calcul utilise ces données fournies sur la conduite de la parcelle pour calculer deux risques : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP). À l'issue des calculs, les résultats sont présentés sur le Sipanegraphe,

**Figure 1** : Représentation graphique du fonctionnement de SIPANEMA : les données d'entrées et de sorties de l'application. En jaune : les données scientifiques pour le calcul du RFB ; en vert : les données scientifiques pour le calcul du RPP ; en bleu : les données saisies pour l'utilisateur qui renseignent sur l'itinéraire technique de la parcelle étudiée.

**Figure 1:** Graphic representation of SIPANEMA operation: the input and output data of the application. In yellow: scientific data for the calculation of the RFB (risk based on biological functioning); in green: scientific data for the calculation of the RPP (risk of parasite pressure due to phytoparasitic nematodes); in blue: the data supplied by the user which provides information on the technical itinerary of the plot studied.



une représentation graphique qui expose les deux risques avec deux classes pour chacun d'eux :

- le risque sur le fonctionnement biologique du sol, qui peut être faible ou fort ;
- le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites, qui peut être faible ou fort.

## ÉVALUATION DE L'EFFET DES PRATIQUES SUR LES PARAMÈTRES DE LA NÉMATOFAUNE

### Les facteurs et les paramètres nématofauniques étudiés

Les données recueillies dans la méta-analyse (Puissant *et al.*, 2021) ont été utilisées pour le calcul du RFB. Au sein des 500 publications scientifiques internationales caractérisant la réponse de la nématofaune aux pratiques agricoles, 103 articles ont été exploités car les résultats incluaient à la fois l'effet des pratiques en comparaison à un témoin pertinent et les résultats moyens ainsi que les écarts à la moyenne pour chaque paramètre étudié. 1 338 observations ont été extraites de ces articles et exploitées statistiquement. La réponse des nématodes aux différentes « familles » de pratiques agricoles suivantes

(Tableau 1) a été quantifiée : diversité végétale, fertilisation, travail du sol, pesticides ; l'effet « système de culture » dans son ensemble a aussi été évalué : agriculture conventionnelle *versus* agriculture biologique *versus* agriculture de conservation.

Cette étude a permis la quantification de l'effet des différentes pratiques par rapport à son témoin sur chacun des 11 paramètres de caractérisation de la nématofaune. Pour chacun de ces paramètres, le lien entre le sens de variation et la signification en termes de fonctionnement du sol est connu et a été explicité, de façon simplifiée, comme indiqué dans le tableau 2.

Les effets des pratiques sur les paramètres nématofauniques ont été évalués par le calcul des effect-size pour chaque pratique évaluée (Viechtbauer, 2010). Les effect-size convertis en pourcentage de variation par rapport au témoin sont représentés sur la figure 2. La description détaillée des méthodes, les effectifs des observations et les résultats sont disponibles dans la publication de Puissant *et al.* (2021).

### Les effets des pratiques sur les nématodes

#### Effets de la diversité végétale sur la nématofaune

L'étude montre qu'une rotation de cultures induit une diminution de l'abondance absolue des nématodes phytophages de 47 % (Figure 2). Cet effet est d'autant plus important que la rotation est longue, supérieure à 3 ans. Cela permet également d'augmenter la diversité des organismes présents dans le sol. En

**Tableau 1** : Les différentes familles de pratiques et pour chacune d'elle, la pratique considérée comme leur témoin respectif.**Table 1:** The different categories of agricultural practices and for each of them, the practice considered as their respective control.

Famille	Pratique étudiée	Description	Témoin
Diversité végétale	Rotation des cultures	Changement d'espèce principale d'une année sur l'autre (sur deux années ou plus)	Effet de cette pratique par rapport à une monoculture
	Association de cultures	Présence simultanée de deux (ou plus) espèces de plantes différentes	Effet de cette pratique par rapport à une culture monospécifique
	Culture intermédiaire	Présence d'une culture entre deux cultures principales (par exemple, couvert végétal en hiver, entre deux cultures de printemps).	Effet de cette pratique par rapport à un sol nu
Fertilisation	Fertilisation organique	Apport de matière organique, sous des formes variées : fumier, lisier, compost, résidus de culture, boues ...	Effet de cette pratique par rapport à aucun apport de fertilisant
	Fertilisation minérale	Apport d'azote et/ou phosphore et/ou potassium, sous différentes formes minérales telles que : NaNO <sub>3</sub> , NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> , (NH <sub>4</sub> ) <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> ...	
Travail du sol	Labour conventionnel	Retournement du sol sur 20 cm ou plus	Effet de cette pratique par rapport à aucun travail du sol
	Travail de conservation	Travail du sol superficiel sur moins de 20 cm, sans retournement	
Pesticides	Herbicides	Utilisation de produits herbicides	Effet de cette pratique par rapport à aucun apport de pesticides
	Nématicides	Utilisation de produits nématicides (avec ou sans autre biocide)	
	Biocides	Utilisation de produits biocides en général (sauf nématicides) : fongicide, bactéricides, insecticides ...	
Système	Conservation	Les piliers de l'agriculture de conservation sont le non labour, la couverture végétale des sols et la réduction des pesticides.	Effet de ce système de culture par rapport à un système conventionnel (utilisant pesticides, fertilisants minéraux, labour du sol)
	Biologique	L'agriculture biologique interdit l'usage de fertilisants minéraux et pesticides de synthèse.	

revanche, il y a peu d'effets de la présence de plusieurs cultures en association sur les 11 paramètres de la nématofaune évalués. Enfin, la présence de cultures intermédiaires, quelles qu'elles soient, en réduisant la période de sol nu, est très favorable à une plus forte activité biologique : elle favorise l'abondance de tous les groupes trophiques de nématodes et plus particulièrement les bactérivores et les herbivores.

### Effets de la fertilisation

La fertilisation minérale n'impacte pas l'abondance des nématodes (*Figure 2*). En revanche, elle conduit à la diminution de la diversité et elle conduit également, sans surprise, à l'augmentation des indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La fertilisation organique induit une forte augmentation de l'abondance des bactérivores et des fongivores (respectivement 113 % et 141 % dans l'étude), mais également des omni-prédateurs. De plus, elle tend à augmenter la diversité ainsi que les indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La

fertilisation organo-minérale (mixte) entraîne une augmentation de l'abondance des nématodes omni-prédateurs mais réduit légèrement la diversité fonctionnelle (SI).

### Effets du travail du sol

Le travail du sol (labour et travail superficiel sans retournement) diminue l'abondance des nématodes omni-prédateurs (*Figure 2*). Ces organismes sont reconnus comme sensibles aux perturbations physiques. La diversité est également impactée négativement, mais dans une faible mesure. Le labour conventionnel (> 20 cm) réduit la structure du réseau trophique de 26 %.

### Effets de l'application de pesticides

Les apports de pesticides, en particulier de nématicides, diminuent la structure du réseau trophique et favorisent les taxons à multiplication rapide (*Figure 2*). Les nématicides (molécules qui sont maintenant interdites dans l'Union européenne) affectent négativement l'abondance de tous les groupes trophiques

**Tableau 2** : Les différents paramètres de la nématofaune, leurs significations et leurs valeurs optimales.**Table 2:** *The different parameters of nematofauna, their meanings and their optimal values.*

Nom complet de l'indice	Signification	Valeur optimale
Abondance totale de nématodes	Somme de l'ensemble des nématodes présents dans le sol (tous groupes trophiques confondus). Exprimé en individus par kg de sol sec.	Maximum : le plus le mieux
Abondance des nématodes bactérivores	Nombre de nématodes appartenant aux différents groupes trophiques de nématodes. Exprimé en individus par kg de sol sec.	Maximum : le plus le mieux
Abondance des nématodes fongivores		Maximum : le plus le mieux
Abondance des nématodes omni-prédateurs		Maximum : le plus le mieux
Abondance des nématodes phytophages		Minimum : le moins le mieux
Indice d'enrichissement (EI)		Représente la réponse d'un écosystème à un enrichissement en ressources, à travers la proportion des guildes fonctionnelles connues pour être opportunistes. Plus cet indice est élevé, plus les flux de nutriments sont importants.
Indice de structure (SI)	Représente la stabilité et la complexité biologique d'un écosystème en s'appuyant sur les guildes fonctionnelles les plus sensibles. Plus il est élevé, plus le sol présente une chaîne trophique complexe.	Maximum : le plus le mieux
Richesse taxonomique (S)	Représente le nombre de genres (ou autres taxons) présents	Maximum : le plus le mieux
Indice de diversité de Shannon (H')	Représente l'équilibre de répartition entre les différentes espèces présentes dans un échantillon. Exemple : cas n°1 = •••♦○ / cas n°2 = ♦♦•• Le cas n°1 présente un S plus élevé mais un H' plus faible que le cas n°2.	Maximum : le plus le mieux
Indice de maturité (MI)	Moyenne pondérée portant sur les nématodes libres, basée sur les classes colonisateurs-persistants représentant les stratégies démographiques des nématodes. Plus il est élevé, plus le milieu est stable.	Maximum : le moins le mieux
Indice de phytophages (PPI)	Moyenne pondérée portant sur les nématodes phytophages, basée sur les classes colonisateurs-persistants représentant les stratégies démographiques des nématodes. Plus il est élevé, plus la communauté de phytoparasites est susceptible de créer des dégâts sur les plantes cultivées	Maximum : le moins le mieux

de plus de 30 % en moyenne. Enfin, l'utilisation d'herbicides (différentes molécules actives confondues) a peu d'effet à cette échelle globale.

### Synthèse et effets du système de culture

Si on considère l'effet moyen des pratiques sur la nématofaune (intégration de l'ensemble des paramètres de la nématofaune), les pratiques qui ont le plus d'impact sont, par ordre décroissant :

- une fertilisation mixte (minérale + organique) : effets positifs,
- la présence d'inter-cultures : effets positifs,
- l'application de nématicides : effets négatifs,
- la fertilisation organique : effets positifs,
- l'application de pesticides (hors nématicides et herbicides) : effets négatifs,
- la réalisation d'une rotation : effets positifs,
- le travail du sol : effets négatifs.

*A contrario*, les pratiques ayant montré le moins d'influence sur les paramètres biologiques sont :

- les herbicides,

- l'association de cultures,
- la fertilisation minérale.

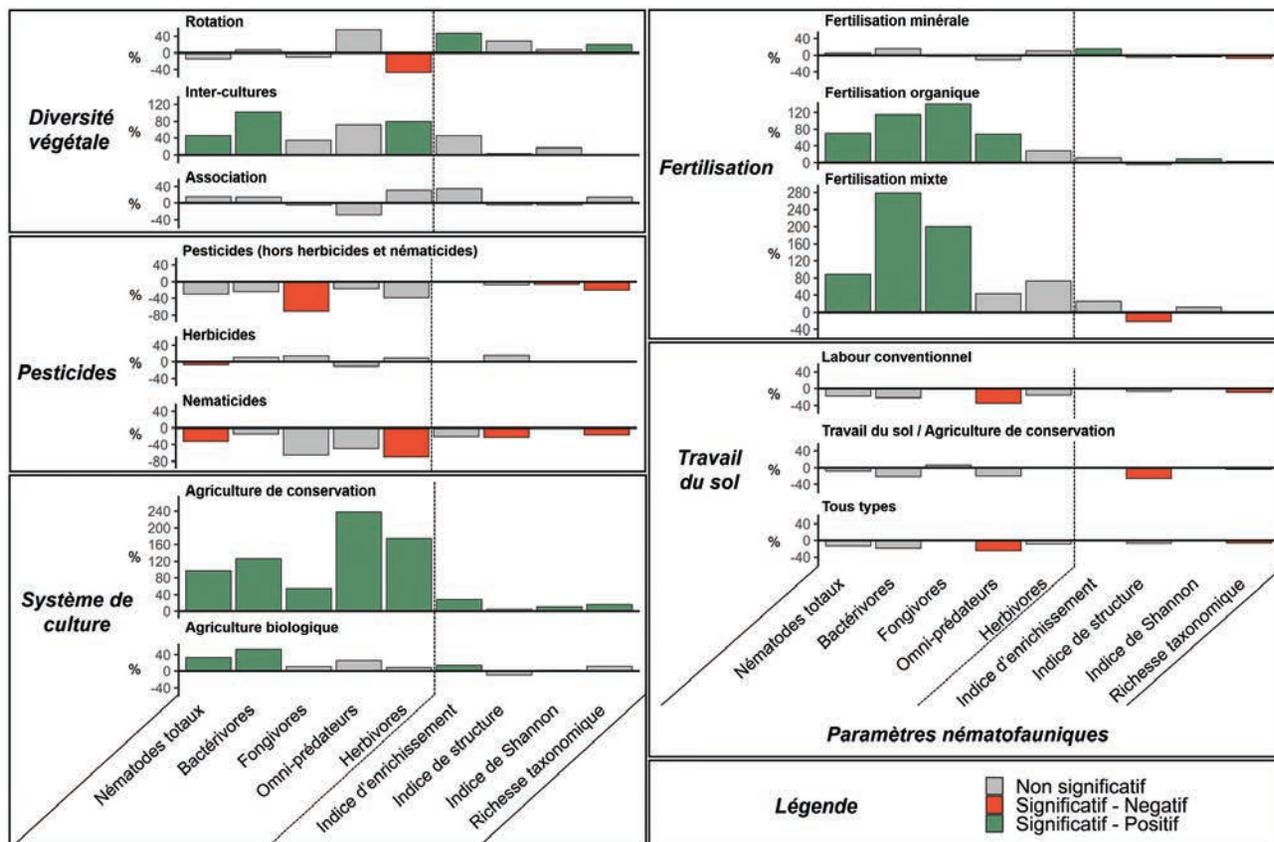
Le système de culture « agriculture de conservation » a un impact nettement plus positif sur les paramètres de la nématofaune que celui de l'agriculture biologique, qui a cependant également un effet positif (*Figure 2*).

### LE CALCUL DU RFB : RISQUE SUR LE FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE

Pour calculer ce risque, SIPANEMA modélise l'impact des pratiques agricoles sur la nématofaune du sol en se basant sur les résultats présentés précédemment. Ainsi, en sachant quelles pratiques affectent quels paramètres de nématodes, l'effet d'un itinéraire technique complet sur le fonctionnement biologique d'une parcelle est calculé.

**Figure 2 :** Effet (en pourcentage ; significatif au seuil de 5 %) de la diversité végétale, de la fertilisation, des pesticides, du travail du sol et du système de culture par rapport à la pratique « témoin » respective sur les 9 paramètres majeurs de la nématofaune.

**Figure 2:** Effect (in percentage) of plant diversity, fertilization, pesticides, tillage and the cropping system compared to the respective "control" practice on the 9 major nematofauna parameters.



## Effet de chaque pratique sur le fonctionnement biologique

### Effet sur chaque paramètre nématofaunique

Dans la méta-analyse, les effets des pratiques agricoles sur les paramètres nématofauniques sont représentés par une valeur de significativité (p-value) de l'effet observé, et une valeur de taille de l'effet (size effect). Le size effect quantifie l'effet de la pratique sur l'indice. L'ensemble des effets dont le size effect est important selon l'échelle décrite par Cohen<sup>1</sup> (Cohen *et al.*, 1988) et/ou dont la p-value est significative au seuil de 90 % ont été conservés. Ce choix d'exploiter les effets dont la p-value n'est pas significative mais l'effet est important est adapté pour une démarche d'évaluation d'un risque, i.e. en prenant en compte les effets importants même s'ils ont peu de chances de se produire.

1) Est considéré comme important un size effect supérieur à 0.2 ou inférieur à -0.2.

## Effet cumulé sur l'ensemble des paramètres nématofauniques

Le *tableau 2* précise le sens de variation des paramètres de la nématofaune en relation avec le fonctionnement biologique : pour une majorité de paramètres, une augmentation est synonyme de meilleur fonctionnement biologique ; pour d'autres c'est l'inverse et parfois une relation plus complexe est retenue.

En agrégeant, pour chaque pratique, l'augmentation ou la diminution du risque en lien avec les paramètres nématofauniques, un risque est calculé pour chaque pratique.

$$RFB_{Pratique1} = \frac{\sum |SE_j| \times P_{j,1} - \sum |SE_i| \times P_{i,1}}{\sum P_{i,1} + P_{j,1}}$$

SE<sub>j</sub> = Size effect pour un paramètre j que la pratique 1 éloigne de son optimal

SE<sub>i</sub> = Size effect pour un paramètre i que la pratique 1 rapproche de son optimal

P<sub>(i,1)</sub> = Pondérateur associé à l'indicateur i et la pratique 1 = P1.

Dans cette version du modèle  $P_{i,1}$  et  $P_{j,1}$  valent 1 quels que soient la pratique et le paramètre nématofaunique. Toutefois, nous avons gardé la possibilité de faire évoluer cette formule dans des versions ultérieures du simulateur en intégrant des valeurs variables pour ce pondérateur. Un risque a été calculé pour chaque pratique selon cette méthode (Figure 3).

### Agrégation des risques de chaque pratique

Pour synthétiser les risques des pratiques sur une parcelle en un seul risque global, la somme des risques liés aux différentes pratiques pondérés est réalisée selon la formule suivante :

$$\text{RisqueFonctionnementBio}_{\text{Total}} = \sum \text{RFB}_{\text{Pratique}_i} \times P2_i$$

$P2_i$  = Pondérateur associé à la pratique  $i$ , variant entre 0 et 1, pour la qualifier par rapport à sa version « idéale », c'est-à-dire cette pratique réalisée de la façon qui est la plus favorable à l'activité biologique bénéfique du sol.

Pour chaque pratique, chaque valeur possible dans les listes de choix multiples a été associée, à dire d'expert, à une valeur pour  $P2$  comprise entre 0 et 1. Les pondérateurs  $P2$  sont déduits des données saisies dans le questionnaire : la note calculée pour chaque pratique est pondérée en fonction du niveau de la pratique réalisée sur la parcelle renseignée par l'utilisateur.

Il a été choisi d'évaluer le risque sur le fonctionnement biologique en 2 classes : risque fort et risque faible. Pour cela, une valeur seuil a été définie entre les 2 classes. La détermination du seuil a été réalisée grâce à un référentiel de 70 scénarios (70 parcelles avec des pratiques associées) pour lesquels un risque avait déjà été déterminé par des experts en nématologie.

## LE CALCUL DU RPP : RISQUE DE PRESSION PARASITAIRE DUE AUX NÉMATODES PHYTOPARASITES

Nemabase (Université de Davis, Californie, USA) est la base de données sur les nématodes herbivores qui a été utilisée pour permettre le calcul du risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP). Elle recense 53 000 observations issues de publications scientifiques sur les liens entre 1 000 espèces de nématodes phytophages et 6 400 espèces de plantes. Cette base liste les différents nématodes qui peuvent affecter quasiment toutes les espèces végétales d'intérêt agronomique, ainsi que les différents niveaux de résistance de la plante à ces nématodes (UC Davis Nemabase, 2010). Le risque de pression parasitaire sur une parcelle donnée est calculé à l'aide des informations extraites de Nemabase et de la connaissance des espèces de plantes présentes sur la parcelle au cours de la rotation (questionnaire rempli par l'utilisateur). Le risque se calcule comme la somme de trois composantes indépendantes.

Les trois composantes sont calculées à partir des règles suivantes :

1- La culture principale est-elle une culture à risque (oui ou non) ?

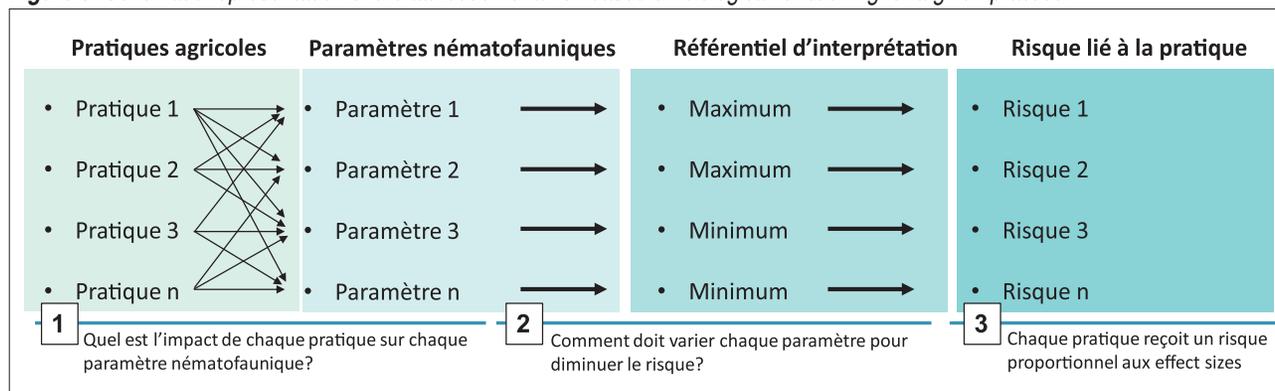
Si cette plante fait partie des cultures particulièrement sensibles, le risque associé par cette parcelle augmente. La liste des plantes considérées comme particulièrement sensibles aux attaques de nématodes est fixée à une vingtaine de plantes dans SIPANEMA (dont par exemple la tomate ou la pomme de terre).

2- Combien de genres de nématodes phytoparasites majeurs (=susceptibles de créer des dommages) affectent la culture principale ?

Chaque nématode de la liste des nématodes critiques pour lesquels la culture principale est sensible contribue à

**Figure 3** : Représentation schématique de l'attribution d'un risque sur le fonctionnement biologique pour une pratique donnée.

**Figure 3**: Schematic representation of the attribution of a risk based on biological functioning for a given practice.



l'augmentation du risque. Les genres de nématodes majeurs, connus pour causer les plus grandes pertes de rendements dans les cultures tempérées, retenus dans SIPANEMA pour ce calcul, sont au nombre de 12 (dont les plus critiques sont *Meloidogyne*, *Globodera*, *Pratylenchus*, *Heterodera*, *Ditylenchus*). Les informations utilisées ici sont au niveau du genre de nématodes.

3- Existe-t-il des espèces de nématodes phytoparasites pour lesquelles toutes les plantes présentes au cours de la rotation (cultures principales / cultures associées / inter-cultures) sont hôtes ?

Le risque de pression parasitaire augmente si plusieurs plantes parmi celles cultivées sur la parcelle sont sensibles à au moins une espèce de nématodes phytoparasites. Les informations utilisées ici sont au niveau de l'espèce de nématodes. En effet, le cycle de reproduction de cette espèce de nématodes pourra dans ce cas être réalisée grâce aux différentes espèces végétales hôtes présentes au cours de la rotation.

Il a été choisi d'évaluer le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites en 2 classes : risque fort et risque faible. Pour cela, une valeur seuil a été définie à dire d'expert.

Le risque de pression parasitaire n'est pas uniquement dépendant des espèces végétales présentes sur la parcelle, mais il est également impacté par l'ensemble des pratiques réalisées sur cette parcelle. En effet, selon la méta-

analyse, les pratiques peuvent influencer certains indices nématofauniques liés à la pression parasitaire. Pour prendre cela en compte, un risque de pression parasitaire lié aux pratiques est calculé en utilisant une méthode similaire à celle employée pour calculer le risque sur le fonctionnement biologique. Une sélection de paramètres nématofauniques, différente de celle utilisée pour l'effet sur le fonctionnement biologique, a été réalisée pour ce calcul : l'abondance des omni-prédateurs, l'abondance des phytophages, l'Indice de Structure (SI) et l'Indice des Parasites des Plantes (PPI) sont utilisés. Le résultat de ce calcul de risque est présenté sous forme d'un commentaire associé au graphe présentant les valeurs pour les deux risques. Il n'est pas intégré au calcul du RPP lui-même.

## PRÉSENTATION DES RÉSULTATS DANS L'APPLICATION SIPANEMA

Cette application a été développée plus spécifiquement dans le contexte des grandes cultures et est en accès libre sur Internet. Elle donne accès au calculateur de risque ainsi qu'à des informations générales sur l'outil. Elle rappelle ce que sont les nématodes, leur potentiel de bio-indicateurs et le caractère de ravageur de la catégorie des phytoparasites. L'application fournit également des indications sur les méthodes de calcul des risques qui sont représentées sur un graphique de résultat

**Figure 4 :** Signification des 2 classes pour chacun des deux risques calculés par l'outil Sipanema : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP).

**Figure 4:** Meaning of the 2 classes for each of the two risks calculated by the Sipanema tool: the risk on biological functioning (RFB) and the risk of parasite pressure due to phytoparasitic nematodes (RPP).

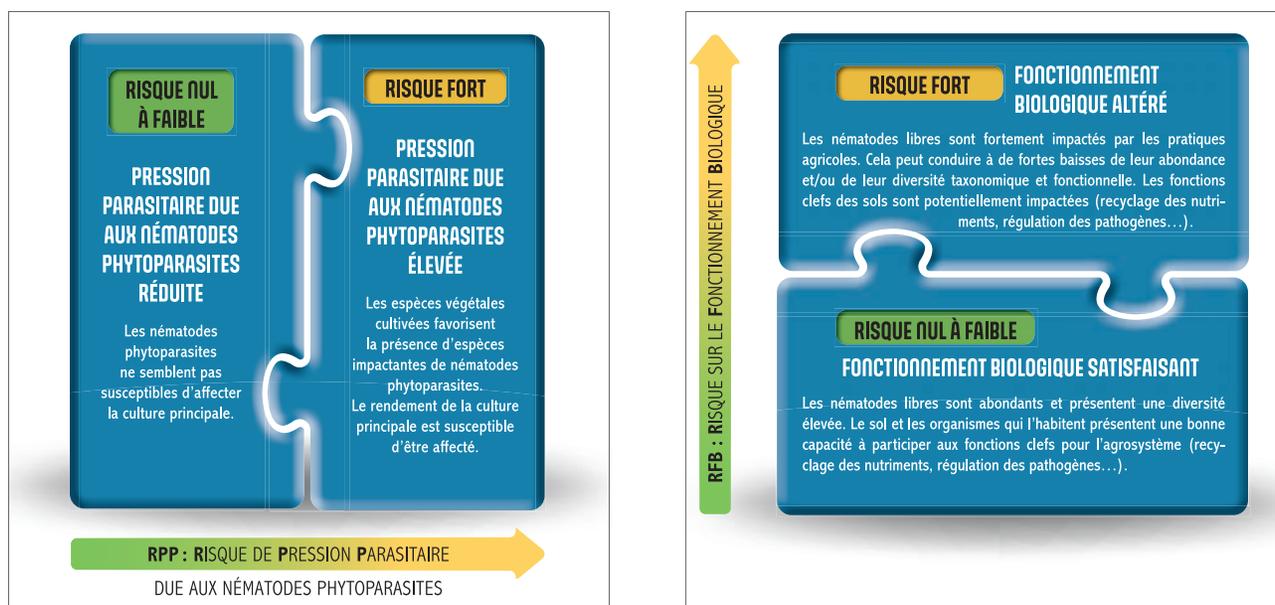


Figure 5 : Les 4 résultats possibles affichés sur le Sipanegrphe.

Figure 5: The 4 possible results displayed on the Sipanegrphe.



nommé le « Sipanegrphe » qui présente le RPP sur l'axe des abscisses et le RFB sur l'axe des ordonnées (Figure 4).

Le sipanegrphe présente la combinaison des deux risques, soit quatre résultats possibles (Figure 5) : classifié en

- risque combiné faible : le RFB et le RPP sont faibles,
- risque combiné moyen : le RFB est faible et le RPP est fort ou, le RFB est fort et le RPP est faible,
- risque combiné fort : le RFB et le RPP sont forts.

Des commentaires sont automatiquement insérés à côté du Sipanegrphe pour expliciter la situation rencontrée. C'est à ce stade de l'analyse que l'application est un outil d'aide à la décision qui donne des recommandations d'analyses de sol en lien avec l'interprétation des résultats obtenus lors de la simulation. L'application permet, de plus, de comparer différents scénarios pour une même parcelle en donnant la possibilité de reprendre un scénario et de faire des modifications sur l'itinéraire

technique afin de déterminer l'effet de ces changements sur les risques calculés.

Le questionnaire pour renseigner les pratiques est ergonomique et rapide à remplir; toutes les informations demandées sont utilisées pour calculer les risques. Des informations plus détaillées potentiellement utiles pour une évaluation plus précise, telles que la localisation géographique et les caractéristiques du sol ne sont pas intégrées dans cette version, bien que ces éléments soient potentiellement impactants.

## CONCLUSION

SIPANEMA est un outil d'aide à la décision en accès libre sur Internet ([www.sipanea.fr](http://www.sipanea.fr)) se basant sur des connaissances scientifiques. Cette application permet de sensibiliser les utilisateurs sur les rôles joués par les nématodes et les pratiques qui sont susceptibles d'impacter la qualité des sols et la santé des plantes. SIPANEMA permet d'estimer rapidement les risques de pression parasitaire et de perte du fonctionnement biologique et, pour une parcelle, d'enregistrer et de comparer différents scénarios agronomiques par l'utilisateur. Cette application n'a pas vocation à remplacer les analyses biologiques de sols réalisées par les laboratoires, qui sont la seule méthode quantitative pour caractériser le fonctionnement biologique et la présence des parasites. En effet, l'application se situe en amont d'un processus de suivi de la qualité des sols. Elle a pour objectif de sensibiliser les praticiens à des paramètres de gestion des parcelles pour concevoir des itinéraires techniques favorables à la biodiversité des sols et ses fonctions.

## REMERCIEMENTS

L'étude a été financée par l'Office Français de la Biodiversité (OFB N°308509/00), dans le cadre du projet IPANEMA de l'appel à projets « Pratiques agro-écologiques et itinéraires techniques favorables à la biodiversité des sols et ses fonctions ».

## BIBLIOGRAPHIE

Barrios E., 2007 - Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics* 64, 269-285.

Cohen J. 1988 - *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Routledge. ISBN 978-1-134-74270-7.

Coll P., Le Cadre E., Villenave C., 2012 - How are nematode communities affected during a conversion from conventional to organic farming in southern French vineyards? *Nematology* 14, 665-676.

Collange B., Navarrete M., Peyre G., MATEILLE T., Tchamitchian M., 2011 - Root-knot nematode (Meloidogyne) management in vegetable crop production: The challenge of an agronomic system analysis. *Crop Protection* 30, 1251-1262.

Djigal D., Chabrier C., Duyck P.F., Achard R., Queneherve P., Tixier P., 2012 - Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 48, 142-150.

du Preez G.C., Daneel M.S., Wepener V., Fourie H., 2018 - Beneficial nematodes as bioindicators of ecosystem health in irrigated soils. *Applied Soil Ecology* 132, 155-168.

Gobat J.M., Aragno M., Matthey W., 2004 - *The Living Soil: Fundamentals of Soil Science and Soil Biology*, U.S.

Hodda M., Peters L., Traunspurger W., 2009 - Nematode diversity in terrestrial, freshwater aquatic and marine systems. *Nematodes as environmental indicators*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 45-94.

Mekonen S., Petros I., Hailemariam M., 2017 - The role of nematodes in the processes of soil ecology and their use as bioindicators. *Agriculture and Biology Journal of North America* 8, 132-140.

Mulder C., Vonk J.A., 2011 - Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 µm body size range. *Ecology* 92, 2004-2004.

Nicol J.M., Turner S.J., Coyne D., Den Nijs L., Hockland S., Maafi Z.T., 2011 - Current nematode threats to world agriculture, *Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*. Springer, pp. 21-43.

Puissant J., Villenave C., Chauvin C., Plassard C., Blanchart E., Trap J., 2021 - Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 161, 108383.

Singh S., Singh B., Singh A., 2015 - Nematodes: a threat to sustainability of agriculture. *Procedia Environmental Sciences* 29, 215-216.

Tsiafouli M.A., Thébault E., Sgardelis S.P., De Ruiter P.C., Van Der Putten W.H., Birkhofer K., Hemerik L., De Vries F.T., Bardgett R.D., Brady M.V., 2015 - Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology* 21, 973-985.

UC Davis Nemabase, 2010 - A Database of the Host Status of Plants to Nematodes. Last update 27 August 2014, Agriculture and Natural Resources, University of California. Electronically accessible. Available from: <http://ipm.ucanr.edu/NEMABASE/nemabasefull.html>

van den Hoogen J., Geisen S., Routh D., Ferris H., Traunspurger W., Wardle D.A., De Goede R.G., Adams B.J., Ahmad W., Andriuzzi W.S. *et al.*, 2019 - Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572, 194-198.

Van der Putten W., Cook R., Costa S., Davies K., Fargette M., Freitas H., Hol W., Kerry B., Maher N., MATEILLE T., 2006 - Nematode interactions in nature: models for sustainable control of nematode pests of crop plants? *Advances in agronomy* 89, 227-260.

Viechtbauer W., 2010 - Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36, 1-48.

Villenave C., Djigal D., Blanchart E., Ratnadass A., Chotte J.-L., Rabary B., 2008 - Les nématodes, reflet du fonctionnement biologique des sols en semis direct sous couverture végétale. *Terre malgache* 26, 47-50.

Villenave C., Jimenez A., Guernion M., Pèrès G., Cluzea D., MATEILLE T., Martiny B., Fargette M., Tavoillot J., 2013 - Nematodes for soil quality monitoring: results from the RMQS BioDiv programme.

Villenave C., Rabary B., Chotte J.-L., Blanchart E., Djigal D., 2009 - Impact of direct seeding mulch-based cropping systems on soil nematodes in a long-term experiment in Madagascar. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 44, 949-953.

Villenave C., Saj S., Attard E., Klumpp K., Le Roux X., 2011 - Grassland management history affects the response of the nematode community to changes in above-ground grazing regime. *Nematology* 13, 995-1008.



# Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune

Q. Vincent<sub>(1\*)</sub>, N. Mangin<sub>(2)</sub>, R. Rigolot<sub>(2)</sub> et A. Blanchart<sub>(1)</sub>

- 1) SAS Sol &co - 2 Avenue de la Forêt de Haye, Vandoeuvre-lès-Nancy, France
- 2) Association FLORE 54 - Fédération Meurthe et Mosellane pour la Promotion de l'Environnement et du Cadre de Vie  
65 Rue Léonard Bourcier, Nancy, France

\* Auteur correspondant : quentin.vincent@sol-et-co.fr

## RÉSUMÉ

La biodiversité des sols urbains et péri-urbains, bien qu'elle participe activement au fonctionnement des sols en ville et qu'elle subisse de nombreuses pressions anthropiques, reste encore peu, voire pas, prise en compte dans les plans d'aménagements urbains. Une des raisons de ce manque de considération est le peu de connaissance de cette biodiversité en ville et des paramètres favorisant sa préservation. A l'échelle du territoire, la macrofaune épigée du sol présente des enjeux forts mais les principaux paramètres des sols étudiés en milieu urbain restent souvent limités à la physico-chimie et à la pollution. C'est pourquoi l'objectif de cette étude est d'identifier les paramètres physico-chimiques (pH, taux de matières organiques, taux de calcaires, etc.) mais également les paramètres pédologiques (profondeur de l'horizon de surface, taux en éléments grossiers etc.) et stationnels (type de milieux, couverture végétale, pierrosité, etc.) susceptibles d'influencer les communautés de la macrofaune épigée des sols urbains, dans le cadre de la création d'une trame brune. Pour cela, 15 sites urbains et péri-urbains, ayant des usages différents et représentatifs des principaux usages de sols rencontrés dans les contextes urbains et péri-urbains (forêts, prairies, pelouses, espaces verts, sites agricoles anciennement ou actuellement peu exploités), ont été étudiés au sein de la Métropole du Grand Nancy (France). Leur sélection a également reposé sur une concertation avec les aménageurs territoriaux, de sorte que l'étude puisse également leur apporter des connaissances fines sur les sols et leur biodiversité sur ces milieux à forts enjeux et nourrir les réflexions déjà engagées par chaque collectivité sur ces territoires. Sur chaque site, des mesures de paramètres physico-

Comment citer cet article :

Vincent Q., Mangin N., Rigolot R. et Blanchart A., 2022 - Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 275-294

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/>

chimiques des sols couplées à des inventaires de la macrofaune épigée des sols ainsi que des paramètres pédologiques et stationnels ont été réalisés. L'abondance, la richesse taxonomique et la composition taxonomique et fonctionnelle (groupe trophique) ont été étudiées comme paramètres biologiques. Les résultats mettent en exergue que l'abondance de la macrofaune épigée observée semble faible par rapport à d'autres sols forestiers ou agricoles, mais que la richesse taxonomique observée est comparable à ces sols forestiers ou agricoles. L'abondance et la richesse taxonomique ne sont pas significativement différentes entre les sites et sont peu influencées par les paramètres physico-chimiques, pédologiques et stationnels. Par contre, la composition taxonomique et fonctionnelle (groupe trophique) des communautés de la macrofaune épigée est influencée par certains paramètres stationnels (notamment le type de milieu, le couvert végétal et la pierrosité) et pédologiques (profondeur de l'horizon de surface), mais peu influencée par les paramètres physico-chimiques. Ces résultats montrent que l'étude de la composition des communautés taxonomique et fonctionnelle est un des outils à favoriser dans la création et l'étude de l'efficacité d'une trame brune. L'étude souligne également l'importance de considérer des milieux différents, avec des micro-habitats variés (pierrosité et couverts végétaux différents notamment), dans la création d'une trame brune, car cette diversité de milieux favorise une diversité d'espèces au sein et entre les communautés.

### Mots-clés

Faune du sol, arthropode, aménagement, sol urbain.

### SUMMARY

#### **STUDY OF THE BIODIVERSITY OF URBAN AND PERI-URBAN SOILS (EPIGEOUS MACROFAUNA) IN THE CONTEXT OF THE CREATION OF A BROWN GRID**

*The biodiversity of urban and peri-urban soils, although it plays an active role in the functioning of urban soils and is subject to numerous anthropogenic pressures, is still little or not taken into account in urban development plans. One of the reasons for this lack of consideration is the lack of knowledge of this biodiversity in the city and of the parameters that promote its preservation. On a territorial scale, the epigeous macrofauna of the soil presents strong stakes, but the main parameters of the soils studied in the urban environment are physicochemistry and pollution. This is why the objective of this study is to identify the physico-chemical parameters (pH, organic matter rate, limestone rate, etc.) but also the pedological parameters (depth of the surface horizon, rate of coarse elements, etc.) and site parameters (type of environment, plant cover, stoniness, etc.) likely to influence the communities of the epigeous macrofauna of urban soils, within the framework of the creation of a brown screen. For this purpose, 15 urban and peri-urban sites, with different uses typical of urban and peri-urban environments (forests, meadows, lawns, green spaces, agricultural sites formerly or currently little exploited) were studied within the Metropolis of Grand Nancy (France) and chosen in consultation with the territorial developers according to their needs. On each site, measurements of physico-chemical parameters of the soils as well as pedological and site parameters, coupled with inventories of the epigeous macrofauna of the soils were carried out. Abundance, taxonomic richness and taxonomic and functional composition (trophic group) were studied as biological parameters. The results highlight that the abundance of the observed epigeous macrofauna appears to be low compared to other forest or agricultural soils, but that the observed taxonomic richness is comparable to these forest or agricultural soils. Secondly, abundance and taxonomic richness are not significantly different between sites and are little influenced by physico-chemical, soil and site parameters. On the other hand, the taxonomic and functional composition (trophic group) of the epigeous macrofauna communities is influenced by certain site (notably the type of environment, vegetation cover and stoniness) and pedological (depth of the surface horizon) parameters, but little influenced by physicochemical parameters. These results show that the study of the composition of taxonomic and functional communities is one of the tools to be favored in the creation and study of the effectiveness of a brown screen. The study also underlines the importance of considering different environments, with varied micro-habitats (notably stoniness and different plant cover), in the creation of a brown screen, because this diversity of environments favors a diversity of species within and between communities.*

### Key-words

Soil fauna, arthropod, planning, urban soil.

### RESUMEN

#### **ESTUDIO DE LA BIODIVERSIDAD DE LOS SUELOS URBANOS Y PERIURBANOS (MACROFAUNA EPIGEA) EN EL CONTEXTO DE LA CREACIÓN DE UNA RED MARRÓN**

*La biodiversidad de los suelos urbanos y periurbanos, aunque desempeña un papel activo en el funcionamiento de los suelos urbanos y está sujeta a numerosas presiones antropogénicas, sigue siendo poco o nada tenida en cuenta en los planes de desarrollo urbano. Una de las razones de esta falta de consideración es el desconocimiento de esta biodiversidad en la ciudad y*

de los parámetros que favorecen su conservación. A escala territorial, la macrofauna epigea del suelo presenta fuertes desafíos, pero los principales parámetros del suelo estudiados en el medio urbano son la fisicoquímica y la contaminación. Por ello, el objetivo de este estudio es identificar los parámetros fisicoquímicos (pH, tasa de materia orgánica, tasa de caliza, etc.), pero también los parámetros edáficos (profundidad del horizonte superficial, tasa de elementos gruesos, etc.) y sitio (tipo de entorno, cobertura vegetal, pedregosidad, etc.) susceptibles de influir en las comunidades de la macrofauna epigea de los suelos urbanos, en el marco de la creación de una pantalla marrón. Para ello, se han estudiado 15 emplazamientos urbanos y periurbanos con diferentes usos típicos de los entornos urbanos y periurbanos (bosques, praderas, céspedes, espacios verdes, emplazamientos agrícolas que antes o actualmente se utilizaban poco) dentro de la Gran Metrópolis de Nancy (Francia) y se han elegido en consulta con los planificadores territoriales en función de sus necesidades. En cada emplazamiento se realizaron mediciones de los parámetros fisicoquímicos del suelo, así como de los parámetros pedológicos y paisajísticos, junto con inventarios de la macrofauna epigea del suelo. Se estudiaron como parámetros biológicos la abundancia, la riqueza taxonómica y la composición taxonómica y funcional (grupo trófico). Los resultados muestran que la abundancia de la macrofauna epigea observada parece ser baja en comparación con otros suelos forestales o agrícolas, pero que la riqueza taxonómica observada es comparable a la de estos suelos forestales o agrícolas. En segundo lugar, la abundancia y la riqueza taxonómica no son significativamente diferentes entre los sitios y están poco influenciadas por los parámetros fisicoquímicos, pedológicos y paisajísticos. Por otra parte, la composición taxonómica y funcional (grupo trófico) de las comunidades de macrofauna epigea está influenciada por ciertos parámetros sitio (en particular el tipo de entorno, la cobertura vegetal y la pedregosidad) y pedológicos (profundidad del horizonte superficial), pero poco influenciada por los parámetros fisicoquímicos. Estos resultados muestran que el estudio de la composición de las comunidades taxonómicas y funcionales es una de las herramientas a favorecer en la creación y estudio de la eficacia de una pantalla marrón. El estudio también subraya la importancia de tener en cuenta diferentes entornos, con microhábitats variados (especialmente la pedregosidad y la diferente cobertura vegetal), en la creación de una pantalla marrón, ya que esta diversidad de entornos favorece la diversidad de especies dentro de las comunidades y entre ellas.

#### **Palabras clave**

Fauna del suelo, artrópodo, planificación, suelo urbano.

## **INTRODUCTION**

Bien que fortement impactés par les activités humaines, les sols en milieu urbain et péri-urbain sont capables de rendre des services écosystémiques essentiels au bien-être des sociétés humaines. Ces sols urbains et péri-urbains participent ainsi au fonctionnement de la ville (e.g. support d'activités humaines, production de biomasse destinée à la consommation humaine et animale) et font également face à des enjeux environnementaux intrinsèques à ces milieux (e.g. régulation de la qualité de l'air, de l'eau, atténuation de l'effet îlot de chaleur urbain) (Blanchart *et al.*, 2017). Mais aujourd'hui encore, les sols urbains sont une ressource insuffisamment reconnue pour la conception et la construction de la ville durable (Barot *et al.*, 2019 ; FRB, 2018), c'est-à-dire une ville qui respecte les capacités de charge de son territoire et qui diminue son empreinte écologique (Emelianoff, 2007). En prenant en compte les services écosystémiques rendus par les sols urbains, il est possible de comprendre comment ces sols peuvent répondre à des enjeux écologiques de l'aménagement du territoire. Parmi les différents services que les sols urbains peuvent fournir, celui de support de

biodiversité est encore trop peu étudié et considéré, bien que le sol soit l'habitat privilégié pour assurer la biodiversité.

La biodiversité des sols représente environ 25 % de la biodiversité totale de la planète (Joint Research Centre, 2010) et fournit de nombreuses fonctions essentielles au fonctionnement des sols, notamment urbains, comme la dégradation des matières organiques, les processus biogéochimiques des éléments nutritifs, l'infiltration de l'eau (en augmentant sa porosité), etc. (Orgiazzi *et al.*, 2016 ; Wall *et al.*, 2015). Bien que cette biodiversité soit menacée par les activités anthropiques, les quelques études sur le sujet montrent qu'elle n'en demeure pas moins importante en milieu urbain par rapport aux milieux agricoles (Joimel *et al.*, 2017) ou aux milieux naturels proches (Bray et Wickings, 2019). Ainsi, la protection de cette biodiversité ordinaire, représentée par des espèces « qui ne sont ni menacées, ni domestiquées, ni exploitées » (Couvet et Vandeveld, 2014), doit être un enjeu crucial dans l'aménagement du territoire, au même titre que par exemple les amphibiens ou les chiroptères, considérés lors des études d'impacts. Pourtant, il n'existe à l'heure actuelle aucun outil réglementaire ou de planification territoriale permettant de prendre en compte cette biodiversité

ordinaire dans les projets d'aménagement (Sordello, 2017). La biodiversité des sols représente encore un enjeu d'ordre secondaire dans les politiques d'aménagements urbains (Blanchart, 2018; Guillard *et al.*, 2018). Ainsi, les réseaux écologiques sont bien connus en surface des sols et les trames vertes et bleues sont des outils de planification actuellement utilisés et qui permettent d'identifier des zones refuges pour la biodiversité et les connexions entre elles (Cormier *et al.*, 2010). Toutefois, ces réseaux écologiques sont bien moins connus dans les sols. C'est pourquoi, depuis quelques années, la notion de trame brune est apparue. Inventée sur le modèle de la trame verte et bleue, elle est appliquée à la continuité des sols par la connectivité de milieux refuges au sein d'un territoire donné (ADEME, 2016; Chalot, 2016). Cette trame brune comme outil de planification souligne le besoin des organismes du sol à se déplacer pour se reproduire, se nourrir, coloniser un milieu ou bien échapper aux perturbations par exemple (Auclerc *et al.*, 2009; Mathieu *et al.*, 2005). Cependant, la notion de trame brune est encore absente des documents de planification urbaine. Le contexte de la présente étude est donc d'engager la réflexion d'une prise en compte des sols et de leur biodiversité aux échelles du site mais également de la planification territoriale, pour une protection et restauration des continuités écologiques au sein d'une métropole, en associant une fédération d'associations de protection de l'environnement, une entreprise issue de la recherche ainsi que cinq communes, un Conseil Départemental et une Métropole.

Une des raisons de cette faible considération de la biodiversité des sols dans les projets d'aménagement urbain est le manque de connaissance des paramètres favorisant la préservation de la biodiversité des sols urbains, dans un milieu contraint et anthropisé. Cette biodiversité des sols est constituée de micro-organismes et d'animaux de la microfaune, de la mésofaune et de la macrofaune. Toutefois, avant de considérer la biodiversité microbienne ou celle de la micro- ou mésofaune qui reste encore très peu connue des aménageurs, la macrofaune constitue un groupe biotique d'intérêt pour la mise en place d'une stratégie de préservation de la biodiversité des sols. En effet, la macrofaune est le groupe d'organismes du sol le plus connu, notamment grâce aux lombriciens (Blanchart *et al.*, 2005). La macrofaune du sol est l'ensemble des animaux dont la taille est comprise entre 4 et 80 mm et qui vivent en majorité dans la litière ou creusent des galeries dans le sol (Gobat *et al.*, 2010). Concernant les facteurs influençant cette biodiversité, les études mettant en relation les indices de biodiversité de la macrofaune des sols anthropisés et les paramètres abiotiques ne portent généralement que sur les paramètres physico-chimiques (taux en matières organiques, en azote, texture, concentrations en cations majeurs disponibles, etc.) et la pollution (concentrations en éléments traces métalliques, en hydrocarbures aromatiques polycycliques, etc.) (Hedde *et*

*al.*, 2019; Pruvost *et al.*, 2020; Vincent *et al.*, 2018a,b) et s'intéressent plus rarement aux paramètres pédologiques (épaisseurs et couleurs des horizons, charge en éléments grossiers, etc.) et stationnels (type de milieux, taux de recouvrement végétal, pierrosité, etc.) (Pouyat *et al.*, 2015; Madre *et al.*, 2013). Et pourtant, ces paramètres pédologiques et stationnels sont déterminants dans la création d'une trame brune (Small *et al.*, 2006). Afin d'identifier les paramètres influençant la biodiversité des sols en milieu urbain et péri-urbain pour mieux orienter les stratégies d'aménagement urbain dans l'élaboration de la trame brune, cette étude a pour but de répondre à la question suivante : quels sont les paramètres physico-chimiques, pédologiques et stationnels qui influencent les communautés de la macrofaune épigée des sols urbains et péri-urbains aux usages différents (forêts, prairies, pelouses, espace verts, etc.)? Nous faisons l'hypothèse que la structure des communautés de la macrofaune épigée des sols urbains et péri-urbains est influencée par les paramètres physico-chimiques, pédologiques et stationnels, en lien avec leurs usages, de façon directe (présence d'habitats et de nourritures) et indirecte (la fertilité physico-chimique des sols influençant la couverture végétale), ce qui nécessite de prendre en compte l'ensemble de ces paramètres dans la création des trames brunes.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Les sites d'étude

Au sein de la métropole du Grand Nancy, 15 sites ont été étudiés. Ces sites ont tout d'abord été sélectionnés afin d'étudier une diversité d'usages représentatifs des milieux urbains et péri-urbains (forêts, prairies, pelouses, parcelles agricoles et espaces verts) dont les usages ne sont pas susceptibles de changer dans les décennies (à contrario des friches urbaines et industrielles), tout en restant dans un contexte géologique (Jurassique inférieur et moyen) et météorologique similaire (7,7 km de distance maximale entre les sites). Ce choix permet d'étudier des milieux contrastés et donc des propriétés physico-chimiques, pédologiques et stationnelles différentes pour tester l'effet de ces paramètres sur les communautés taxonomique et fonctionnelle de la macrofaune épigée, dans une zone géographique restreinte à l'aire urbaine (Blanchart, 2018). Ensuite, l'emplacement exact des sites d'étude s'est décidé après concertation avec les élus des communes concernées et des prospections avec les agents responsables de la gestion des espaces verts et naturels, selon leurs besoins en matière d'aménagement du territoire. Ainsi, cinq sites sélectionnés sont des forêts : les sites AD pour Abbé Didelot, BDF pour Bois des Fourasses, BDR pour Bois du Railleu et CCH pour Coteaux Cote

**Tableau 1** - Description des 15 sites d'étude pour la création de la trame brune.**Table 1** - Description of the 15 study sites for the creation of the brown grid.

Commune	Nom du site	Description	Latitude	Latitude (degrés décimal)	Longitude (degrés décimal)	Usage	Type de milieu	Couverture végétale	Type de sondage pédologique	Nombre de pièges Barber
Laxou	FDL	Fond de Lavaux	48.687562	6.134867	Forêt	Semi-naturel	Arbustive	calcosol	Fosse	3
	SDB	Square des Bosquets	48.683815	6.149236	Parc urbain	Artificialisé	Peu ou pas de végétation	anthroposol	Fosse	3
	ST	Secteur Tarrere	48.682093	6.137563	Ancien verger	Semi-naturel	Herbacée (prairie)	anthroposol	Fosse	3
	AD	Abbé Didelot	48.680038	6.142904	Forêt (urbaine)	Semi-naturel	Arborée	anthroposol	Fosse	3
Villers-les-Nancy	FDH	Fond d'Hardeval	48.669886	6.136768	Forêt (lisière)	Semi-naturel	Herbacée (prairie)	calcosol	Fosse	3
	BDF	Bois des Fourasses	48.667178	6.134667	Forêt	Forêt	Arborée	calcosol	Tarière	3
	PDV	Plateau de Villers	48.66098	6.13602	Pelouse	Semi-naturel	Herbacée (pelouse)	rendosol	Fosse	3
	PDB	Parc de Brabois	48.659534	6.141302	Prairie	Agricole	Herbacée (prairie)	calcisol	Fosse	2
Vandoeuvre-les-Nancy	SAP	Sapinière	48.656653	6.160665	Parc urbain	Semi-naturel	Herbacée (prairie)	calcisol	Fosse	3
	CGF	Coteaux General Frère	48.659270	6.167278	Espace vert	Artificialisé	Peu ou pas de végétation	calcosol	Tarière	2
	CCH	Coteaux Cote Hou-demont	48.652009	6.172334	Forêt	Semi-naturel	Arbustive	pélosol	Fosse	3
Ludres	BDR	Bois du Railleu	48.629512	6.177057	Forêt	Forêt	Arborée	calcosol	Tarière	3
	CDC	Carrière de la Castine	48.628658	6.156383	Pelouse		Peu ou pas de végétation	calcosol	Fosse	3
	CJP	Coteaux Jardin Pédagogique	48.625585	6.155650	Jardin potager	Agricole	Herbacée (prairie)	calcosol	Fosse	3
	CMP	Coteaux Mare Pédagogique	48.623697	6.154054	Prairie	Semi-naturel	Herbacée (prairie)	calcisol	Fosse	2

Houdemont. Quatre sites sont des espaces verts : les sites SDB pour Square des Bosquets, SAP pour Sapinière, CGF pour Coteaux General Frère et FDL pour Fond de Lavaux. Deux sites sont des sols agricoles anciennement ou actuellement peu exploités : les sites ST pour Secteur Tarrere et CJP pour Coteaux Jardin Pédagogique. Deux sites sont des pelouses naturelles : les sites PDV pour Plateau de Villers et CDC pour Carrière de la Castine. Trois sites sont des prairies : les sites PDB pour Parc de Brabois, CMP pour Coteaux Mare Pédagogique et FDH pour Fond d'Hardeval situé en lisière de forêt (Tableau 1).

Quatre sites ont été sélectionnés dans la commune de Laxou (AD, SDB, FDL et ST), 4 autres à Villers-lès-Nancy (PDB, PDV, BDF et FDH), 3 à Vandoeuvre-lès-Nancy (CGF, SAP et CCH)

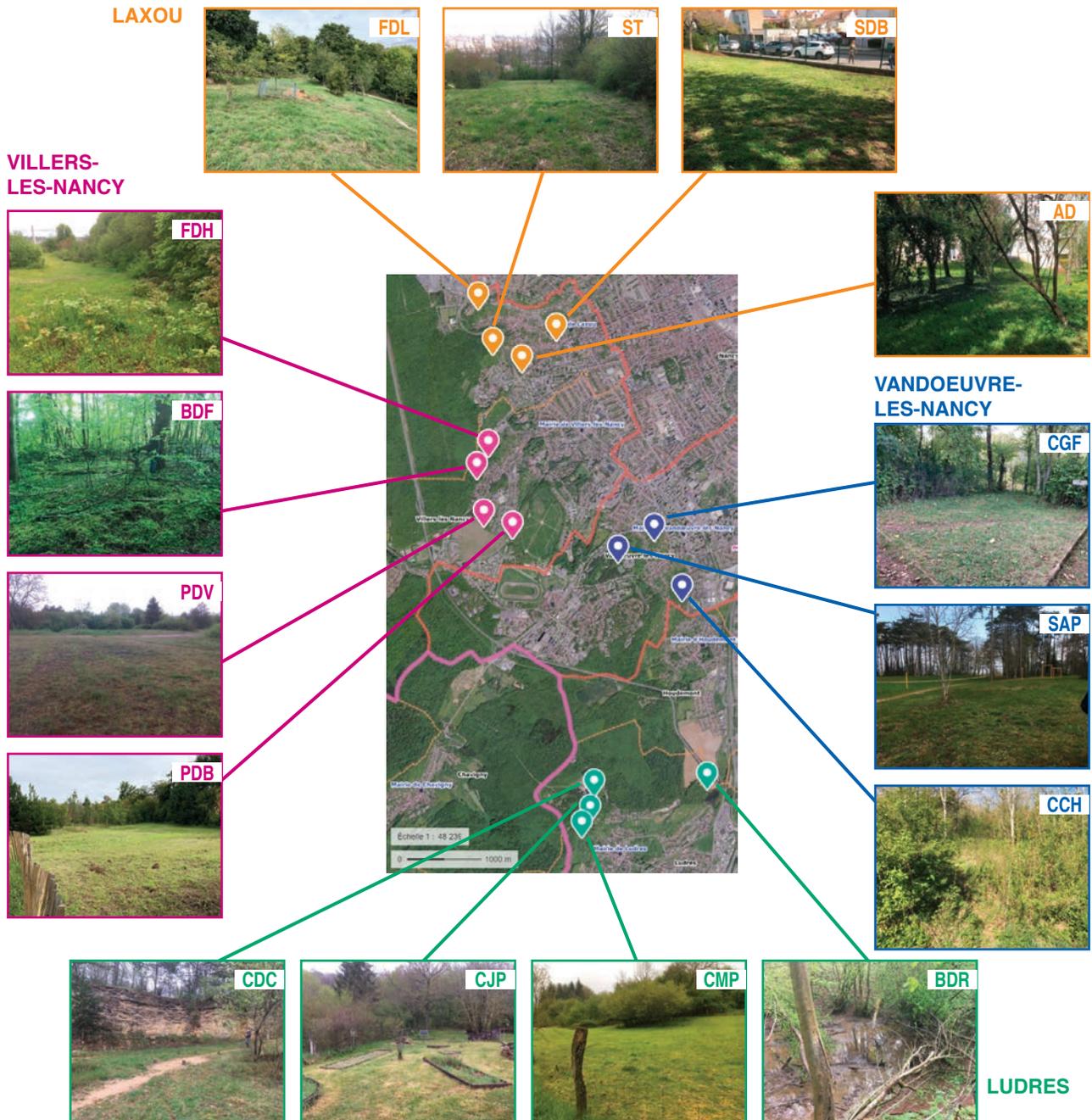
et 4 à Ludres (CMP, CJP, CDC et BDR) (Figure 1), le but étant d'avoir un équilibre des sites d'étude entre les communes. Les études pédologiques et stationnelles, les échantillonnages de sol et des organismes de la macrofaune épigée ainsi que les analyses physico-chimiques ont été réalisés entre début juin et mi-juillet 2021.

## Étude de la station

Sur site, les informations stationnelles suivantes sont relevées : le type de milieu concerné (artificialisé, agricole, forêt, semi-naturel), la pente du site (nulle, peu pentue, pentue, très pentue), présence/absence d'affleurements, l'hydrologie (présence/absence d'un cours d'eau à moins de 100 m). De plus, des

**Figure 1 :** Carte des différents points échantillonnés dans le cadre du projet. [forêts] AD = Abbé Didelot; BDF = Bois des Fourasses; BDR = Bois du Railleu; CCH = Coteaux Cote Houdemont; [espaces verts] SDB = Square des Bosquets; SAP = Sapinière; CGF = Coteaux General Frère; FDL = Fond de Lavaux; [sites agricoles anciennement ou actuellement peu exploités] ST = Secteur Tarrere; CJP = Coteaux Jardin Pédagogique; [pelouses naturelles] PDV = Plateau de Villers; CDC = Carrière de la Castine; [prairies] PDB = Parc de Brabois; CMP = Coteaux Mare Pédagogique; FDH = Fond d'Hardeval, situé en lisière de forêt.

**Figure 1:** Map of the project sampled points. [forests] AD = Abbé Didelot; BDF = Bois des Fourasses; BDR = Bois du Railleu; CCH = Coteaux Cote Houdemont; [green spaces] SDB = Square des Bosquets; SAP = Sapinière; CGF = Coteaux General Frère; FDL = Fond de Lavaux; [agricultural sites formerly or presently little exploited] ST = Secteur Tarrere; CJP = Coteaux Jardin Pédagogique; [natural lawns] PDV = Plateau de Villers; CDC = Carrière de la Castine; [meadows] PDB = Parc de Brabois; CMP = Coteaux Mare Pédagogique; FDH = Fond d'Hardeval, located on the edge of the forest.



données sur l'état de la surface du sol ont été enregistrées : la couverture végétale dominante (arborée, arbustive, herbacée ou présentant peu ou pas de végétation), le taux de recouvrement par la végétation (en %), le taux de recouvrement en turricules (en %), le taux de pierrosité du sol (en %, évalué la densité en éléments grossiers (>2 mm) à la surface du sol) et la présence éventuelle d'une croûte de battance.

## Étude pédologique

Les études pédologiques ont été réalisées grâce à la l'ouverture d'une fosse pédologique ou d'un sondage à la tarière sur chaque site d'étude (dans tous les cas, plusieurs sondages à la tarière ont été effectués sur le site d'étude, de sorte à avoir connaissance de l'hétérogénéité des sols en place et de considérer un profil « moyen » pour l'étude) (Tableau 1). Pour les sondages à la fosse pédologique, une pelleteuse a creusé une fosse d'environ 2 m de côté et d'une profondeur dépendante de la proximité de la roche mère. Seule la profondeur totale du sol du site AD n'a pas pu être déterminée car la mini-pelle ne permettait pas d'aller plus loin. Pour les sites inaccessibles à la pelleteuse (sites BDR et CGF) ou présentant des réseaux souterrains trop en surface (site BDF), 3 sondages à la tarière ont été pratiqués sur chaque site. Une étude pédologique a été réalisée afin d'identifier les facteurs pédologiques comme sources d'habitats, de nourriture ou de pollution (présence d'éléments grossiers, hydromorphie, matériaux anthropogéniques, etc.), qui influenceraient les structures des communautés de la macrofaune épigée des sols urbains et péri-urbains étudiés. Ainsi, dans chaque site une description pédologique a été effectuée selon la norme NF X31-003 en mesurant notamment pour le premier horizon (horizon OH et A; les horizons OL et OF sont retirés), son épaisseur, sa texture (méthode NF X 31-107, 2003), sa compacité (test au couteau, niveau de 0 à 4), sa couleur (charte Munsell), sa teneur en éléments grossiers (fraction > 2 mm) et le taux de calcaire (test d'effervescence à l'HCl, niveau de 0 à 4). Seuls les paramètres mesurés du premier horizon ont été pris en compte dans cette étude car la macrofaune étudiée vit essentiellement à la surface du sol, en interaction avec le premier horizon.

## Analyses physico-chimiques

Des échantillons de sol du premier horizon de chaque profil ont été prélevés afin de réaliser des analyses physico-chimiques. Ces analyses ont pour but d'identifier les facteurs physico-chimiques, en lien avec la fertilité des sols, qui peuvent influencer les structures des communautés de la macrofaune épigée des sols urbains et péri-urbains étudiés. Ces échantillons sont généralement composés de l'horizon O, en excluant la litière (OL). Ces analyses ont été effectuées par le LANO (Laboratoire Agronomique de Normandie). Le

pH à l'eau (ISO 10390, 1994), la texture (NF X 31-107, 2003), la teneur en matière organique, la teneur en azote total (ISO 10694, 1995), le rapport entre la teneur en carbone organique et en azote total, la capacité d'échange cationique (CEC) (NF X 31-130, 1999), la teneur en éléments majeurs échangeable (K, Ca, Na, Mg) (NF X 31-130, 1999 et ISO 22036, 2008), la teneur en phosphore disponible (NF ISO 11263, 1995; par la méthode Olsen), le taux de saturation, la teneur en CaCO<sub>3</sub> total (ISO 10693, 1995) ont été mesurés ou calculés.

## Étude de la macrofaune épigée du sol

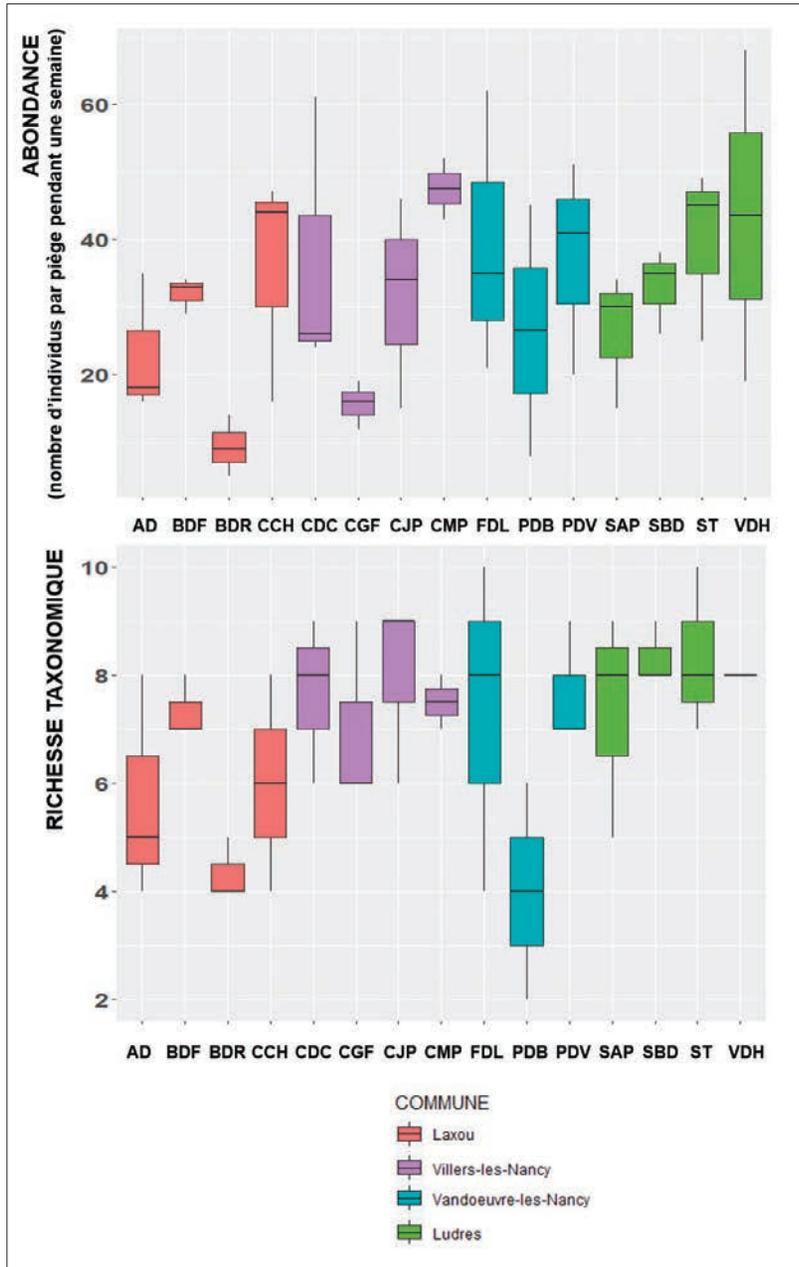
La macrofaune épigée (*i.e.* vivant à la surface) a été échantillonnée sur l'ensemble des sites par la technique du pot piège (« pitfall traps » en anglais), nommée également « piège Barber », pendant 7 jours. Ces pots, de 6,5 cm de diamètre, sont enterrés dans le sol, jusqu'au bord supérieur de façon à créer un puits. Ils contiennent du vinaigre blanc, dans lequel les organismes marcheurs à la surface du sol vont tomber. Sur chaque site, trois pièges Barber ont été placés dans un rayon d'une dizaine de mètres autour de la fosse pédologique ou du lieu de sondage à la tarière. Les pièges Barber ont été placés à des endroits représentatifs de l'ensemble du site. Les pièges ont été récoltés après une semaine et leur contenu a été stocké en attendant de procéder à l'identification en laboratoire. Tous les pièges Barber ont été récupérés, exceptés pour les sites CGF, CMP et PDB où seulement 2 pièges ont été retrouvés sur chaque site.

Une fois les pièges récoltés, les individus ont été identifiés sous loupe binoculaire (grossissement  $\times 10$ ), jusqu'au niveau de l'ordre ou de la famille (comme Bolger *et al.*, 2000; Martins *et al.*, 2018; van Nuland et Whitlow, 2014), à l'aide de différents ouvrages (Mignon *et al.*, 2016; Hopkin, 1991; Geoffroy 1992 et 1993; Galkowski 2013). L'abondance totale (nombre d'individus observés) ainsi que la richesse taxonomique (nombre de groupes taxonomiques différents observés) ont été calculées. Les fourmis ne sont pas prises en compte dans toutes les analyses de l'abondance car ce sont des animaux sociaux ayant une distribution agrégée dans l'espace, pouvant induire une très forte hétérogénéité spatiale des communautés (Nahmani et Rossi, 2003).

Une approche fonctionnelle des communautés de la macrofaune épigée a été réalisée à travers l'étude des groupes trophiques. Trois groupes trophiques sont étudiés : phytophages, zoophages et décomposeurs (Pey *et al.*, 2014). Une communauté totale composée d'un pourcentage de chaque groupe trophique a été calculée (appelé MPC pour moyenne pondérée de la communauté) pour chaque type de milieu (forêt, semi-naturel, agricole et artificialisé), chaque couverture végétale (arborée, arbustive, herbacée et avec peu ou pas de végétation) et selon la pierrosité (0, 5, 10, 30,

**Figure 2 :** Boite de Tukey de l'abondance en individus récoltés dans un piège Barber après une semaine (en haut) et de la richesse taxonomique (en bas) des 15 sites étudiés (AD, SDB, FDL et ST à Laxou, PDB, PDV, BDF et FDH à Villers-lès-Nancy, CGF, SAP et CCH à Vandoeuvre-lès-Nancy et CMP, CJP, CDC et BDR à Ludres). Le nombre de réplicas par site est mentionné dans le Tableau 1.

**Figure 2 :** Tukey box of the abundance of individuals collected in a Barber trap after one week (top) and the taxonomic richness (bottom) of the 15 sites studied (AD, SDB, FDL and ST in Laxou, PDB, PDV, BDF and FDH in Villers-lès-Nancy, CGF, SAP and CCH in Vandoeuvre-lès-Nancy and CMP, CJP, CDC and BDR in Ludres). The number of replicates per site is shown in Table 1.



40 et 90 %). La MCP a été obtenue à l'aide de l'équation 1 (Garnier et al., 2004), où  $P_i$  est l'abondance relative du taxon,  $n$  est le nombre taxon de la macrofaune épigée, et  $Groupe_i$  est le groupe trophique étudié (phytophage, zoophage et décomposeur). Equation 1 :

$$MCP = \sum_{i=1}^n P_i \times Groupe_i$$

## Analyses statistiques

Pour évaluer la significativité des différences entre les conditions étudiées (effet du site, des paramètres stationnels et pédologiques) incluant l'étude des différents groupes trophiques selon le type de milieu, la couverture végétale ou la pierrosité (des tests univariés ont été effectués indépendamment sur les MCP pour chaque groupe trophique), la normalité du jeu de données pour chaque condition a été vérifiée avec le test de Shapiro Wilk ( $P > 0,05$ ) et l'homogénéité des variances entre les différentes conditions a été confirmée avec le test de Bartlett ( $P > 0,05$ ). Lorsque les données suivaient des conditions permettant des tests paramétriques, des analyses de variances (ANOVA) à un facteur ont été réalisées, suivies par le test de comparaison multiple HSD (Honest Significant Difference) de Tukey. Si les données ne suivaient pas les conditions nécessaires pour réaliser un test paramétrique, c'est le test de Kruskal-Wallis qui a été employé, suivi du test de comparaison multiple entre traitements selon la fonction « kruskalmc » de la librairie « pgirmess » (Siegel et Castellan, 1988). Des régressions linéaires ont été réalisées afin de tester la corrélation (Pearson), entre l'abondance ou la richesse taxonomique de la macrofaune épigée des sols et les paramètres agronomiques. Ces tests sont effectués grâce à la librairie lme4 (Hothorn et al., 2015). Pour tous les tests statistiques, les différences sont considérées comme significatives lorsque le risque  $\alpha$  est inférieur à 5 %.

Une analyse factorielle des correspondances (Escofier-Cordier, 1965) a été employée pour l'étude de la composition

des communautés de la macrofaune épigée du sol. Dans la représentation projetée des différents pièges Barber, ces derniers ont été regroupés selon le site ou selon des paramètres stationnels ou pédologiques. Parmi les différents paramètres pédologiques (épaisseur du premier horizon, sa couleur, son taux d'éléments grossiers, etc.) et stationnels (pierrosité, pente, taux de couverture végétale, etc.) étudiés, seuls les paramètres pour lesquels la structure des communautés de la macrofaune épigée semble être différente ont été représentés dans cet article. De plus, une analyse de co-inertie (Doledec et Chessel, 1994) a été employée pour l'étude d'une co-variance entre les paramètres agronomiques et la composition de la communauté de la macrofaune épigée du sol (Ruiz-Camacho, 2004 ; Vincent *et al.*, 2018a). Elle a été effectuée grâce à la fonction « coinertia » de la librairie « ade4 » (Dray et Dufour, 2007).

## RÉSULTATS

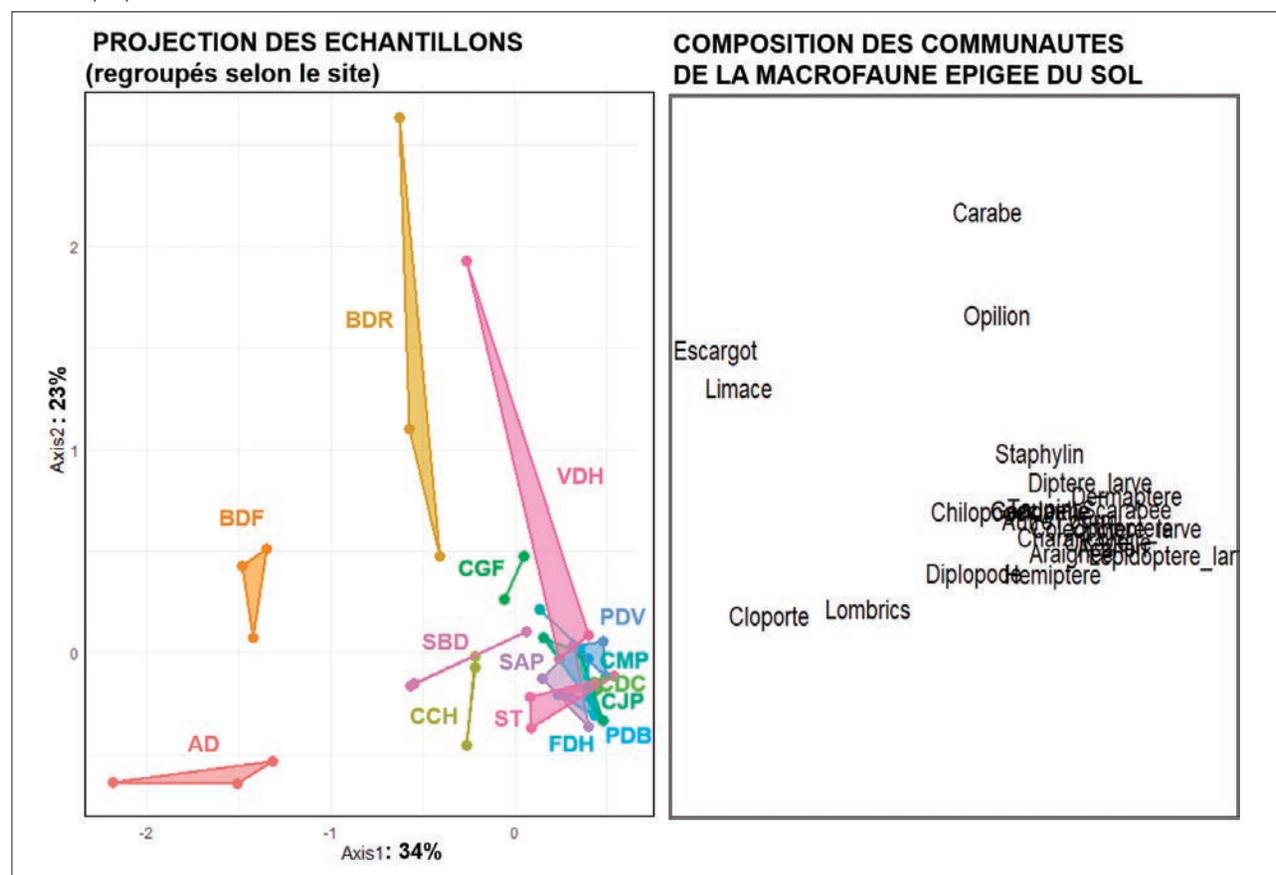
### Étude de l'effet du site

Les premiers indicateurs calculés sont l'abondance totale et la richesse taxonomique (Figure 2). L'abondance et la richesse taxonomique ne sont significativement pas différentes entre les sites (test de l'ANOVA, p-value = 0,63 et 0,71 pour l'abondance et la richesse taxonomique respectivement). Tous échantillons confondus, l'abondance totale de la macrofaune épigée des sols est en moyenne de  $31 \pm 16$  individus et la richesse taxonomique est de  $7 \pm 2$  groupes taxonomiques par piège (moyenne  $\pm$  écart-type). En moyenne, les taxons les plus abondants sur les 15 sites, représentant 73 % de la communauté, sont les fourmis (*Hymenoptera*, 25 %), les araignées (*Aranea* 19 %), les cloportes (*Oniscidea*, 8 %), les staphylins (*Staphylinidae*, 8 %), les carabes (*Carabidae*, 8 %), les orthoptères (*Orthoptera*, 5 %).

La composition de la communauté est illustrée par une AFC en figure 3 dont les deux axes factoriels représentent 57 %

**Figure 3 :** Analyse factorielle des correspondances de la communauté de la macrofaune épigée du sol (à droite) des 43 pièges Barber, regroupés selon les 15 sites (à gauche).

**Figure 3 :** Correspondence factor analysis of the soil epigeous macrofauna community (right) of the 43 Barber traps, grouped by the 15 sites (left).



**Tableau 2 :** P-value (ANOVA ou Kruskal-Wallis) des différences de l'abondance totale et de la richesse taxonomique de la macrofaune épigée des sols selon des paramètres stationnels : [Type de milieu (artificialisé, agricole, forêt, semi-naturel), pente du site (nulle, peu pentue, pentue, très pentue), présence/absence d'affleurements, hydrologie (présence/absence d'un cours d'eau à moins de 100 m), couverture végétale dominante (arborée, arbustive, herbacée ou présentant peu ou pas de végétation), taux de recouvrement par la végétation (en %), taux de recouvrement en turricules (en %), taux de pierrosité du sol (en %, évalue la densité en éléments grossiers (>2 mm) à la surface du sol) et présence éventuelle d'une croûte de battance] et des paramètres pédologiques [pour le premier horizon (horizon OH et A, les horizons OL et OF sont retirés), mesure de l'épaisseur, texture (NF X 31-107, 2003), compacité (test au couteau, niveau de 0 à 4), couleur (charte Munsell), teneur en éléments grossiers (fraction > 2 mm) et taux de calcaire (test d'effervescence à l'HCl, niveau de 0 à 4)].

**Table 2:** P-value (ANOVA or Kruskal-Wallis) of the differences in total abundance and taxonomic richness of the epigeous macrofauna of the soils according to landscape parameters: [Type of environment (artificial, agricultural, forest, semi-natural), slope of the site (no slope, shallow slope, steep slope, very steep slope), presence/absence of outcrops, hydrology (presence/absence of a watercourse within 100 m), dominant vegetation cover (trees, shrubs, grasses, or little or no vegetation), vegetation cover rate (in %), grub cover rate (in %), stoniness of the soil (in %, evaluates the density of coarse elements (>2 mm) on the soil surface) and the possible presence of a crust of threshing] and pedological parameters [for the first horizon (OH and A horizon, OL and OF horizons are removed), measurement of thickness, texture (NF X 31-107, 2003), compactness (knife test, level from 0 to 4), color (Munsell chart), content of coarse elements (fraction > 2 mm) and limestone content (HCl effervescence test, level from 0 to 4)].

Paramètres étudiés		P-value (test de l'ANOVA ou de Kruskal-Wallis)	
		Abondance	Richesse taxonomique
Station	Type de milieu	0,340	0,230
	Pente	0,550	0,260
	Affleurement	0,850	0,210
	Hydrologie	0,770	0,690
	Couverture végétale	0,650	0,532
	Hauteur des végétaux	0,200	0,700
	Taux de recouvrement de la végétation	0,940	0,250
	Taux de turricules	0,250	0,088
	Taux de pierrosité	0,990	0,500
	Présence d'une croûte de battance	0,640	0,320
Pédologie (1 <sup>er</sup> horizon : horizon OH et A)	Profondeur	0,250	<b>0,012</b>
	Couleur (Charte Munsell)	0,670	0,917
	Texture	0,110	<b>0,042</b>
	Calcaire (test à l'HCl)	0,110	0,500
	Compacité (test du couteau)	0,560	0,800
	Taux d'éléments grossiers (>2 mm)	0,570	0,300

de la projection totale. Les échantillons sont tout d'abord séparés le long du premier axe factoriel (34 % de la projection totale), discriminant les sites AD-BDF des autres sites puis, les échantillons sont également séparés le long du deuxième axe (23 % de la projection totale), discriminant les sites AD et BDR des autres sols. Parmi les groupes taxonomiques

identifiés, les carabes (*Carabidae*) et les opilions (*Opiliones*) sont particulièrement abondants sur le site BDR et dans un des pièges Barber du site VDH par rapport aux autres échantillons. Ensuite, les gastéropodes (*Gasteropoda*, ici les escargots et les limaces) sont particulièrement abondants sur le site BDF par rapport aux autres sites. Enfin, les

cloportes (*Oniscidea*) et les lombriciens (*Lumbricidae*, ici des vers épigés) sont plus abondants sur le site AD par rapport aux autres sites ( $8 \pm 3$  par rapport à  $3 \pm 3$  individus par piège, respectivement; moyenne  $\pm$  écart-type). Les autres groupes taxonomiques sont retrouvés dans la majorité des sites étudiés. Ces groupes taxonomiques plus ubiquistes que les autres sont les suivants : mille-pattes (chilopodes et diplopodes), araignées, dermaptères (*Forficulidae*), gendarmes (*Pyrrhocoris apterus*), charançons (*Elateridae*), scarabées (*Scarabaeoidea*), coccinelles (*Coccinellidae*), cicadelles (*Cicadellidae*), sauterelles, grillons et criquets (*Orthoptera*), larves de diptères (*Diptera*) et de lépidoptères (*Lepidoptera*).

### Étude de l'effet des paramètres pédologiques et stationnels

Afin d'identifier les différences d'abondance totale et de richesse taxonomique de la macrofaune épigée du sol selon des paramètres stationnels et pédologiques, des tests de l'ANOVA ou de Kruskal-Wallis ont été réalisés (Tableau 2). Les résultats témoignent que seule la richesse taxonomique est significativement différente selon l'épaisseur du 1er horizon et sa texture. Le test post-hoc de Tukey HSD montre que la richesse taxonomique est plus faible dans le sol ayant la profondeur la plus importante, c'est-à-dire 50 cm (sol du site ST, constitué de remblais contenant de nombreux matériaux anthropiques) par rapport aux sols ayant un premier horizon de 20 cm de profondeur (sols des sites CCH, SDB, CDC, CJP, PDV et BDF) ( $p$ -value = 0,023). De plus, le post-hoc de Tukey HSD montre que la richesse taxonomique est plus faible dans le premier horizon du sol ayant une texture sableuse (sol du site CGF) par rapport au premier horizon des sols ayant une texture limono-argileuse (sols des sites SDB, BDR, CJP et FDH) ( $p$ -value = 0,042).

La composition de la communauté des échantillons regroupés selon certains paramètres stationnels et pédologiques est illustrée par une AFC en figure 4. La composition de la communauté semble différente selon le type de milieu, la couverture végétale du site et la pierrosité. Les sites forestiers AD, BDR et BDF accueillent une communauté ayant une abondance plus importante en gastéropodes (*Gasteropoda*), en cloportes (*Oniscidea*) et en lombrics (*Lumbricidae*) par rapport aux autres sites. La composition des communautés des sites agricoles CJP et ST, et des sites semi-naturels PDV et CDC (pelouses naturelles), PDB, CMP et FDH (prairies), SAP et FDL (espaces verts peu artificialisés) est similaire, majoritairement représentée par des espèces ubiquistes (voir partie « Étude de l'effet du site »), tandis que les sols des espaces verts artificialisés (SDB et CGF) ont une composition des communautés intermédiaires entre celles retrouvées dans des sites agricoles/semi-naturels et celles des sites forestiers.

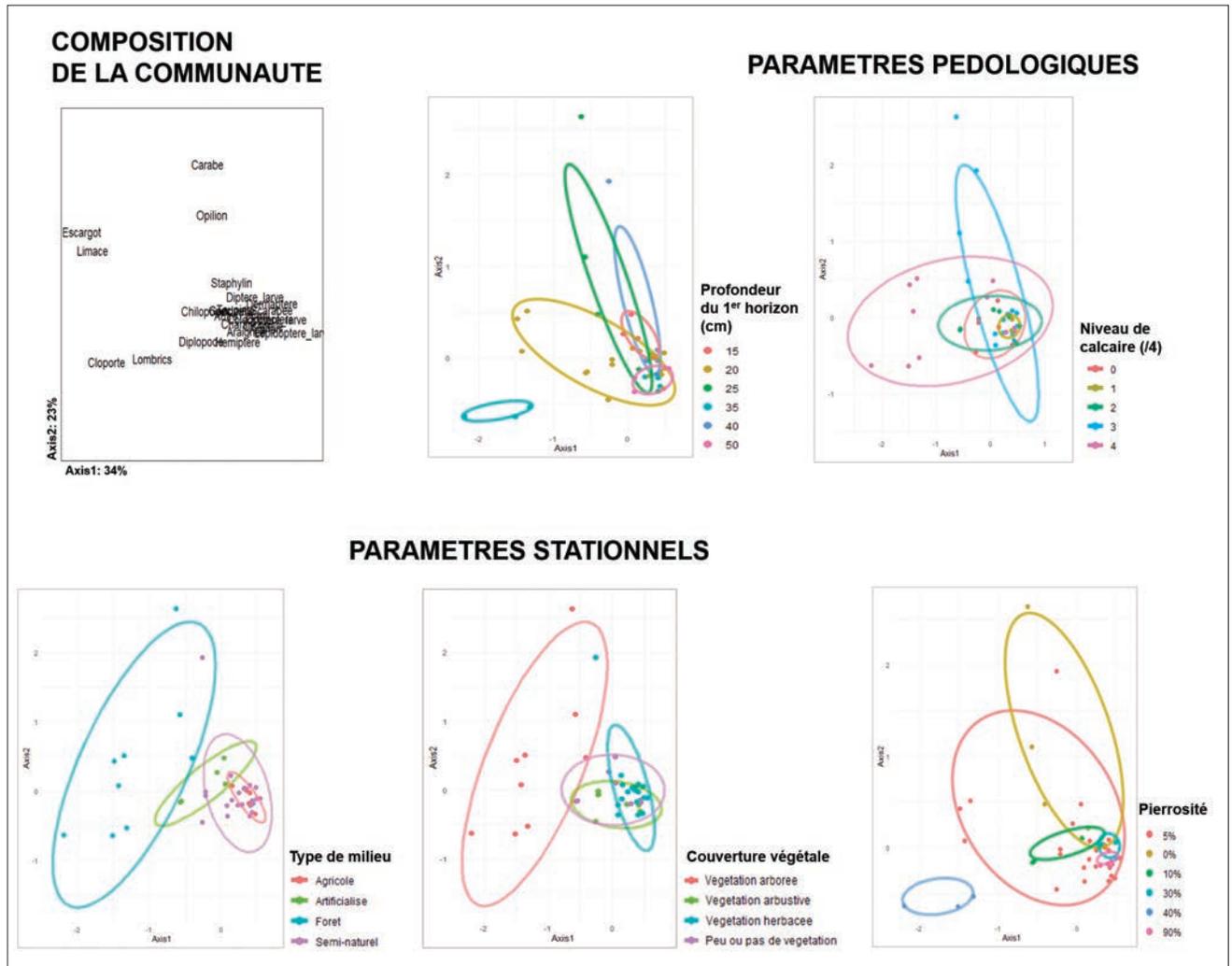
La couverture végétale montre un certain gradient dans la particularité de la communauté. En effet, les communautés de la macrofaune épigée sont peu diversifiées dans les milieux herbacés (sites ST, FDH, PDV, PDB, SAP, CJP, CMP). Ensuite, les communautés des milieux avec peu ou pas de végétation (sites CDC, SDB et CGF) et ceux ayant une végétation arbustive (sites CCH et FDL) ont des compositions de communautés similaires et un peu plus différenciées par rapport aux communautés des milieux herbacés. Pour finir, les communautés des milieux arborées (AD, BDR et BDF) ont une composition encore plus différenciée, présentant davantage de gastéropodes (*Gasteropoda*), des cloportes (*Oniscidea*), de lombrics (*Lumbricidae*), de carabes (*Carabidae*) et d'opillions (*Opiliones*) que les autres. La pierrosité semble également importante dans la composition de la communauté, puisque celle des sols ayant 10, 30 et 90 % de pierrosité de surface (SDB, PDV et CDC respectivement) est similaire et peu différenciée, comparée aux sols sans pierres en surface (0 % de pierrosité), comme les sites BDR et CMP, qui accueillent davantage de carabes (*Carabidae*) et d'opillions (*Opiliones*), ou bien les sites ayant 5 % de pierrosité (SAP, CGF, CCH, FDL, ST, CJP, FDH, PDB et BDF), ou bien le site AD, avec 40 % de pierrosité, qui accueille davantage de cloportes (*Oniscidea*) et de lombrics (*Lumbricidae*) que les autres.

La composition de la communauté est également différente selon certains paramètres pédologiques. En effet, la communauté de la macrofaune épigée des sols semble peu différenciée pour les sols ayant un premier horizon faiblement profond (15 cm, sites CGF et CMP) ou très profond (50 cm, site ST). Un optimum de différenciation de la communauté semble apparaître pour des sols ayant un horizon d'une profondeur entre 20 et 35 cm (autres sites). Enfin, la composition de la communauté de la macrofaune épigée du sol semble différente selon le niveau estimé de calcaire du premier horizon, avec des communautés différenciées pour les niveaux de calcaires les plus élevés (3/4 pour les sites FDL, ST, BDR, FDH et PDV et 4/4 pour les sites CGF, AD, CDC et BDF).

À travers une approche fonctionnelle de la communauté, la composition des groupes trophiques de la macrofaune épigée est différente selon le type de milieu, la couverture végétale et la pierrosité (Figure 5). La proportion de la communauté en prédateurs est significativement plus élevée en milieu artificialisé qu'en milieu forestier. Cependant, la proportion en phytophages est significativement plus faible dans les milieux artificialisés par rapport aux milieux semi-naturels et agricoles. Enfin, les résultats indiquent que la proportion en détritivores est significativement plus élevée dans les milieux forestiers et semi-naturels par rapport aux milieux agricoles. Ces principaux résultats se retrouvent également lorsque la couverture végétale dominante est étudiée. La proportion de

**Figure 4 :** Analyse factorielle des correspondances de la communauté de la macrofaune épigée du sol (à gauche) des 43 pièges Barber, regroupés selon certains paramètres pédologiques (en haut : profondeur du 1<sup>er</sup> horizon et le niveau de calcaire mesuré par le test à l'HCl) et stationnels (en bas : type de milieu, couverture végétale et pierrosité).

**Figure 4 :** Correspondence factor analysis of the soil epigeal macrofauna community (left) of the 43 Barber traps, grouped according to certain site parameters pedological (top : depth of the first horizon and the level of limestone measured by the HCl test) and landscape (bottom : type of environment, vegetation cover and stoniness).



la communauté en prédateurs est significativement plus faible dans les milieux arborés que dans les milieux arbustifs et herbacés, et la proportion de la communauté en détritivores est significativement plus élevée dans les milieux arborés par rapport aux milieux herbacés. Concernant la pierrosité, la proportion en prédateurs diminue significativement en fonction de ce paramètre (excepté pour l'unique site CDC, à 90 % de pierrosité).

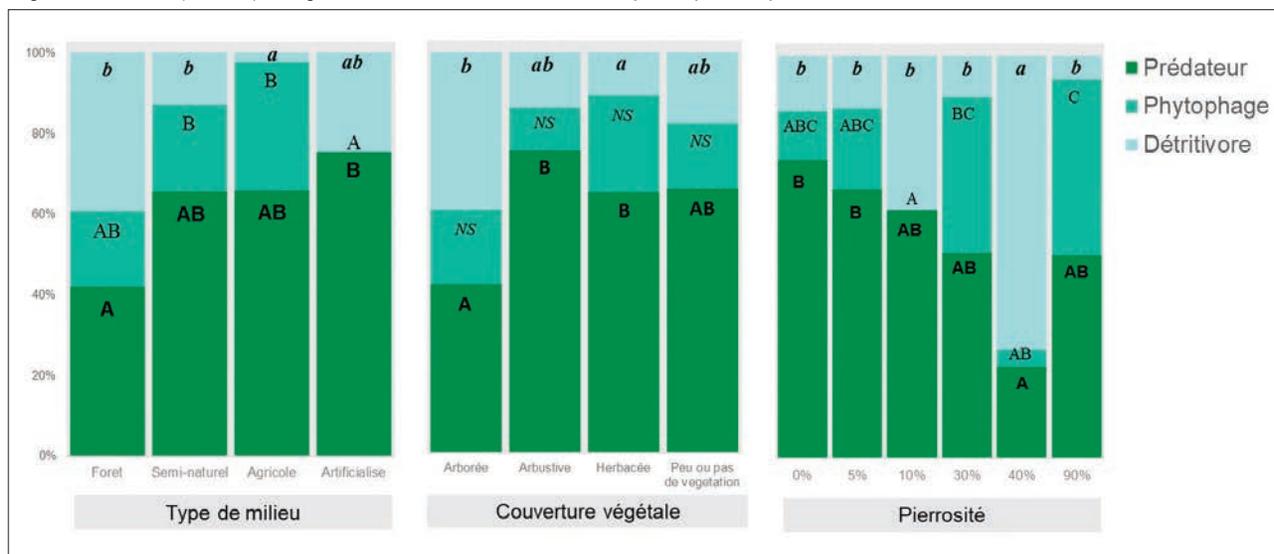
### Étude de l'effet des paramètres physico-chimiques

L'étude des paramètres physico-chimiques (*Tableau 3*) montre que seule la teneur en calcaire totale et le taux de sable est significativement corrélée négativement à l'abondance de la macrofaune épigée du sol : plus le taux de calcaire ou le taux en sables est élevé, plus l'abondance de la macrofaune est faible.

Pour étudier le lien entre les paramètres physico-chimiques du premier horizon de sol et la composition de la communauté

**Figure 5 :** Valeurs de la moyenne pondérée de la communauté (MPC) des groupes trophiques de la macrofaune épigée mesurées dans les 15 sites, selon [à gauche] le type de milieu (forêt, semi-naturel, agricole et artificialisé), [au milieu] la couverture végétale (arborée, arbustive, herbacée et avec peu ou pas de végétation) et [à droite] la pierrosité (0, 5, 10, 30, 40 et 90 %). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les 4 couvertures végétales ( $P < 0,05$ ) en utilisant le test de Kruskal-Wallis suivi de comparaisons multiples de la distribution des rangs avec le test LSD de Fisher.

**Figure 5 :** Community weighted average (CWA) values of epigeal macrofaunal trophic groups measured at the 15 sites by [left] environment type (forest, semi-natural, agricultural, and artificial), [middle] vegetation cover (forested, shrubby, herbaceous, and with little or no vegetation), and [right] stoniness (0, 5, 10, 30, 40, and 90%). Different letters indicate significant differences between the 4 vegetation covers ( $P < 0.05$ ) using the Kruskal-Wallis test followed by multiple comparisons of the rank distribution with Fisher's LSD test.



de la macrofaune épigée du sol, une analyse de co-inertie a été réalisée (Figure 6). Les deux axes de projections représentent 73 % de la co-inertie totale et montrent une faible co-variation des paramètres agronomiques et de la communauté de la macrofaune épigée ( $RV = 23\%$ ). En effet, la projection des échantillons est différente si on les considère d'après les paramètres agronomiques (ronds verts) par rapport à une considération selon la composition des communautés (losanges oranges). Toutefois, certains paramètres agronomiques en particulier semblent influencer l'occurrence de certains groupes taxonomiques. En effet, l'abondance en cicadelles (*Cicadellidae*) est significativement et positivement corrélée au taux en argiles dans le premier horizon des sols ( $R^2 = 0,42$ ; test de Student:  $p$ -value =  $10^{-6}$ ). L'abondance en limaces (*Limacidae*) est significativement et positivement corrélée au taux en sables dans le premier horizon des sols ( $R^2 = 0,23$ ; test de Student:  $p$ -value =  $0,02$ ). Cette observation semble être le cas également pour les escargots mais elle n'est pas significative selon le test de Student. L'abondance en cloportes (*Oniscidea*) est significativement et positivement corrélée avec la teneur en potassium des sols ( $R^2 = 0,31$ ; test de Student:  $p$ -value =  $0,045$ ) et surtout avec le teneur en phosphore disponible ( $R^2 = 0,36$ ; test de Student:  $p$ -value =  $10^{-5}$ ).

## DISCUSSION

### Les sols urbains et péri-urbains : un potentiel de réserve de biodiversité des sols en ville

Les niveaux d'abondance en macrofaune épigée ( $31 \pm 16$  individus; moyenne  $\pm$  écart-type) dans les 15 sols urbains et péri-urbains étudiés sont similaires à ceux mesurés dans des sols très anthropisés comme des sols urbains ( $25 \pm 36$  individus par piège issus des travaux de Auclerc *et al.* (2019), majoritairement des sols de jardins urbains et des sites de maraîchages urbains et péri-urbains), des sols en agriculture conventionnelle (30 individus d'après Lahati et Ladjinga (2021) dans des cultures de légumes) et des sols récemment construits avec des matériaux issus de déchets du type boues de papeterie, sols industriels traités thermiquement et compost de déchets verts ( $36 \pm 6$  individus d'après Hedde *et al.* (2019)). Toutefois, ces niveaux d'abondance observés sur les 15 sites sont plus faibles que ceux retrouvés dans des forêts secondaires et des sols agricoles en culture avec peu d'intrants organiques ( $71 \pm 15$  et  $72 \pm 12$  individus respectivement d'après Rousseau *et al.* (2013)) ou des sols

**Tableau 3 :** Résultats des tests de corrélation (test de Student) de l'abondance et de la diversité taxonomique avec les paramètres physico-chimiques. Argiles = taux d'argiles, Limons = taux de limons, Sables = taux de sables, MO = taux de matière organique, Ntot = taux d'azote total, Rapport Corg/Ntot = rapport entre le taux de carbone organique et le taux d'azote total, CEC = capacité d'échange cationique, pH = pH mesuré à l'eau, calcaire total = taux en calcaire total, Taux de saturation = somme des cations/CEC, P Olsen = phosphore disponible extrait par la méthode Olsen, [Concentrations en cations échangeables] Ca = calcium ; Na = sodium ; K = potassium ; Mg = magnésium.

**Table 3:** Results of correlation tests (Student's test) of abundance and taxonomic diversity with physico-chemical parameters and taxonomic diversity with agronomic parameters. Clay = clay content, Silt = silt content, Sand = sand content, OM = organic matter content, Ntot = total nitrogen content, Corg/Ntot ratio = organic carbon/total nitrogen content, CEC = cation exchange capacity, pH = pH measured with water, Total limestone = total limestone content, Saturation rate = sum of cations/CEC, P Olsen = available phosphorus extracted by Olsen method, [Exchangeable cation concentrations] Ca = calcium ; Na = sodium ; K = potassium ; Mg = magnesium.

		p-value (Corrélation - test de Student)	
		Abondance	Richesse taxonomique
Teneurs	pH	0,116	0,280
	MO (%)	0,404	0,177
	N total (mg/kg)	0,179	0,132
	Corg/Ntot	0,307	0,677
	CEC (cmol+/kg)	0,043	0,095
Concentrations (mg/kg)	Ca	0,112	0,454
	K	0,085	0,691
	Mg	0,137	0,292
	Na	0,892	0,169
	P Olsen	0,525	0,146
	Taux de saturation (%)	0,038	0,058
Taux (%)	Calcaire total	<b>0,027</b>	0,087
	Argiles	0,042	0,199
	Sables	<b>0,022</b>	0,099
	Limons	0,090	0,129

agricoles en culture biologique (45 individus d'après Lahati et Ladjinga (2021), dans des cultures de légumes) mais plus élevés que ceux retrouvés dans des sols agricoles en jachère faiblement pollués, c'est-à-dire avec des teneurs en éléments traces métalliques se situant à  $\pm 20\%$  des seuils fixés par l'arrêté du 08/01/98 (environ 7 individus ; Ineris, 2020 ; Hedde et al., 2012).

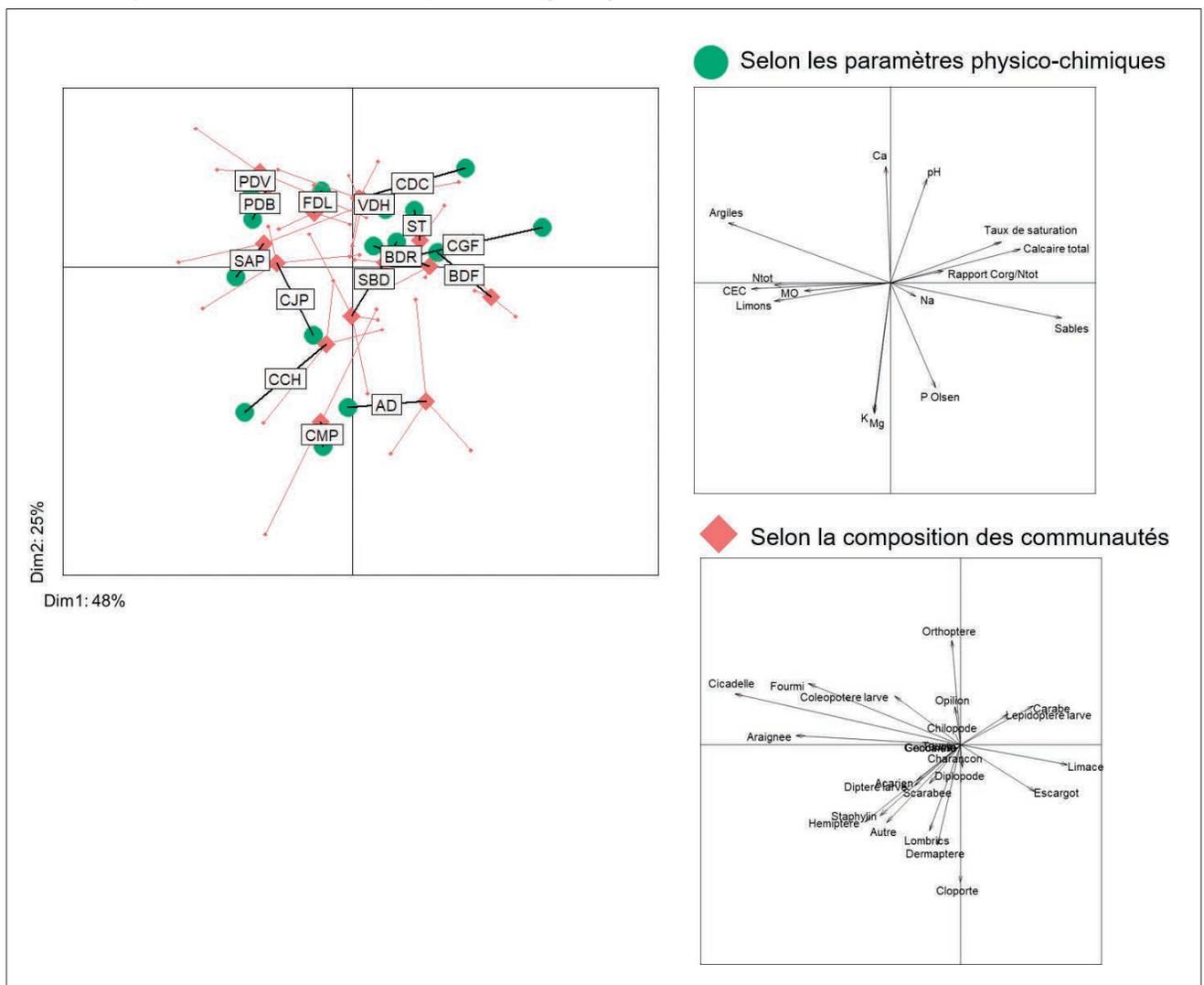
Quant à la richesse taxonomique,  $8 \pm 2$  taxons (moyenne  $\pm$  écart-type) ont été observés dans les 15 sols urbains et péri-urbains étudiés. Ces niveaux de richesse taxonomique sont comparables à ceux mesurés dans des sols de forêts de feuillus millénaires (entre 6 et 9 groupes taxonomiques au niveau de l'ordre ou de la famille, dans des sols argileux gleyifiée d'après Carpenter et al., 2012), des sols agricoles en jachère (8 groupes taxonomiques différents, d'après Pérez-Bote et Romero, 2012), des sols de prairies humides et sèches (4-7 groupes taxonomiques différents, d'après Carpenter et al., 2012) et les sols faiblement

pollués décrits par Hedde et al. (2012) avec 5 à 10 groupes taxonomiques différents).

Ainsi, les sols urbains et péri-urbains semblent être des milieux qui impactent l'abondance en macrofaune épigée du sol. Shochat et al. (2006) précisent que les stratégies de gestion urbaine limitent la variabilité spatiale et temporelle des ressources dans les sols urbains, en comparaison aux sols dont les compositions et les modes de gestions sont moins impactés par les activités humaines (forêts, prairies, etc.), ce qui pourrait limiter le développement des différentes populations de la macrofaune épigée. Par contre, les sols urbains sont souvent hétérogènes de par leurs compositions et leurs usages variés (pelouses, massifs, potagers, bosquets, noues, etc.) (McIntyre et al., 2001), présentant de nombreux habitats différents (Byrne, 2007), permettant la cohabitation de groupes taxonomiques différents, favorisant ainsi la richesse taxonomique (Bardgett, 2002 ; Cole et al., 2006).

**Figure 6 :** Analyse de co-inertie entre les paramètres physico-chimiques du premier horizon et la composition des communautés des 43 échantillons. Les ronds verts représentent la répartition des échantillons de l'analyse en composantes principales (ACP) selon les variables agronomiques et les losanges rouges représentent la répartition des échantillons de l'ACP selon la composition des communautés de la macrofaune épigée du sol. Argiles = taux d'argiles, Limons = taux de limons, Sables = taux de sables, MO = taux de matière organique, Ntot = taux d'azote total, Rapport Corg/Ntot = rapport entre le taux de carbone organique et le taux d'azote total, CEC = capacité d'échange cationique, pH = pH mesuré à l'eau, calcaire total = taux en calcaire total, Taux de saturation = somme des cations/CEC, P Olsen = phosphore disponible extrait par la méthode Olsen, [Concentrations en cations échangeables] Ca = calcium ; Na = sodium ; K = potassium ; Mg = magnésium.

**Figure 6 :** Co-inertia analysis between physico-chemical parameters of the first horizon and community composition of the 43 samples. Green circles represent the distribution of the Principal Component Analysis (PCA) samples according to agronomic variables and red diamonds represent the distribution of the PCA samples according to community composition of the soil macrofauna. Clay = clay content, Silt = silt content, Sand = sand content, OM = organic matter content, Ntot = total nitrogen content, Corg/Ntot ratio = organic carbon/total nitrogen content ratio, CEC = cation exchange capacity, pH = pH measured with water, Total limestone = total limestone content, Saturation rate = sum of cations/CEC, P Olsen = available phosphorus extracted by Olsen method, [Exchangeable cation concentrations] Ca = calcium ; Na = sodium ; K = potassium ; Mg = magnesium.



Les arthropodes, dont le nombre d'individus dans les populations est important et fluctue faiblement (*Blattidae*, *Formicidae*, etc. d'après Kruess et Tscharrntke (1994)), peuvent être capables d'exploiter ces habitats fragmentés (Kruess et Tscharrntke, 1994) et donc de tolérer un niveau d'anthropisation plus important que les espèces plus sensibles à la perte d'habitat (McIntyre et al., 2001). En effet, pour la plupart des sites urbains et péri-urbains étudiés dans la Métropole du Grand Nancy, les taxons observés sont identiques. Ces taxons ubiquistes ont tendance à avoir une large gamme géographique, ce qui indique une capacité d'adaptation à de nombreuses régions et habitats (McIntyre et al., 2001). Par exemple, les fourmis sont parmi les invertébrés les plus abondants dans les sols urbains (terrains vagues et jardins; Uno et al., 2010), ce qui est également en accord avec les résultats observés dans notre étude. L'abondance des fourmis augmente également avec la couverture des bâtiments (Philpott et al., 2014), ce qui montre le lien important entre urbanisation et abondance en fourmis. Quant aux araignées, elles sont généralement plus abondantes et diversifiées dans les habitats fragmentés (Bolger et al., 2000; Pinkus-Rendón et al., 2006), ce qui explique nos résultats où les araignées sont le groupe taxonomique le plus abondant après les fourmis. En effet, les sites étant en milieux urbains et péri-urbains, la fragmentation des habitats y est importante (Clergeau, 2007). Concernant les cloportes, ils sont présents dans les sites étudiés mais leur abondance est plus faible que ceux des sols urbains étudiés par Philpott et al. (2014) (59 % dans les sols de forêts urbaines, 83 % dans les sols de jardins urbains et 17 % dans les sols de friches urbaines) ou par Auclerc et al. (2019) (majoritairement des sols de jardins urbains et des sites de maraîchages urbains et péri-urbains). De plus, l'abondance en diplopodes est nettement plus faible dans les sites étudiés par rapport aux sols urbains (4 %; Philpott et al., 2014). Les carabes sont également peu abondants dans les communautés observées par notre étude (présents dans quelques sites seulement), alors que plusieurs études ont montré une importante abondance en carabes dans des sols urbains ou agricoles. En effet, Pérez-Bote et Romero (2012) (pour des sols agricoles sous culture d'oliviers et/ou de vignes, de blé, sols en jachère ou vignobles en friches) ainsi que Bolger et al., 2000 (pour les sols urbains, présentant un couvert végétal d'arbustes indigènes) montrent que les carabes figurent parmi les 5 groupes taxonomiques les plus abondants (abondance supérieure à 20 % de la communauté).

## L'étude de la composition des communautés : un outil pertinent dans les stratégies de sauvegarde de la biodiversité en ville

L'abondance représente un paramètre pouvant être mesuré indépendamment des difficultés liées à l'identification des arthropodes du sol, et des outils d'identification faciles ont été créés afin d'estimer la diversité taxonomique, tel que l'outil Jardibiodiv pour l'étude de la macrofaune (Auclerc et al., 2019) ou l'outil de l'OPVT pour les lombriciens (Guernion et al., 2017). Nos résultats montrent que l'abondance et la richesse taxonomique varient peu selon les paramètres stationnels, pédologiques et physico-chimiques des sols et qu'ils ne sont donc pas les meilleurs indicateurs. L'étude de la composition des communautés taxonomique (à l'échelle de l'ordre ou de la famille *a minima*) mais également fonctionnelle semble donc plus pertinente dans des stratégies de conservation de la biodiversité en ville, reflétant mieux ce que doit être cette biodiversité, en appréciant la diversité des communautés et pas seulement la diversité des taxons. Un indice similaire à celui de la richesse fonctionnelle (qui permet de calculer, dans un espace multidimensionnel, un volume à n dimensions des différentes valeurs de traits de la communauté en entière; Villéger et al., 2008), pourrait être calculé pour estimer la variabilité des communautés.

## Maximiser la diversité des milieux dans les projets d'aménagement du territoire pour favoriser des communautés différentes

Les communautés de la macrofaune épigée des zones urbaines et péri-urbaine sont différentes selon le type de milieu (Philpott et al., 2014). Par exemple, les opilions (*Opiliones*) sont plus abondants dans les milieux caractérisés par la présence de ligneux et présentant une faible diversité en espèces herbacées (Philpott et al., 2014), ce qui est similaire à nos résultats puisque les opilions ont été majoritairement retrouvés dans des habitats forestiers. Pour les limaces, leur abondance est corrélée à la teneur en sables du premier horizon du sol, ce qui est similaire aux résultats de Ruiz-Camacho (2004) (avec la famille des *Arionidae*, abondant dans nos échantillons), mais en contradiction avec d'autres études qui montrent que les limaces préfèrent les sols plutôt argileux et limoneux (Forbes, 2019). Sur les sites de la présente étude, l'abondance en cloportes est influencée par (i) la couverture végétale, (ii) les teneurs en phosphore disponible, en potassium et en magnésium des sols et (iii) la pierrosité. Tout d'abord, les cloportes présents dans les milieux étudiés sont plus abondants dans les milieux à fort couverts arborés, comme l'ont montré Hornung et al. (2015) dans des sols de forêts

urbaines. Ensuite, ces organismes sont également sensibles à la qualité de la litière du sol (Paoletti *et al.*, 1999). D'après Lucisine *et al.* (2015), la vitesse de dégradation de la litière par des détritivores est positivement corrélée aux teneurs en éléments nutritifs, notamment avec le phosphore des litières, ce qui pourrait expliquer la relation observée dans notre étude entre l'abondance en cloportes et la teneur en phosphore disponible du sol. De même, des auteurs ont également constaté une co-variation entre l'abondance de certains isopodes et la concentration en potassium et en magnésium échangeables (Ruiz-Camacho, 2004), probablement liée à la qualité des litières différentes selon les milieux. Pour finir, les matériaux minéraux, tels que les pierres, jouent un rôle dans la composition des communautés, comme l'ont montré Warburg et Hornung (1999) avec une co-variation entre la couverture totale de pierres et l'abondance en *Isopodes*, soulignant également l'importance de la taille des pierres sur la colonisation des cloportes.

Ces différences de composition des communautés de la macrofaune épigée des sols urbains et péri-urbains se retrouvent également d'un point de vue fonctionnel, où les proportions des groupes trophiques sont différentes selon le type de milieu, la couverture végétale et la pierrosité. Ces différences sont dues à 3 taxons majoritaires : les cloportes, les araignées et les staphylins (hors fourmis). En effet, les cloportes sont des détritivores et représentent  $38 \pm 19$  % de la communauté dans les milieux arborés, alors qu'ils ne représentent plus que  $10 \pm 5$  %,  $2 \pm 2$  % et  $13 \pm 10$  % de la communauté dans les milieux arbustifs, herbacés et ceux présentant peu ou pas de végétation, respectivement. Ces détritivores préfèrent les milieux humides, riches en litières comme peuvent l'être les milieux forestiers (Hornung *et al.*, 2015). De plus, les araignées et les staphylins, tous deux prédateurs, ne représentent que  $21 \pm 15$  % de la communauté dans les milieux arborés, alors qu'ils représentent  $70 \pm 14$  %,  $54 \pm 23$  % et  $52 \pm 21$  % de la communauté dans les milieux arbustifs, herbacés et ceux présentant peu ou pas de végétation, respectivement. Cette proportion de prédateurs est significativement plus importante dans les milieux artificialisés par rapport aux forêts tandis que la proportion en phytophages est significativement plus faible. Ces milieux artificiels sont isolés, entourés de sols scellés et présentent un faible couvert végétal (tondue, monospécifique), ce qui limite l'installation de la macrofaune phytophage (Aguilera *et al.*, 2019 pour les lépidoptères ; Unterweger *et al.*, 2018 pour les hémiptères) mais favorise les prédateurs comme les araignées (Bolger *et al.*, 2000 ; Pinkus-Rendón *et al.*, 2006). La plus faible proportion en prédateurs dans les milieux où la pierrosité est plus élevée (sauf pour le seul site CDC, à 90 % de pierrosité) est liée à la plus faible abondance en araignées (Laška, 2011 ; Franin, 2016). L'étude fonctionnelle des communautés de la macrofaune épigée permet d'établir plus

facilement des liens entre la composition des communautés et les paramètres stationnels (Sattler *et al.*, 2010), ce qui présente un intérêt dans les stratégies d'aménagement des trames brunes. Toutefois, dans un contexte d'aménagement d'une trame brune, la question de la mobilité des organismes comme fonction biologique est essentielle (Auclerc *et al.*, 2009 ; Sattler *et al.*, 2010), et mériterait donc une étude plus poussée à travers l'évaluation de ces traits et préférences écologiques des communautés observées. L'utilisation de la base de données BETSI (Pey *et al.*, 2014) permettrait d'affilier un ou plusieurs groupes fonctionnels à chaque taxon identifié et d'aller plus loin dans l'étude de la diversité fonctionnelle. Parmi les traits et préférences écologiques disponibles, la préférence d'habitats et de micro-habitats ainsi que la capacité de dispersion semblent pertinentes à étudier, tout comme les facteurs physico-chimiques, stationnels et pédologiques influençant la sélection de ces traits et les préférences écologiques dans les sites étudiés (Vincent *et al.*, 2018b).

### **Prendre en compte les caractéristiques pédologiques et paysagères dans l'aménagement des trames brunes, mais pas seulement...**

Notre étude met en évidence l'importance de certaines variables pédologiques (comme la profondeur du sol) et stationnels (comme le type de milieu, la couverture végétale et la pierrosité) dans la composition de la communauté de la macrofaune du sol. Ces indicateurs sont liés aux habitats et notamment aux micro-habitats que les sols peuvent accueillir (présence de pierres, de litières, d'herbacées, etc.). L'intégration de la diversité des micro-habitats du sol (à travers des diagnostics pédologiques et stationnels notamment) dans les projets d'aménagement est donc essentielle pour une meilleure sauvegarde de la biodiversité des sols (Berg, 2012). C'est à partir de l'échelle centimétrique, celle du micro-habitat, que les projets de conservation de la biodiversité des sols pourront être efficaces à l'échelle d'un territoire. Les micro-habitats sont actuellement encore peu pris en compte dans les diagnostics de la qualité des sols, alors que les études de la qualité de l'eau prennent en compte ce paramètre depuis longtemps, notamment lors de la détermination de l'Indice Biologique Global Normalisé (IBGN ; NF T90-350, 2004). Dans les milieux terrestres, seules les études des écosystèmes forestiers prennent en compte les micro-habitats liés aux arbres (appelés dendro-microhabitats ; Larrieu, 2014).

Bien que l'échelle du micro-habitat semble pertinente, il reste difficile à définir précisément les facteurs influençant cette biodiversité. Notre étude ne permet pas d'isoler les effets des paramètres pédologiques et stationnels (et également

physico-chimiques) car de nombreux facteurs sont liés et confondants. Une étude plus fine des micro-habitats de chaque site ainsi qu'une caractérisation plus précise des formes d'humus et de la qualité de litières permettraient d'isoler les facteurs qui semblent influencer la structure des communautés de la macrofaune épigée. De plus, certaines conditions ne sont retrouvées que sur un seul site (e.g. pierrosité de 40 % ou profondeur du premier horizon de 35 cm uniquement sur le site AD) ce qui ne permet pas de généraliser l'effet observé. Une prochaine étude avec des sites considérés comme des pseudo-réplicas (quantité et qualité des litières similaires, pierrosités similaires, couvertures végétales identiques), permettrait de valider ou invalider les quelques résultats obtenus sur un seul site dans cette étude. De plus, si les paramètres physico-chimiques ont une influence sur la composition des communautés de la macrofaune épigée, elle n'est que partielle et indirecte. En effet, la macrofaune épigée est moins en interaction directe avec l'horizon de surface étudié, ce qui explique les effets limités des paramètres physico-chimiques des sols sur les organismes épigés. Ces paramètres physico-chimiques peuvent avoir un effet indirect sur la macrofaune épigée en conditionnant la composition et la croissance des communautés végétales (muscinale, herbacée, arbustive et arborée), sources de nourriture et d'habitats pour la macrofaune épigée (Vincent *et al.*, 2018a).

## CONCLUSION

Les sols urbains et péri-urbains étudiés accueillent une faible abondance d'organismes, mais une composition taxonomique et fonctionnelle (groupes trophiques) des communautés de la macrofaune épigée variée, et différente selon certains paramètres stationnels (notamment le type de milieux, la couverture végétale et la pierrosité) et pédologiques (profondeur de l'horizon de surface). Les paramètres physico-chimiques du sol semblent moins influencer la composition des communautés, probablement du fait que les communautés étudiées vivent en surface et donc leurs interactions avec les paramètres physico-chimiques des sols sont limitées. Dans le cadre de la création d'une trame brune, il est essentiel de définir deux objectifs : préserver la biodiversité des sols et la mesurer. Pour mesurer cette biodiversité, les indicateurs d'abondance et de richesse taxonomique ne suffisent pas, car ils ne reflètent pas la complexité des communautés, qui est l'enjeu principal de la sauvegarde de cette biodiversité. L'étude de la composition des communautés taxonomique et fonctionnelle semble donc un des outils à favoriser dans la création et l'étude de l'efficacité d'une trame brune. Pour préserver cette biodiversité des sols grâce à la création d'une trame brune,

il ne faut pas se limiter à connecter des milieux entre eux. Il s'agit plutôt, d'une part, de connecter des milieux différents, car cette diversité de milieux favorise une diversité d'espèces au sein des communautés et d'autre part, il faut également que ces milieux aient des micro-habitats différents avec une pierrosité et des couverts végétaux différents, car cette variabilité amènera une diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés. Ces approches, tant sur la mesure de la biodiversité des sols que sur la prise en compte des milieux et micro-habitats, doivent être retranscrites dans des outils de planification, tels que le Schéma Régional de Cohérence Écologique, le Schéma Régional d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires, le Plan Local d'Urbanisme intercommunal, mais également dans des outils de conservation de la biodiversité.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient la Région (notamment Alexandra Rossi), les Agences de l'Eau (notamment Marie Lemoine), la DREAL (notamment Grégoire Palierse) et l'OFB pour le financement du projet. De plus, les auteurs remercient les communes de Laxou (notamment Annie Henrard et Julie Vaneson), Villers-les-Nancy (notamment Stéphane Klopp, Valérie Maimbourg et Bernard Mangeol), Vandoeuvre-les-Nancy (notamment Dany Ackermann, Alicia Le Guyader et Nadine Piboule), Ludres (notamment Phillipe Goetz et Elodie Velsin) et la métropole du Grand Nancy (notamment Julien Soret) ainsi que les étudiants de FLORE54 (Anaïs Hayat, Laure Foyart, Manon Baudin) pour la réalisation de ce projet.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADEME, 2016 - Les écosystèmes : Eléments d'analyse thématiques et techniques, complément du Guide de l'AEU2. Groupe Moniteur (Éditions du Moniteur), Antony, ISBN : 978-2-281-14005-7. 55 p.
- Aguilera G., Ekroos J., Persson A.S., Pettersson L.B., Öckinger E., 2019 - Intensive management reduces butterfly diversity over time in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, 22(2), 335-344.
- Auclerc A., Blanchart A., Vincent Q., 2019 - Jardibiodiv, un outil de sciences participatives sur la biodiversité des sols urbains. *Revue Étude et Gestion des Sols* 26, 195-209.
- Auclerc A., Ponge J.-F., Barot S., Dubs F., 2009 - Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1596-1604.
- Bardgett R.D., 2002 - Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology (Jena, Germany)* 105, 367-374.
- Barot S., Abbadie L., Auclerc A., Barthélémy C., Bérille E., Billet P., Clergeau P., Consoles J.N., Deschamp-Cottin M., David A., Devigne C., Dham V., Dusza Y., Gaillard A., Gonzalez E., Hédont M., Labarraque D., le Bastard A.M., Morel J.L., Petit-Berghem Y., Rémy E., Rochelle-Newall E., Veyrières M., 2019 - Urban ecology, stakeholders and the future of ecology. *Science of the Total Environment* 667, 475-484.

- Berg M.P., 2012 - Patterns of biodiversity at fine and small spatial scales. Soil ecology and ecosystem services 136-152.
- Blanchart A., Séré G., Cherel J., Warot G., Stas M., Consaes J.N., Schwartz C., 2017 - Contribution des sols à la production de services écosystémiques en milieu urbain-une revue. Environnement Urbain/Urban Environment, (Volume 11 - URL : <http://journals.openedition.org/eue/1809>).
- Blanchart A., 2018 - Vers une prise en compte des potentialités des sols dans la planification territoriale et l'urbanisme opérationnel. Thèse de doctorat- Université de Lorraine. 380 p.
- Blanchart E., Brown G.G., Chernyanskii S.S., Deleporte P., Feller C., Goulet F., 2005 - Perception et popularité des vers de terre avant et après Darwin.
- Bolger D.T., Suarez A.V., Crooks K.R., Morrison S.A., Case T.J., 2000 - Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. Ecological Applications, 10(4), 1230-1248.
- Bray N., Wickings K., 2019 - The roles of invertebrates in the urban soil microbiome. Frontiers in Ecology and Evolution, 359.
- Byrne L.B., 2007 - Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. Urban Ecosystems 10, 255-274.
- Carpenter D., Hammond P.M., Sherlock E., Lidgett A., Leigh K., Eggleton P., 2012 - Biodiversity of soil macrofauna in the New Forest: A benchmark study across a national park landscape. Biodiversity and Conservation 21, 3385-3410.
- Chalot R., 2016 - La Trame Brune. <https://www.habitatqualitedevie.fr/inspirations/la-trame-brune/>.
- Clergeau P., 2007 - Une écologie du paysage urbain. Editions Apogée, 137 p.
- Cole L., Bradford M.A., Shaw P.J.A., Bardgett R.D., 2006 - The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate grassland-A case study. Applied Soil Ecology 33,186-198.
- Cormier L., Lajarte A.B.D., Carcaud N., 2010 - La planification des trames vertes, du global au local : réalités et limites, Cyberge: European Journal of Geography [En ligne], Aménagement, Urbanisme, document 504, URL : <http://journals.openedition.org/cyberge/23187>.
- Couvet D., Vandevelde J.-C., 2014) Biodiversité ordinaire: des enjeux écologiques au consensus social. In book : La biodiversité en question. Enjeux philosophiques, éthiques et scientifiques. Editions Matériologiques, Casetta E., Delord J. DOI : 10.3917/edmat.delor.2014.01.0181
- Doledec S., Chessel D., 1994 - Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. Freshwater Biology 31:277-294. Freshwater Biology 31, 277-294.
- Dray S., Dufour A.B., 2007 - The ade4 Package: Implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software 22, 1-20.
- Emelianoff C., 2007 - La ville durable : l'hypothèse d'un tournant urbanistique en Europe. L'Information géographique, vol. 71, no. 3, 48-65.
- Escofier-Cordier B., 1965 - Analyse des correspondances. Thèse de doctorat, Faculté des sciences de Rennes, dans Les Cahiers du bureau universitaire de recherche opérationnelle, 196.
- Forbes E., 2019 - Utilising the patchy distribution of slugs to optimise targeting of control; improved sustainability through precision application., Doctoral dissertation, Harper Adams University. 197.
- Franin K., Kuštera G., Šišeta F., 2016 - Fauna of ground-dwelling arthropods in vineyards of Zadar County (Croatia - Poljoprivreda, 22(2), 50-56.
- FRB, 2018 - Groupe de travail Écologie et sociétés urbaines. BiodiverCité, richesse et enjeux de la recherche sur la biodiversité en ville. Paris, France: FRB, 56 p. ISBN 979-10-91015-36-3
- Galkowski C., Lebas C., Wegnez P., Blatrix R., 2013) Fourmis de France, de Belgique et du Luxembourg. Delachaux et Niestlé. ISBN : 978-2-603-01899-6, 287 p.
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M., Roumet C., 2004 - Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85, 2630-2637.
- Geoffroy J.J., 1992 - Clés d'identification des classes de Myriapodes et des ordres de Chilopodes fréquents dans le sol et ses annexes (Myriapoda ; Chilopoda - Millepattia 1: 23-37.
- Geoffroy J.J., 1993 - Clés d'identification des ordres de diplopodes fréquents dans le sol (Myriapoda ; Diplopoda - Millepattia 2: 4-28.
- Gobat J.-M., Aragno M., Matthey W., 2010 - Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols, 3<sup>e</sup> édition (Vol. 14 - ed. PPUR Presses polytechniques. 819.
- Guernion M., Hoeffner K., Guillocheau S., Hotte H., Cylly D., Piron D., Cluzeau D., Hervé M., Nicolai A., Pérès G., 2017 - When citizens and scientists work together: a french collaborative science network on earthworms communities distribution, in: EGU General Assembly Conference Abstracts. 13543.
- Guilland C., Maron P.A., Damas O., Ranjard L., 2018 - Biodiversity of urban soils for sustainable cities. Environmental Chemistry Letters 16, 1267-1282.
- Hedde M., Nahmani J., Séré G., Auclerc A., Cortet J., 2019 - Early colonisation of constructed technosols by macro-invertebrates. Journal of Soils and Sediments, 19(8), 3193-3203.
- Hedde M., van Oort F., Lamy I., 2012 - Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. Environmental Pollution 164, 59-65.
- Hopkin S.P., 1991 - A Key to the [37 Species of] Woodlice of Britain and Ireland. Field Studies (United Kingdom) 7(4): 599-650.
- Hornung E., Szlavecz K., Dombos M., (2015 - Demography of some non-native isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in a Mid-Atlantic forest, USA. ZooKeys 2015, 127-143.
- Hothorn T., Zeileis A., Farebrother R.W., Cummins C., Millo G., Mitchell D., 2015 - lmtest: Testing linear regression models. R package version 0.9-34.
- Ineris (2020 - Arrêté du 15/09/20 modifiant l'arrêté du 8 janvier 1998 fixant les prescriptions techniques applicables aux épandages de boues sur les sols agricoles pris en application du décret n° 97-1133 du 8 décembre 1997 relatif à l'épandage des boues issues du traitement des eaux usées
- ISO 10390, 1994 - Qualité du sol - Détermination du pH.
- ISO 10693, 1995 - Qualité du sol - Détermination de la teneur en carbonate - Méthode volumétrique
- ISO 10694, 1995 - Qualité du sol - Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire -
- ISO 22036, 2008 - Qualité du sol - Dosage des éléments traces dans des extraits de sol par spectrométrie d'émission atomique avec plasma induit par haute fréquence (ICP-AES).
- Joimel S., Schwartz C., Hedde M., Kiyota S., Krogh P.H., Nahmani J., Pérès G., Vergnes A., Cortet J., 2017 - Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. Science of the Total Environment 584-585, 614-621.
- Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability, European atlas of soil biodiversity, Jeffery, S.(editor), Gardi, C.(editor), Jones, A.(editor), Publications Office, 2010, <https://data.europa.eu/doi/10.2788/94222>
- Kruess A., Tscharntke T., 1994 - Habitat fragmentation, species loss, and biological control. Science, 264(5165), 1581-1584.
- Lahati B.K., Ladjinga E. 2021. Soil Macrofauna Diversity in Organic and Conventional Vegetable Fields in Ternate City. Techno: Jurnal Penilitian, 10(1), 44-53.
- Larrieu L., 2014 - Les dendro-microhabitats : facteurs clés de leur occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relations avec la biodiversité taxonomique (Doctoral dissertation. Université de Toulouse) 333 p.
- Laška V., Kopecký O., Růžička V., Mikula J., Věle A., Šarapatka B., Tuf I.H., 2011 - Vertical distribution of spiders in soil. The Journal of Arachnology, 39(3), 393-398.

- Lucisine P., Lecerf A., Danger M., Felten V., Aran D., Auclerc A., Gross E.M., Huot H., Morel J.-L., Muller S., Nahmani J., Maunoury-Danger F., 2015 - Litter chemistry prevails over litter consumers in mediating effects of past steel industry activities on leaf litter decomposition. *Science of The Total Environment* 537, 213-224.
- Madre F., Vergnes A., Machon N., Clergeau P., 2013 - A comparison of 3 types of green roof as habitats for arthropods. *Ecological Engineering*, 57, 109-117.
- Martins A.L.P., Siqueira G.M., de Moura E.G., Silva R.A., Silva A.J.C., Aguiar A. das C.F., 2018 - Associations Between Different Soil Management Practices, Soil Fauna and Maize Yield. *Journal of Agricultural Science*, 10(9), 333-343.
- Mathieu J., Rossi J.P., Mora P., Lavelle P., Martins P.F.D.S., Rouland C., Grimaldi M., (2005 - Recovery of soil macrofauna communities after forest clearance in Eastern Amazonia, Brazil. *Conservation Biology* 19, 1598-1605.
- McIntyre N.E., Rango J., Fagan W.F., Faeth S.H., 2001 - Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning* 52, 257-274.
- Mignon J., Haubruge É., Francis F., 2016 - Clé d'identification des principales familles d'insectes d'Europe. Presses agronomiques de Gembloux. ISBN: 2870161417. 87p.
- Nahmani J., Rossi J.P., 2003 - Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals. *Comptes Rendus Biologies* 326, 295-303.
- NF T90-350, 2004 - Qualité de l'eau - Détermination de l'indice biologique global normalisé (IBGN)
- NF ISO 11 263, 1995 - Qualité du sol - Dosage du phosphore - Dosage spectrométrique du phosphore soluble dans une solution d'hydrogénocarbonate de sodium.
- NF X 31-003, 1998 - Qualité des sols - Description du sol.
- NF X 31-107, 2003 - Qualité du sol - Détermination de la distribution granulométrique des particules du sol - Méthode à la pipette.
- NF X 31-130, 1999 - Qualité des sols - Méthodes chimiques - Détermination de la capacité d'échange cationique (CEC) et des cations extractibles.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J.-L., de Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandler E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Wall D.H., 2016 - Global soil biodiversity atlas. European Commission. ISBN: 9789279481697. 176 p.
- Paoletti M., Gea O., Longo G., Paoletti M.G., Hassall M., 1999 - Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators, *Ecosystems and Environment*.
- Pérez-Bote J.L., Romero A.J., 2012 - Epigeic soil arthropod abundance under different agricultural land uses. *Spanish Journal of Agricultural Research* 10, 55-61.
- Pey B., Laporte M.A., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., Caro G., Cluzeau D., Cortet J., Decaens T., Dubs F., Joimel S., Guernion M., Briard C., Grumiaux F., Laporte B., Pasquet A., Pelosi C., Pernin C., Ponge J.F., Salmon S., Santorufo L., Hedde M., 2014 - A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches. *PLoS One*. 2014 Oct 13;9(10):e108985.
- Philpott S.M., Cotton J., Bichier P., Friedrich R.L., Moorhead L.C., Uno S., Valdez M., 2014 - Local and landscape drivers of arthropod abundance, richness, and trophic composition in urban habitats. *Urban Ecosystems* 17, 513-532.
- Pinkus-Rendón M.A., León-Cortés J.L., Ibarra-Núñez G., 2006 - Spider diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, Mexico. *Diversity and Distributions* 12, 61-69.
- Pouyat R.V., Szlavecz K., Yesilonis I.D., Groffman P.M., Schwarz K., 2015 - Chemical, Physical, and Biological Characteristics of Urban Soils. pp. 119-152. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr55.c7>
- Pruvost C., Mathieu J., Nunan N., Gigon A., Lerch T.Z., Blouin M., 2020 - Tree growth and macrofauna colonization in Technosols constructed from recycled urban wastes. *Ecological Engineering*, 153, 105886.
- Rousseau L., Fonte S.J., Téllez O., van der Hoek R., Lavelle P., 2013 - Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological Indicators* 27, 71-82.
- Ruiz-Camacho N., 2004 - Mise au point d'un système de bioindication de la qualité du sol base sur l'étude des peuplements de macroinvertebrés., Thèse de Doctorat, Universités Paris 6, 327 p.
- Sattler T., Duelli P., Obrist M.K., Arlettaz R., Moretti M., 2010 - Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landscape Ecology* 25, 941-954.
- Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., Hope D., 2006 - From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 186-191.
- Siegel S., Castellan N.J., 1988 - Non-parametric statistics for the behavioral sciences. *American Journal of Sociology*. Vol. 63, No. 4. 442-443.
- Small E., Sadler J.P., Telfer M., 2006 - Do landscape factors affect brownfield carabid assemblages? *Science of the Total Environment* 360, 205-222.
- Sordello R., 2017 - Pollution lumineuse et trame verte et bleue : vers une trame noire en France ? Territoire en mouvement *Revue de géographie et aménagement*. Territory in movement *Journal of geography and planning*. [En ligne]. 35. URL : <http://journals.openedition.org/item/4381>.
- Uno S., Cotton J., Philpott S.M., 2010 - Diversity, abundance, and species composition of ants in urban green spaces. *Urban Ecosyst* 13, 425-441.
- Unterweger P.A., Klammer J., Unger M., Betz O., 2018 - Insect hibernation on urban green land: a winter-adapted mowing regime as a management tool for insect conservation. *BioRisk*, 13, 1.
- van Nuland M.E., Whitlow W.L., 2014 - Temporal effects on biodiversity and composition of arthropod communities along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems* 17, 1047-1060.
- Villéger S., Mason N.W., Moullot D., 2008 - New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Vincent Q., Auclerc A., Beguiristain T., Leyval C., 2018a - Assessment of derelict soil quality: Abiotic, biotic and functional approaches. *Science of the Total Environment* 613-614, 990-1002.
- Vincent Q., Leyval C., Beguiristain T., Auclerc A., 2018b - Functional structure and composition of Collembola and soil macrofauna communities depend on abiotic parameters in derelict soils. *Applied Soil Ecology*, 130, 259-270.
- Vincent Q., 2018c - Etude des paramètres abiotiques, biotiques et fonctionnels, et de leurs interactions dans des sols délaissés - Thèse de doctorat. Université de Lorraine) 301 p.
- Wall D.H., Nielsen U.N., Six J., 2015 - Soil biodiversity and human health. *Nature* 528, 69-76.
- Warburg M.R., Hornung E., 1999 - Diversity of terrestrial isopod species along a transect. *Biodiversity and Conservation* 8, 1469-1478.

# Méta-analyse sur l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol

A. Christel<sub>(1,2)</sub>, P.-A. Maron<sub>(2)</sub> et L. Ranjard<sub>(2\*)</sub>

1) AgroParisTech, 75732 Paris, France

2) Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 21000 Dijon, France

\* Auteur correspondant : lionel.ranjard@inrae.fr

## RÉSUMÉ

Le modèle d'agriculture productiviste, développé après la seconde guerre mondiale, a permis d'augmenter les rendements de façon à répondre à la demande alimentaire croissante mais il a aussi profondément affecté les propriétés physico-chimiques des sols et leur biodiversité. Pour réduire l'empreinte environnementale de l'agriculture conventionnelle et intensive, les acteurs du monde agricole ont développé des modes de production alternatifs comme l'agriculture biologique (AB), la biodynamie (ABD) ou l'agriculture de conservation (ACS) qui visent tous à améliorer la qualité physico-chimique et biologique des sols. Si de nombreuses publications et synthèses bibliographiques ont évalué l'impact des pratiques culturales sur la qualité biologique du sol, peu ont considéré l'évaluation systémique de l'impact des modes de production agricole. Ici, nous avons mené la première synthèse bibliographique internationale qui évalue l'impact de quatre modes de production sur la qualité écologique du sol grâce à des indicateurs ciblant les grands groupes d'organismes vivants. Cette étude montre tout d'abord que les modes de production conventionnel, AB et ABD sont les plus étudiés et comparés entre eux alors que l'ACS est peu étudié. Les tendances observées indiquent une amélioration d'environ 70 % des bioindicateurs biologiques en ABD et AB par rapport à l'agriculture conventionnelle. L'ABD montre une amélioration pour 43 % des bioindicateurs en comparaison avec l'AB. De son côté, l'ACS apparaît plus vertueux que l'agriculture conventionnelle pour 57 % des indicateurs mesurés. L'ABD représente

Comment citer cet article :

Christel A., Maron P.-A. et L. Ranjard L.,  
2022 - Méta-analyse sur l'impact des modes de  
production agricole sur la qualité écologique du  
sol - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 117-144

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/>

donc le mode de production le plus vertueux, suivi de l'AB et l'ACS et enfin de l'agriculture conventionnelle, pour la qualité écologique du sol. L'analyse fine des pratiques culturales montre que la fertilisation organique et l'allongement de la rotation sont les pratiques les plus favorables alors que l'application des produits phyto-pharmaceutiques et le travail du sol sont les plus délétères. Cette synthèse permet aussi de pointer le manque d'études sur l'ACS ainsi que sur certains bioindicateurs de la faune du sol. Elle permet donc d'identifier les pistes de recherche pour l'identification des modes de production les plus vertueux et innovants et ainsi orienter les décisions politiques et le conseil agricole dans le sens de la transition agroécologique.

### Mots-clés

Agroécologie, biodiversité, mode de production, pratique culturale

### SUMMARY

#### **IMPACT OF FARMING SYSTEMS ON SOIL ECOLOGICAL QUALITY: A meta analysis**

*Productivist model implemented after the second world war succeeded in improving production to meet growing demands for food, but it also deeply affected the soil physicochemical properties, as well as of above-ground and below-ground biodiversity. Alternative farming systems like organic farming, biodynamic farming and soil conservation farming are developing, all aiming at improving the soil ecological quality to enhance the sustainability of the farming system. Although numerous publications have evaluated the impact of agricultural practices on the soil ecological quality, to date no review has addressed the impact of the different farming systems as a whole. Here, we carried out the first bibliographical review on the impact of four international farming systems on soil biodiversity by focusing on the main groups of living organisms. By compiling and synthesizing about 100 scientific publications, we evidenced that the conventional, organic, and biodynamic systems are the most widely studied and compared ones, whereas soil conservation farming is poorly studied. Observed trends show that soil biological indicators are improved by ca. 70% in organic farming and biodynamic farming relative to conventional farming. Forty-three percent of the soil bioindicators are improved in biodynamic farming relatively to organic farming. Soil conservation farming scores better than conventional farming for 57% of the indicators. Therefore, biodynamic farming represents the highest soil ecological quality, followed by organic farming, soil conservation farming and, last, conventional farming. A detailed analysis indicates that organic fertilization and longer crop rotations are the most favourable practices, whereas pesticides and soil tillage are the most deleterious ones. The review also evidences a lack of studies on soil conservation farming and on bioindicators of the soil fauna. It points the strategic topics that further research should tackle to identify the best practices and farming systems to progress on the path of the agroecological transition.*

### Key-words

Agroecology, biodiversity, farming practice, farming system, indicator, soil

### RESUMEN

#### **META-ANÁLISIS SOBRE EL IMPACTO DE LOS MODOS DE PRODUCCIÓN AGRÍCOLA SOBRE LA CALIDAD ECOLÓGICA DEL SUELO**

*El modelo de agricultura productivista, desarrollado después de la segunda guerra mundial, permitió aumentar los rendimientos para contestar a la creciente demanda alimentaria, pero también afectó profundamente las propiedades fisicoquímicas de los suelos y su biodiversidad. Para reducir la huella medioambiental de la agricultura convencional e intensiva, los actores del mundo agrícola desarrollaron modos de producción alternativos como la agricultura orgánica (AB), la biodinámica (ABD) o la agricultura de conservación (ACS), todos ellos destinados a mejorar la calidad fisicoquímica y biológica de los suelos. Si muchas publicaciones y síntesis bibliográficas evaluaron el impacto de las prácticas de cultivo en la calidad biológica del suelo, pocas consideraron la evaluación sistémica de los efectos de los métodos de producción agrícola. Aquí realizamos la primera síntesis bibliográfica internacional que evalúa el impacto de cuatro modos de producción en la calidad ecológica del suelo a través de indicadores dirigidos a grandes grupos de organismos vivos. Este estudio muestra, en primer lugar, que los métodos de producción convencional, AB y ABD son los más estudiados y comparados entre sí, mientras que la ACS está poco estudiada. Las tendencias observadas indican una mejora de aproximadamente el 70% de los bioindicadores biológicos en ABD y AB en comparación con la agricultura convencional. La ABD muestra una mejoría del 43% en los bioindicadores en comparación con la AB. Por su parte, la ACS parece más virtuosa que la agricultura convencional en el 57% de los indicadores medidos. La ABD representa pues el modo de producción más virtuoso, seguido por la AB y la ACS y, por último, por la agricultura convencional, para la calidad ecológica del suelo. El cuidadoso análisis de las prácticas de cultivo muestra que la fertilización orgánica y el*

*alargamiento de la rotación son las prácticas más favorables, mientras que la aplicación de productos fitosanitarios y el trabajo del suelo son las más perjudiciales. Esta síntesis permite también señalar la falta de estudios sobre la ACS así como sobre algunos bioindicadores de la fauna del suelo. Por lo tanto, permite identificar las pistas de investigación para la identificación de los modos de producción más virtuosos e innovadores y así orientar las decisiones políticas y el asesoramiento agrícola en el sentido de la transición agroecológica.*

### **Palabras clave**

*Agroecología, biodiversidad, modo de producción, práctica de cultivo*

## **INTRODUCTION**

Aujourd'hui, l'un des principaux défis pour l'agriculture est d'assurer la sécurité alimentaire pour une population mondiale croissante tout en préservant la qualité environnementale. Le modèle productiviste, développé après la seconde guerre mondiale, a permis d'augmenter les rendements de façon à répondre à la demande alimentaire croissante mais il a aussi profondément affecté les propriétés physico-chimiques des sols et leur biodiversité (Giller *et al.*, 1998; Thiele-Bruhn *et al.*, 2012) en raison de l'utilisation massive des produits chimiques de synthèse et de l'intensité du travail du sol (Tsiafouli *et al.*, 2015). Depuis les années 60-70, une volonté accrue d'appliquer les concepts de l'écologie à l'agriculture a permis l'émergence de l'agroécologie comme nouveau cadre conceptuel et technique pour le développement d'une agriculture durable (Francis *et al.*, 2003; Hazell et Wood, 2008). Il s'agit notamment de limiter l'utilisation des intrants et de s'appuyer sur les fonctionnalités des écosystèmes qui découlent pour grande partie de leur biodiversité (Francis, 2015). L'agriculture met en œuvre la transition agroécologique en adoptant de nouvelles pratiques : réduction de l'utilisation des produits chimiques de synthèse pour la fertilisation et la production des cultures, utilisation des auxiliaires pour la protection des cultures, réduction de la fréquence et de la profondeur du travail du sol et diversification de la rotation (*figure 1*). Des modes de production alternatifs à l'agriculture conventionnelle, comme l'agriculture biodynamique (ABD), l'agriculture biologique (AB) et l'agriculture de conservation des sols (ACS) misent ainsi sur différents leviers agronomiques pour limiter le recours aux intrants chimiques et les perturbations faites aux écosystèmes, et notamment à l'écosystème sol (Garnett *et al.*, 2013; Boeraeve *et al.*, 2020). En effet, les cahiers des charges de ces modes de production ont pour point commun de mettre en avant le besoin de préservation de la qualité du sol. Toutefois, ces cahiers des charges reposent sur des obligations de moyens et ne fixent pas d'objectifs en termes de résultats. En conséquence, les bénéfices induits pour la qualité écologique du sol ne peuvent être systématiquement assurés. À l'heure de la transition agroéco-

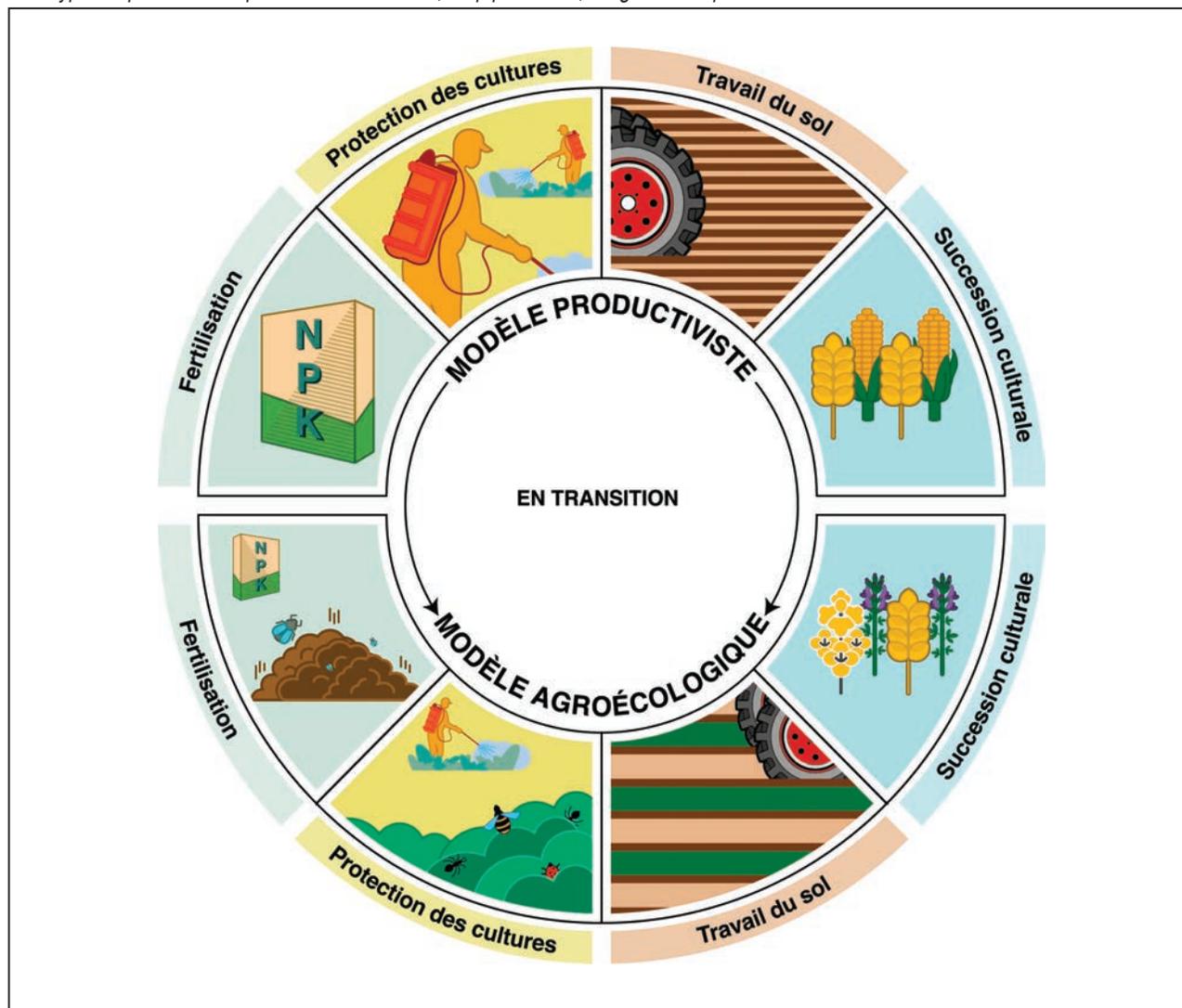
logique, il apparaît donc nécessaire d'objectiver sur une base scientifique l'impact et la résultante de ces différents modes de production sur la qualité écologique du sol.

La qualité écologique du sol – que nous définissons comme la capacité d'un sol à accueillir une grande quantité et diversité d'organismes vivants en interactions et impliqués dans son fonctionnement (Karimi *et al.*, 2020) – est étudiée intensément depuis deux décennies grâce au développement d'outils modernes de recherche qui permettent aujourd'hui de faire des diagnostics robustes (Cortet *et al.*, 1999; Ferris *et al.*, 2001; Bouchez *et al.*, 2016; Stone *et al.*, 2016; Moura et Franzener, 2017; Gao, 2019; Djemiel et Terrat, 2019; Maron et Ranjard, 2019). Ces outils et les travaux associés ont permis d'acquérir de solides connaissances sur l'impact des pratiques culturales (Bouchez *et al.*, 2016; Karimi *et al.*, 2020). Cependant, l'effet propre d'une pratique ne présage pas de l'impact de la combinaison de pratiques qui constituent les itinéraires techniques au sein des exploitations agricoles. Des phénomènes de compensation ou de synergies peuvent en effet s'opérer lorsque les pratiques sont combinées. Or, comme démontré par Rillig et Lehman (2019), étudier l'impact de toutes les combinaisons de pratiques culturales exigerait de couvrir plus de 100000 combinaisons possibles et ceci dans différentes conditions pédoclimatiques. Pour objectiver l'impact systémique des productions agricoles sur la qualité écologique du sol, il apparaît alors pertinent de s'intéresser aux modes de production agricole (conventionnel, biologique, biodynamie, conservation...).

Dans ce contexte, l'objectif de cette méta-analyse est de collecter et de synthétiser pour la première fois les données issues de la littérature scientifique internationale pour évaluer l'impact des différents modes de production agricole sur la qualité écologique du sol. Pour atteindre cet objectif, nous avons analysé les résultats extraits d'une centaine d'articles scientifiques publiés depuis les années 2000, en intégrant tous les systèmes de production et tous les indicateurs de biodiversité considérés comme opérationnels (microorganismes, faune du sol, activité biologique...). Une analyse bibliométrique du corpus d'articles nous a permis de définir la distribution spatiale et temporelle des résultats obtenus au niveau international. Une synthèse bibliographique

**Figure 1** : Evolution des pratiques culturales selon la transition du modèle historique productiviste vers le modèle agroécologique. Quatre types de pratiques sont présentés : fertilisation, protection des cultures, travail du sol et succession culturale.

**Figure 1**: Evolution of agricultural practices according to the transition from the productivist historical model to the agroecological model. Four types of practices are presented: fertilization, crop protection, tillage and crop rotation.



des articles nous a permis d'évaluer et de hiérarchiser l'impact des différents modes de production agricole sur la qualité écologique du sol. L'interprétation de cette hiérarchie a été faite au regard des différences de pratiques culturales qui distinguent les modes de production, en se basant sur la connaissance de leur impact positif ou négatif sur la qualité biologique des sols. Enfin, l'analyse du manque de connaissances sur certains modes de production ou bioindicateurs de la qualité du sol nous a permis de proposer des pistes de recherche prioritaires dans le but d'augmenter la généralité des tendances observées et la rigueur des conclusions émises. L'enjeu est de parvenir à terme à proposer aux politiques publiques et au conseil agricole des pistes robustes pour développer la transition agroécologique.

La version anglaise de cet article est publiée dans la revue *Environmental Chemistry Letters* (Christel *et al.*, 2020).

## LES MODES DE PRODUCTION AGRICOLE

Il y a quatre grands modes de production à l'échelle internationale : l'agriculture conventionnelle (Conv.), l'agriculture de conservation des sols (ACS), l'agriculture biologique (AB) et l'agriculture biodynamique (ABD). À l'échelle française, d'autres modes de production sont apparus ces dernières années

comme HVE, Terravitis... Ces modes de production n'ayant aucun équivalent à l'échelle internationale et la bibliographie s'y intéressant étant très faible, ils n'ont pas été pris en compte dans cette méta-analyse internationale.

## Historique et principes fondateurs des modes de production

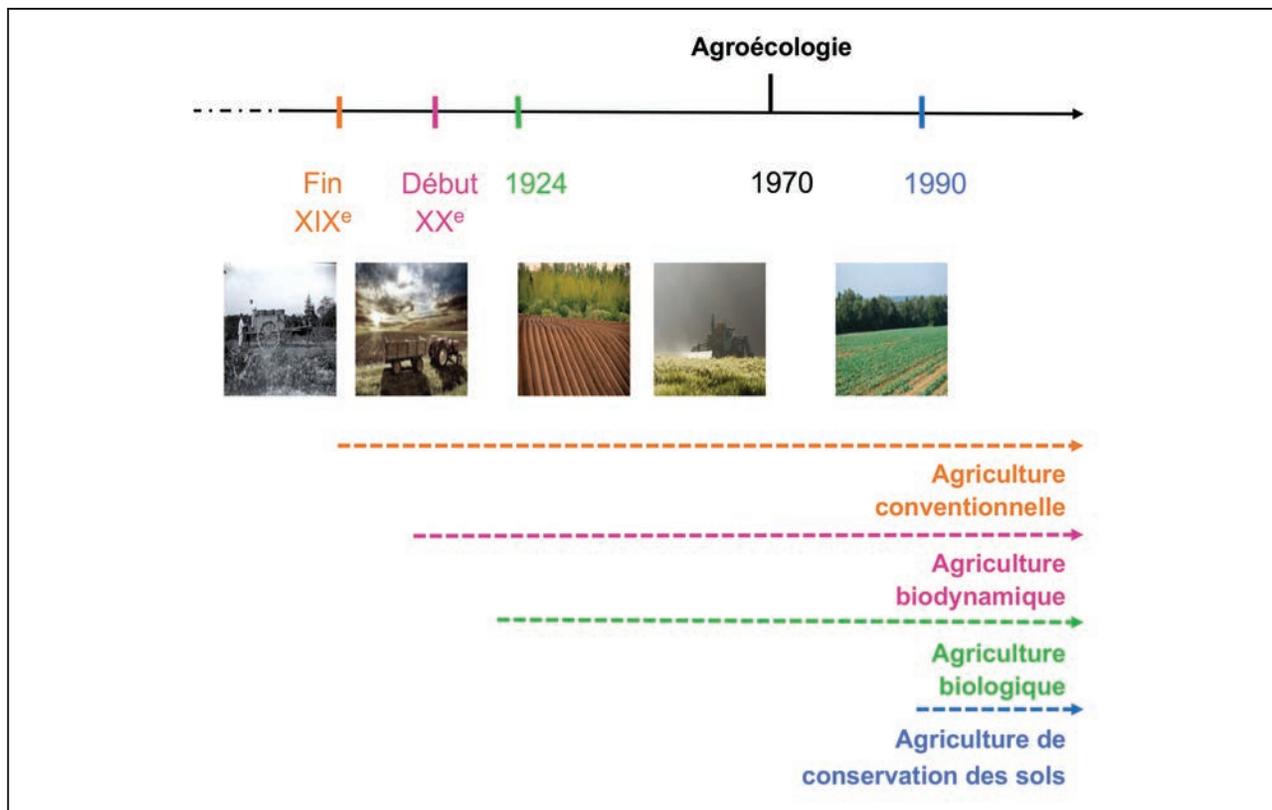
L'agriculture conventionnelle est issue de la modernisation de l'agriculture initiée pendant la révolution industrielle de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle (*figure 2*). Elle fournit aujourd'hui plus de 95 % de l'alimentation mondiale et se caractérise par une forte utilisation des intrants issus de la chimie de synthèse associée à une mécanisation intensive qui a progressivement remplacé la traction animale et la main-d'œuvre agricole (Lernoud et Willer, 2017). Ce mode de production a été rapidement remis en cause dès le début du XX<sup>e</sup> siècle avec le lancement d'un mouvement opposé à l'utilisation des intrants issus de la chimie de synthèse en Allemagne, en Angleterre, au Danemark, aux Pays-Bas et en Suisse (Paull, 2011) (*figure 2*). Il a donné naissance au mode de production biodynamique, approche holistique

de la nature, dont les principes reposent sur une articulation entre le respect des cycles de végétation et le fonctionnement biologique des sols. Peu de temps après et dans la lignée de cette mouvance, Rudolf Steiner a introduit en 1924 dans « le cours aux agriculteurs » prononcé en Allemagne, le mode de production biologique basé sur l'optimisation des ressources naturelles (*figure 2*). Après la seconde guerre mondiale, Eve Balfour avec le livre *The living soil* paru en 1943 a contribué à l'émergence de l'agriculture biologique et à sa diffusion auprès du grand public (Gill, 2010).

En 1965, l'écologue et zootechnicien Allemand Tischler W. publia ce qui est sans doute le premier livre intitulé « agroécologie » (Wezel *et al.*, 2009). Il faut toutefois attendre les années 80-90 pour voir démarrer véritablement une dynamique sur la transition agroécologique (*figure 2*). Ceci se traduit par une mobilisation des acteurs du secteur agricole pour concevoir des façons de produire sans nuire à l'environnement. Les modes de production alternatifs anciens tels que l'agriculture biologique et l'agriculture biodynamique connaissent alors une augmentation de leurs surfaces mondiales. Depuis les années 2000, la surface en agriculture biologique a augmenté de 533 % (Lernoud et Willer, 2017) et la surface ayant la cer-

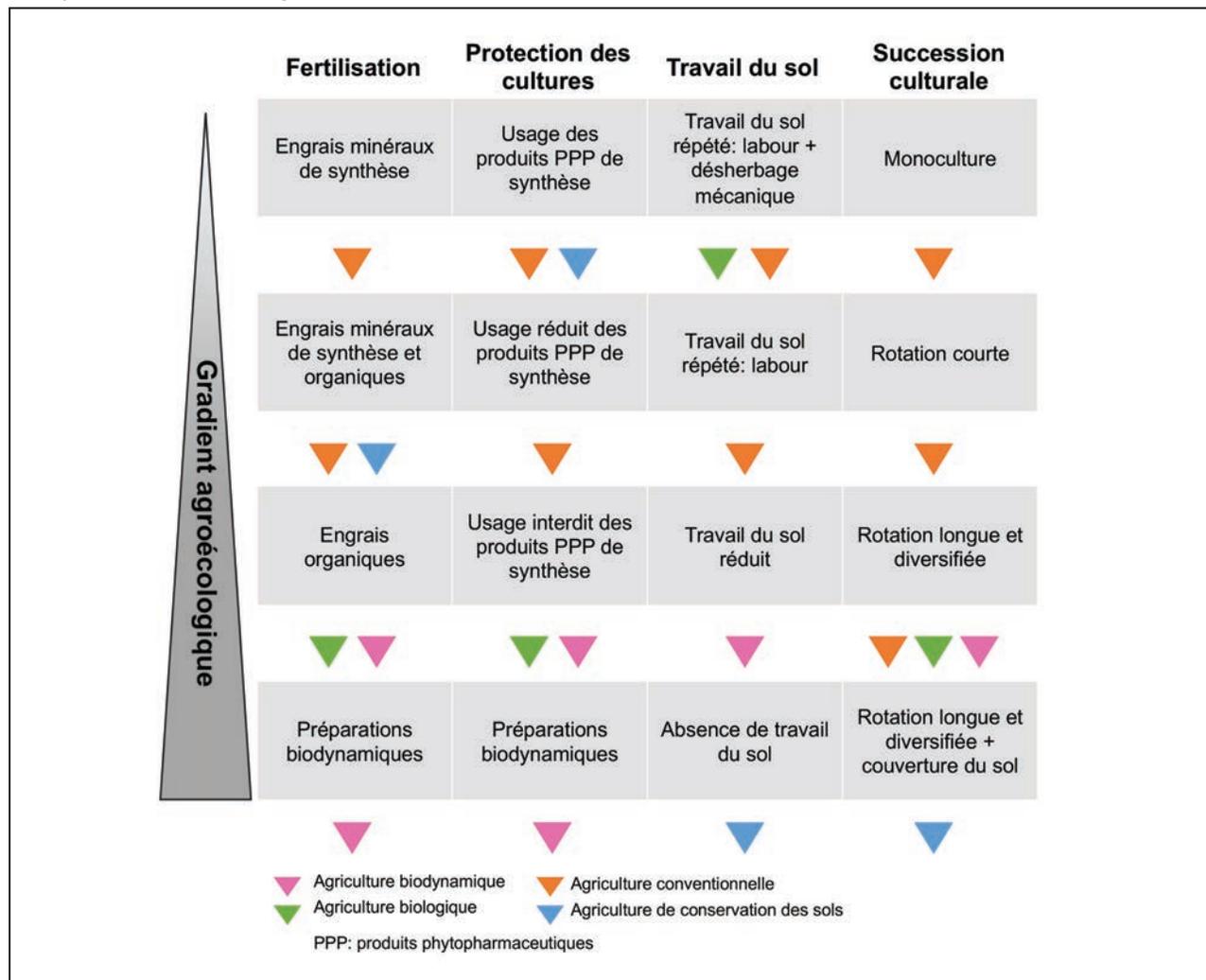
**Figure 2 :** Evénements historiques fondateurs des trois modes de production alternatifs à l'agriculture conventionnelle étudiés dans la revue : agriculture biologique, agriculture biodynamique et agriculture de conservation des sols.

**Figure 2:** Historical founding events of the three alternative farming systems to conventional farming studied in the present review: organic farming, biodynamic farming, and soil conservation farming.



**Figure 3 :** Pratiques culturales en fonction du mode de production. En colonne, quatre sous-pratiques sont présentées pour les quatre principales familles de pratiques (fertilisation, protection des cultures, travail du sol, succession culturale). Les sous-pratiques mises en œuvre dans un mode de production sont indiquées par un triangle coloré. Si une pratique principale est mise en œuvre par différentes sous-pratiques dans le mode de production, la colonne contient plusieurs triangles d'une même couleur. Pour exemple, l'agriculture conventionnelle peut mettre en œuvre deux sous-pratiques pour la fertilisation : utilisation uniquement des engrais minéraux de synthèse ou utilisation combinée des engrais minéraux de synthèse et des engrais organiques.

**Figure 3:** Agricultural practices according to the farming system. In column, four sub-practices are presented for the main practices (fertilization, crop protection, tillage, crop rotation). The sub-practices implemented in each farming system are indicated by a colored triangle. If a main practice is implemented by different sub-practices in a farming system, the column contains several triangles of a same color. As an example, conventional farming can use two sub-practices for fertilization: use of only synthetic chemical fertilization or use of both synthetic chemical and organic fertilization.



tification Demeter a doublé (Willer *et al.*, 2020). De nouveaux modes de production sont également investis à différentes échelles territoriales. L'agriculture de conservation des sols (ACS) s'inscrit dans un cadre de définition donné par la FAO depuis les années 90 et satisfait à trois principes : réduction du travail du sol, couverture du sol (morte ou vivante) et allongement des rotations (*figure 2*) (FAO, 2010). Historiquement, ces pratiques ont été développées en réponse aux problématiques

d'érosion rencontrées aux États-Unis dans les années trente et le phénomène de « Dust bowls ». Depuis plus de 20 ans, ce mode de production, implanté à grande échelle aux États-Unis et en Amérique du Sud, se développe aussi en Europe.

## Pratiques culturales et spécificités des modes de production

Les quatre modes de production agricole diffèrent par des pratiques spécifiques regroupées en quatre domaines : la fertilisation, la protection des cultures, le travail du sol et la succession culturale. La *figure 3* présente les pratiques culturales mises en œuvre de façon distincte au sein des itinéraires techniques des différents modes de production étudiés.

En agriculture conventionnelle et en agriculture de conservation des sols, la fertilisation, à base d'engrais minéraux de synthèse, peut être complétée par des amendements organiques. En agriculture biologique et agriculture biodynamique, la fertilisation se fait exclusivement par l'apport de matière organique (composts, engrais vert, fumiers de ferme) (EU Regulation, 2018). En plus, l'agriculture biodynamique utilise des préparations spécifiques pour intensifier les interactions au sein du sol, entre le sol et les plantes ou, de façon plus vaste, entre ces éléments et le système solaire (Demeter International, 2020). Ces préparations sont pulvérisées sur le sol, sur les plantes ou sur le compost.

L'agriculture conventionnelle et l'agriculture de conservation des sols autorisent l'utilisation de produits issus de la chimie de synthèse pour la protection des cultures, mais les doses et fréquences d'application diffèrent entre ces modes de production. En agriculture biologique et agriculture biodynamique, les produits issus de la chimie de synthèse sont interdits, le cuivre et le soufre sont utilisés comme seuls moyens naturels de protection chimique des cultures (EU Regulation, 2018 ; Demeter National, 2020). Les solutions issues du biocontrôle sont également employées.

En agriculture conventionnelle et en agriculture biologique, le travail du sol intensif est utilisé pour la préparation des semis et dans la lutte contre les adventices. L'agriculture de conservation des sols et l'agriculture biodynamique simplifient à différents degrés le travail du sol (réduction jusqu'à une possible suppression pour l'ACS et simplification pour l'ABD). Ces modes de production privilégient un allongement et une diversification des rotations culturales (FAO, 2010 ; Demeter International, 2020).

## QUALITÉ ÉCOLOGIQUE DU SOL : DÉFINITION, INTÉRÊTS ET OUTILS DE MESURES

### Intérêt des paramètres biologiques des organismes du sol

Le sol représente un véritable réservoir de biodiversité. Un hectare de sol contient 15 tonnes d'organismes soit 1,5 kg d'organismes vivants par mètre carré (Jeffery *et al.*, 2010). À travers leurs activités, les organismes du sol portent des fonctions bio-

logiques clés pour le fonctionnement du sol et agissent sur les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol (Barrios, 2007 ; Bardgett, 2014) (*figure 4*).

Les organismes de la macrofaune, qualifiés d'ingénieurs du sol, sont ainsi capables de transformer physiquement leur environnement sol et ainsi de modifier la dynamique des ressources en eau et en nutriments, ou encore les habitats (Jones *et al.*, 1996). Les vers de terre, invertébrés emblématiques de la faune du sol, ont une activité capitale car ils modifient la composition du sol en recyclant la matière organique et en assurant la formation d'agrégats stables (Bouché, 1972). Leur activité (bioturbation, galeries, rejets) ainsi que celle d'autres macro-invertébrés (termites, fourmis, araignées) contribuent à l'entretien de la porosité du sol et au maintien de sa stabilité structurale. Les organismes de la mésofaune et de la microfaune agissent sur les propriétés chimiques et biologiques du sol car ils participent à la micro-fragmentation et au brassage des matières organiques, à la dispersion et à la régulation de la microflore ou encore à la régulation des populations (van der Putten *et al.*, 2010). Les collemboles, principaux représentants des arthropodes de la mésofaune, se nourrissent de débris végétaux en décomposition et de microorganismes et participent ainsi à la régulation de leurs populations (Gobat *et al.*, 2010).

Les nématodes jouent un rôle important au sein du réseau trophique (Yeates *et al.*, 2008). Ils contribuent au recyclage des nutriments et à la régulation des populations de microorganismes (van der Putten *et al.*, 2010). Les microorganismes (bactéries, archées et champignons) jouent un rôle crucial pour les propriétés chimiques et biologiques du sol. Ils participent au recyclage des nutriments et contribuent ainsi à la biodisponibilité d'éléments essentiels à la production primaire (Gobat *et al.*, 2010). Ils sont par exemple responsables des transformations du cycle de l'azote par fixation de l'azote atmosphérique et par sa minéralisation (Lavelle *et al.*, 2006 ; Maron et Ranjard, 2019). Ils concourent au maintien de la structure du sol et aussi à la préservation d'un bon état sanitaire par dégradation des polluants ou modification de l'espèce chimique des métaux (Maron et Ranjard, 2019).

Toutes ces fonctions biologiques déterminent les fonctions agronomiques du sol, elles-mêmes à l'origine des services écosystémiques de support, de production et de régulation (*figure 4*).

La réactivité précoce des différents groupes d'organismes du sol, couplée à leur implication dans les fonctions essentielles à la performance et la durabilité des productions agricoles, confère aux paramètres biologiques d'abondance, de diversité, et d'activité des organismes du sol un statut d'indicateurs de la qualité écologique du sol. L'évaluation de cette qualité écologique, par le biais d'outils de mesure de ces paramètres d'abondance, de diversité et d'activité des organismes vivants, sert de base pour évaluer l'empreinte environnementale des différents modes de production agricole mais aussi leur durabilité.

## Les Indicateurs de la qualité écologique du sol

La littérature scientifique internationale montre qu'il existe des paramètres biologiques mesurables et utilisables en tant qu'indicateurs de la qualité écologique du sol pour l'ensemble des organismes répartis au sein de la macrofaune, de la mésofaune, de la microfaune et des microorganismes (Stork et Eggleton, 1992; Bardgett et Mcalister, 1999; Bouchez *et al.*, 2016; Stone *et al.*, 2016). L'application de ces outils à différentes échelles spatiales et temporelles, associée à l'usage d'un référentiel d'interprétation, renseigne sur l'évolution de la qualité écologique du sol en fonction des pratiques et des modes de production (Dequiedt *et al.*, 2009; Cluzeau *et al.*, 2012; Hedde, 2012; Karimi *et al.*, 2018). Toutefois, les outils proposés aujourd'hui pour générer des données sur la qualité écologique du sol n'ont pas tous le même niveau d'opérationnalité. L'évolution des outils de biologie moléculaire et de biochimie donne désormais accès à des mesures d'abondance, de diversité et d'activité standardisées et applicables en routine pour les microorganismes (Bouchez *et al.*, 2016; Djemiel et Terrat, 2019). Au contraire, les méthodes de piégeage des organismes de la micro et de la macrofaune mises en place sur le terrain exigent un investissement conséquent en temps et en moyens humains (Cortet et Hedde, 2020).

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Critères de la recherche bibliographique

La recherche bibliographique a été réalisée en utilisant la base de données Web of Science (WoS) de mars à juin 2020. Pour trouver les publications qui comparent l'agriculture conventionnelle et l'agriculture de conservation des sols, la combinaison de mots-clés utilisée était la suivante :

*Soil*

*ET (\*bio\* OU \* diversity OU ecology)*

*ET (conventional PRES DE (farming OU agri\*))*

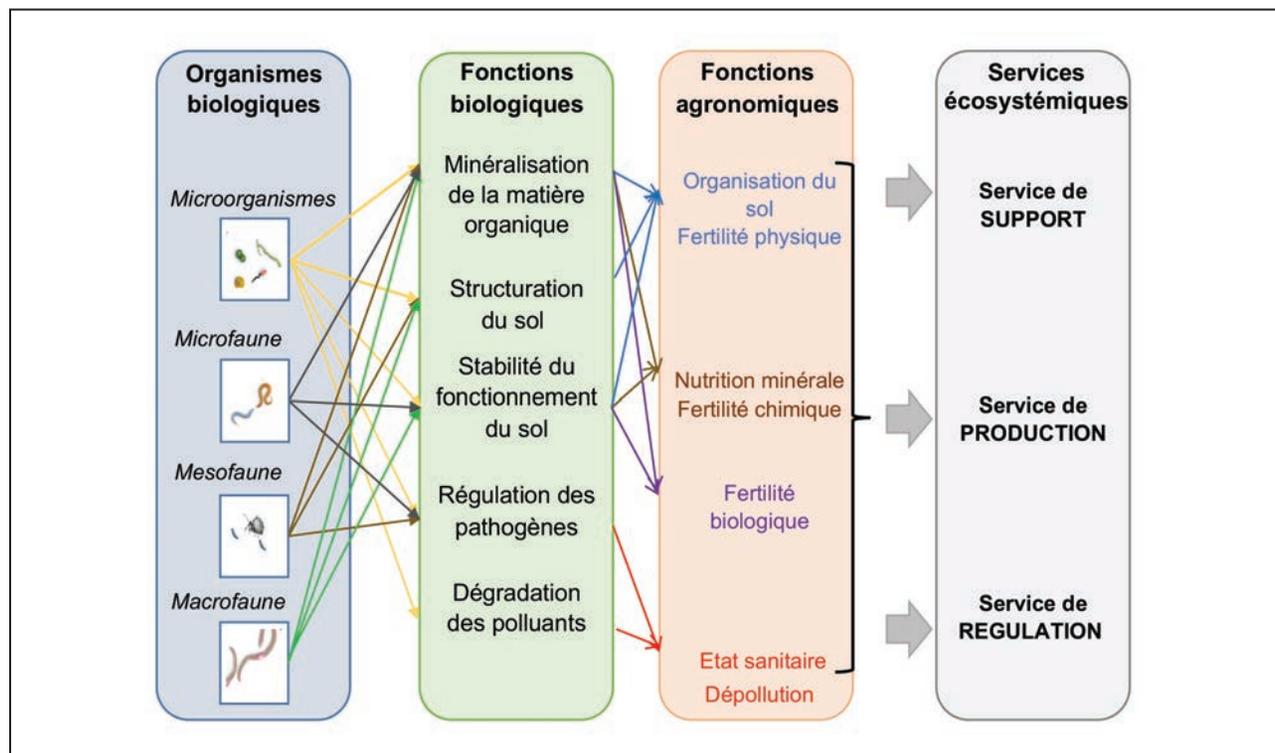
*ET (conservation PRES DE (farming OU agri\*))*

*ET (system OU manage\* OU regime) PAS practice\**

La combinaison a été utilisée pour les six comparaisons étudiées (agriculture conventionnelle/agriculture biologique, agriculture conventionnelle/agriculture biodynamique, agriculture conventionnelle/agriculture de conservation des sols, agriculture biologique/agriculture de conservation des sols, agriculture biologique/agriculture biodynamique) en remplaçant les mots « conventionnel » et « conservation » par les mots-clés appropriés (conventionnel, conservation, biologique et biodynamique). Les opérateurs booléens de l'équation de recherche précisent

**Figure 4** : Lien entre patrimoine biologique, fonctions et services écosystémiques (modifié d'après Maron et Ranjard, 2019).

**Figure 4**: Link between biological heritage, functions, and ecosystem services (modified from Maron et Ranjard, 2019).



l'arrangement des mots-clés à trouver dans les résultats de la recherche : « ET » indique que les mots doivent apparaître simultanément, « OU » indique que l'un des termes au moins doit apparaître, « PRES DE » indique que les mots doivent apparaître selon l'ordre donné et « PAS » indique que le terme doit être exclu des résultats. Le mot avec le signe \* est recherché dans les publications au singulier/pluriel ou avec des préfixes et des suffixes non spécifiés dans l'équation.

Parmi les champs disciplinaires proposés par le WoS, seuls les résultats associés aux champs disciplinaires de la science du sol, de la biologie et de l'écologie ont été retenus. L'étude est limitée temporellement aux travaux publiés à partir de l'année 2000 afin d'avoir une comparaison rigoureuse des résultats. L'année 2000 représente en effet une rupture technologique, avec de fortes évolutions techniques (plan Ecophyto, mécanisation contrôlée, agriculture de précision, lignée végétale, bio-contrôle...) pour les modes de production historiques mis en œuvre avant les années 2000 (Conventionnel, AB, ABD). Les années 2000 correspondent aussi à une forte évolution technologique des outils de mesures de la biologie du sol et au remplacement d'outils obsolètes et moins robustes, notamment pour les microorganismes (Maron *et al.*, 2007).

## Terminologie de l'étude

Les paramètres biologiques sont associés aux mots-clés *soil*, *bio\** ou *diversity\** ou *ecology*. Ils correspondent aux paramètres mesurables des organismes du sol ou de leur communauté (abondance, diversité, activité). Bien que ces paramètres ne soient pas encore validés en tant qu'indicateurs opérationnels de la qualité écologique pour tous les groupes d'organismes du sol (standardisation non aboutie, manque de référentiel d'interprétation), ils sont reconnus comme suffisamment sensibles aux pratiques culturales pour permettre la comparaison des effets des modes de production. Tous les articles utilisés pour la méta-analyse sont listés dans le tableau S1 de la partie information supplémentaire.

## ANALYSE BIBLIOMÉTRIQUE

La recherche bibliographique menée selon les critères précédemment décrits a identifié 423 articles portant sur les modes de production agricole et la qualité écologique du sol. Suite à la lecture de leur résumé, les articles retenus sont ceux qui ont privilégié une vision systémique des modes de production. Les articles qui étudiaient seulement une partie des pratiques spécifiques au mode de production sont exclus (pour exemple, les articles étudiant le semis-direct ou le travail du sol réduit pour l'agriculture de conservation des sols sans intégrer les pratiques de couvert et de rotations sont éliminés). Un tel filtre réduit le corpus pour l'étude bibliographique à environ une centaine

d'articles scientifiques internationaux publiés dans des revues de rang A. Les modes de production les plus référencés sont l'agriculture conventionnelle et l'agriculture biologique avec respectivement 106 et 104 articles. L'agriculture biodynamique vient en troisième position avec 24 articles. L'agriculture de conservation des sols compte seulement 3 articles.

## Dynamique temporelle du corpus d'articles

Depuis 2000, le nombre de publications sur le sujet de l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol augmente (*figure 5*). L'intégration croissante de la composante environnementale au sein des politiques publiques et des enjeux de la recherche pourrait expliquer cette dynamique. La période 2000-2020 est en effet jalonnée d'événements fondateurs de la prise en compte de l'importance de la biodiversité des sols et des services écosystémiques. L'évolution des outils de la recherche en écologie moléculaire pourrait aussi expliquer l'augmentation du nombre de publications sur le sujet.

## Distribution géographique du corpus d'articles

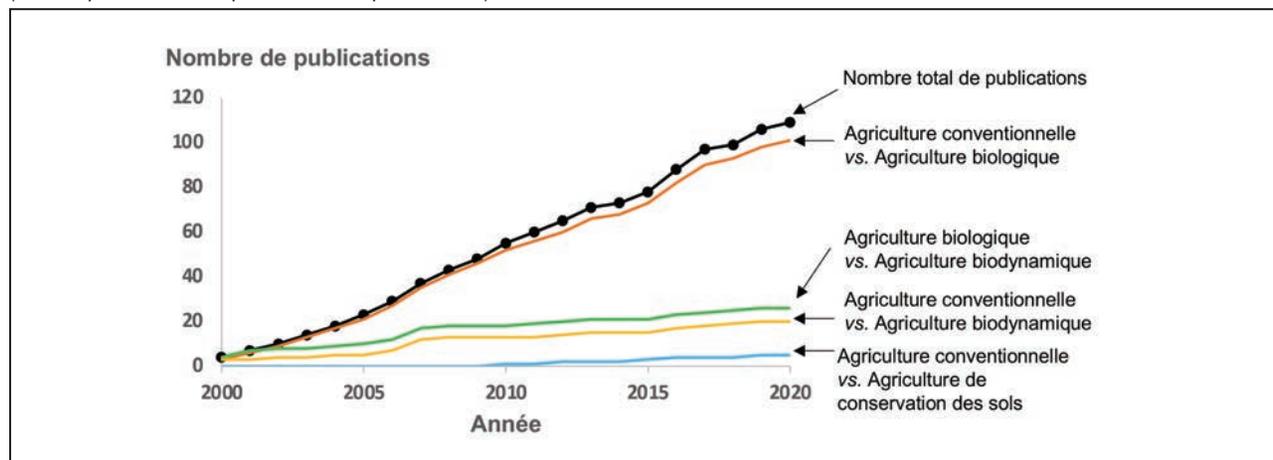
Sur l'ensemble des publications du corpus étudié, la plupart des recherches menées se situent en Amérique du Nord et en Europe (*figure 6*). Les États-Unis comptent le plus grand nombre de sites (20 %). En Europe, qui représente 52 % des sites du corpus, la Suisse arrive en première position avec 14 % en raison du nombre important d'études portant sur un même essai nommé « DOK-trial » et porté par le FiBL (Research Institute of Organic Agriculture). Les sites en Italie représentent 6 % des sites du corpus. Quant aux sites en France et aux Pays-Bas, ils représentent 5 % des sites du corpus. Ce résultat montre un recouvrement entre les pays les plus producteurs de matières agricoles et ceux proposant le plus de sites d'étude, probablement dû à l'importance des enjeux pour la durabilité de l'agriculture dans ces pays.

## IMPACT DES MODES DE PRODUCTION SUR LA QUALITÉ ÉCOLOGIQUE DU SOL

La synthèse scientifique est organisée sur la base de comparaisons entre modes de production. Quatre comparaisons sont présentées : agriculture conventionnelle vs. agriculture biologique, agriculture conventionnelle vs. agriculture biodynamique, agriculture biologique vs. agriculture biodynamique et agriculture conventionnelle vs. agriculture de conservation des sols. Pour chaque comparaison, le bilan des connaissances est présenté sous la forme d'une figure synthétique (*figures 7, 8, 9 et 10*). Le guide de lecture ci-dessous est valable pour les quatre figures.

**Figure 5 :** Nombre cumulé de publications de 2000 à 2020 comparant les modes de production parmi l'ensemble des publications utilisées pour la revue (une publication peut comparer plusieurs couples).

**Figure 5:** Cumulative number of publications over the 2000-2020 comparing farming systems among all the publications of the collection (several pairs were compared in some publications).



La lecture de la figure s'appuie sur deux niveaux de description de la qualité écologique du sol. Le premier niveau de lecture est celui du groupe d'organismes avec sept groupes d'organismes répertoriés: lombrics, macro-arthropodes, micro-arthropodes, nématodes, microorganismes totaux, bactéries, champignons. Le second niveau de lecture est celui des paramètres biologiques des organismes: abondance, diversité et fonction. Les effets sur la qualité écologique du sol du mode de production indiqué sur le cercle extérieur de la figure sont comparés à ceux du mode de production de référence (cercle intérieur) à l'aide de 5 catégories:

- Les résultats des études qui montrent un effet similaire des deux modes de production sont indiqués par des cercles placés sur la ligne médiane (signe =), tracée en rouge.
- Les résultats des études qui montrent un effet positif (ou négatif) d'un mode de production par rapport au mode de production de référence sont indiqués par des cercles placés en première position au-dessus (ou en dessous) de la ligne médiane, signe  $\geq$  (ou signe  $\leq$ ).
- Les résultats des études qui montrent un effet significativement positif (ou négatif) d'un mode de production par rapport au mode de production de référence sont indiqués par des cercles placés en deuxième position au-dessus (ou en dessous) de la ligne médiane, signe  $>$  (ou signe  $<$ ).

Pour chaque catégorie, la taille du cercle renseigne sur la robustesse du résultat, c'est-à-dire du nombre de mesures qui montrent un même effet pour un même système de production: cercle de petite taille pour un nombre de résultats similaires  $< 3$  – cercle de taille moyenne pour un nombre de résultats similaires compris entre 3 et 10 – cercle de grande taille pour un nombre de résultats similaires supérieur à 10.

La couleur du cercle précise le système de production de l'étude (marron = arboriculture, jaune = grande culture, orange = maraîchage, violet = viticulture, vert = prairie).

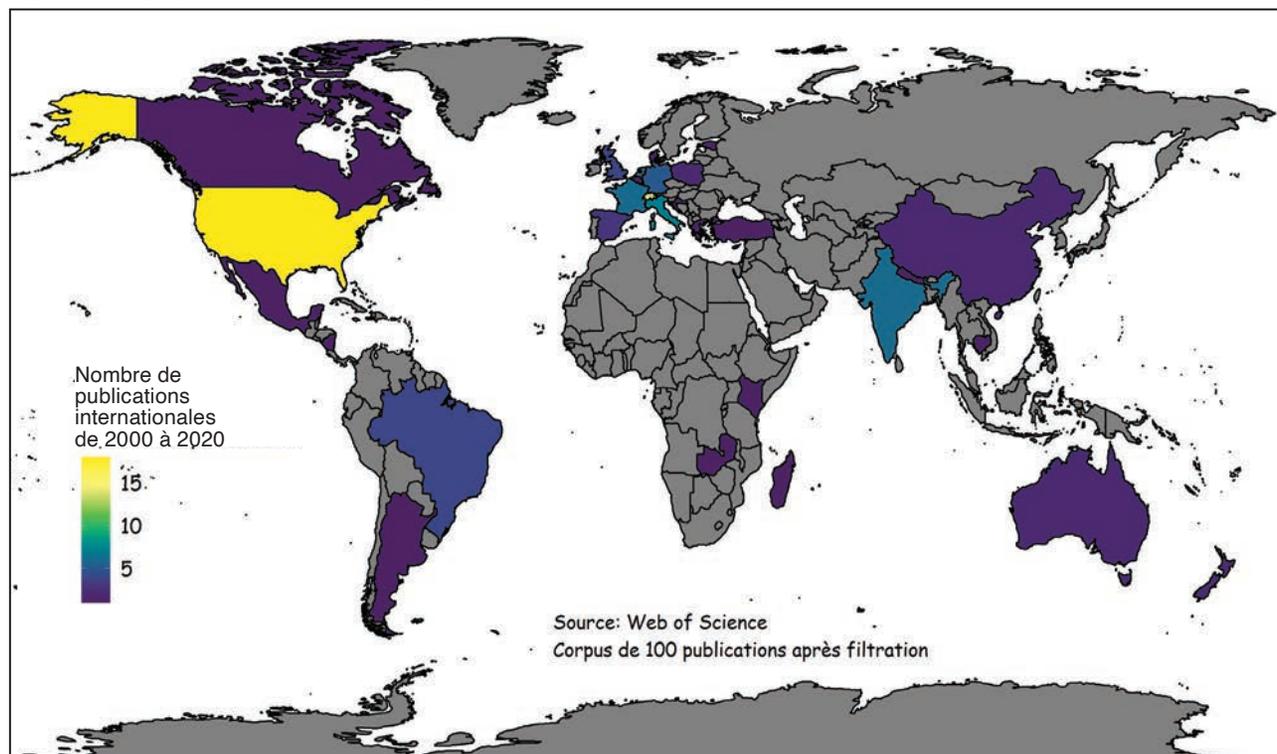
## Comparaison des modes de production agriculture conventionnelle et agriculture biologique

### Bilan écologique pour tous les systèmes de production

L'ensemble des résultats sur les paramètres biologiques obtenus pour la comparaison du mode de production conventionnel (cercle intérieur) et biologique (cercle extérieur) est présenté sous la forme d'une figure synthétique (figure 7).

Sur l'ensemble des résultats extraits de 101 références, les microorganismes sont les organismes les plus ciblés avec 50 % des résultats pour les microorganismes totaux auxquels s'ajoutent 11 % des résultats pour les bactéries et 11 % des résultats pour les champignons. Les nématodes viennent en seconde position avec 14 % des résultats. Les macro-arthropodes et les vers de terre comptent pour moins de 10 % des résultats. Les micro-arthropodes sont minoritaires avec moins de 5 % des résultats.

Cette figure permet de mettre en évidence des tendances génériques pour l'abondance des organismes de la faune du sol et pour l'ensemble des paramètres des microorganismes. L'abondance des organismes de la faune et des microorganismes du sol est plus élevée en agriculture biologique qu'en conventionnel avec 75 % des mesures correspondantes montrant cette aug-

**Figure 6 :** Répartition géographique des sites d'étude considérés dans le corpus d'articles analysés.**Figure 6:** Geographic distribution of the study sites considered in the collection of publications.

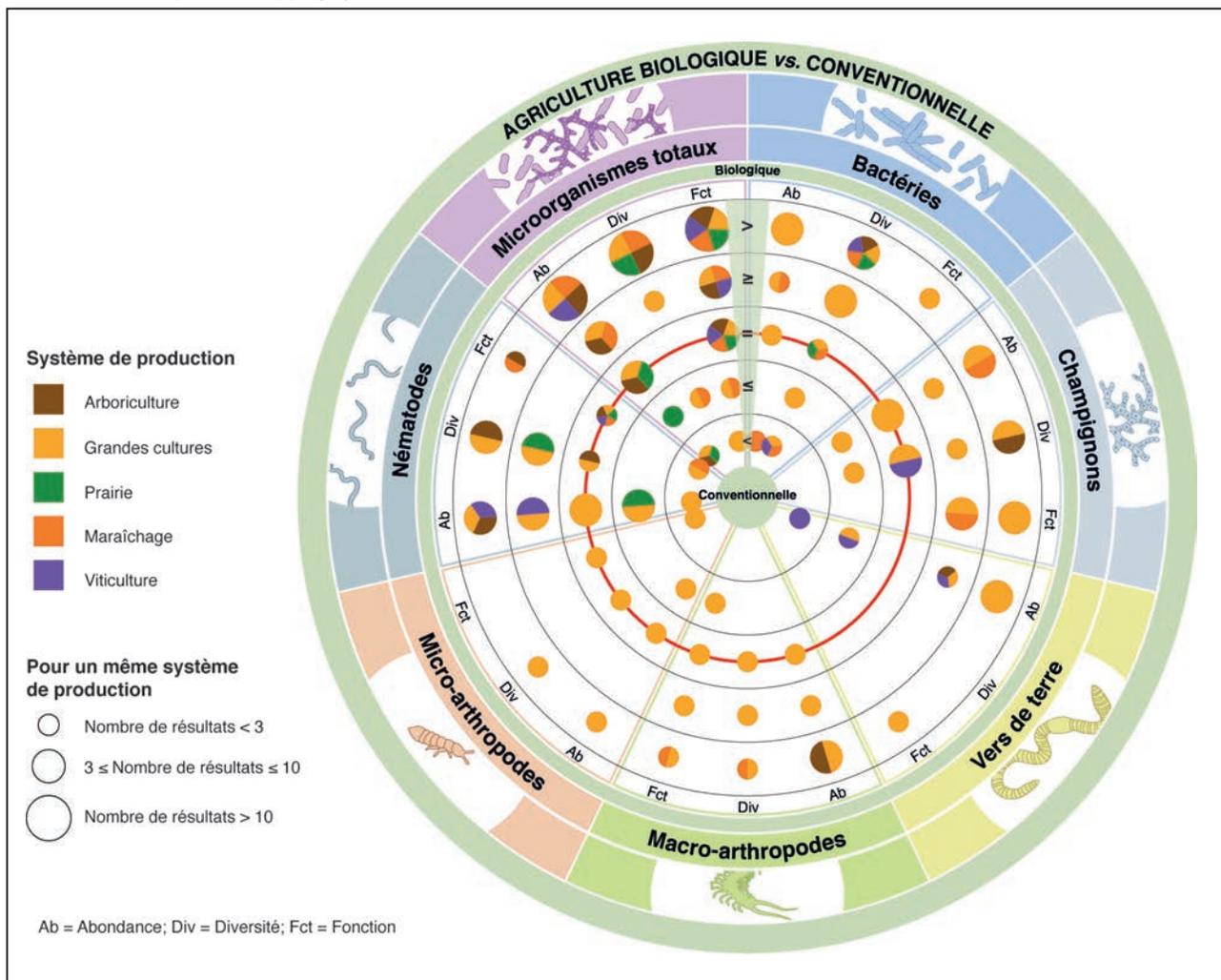
mentation. De même, la diversité des microorganismes totaux est plus élevée en agriculture biologique qu'en conventionnel puisque 87 % des mesures montrent un effet positif de l'agriculture biologique en comparaison au conventionnel. L'activité des microorganismes est elle aussi fortement stimulée en agriculture biologique, avec 83 % des mesures montrant un effet positif de l'agriculture biologique en comparaison au conventionnel.

L'augmentation des valeurs d'abondance en agriculture biologique concerne principalement la biomasse des lombrics, des macro-arthropodes, des nématodes et des microorganismes. Après un temps de conversion supérieur à 10 ans, une augmentation de 88 % de l'abondance des lombrics (Scullion *et al.*, 2007) et de 700 % de celle des nématodes (Henneron *et al.*, 2015) a été observée en agriculture biologique. Wachter *et al.* (2019) rapportent une augmentation de l'abondance microbienne de 24 % à 39 % en agriculture biologique. Toutefois, d'autres auteurs ont observé une augmentation de l'abondance des vers de terre de 200 % en conventionnel par rapport à un même système converti en agriculture biologique depuis sept ans (Pelosi *et al.*, 2015). À l'échelle des groupes trophiques des nématodes, les résultats sont aussi plus variables. Ainsi, si Birkhofer *et al.* (2008) observent une augmentation de 33 % de l'abondance des nématodes herbivores en agriculture biologique par rapport au conventionnel, il rapporte aussi une baisse de 43 % de

l'abondance des nématodes fongivores en agriculture biologique. La disparité des conclusions entre les différentes études de la littérature peut être attribuée à différents facteurs. Ainsi, la période d'échantillonnage influe sur les résultats en raison de la sensibilité des nématodes aux conditions d'humidité (Jaffuel *et al.*, 2016; Quist *et al.*, 2016; Ilieva-Makulec *et al.*, 2017). La sensibilité des nématodes à la disponibilité en matière organique induit aussi une réponse différente en fonction du type de sol (Quist *et al.*, 2016; Ilieva-Makulec *et al.*, 2017). L'effet du mode de production peut être contrebalancé par l'effet du type de sol et de la période d'échantillonnage (Ilieva-Makulec *et al.*, 2017). Les valeurs d'abondance des nématodes mesurées sur des sols sableux en automne sont plus élevées en agriculture biologique qu'en conventionnel tandis que les valeurs mesurées sur des sols argileux ou au printemps montrent une tendance inverse (Ilieva-Makulec *et al.*, 2017). Le type pédo-climatique influence également l'impact des modes de production sur les communautés microbiennes : l'augmentation de la biomasse microbienne en agriculture biologique est supérieure dans des sols tropicaux par rapport à des sols de climats tempérés (Santos *et al.*, 2012).

**Figure 7 :** Comparaison des effets de l'agriculture conventionnelle et de l'agriculture biologique sur les paramètres biologiques du sol – abondance (Ab), diversité (Div) et fonction (Fct) – des différents organismes du sol : microorganismes totaux, bactéries, champignons, vers de terre, macro-arthropodes, micro-arthropodes, nématodes. Les résultats des études montrant des effets similaires des deux modes de production sont indiqués par des cercles sur la ligne rouge médiane (signe =). Les cercles placés au-dessus (en dessous) de la ligne médiane rouge indiquent les résultats des études montrant un effet positif (négatif) de l'agriculture biologique par rapport à la référence, l'agriculture conventionnelle. Plus le cercle est éloigné de la ligne médiane, plus le résultat est significatif. La taille des cercles indique le nombre de mesures qui montre un même effet pour un même système de production. La couleur du cercle indique le système de production.

**Figure 7:** Comparative effects of the conventional et organic farming systems on the soil biological parameters - abundance (Ab), diversity (Div) et fonction (Fct) - of the different soil organisms: total microorganisms, bacteria, fungi, earthworms, macro-arthropods, micro-arthropods, nematodes. The results of the studies showing similar effects of the two farming systems are indicated by circles on the median red line (= sign). Circles placed above (or below) the median red line indicate the results of the studies showing a positive (or negative) effect of organic farming compared with the reference conventional farming. The further the circles are from the median line, the more significant the result. The size of the circles indicates the number of measurements that showed the same effect for the same cropping system. The color of the circle specifies cropping systems.



## Comparaison des modes de production agriculture conventionnelle et agriculture biodynamique

### Bilan écologique pour tous les systèmes de production

L'ensemble des résultats sur les paramètres biologiques obtenus pour la comparaison conventionnel (cercle intérieur) et agriculture biodynamique (cercle extérieur) est présenté sous la forme d'une figure synthétique (figure 8).

Sur l'ensemble des résultats obtenus à partir des 21 articles référencés, les microorganismes sont les organismes les plus ciblés car le groupe des microorganismes totaux représente 39 % des résultats auxquels s'ajoutent 20 % des résultats pour les champignons et 15 % pour les bactéries. Les nématodes suivent avec 9 % des résultats. Les vers de terre et les micro-arthropodes comptent pour respectivement, 7 % et 6 % des résultats. Les macro-arthropodes sont minoritaires avec 4 % des résultats.

Les résultats de cette synthèse mettent en évidence des tendances génériques pour le groupe des microorganismes du sol. L'agriculture biodynamique améliore l'abondance des microorganismes totaux en comparaison à l'agriculture conventionnelle avec 91 % des mesures qui montrent une augmentation. Plus spécifiquement, les mesures d'abondance pour les bactéries vont également dans ce sens. L'activité des microorganismes est davantage stimulée en agriculture biodynamique par rapport à l'agriculture conventionnelle puisque 67 % des mesures d'activité montrent un effet positif de l'agriculture biodynamique par rapport au conventionnel.

L'augmentation de l'abondance des microorganismes en agriculture biodynamique par rapport au conventionnel correspond à une augmentation des valeurs de biomasses microbiennes carbonée et azotée. Pour exemples, Birkhofer *et al.* (2008) ont observé une augmentation de 100 % de la biomasse carbonée et de 270 % de la biomasse microbienne azotée en agriculture biodynamique par rapport au conventionnel. Certains auteurs trouvent une diversité fonctionnelle des microorganismes supérieure en agriculture biodynamique en comparaison au conventionnel pour tout type de fertilisation (Mäder *et al.*, 2002). Ces auteurs ont observé une augmentation de 62 % de l'activité enzymatique en agriculture biodynamique par rapport au conventionnel (Mäder *et al.*, 2000). Globalement, l'agriculture biodynamique améliore donc significativement la qualité micro-biologique du sol par rapport à l'agriculture conventionnelle.

Pour la faune du sol, il y a peu de résultats disponibles, ce qui entraîne une faible généralité des tendances observées. Sur le site de l'essai « DOK – trial » porté par le FiBL, un doublement de l'abondance des vers de terre, mais aussi des *enchytréides* et des nématodes (excepté pour les nématodes fongivores) a été observé en agriculture biodynamique par rapport au convention-

nel (Birkhofer *et al.*, 2008). Toutefois, ces différences n'étaient plus significatives lorsque la fertilisation organique était mise en œuvre dans le mode de production conventionnel (Birkhofer *et al.*, 2008).

### Bilan écologique en fonction des systèmes de production

Sur l'ensemble des résultats obtenus, le système de production en grande culture représente la majorité des mesures (83 %). Le reste des résultats est obtenu sur des sites en viticulture (13 %) et des sites en prairies (4 %). Les paramètres biologiques mesurés montrent un effet globalement favorable de l'agriculture biodynamique en grandes cultures puisque 76 % des mesures réalisées montrent une aggradation. En viticulture, 56 % des résultats indiquent un effet positif de l'agriculture biodynamique. Ceux obtenus en prairie montrent tous un effet similaire des deux modes de production. Toutefois, les résultats obtenus pour ces deux derniers systèmes de production sont à nuancer puisqu'ils manquent de généralité. Les systèmes en maraîchage et en arboriculture ne sont pas référencés.

Les effets positifs de l'agriculture biologique sur la qualité écologique du sol dépendent des systèmes de production, avec les effets les plus importants en grande culture et en viticulture tandis qu'aucun effet n'est observé pour les prairies.

## Comparaison des modes de production agriculture biologique et agriculture biodynamique

### Bilan écologique pour tous les systèmes de production

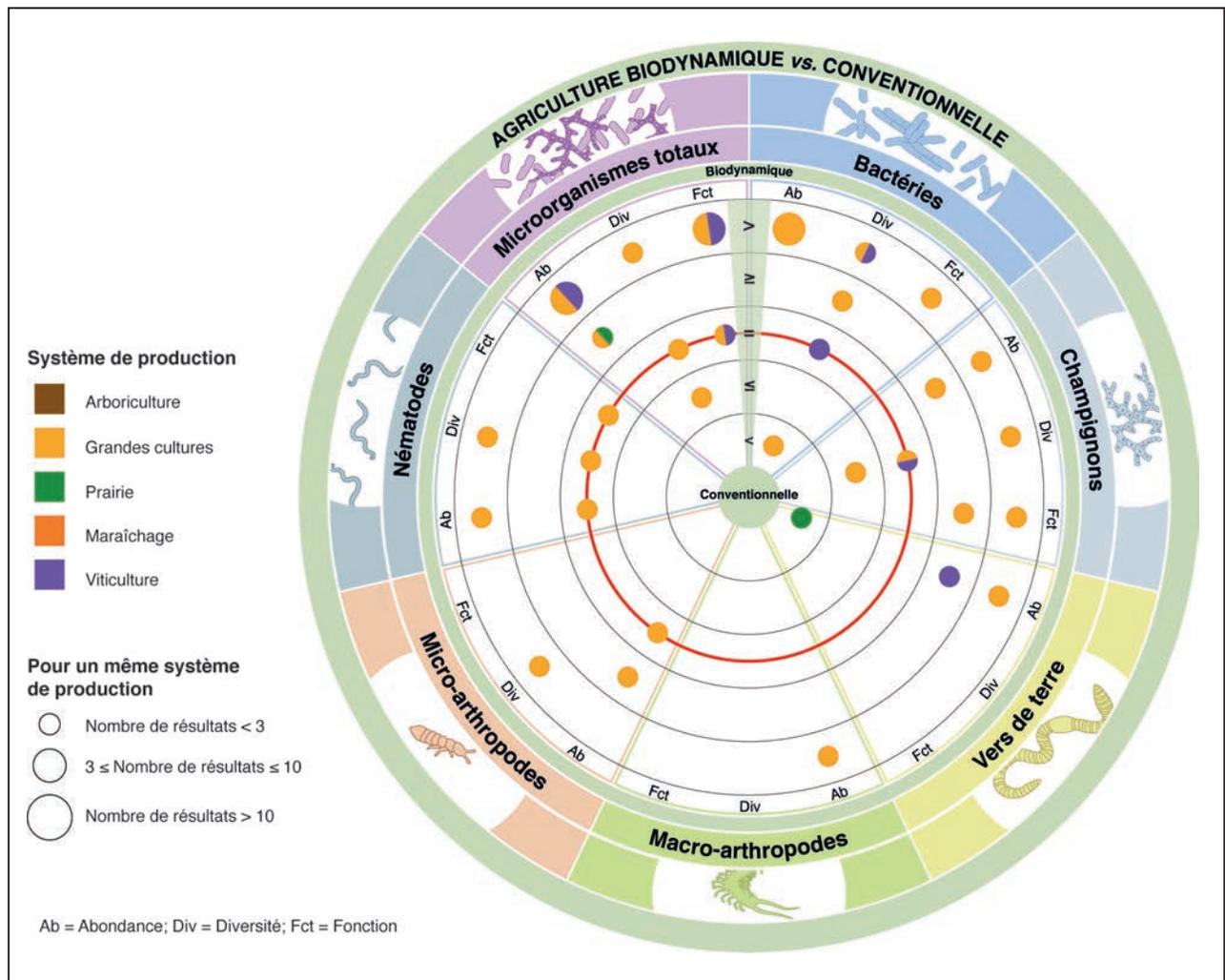
L'ensemble des résultats sur les paramètres biologiques obtenus pour la comparaison agriculture biologique (cercle intérieur) et agriculture biodynamique (cercle extérieur) est présenté sous la forme d'une figure synthétique (figure 9).

Sur l'ensemble des résultats obtenus à partir des 23 articles référencés, les microorganismes sont les organismes les plus ciblés avec 50 % des résultats pour le groupe des microorganismes totaux auxquels s'ajoutent 12 % des résultats pour les bactéries et 12 % pour les champignons. Les vers de terre et les nématodes viennent en troisième position avec pour chacun 9 % des résultats. Les macro-arthropodes et les micro-arthropodes sont minoritaires avec moins de 5 % des résultats.

Les résultats de cette synthèse mettent en évidence des tendances génériques pour les paramètres des microorganismes. L'abondance des microorganismes est stimulée en agriculture biodynamique en comparaison à l'agriculture biologique car 71 % des mesures d'abondance montrent une augmentation. L'activité des microorganismes est également plus stimulée

**Figure 8 :** Comparaison des effets de l'agriculture conventionnelle et de l'agriculture biodynamique sur les paramètres biologiques du sol – abondance (Ab), diversité (Div) et fonction (Fct) – des différents organismes du sol : microorganismes totaux, bactéries, champignons, vers de terre, macro-arthropodes, micro-arthropodes, nématodes. Les résultats des études montrant des effets similaires des deux modes de production sont indiqués par des cercles sur la ligne rouge médiane (signe =). Les cercles placés au-dessus (en dessous) de la ligne médiane rouge indiquent les résultats des études montrant un effet positif (négatif) de l'agriculture biodynamique par rapport à la référence, l'agriculture conventionnelle. Plus le cercle est éloigné de la ligne médiane, plus le résultat est significatif. La taille des cercles indique le nombre de mesures qui montre un même effet pour un même système de production. La couleur du cercle indique le système de production.

**Figure 8:** Comparative effects of the conventional and biodynamic farming systems on the soil biological parameters - abundance (Ab), diversity (Div) et fonction (Fct) - of the different soil organisms: total microorganisms, bacteria, fungi, earthworms, macro-arthropods, micro-arthropods, nematodes. The results of the studies showing similar effects of the two farming systems are indicated by circles on the median red line (= sign). Circles placed above (or below) the median red line indicate the results of the studies showing a positive (or negative) effect of biodynamic farming compared with the reference conventional farming. The further the circles are from the median line, the more significant the result. The size of the circle indicates the number of measurements that showed the same effect for the same cropping system. The color of the circle specifies cropping systems.



en agriculture biodynamique qu'en agriculture biologique avec 54 % des mesures montrant un effet positif. Pour la faune du sol, 86 % des résultats montrent un effet similaire de l'agriculture biodynamique en comparaison à l'agriculture biologique mais le nombre de résultats attribués à chaque paramètre biologique est trop faible pour identifier des tendances par indicateur.

La stimulation des microorganismes en agriculture biodynamique correspond par exemple à une augmentation de la biomasse microbienne de 11 % par rapport à l'agriculture biologique (Reeve *et al.*, 2010). Dans cette même étude, Reeve *et al.* (2010) rapportent que l'activité de respiration microbienne peut être de 54 % plus élevée en agriculture biodynamique qu'en agriculture biologique et attribuent ce résultat à une régulation de l'acidité du sol par les préparations en agriculture biodynamique. Dans la même ligne, l'activité de l'enzyme déshydrogénase est augmentée de 29 % en agriculture biodynamique en comparaison à l'agriculture biologique (Fliessbach *et al.*, 2007). Ces auteurs concluent également à une meilleure efficacité énergétique des microorganismes en agriculture biodynamique suite à l'observation d'une baisse de 52 % de la valeur du quotient métabolique. Toutefois, les propriétés inhérentes du sol comme le contenu en argiles ou en limons peuvent, *via* la régulation des transformations des cycles du carbone et de l'azote, avoir des effets plus marqués que celui de l'agriculture biodynamique sur la biomasse microbienne (Cookson *et al.*, 2006). Au-delà des communautés microbiennes, certains résultats montrent que les vers de terre peuvent aussi être sensibles aux pratiques mises en œuvre en agriculture biodynamique, avec notamment une abondance de 49 % plus élevée en agriculture biodynamique qu'en agriculture biologique (Meissner *et al.*, 2019).

Si certains travaux montrent une aggradation de la qualité écologique du sol en agriculture biodynamique par rapport à l'agriculture biologique, une absence de différence entre les deux modes de production est aussi observée pour 52 % des mesures pour l'ensemble des organismes. Concernant les paramètres microbiens, Hendgen *et al.* (2018) n'observent ainsi pas de différence entre l'agriculture biodynamique et l'agriculture biologique en termes de composition et de richesse des communautés de champignons avec l'ajout des préparations biodynamiques. En accord avec ces conclusions, d'autres travaux ne montrent pas de différence d'impact entre les deux modes de production en terme d'abondance et d'activité microbienne, laissant supposer que la fertilisation organique influence davantage ces communautés que les préparations biodynamiques (Carpenter-Boggs *et al.*, 2000a; Carpenter-Boggs *et al.*, 2000b; Mäder *et al.*, 2002; Birkhofer *et al.*, 2008).

En ce qui concerne la faune du sol, 60 % des mesures d'abondance des lombrics et la totalité des mesures d'abondance des macro-arthropodes et des micro-arthropodes indiquent un effet similaire des deux modes de production. De même, Birkhofer *et al.* (2008) n'observent pas de différence pour l'abondance des collemboles entre les deux modes de production. Ces auteurs

précisent tout de même que la valeur d'abondance mesurée est très faible. La tendance indiquant un effet similaire de l'agriculture biodynamique et de l'agriculture biologique sur la faune du sol manque de généralité par le faible nombre d'études. Il est donc nécessaire d'investir davantage dans la comparaison des effets de ces modes de production sur la faune du sol pour conclure de façon robuste.

Globalement, cette synthèse montre que l'agriculture biodynamique serait plus vertueuse que l'agriculture biologique pour la qualité écologique du sol. Toutefois, cette différence entre l'agriculture biodynamique et l'agriculture biologique est à nuancer au regard du nombre important de mesures qui indiquent un effet similaire de ces deux modes de production et du relatif faible nombre d'articles étudiés pour la comparaison.

## Bilan écologique en fonction des systèmes de production

Sur l'ensemble des résultats obtenus, le système de production en grande culture compte pour 75 % des mesures réalisées. La viticulture se trouve en seconde position avec 14 % des résultats. Le maraîchage et la prairie viennent ensuite avec respectivement 6 % et 5 % des résultats.

52 % des paramètres biologiques mesurés en grandes cultures et 63 % de ceux en viticulture montrent un effet similaire de l'agriculture biodynamique en comparaison à l'agriculture biologique. Des résultats similaires sont observés pour l'abondance et l'activité des microorganismes en viticulture (Reeve *et al.*, 2005). Ces auteurs expliquent que la réponse aux préparations biodynamiques dépend du potentiel initial du sol en termes de ressources en nutriments et de qualité des habitats (Reeve *et al.*, 2005 d'après Raup, 1996). Les résultats mesurés en maraîchage indiquent pour 67 % d'entre eux un effet améliorant de l'agriculture biodynamique, ce qui est aussi le cas en prairie. Cependant, les résultats obtenus en maraîchage, viticulture et prairie manquent de généralité avec seulement quatre références. Les systèmes en arboriculture ne sont pas référencés.

## Comparaison des modes de production agriculture conventionnelle et agriculture de conservation des sols

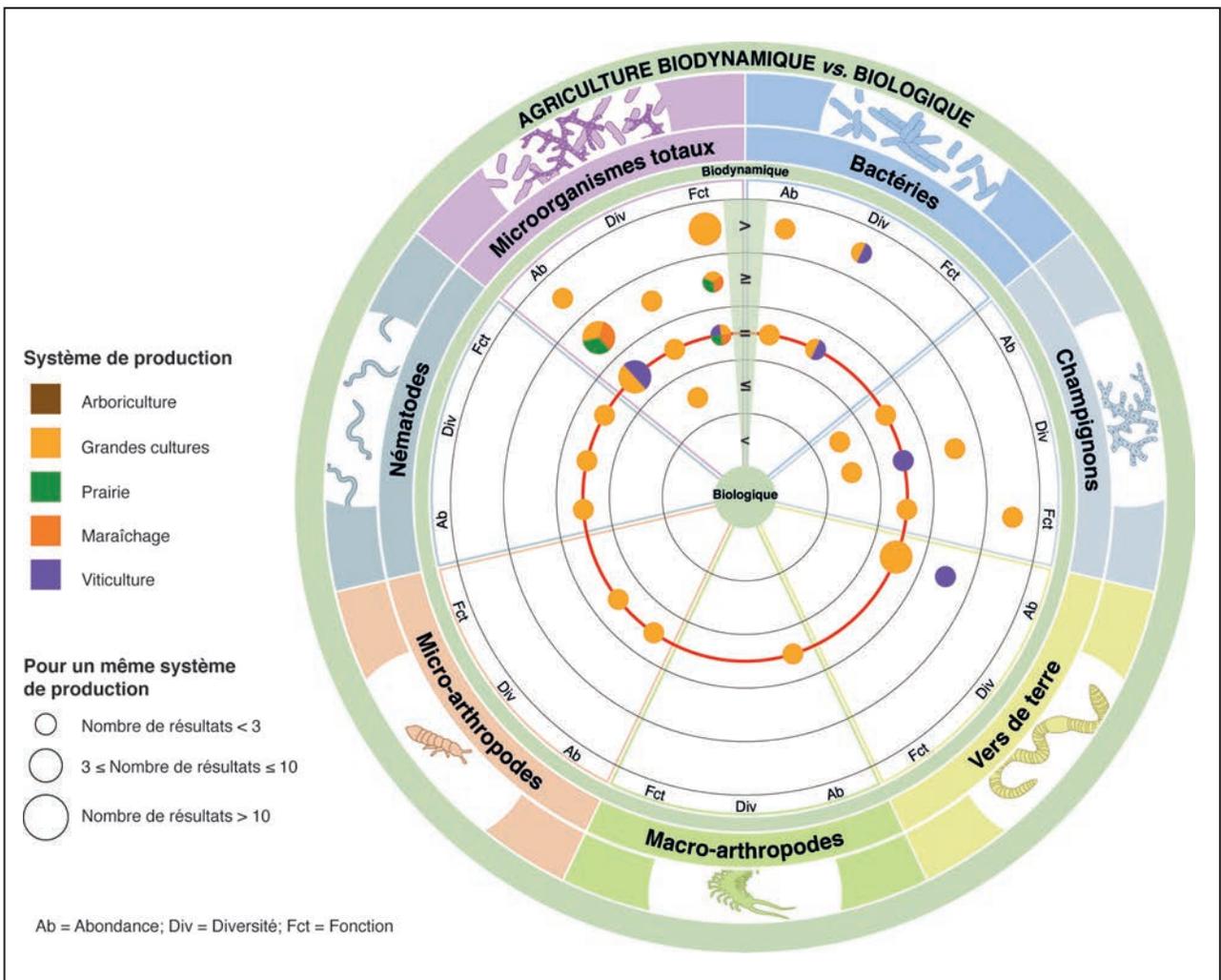
### Bilan écologique pour tous les systèmes de production

L'ensemble des résultats sur les paramètres biologiques obtenus pour la comparaison conventionnel (cercle intérieur) et agriculture de conservation des sols (cercle extérieur) est présenté sous la forme d'une figure synthétique (*figure 10*).

Les résultats, obtenus à partir de seulement 3 articles référencés, concernent principalement les organismes de la

**Figure 9 :** Comparaison des effets de l'agriculture biologique et de l'agriculture biodynamique sur les paramètres biologiques du sol – abondance (Ab), diversité (Div) et fonction (Fct) – des différents organismes du sol : microorganismes totaux, bactéries, champignons, vers de terre, macro-arthropodes, micro-arthropodes, nématodes. Les résultats des études montrant des effets similaires des deux modes de production sont indiqués par des cercles sur la ligne rouge médiane (signe =). Les cercles placés au-dessus (en dessous) de la ligne médiane rouge indiquent les résultats des études montrant un effet positif (négatif) de l'agriculture biodynamique par rapport à la référence, l'agriculture biologique. Plus le cercle est éloigné de la ligne médiane, plus le résultat est significatif. La taille des cercles indique le nombre de mesures qui montre un même effet pour un même système de production. La couleur du cercle indique le système de production.

**Figure 9:** Comparative effects of the organic and biodynamic farming systems on the soil biological parameters - abundance (Ab), diversity (Div) et fonction (Fct) - of the different soil organisms: total microorganisms, bacteria, fungi, earthworms, macro-arthropods, micro-arthropods, nematodes. The results of the studies showing similar effects of the two farming systems are indicated by circles on the median red line (= sign). Circles placed above (or below) the median red line indicates the results of the studies showing a positive (or negative) effect of biodynamic farming compared with the reference organic farming. The further the circles are from the median line, the more significant are the results. The size of the circle indicates the number of measurements that showed the same effect for the same cropping system. The color of the circle specifies cropping systems.



macrofaune et de la mésofaune. Les groupes des nématodes et des micro-arthropodes sont les plus représentés avec respectivement 28 % et 24 % des résultats. Les macro-arthropodes viennent en troisième position avec 19 % des résultats. Les vers de terre comptent pour 14 % des résultats. Les groupes des microorganismes totaux, des bactéries et des champignons sont minoritaires avec chacun un même nombre de résultats qui est de 5 % du total.

Les résultats obtenus pour les organismes de la macrofaune et de la mésofaune indiquent un effet positif de l'agriculture de conservation des sols en comparaison au mode de production conventionnel pour 57 % d'entre eux. Au regard du nombre trop faible d'études et de résultats disponibles, il n'est pas possible de conclure sur une aggradation significative des mesures avec l'agriculture de conservation des sols. Toutefois, il convient de remarquer que des résultats indiquant des effets significativement positifs de l'agriculture de conservation des sols par rapport à l'agriculture conventionnelle sont démontrés pour neuf paramètres biologiques (figure 10) alors qu'un seul paramètre biologique (diversité des nématodes) indique un effet négatif.

### Bilan écologique en fonction des systèmes de production

Les seuls travaux disponibles concernent les grandes cultures. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les pratiques culturales mises en œuvre en agriculture de conservation des sols (rotation diversifiée, couverture du sol et travail du sol simplifié) sont plus adaptées à ce système de production. Le maraîchage, qui pourrait tendre vers des pratiques culturales de l'agriculture de conservation des sols, ne fait pas l'objet de travaux de recherche à ce jour.

## HIÉRARCHIE DES MODES DE PRODUCTION

Cette méta-analyse bibliographique permet de proposer une hiérarchie des modes de production en fonction de leur impact positif en termes de préservation, voire d'amélioration de la qualité écologique du sol :

agriculture biodynamique > agriculture biologique  
 ≥ agriculture de conservation des sols  
 > agriculture conventionnelle

L'agriculture biodynamique apparaît comme le mode de production ayant l'effet le plus favorable sur la qualité écologique du sol. Les résultats de la synthèse montrent que 70 % des indicateurs biologiques mesurés en agriculture biodynamique sont supérieurs à ceux de l'agriculture conventionnelle et 52 % des indicateurs microbiens sont supérieurs à ceux de l'agriculture biologique. L'agriculture biologique se positionne à la seconde

place avec 69 % de paramètres biologiques supérieurs à ceux de l'agriculture conventionnelle. L'agriculture de conservation des sols occuperait la troisième place puisque 57 % des indicateurs biologiques montrent un effet plus favorable que celui de l'agriculture conventionnelle. Cependant, ce dernier résultat manque de généralité en raison du peu de références obtenues pour l'agriculture de conservation des sols.

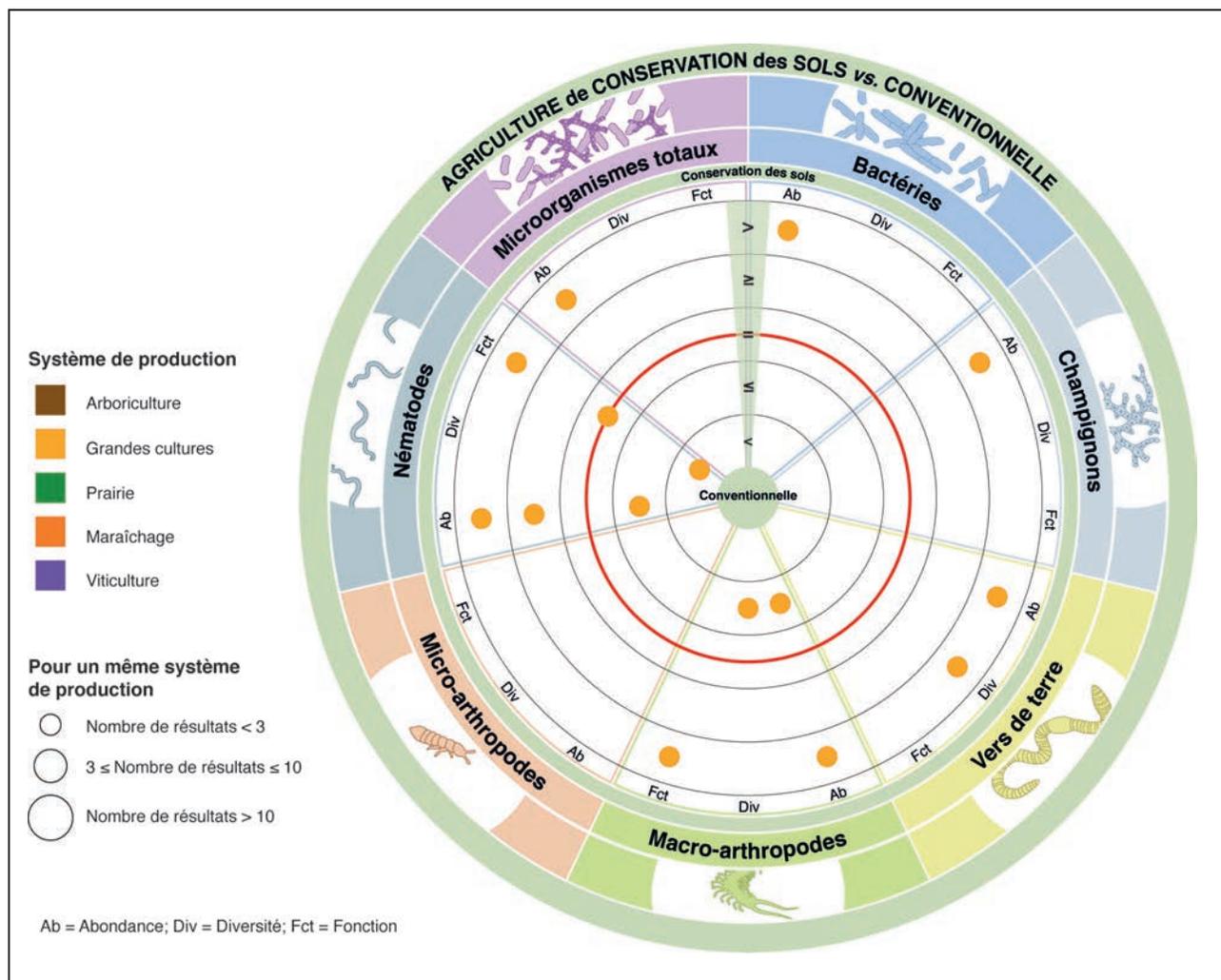
### Quelles pratiques pour quel impact ?

Les différences observées entre les effets des modes de production agriculture biodynamique, agriculture biologique, agriculture de conservation des sols et agriculture conventionnelle peuvent être expliquées par les pratiques culturales spécifiques à chaque mode de production. L'agriculture biodynamique ressort de cette synthèse comme le mode de production le plus vertueux pour la qualité écologique du sol. Ceci peut s'expliquer par ses pratiques de fertilisation organique, de protection des cultures sans pesticides de synthèse, d'assolement diversifié et de simplification du travail du sol qui sont reconnues comme bénéfiques pour les organismes du sol. Ainsi, la fertilisation avec des amendements organiques (composts, fumiers de ferme, résidus de culture) contribue à améliorer la qualité microbiologique du sol en stimulant notamment les microorganismes hétérotrophes, dépendants du carbone organique pour leur développement (Chen *et al.*, 2016 ; Saison *et al.*, 2006 ; Wada et Toyota, 2006). Plusieurs auteurs ont montré que l'utilisation de fumier de ferme est positivement corrélée à l'abondance et à l'activité des microorganismes (Bobul'ská, 2015 ; Maharjan, 2017 ; Sihi, 2017 ; Kuht, 2019). Le fumier de ferme a aussi un effet sur la diversité des communautés microbiennes en augmentant la richesse mais en diminuant l'équilibre entre les populations (Hartmann, 2015).

L'absence d'utilisation de produits phytopharmaceutiques serait également favorable à la qualité écologique du sol car ils peuvent être toxiques pour les organismes (Pelosi *et al.*, 2013 ; Bünemann *et al.*, 2018) ou altérer les conditions abiotiques et les habitats (Wardle *et al.*, 2001). L'allongement de la rotation culturale, en augmentant la diversité végétale, contribuerait à une meilleure fourniture d'habitats et de ressources trophiques pour les organismes du sol (Riley *et al.*, 2008). Dans une revue, Mc Daniel *et al.* ont montré que les concentrations en C et N du sol ainsi que la biomasse microbienne augmentaient avec la diversification de la rotation (Mc Daniel *et al.*, 2014). La simplification du travail du sol pourrait également contribuer à l'amélioration de la qualité écologique du sol en agriculture biodynamique (Burns *et al.*, 2016) via la préservation de l'intégrité des organismes eux-mêmes, mais aussi des habitats du sol. Toutefois, pour ce qui est des préparations propres à la biodynamie (500p et 501 et tisanes), il n'y a actuellement pas de démonstration consensuelle de leur potentiel effet positif sur la qualité écologique du sol par manque d'études sur ce sujet (Chalker-Scott, 2013).

**Figure 10 :** Comparaison des effets de l'agriculture de conservation des sols et de l'agriculture conventionnelle sur les paramètres biologiques du sol – abondance (Ab), diversité (Div) et fonction (Fct) – des différents organismes du sol : microorganismes totaux, bactéries, champignons, vers de terre, macro-arthropodes, micro-arthropodes, nématodes. Les résultats des études montrant des effets similaires des deux modes de production sont indiqués par des cercles sur la ligne rouge médiane (signe =). Les cercles placés au-dessus (en dessous) de la ligne médiane rouge indiquent les résultats des études montrant un effet positif (négatif) de l'agriculture de conservation des sols par rapport à la référence, l'agriculture conventionnelle. Plus le cercle est éloigné de la ligne médiane, plus le résultat est significatif. La taille des cercles indique le nombre de mesures qui montre un même effet pour un même système de production. La couleur du cercle indique le système de production.

**Figure 10:** Comparative effects of the conventional et soil conservation farming systems on the soil biological parameters - abundance (Ab), diversity (Div) and function (Fct) - of the different soil organisms: total microorganisms, bacteria, fungi, earthworms, macro-arthropods, micro-arthropods, nematodes. The results of the studies showing similar effects of the two farming systems are indicated by circles on the median red line (= sign). Circles placed above (or below) the median red line indicate the results of the studies showing a positive (or negative) effect of soil conservation farming compared with the reference conventional farming. The further the circles are from the median line, the more significant the result. The size of the circle indicates the number of measurements that showed the same effect for the same cropping system. The color of the circle specifies cropping systems.



Le travail du sol en agriculture biologique, généralement plus intensif qu'en agriculture biodynamique, pourrait expliquer que l'agriculture biologique soit moins vertueuse pour la qualité écologique du sol que l'agriculture biodynamique (Robertson *et al.*, 2014). Certains auteurs s'accordent à dire que les perturbations induites par le travail du sol en agriculture biologique génèrent un environnement instable et donc stressant pour les organismes du sol (Mazzoncini *et al.*, 2010; Henneron *et al.*, 2015). Les bénéfices qui résultent de l'agriculture biologique sur la qualité écologique du sol avec la réduction des intrants de synthèse et le recours à la fertilisation organique pourraient même être masqués par l'impact du travail du sol (Gottshall *et al.*, 2017) et les apports historiques en cuivre (Karimi *et al.*, 2021).

L'agriculture conventionnelle présente le bilan le plus défavorable en termes d'impact sur la qualité écologique du sol. Dans d'autres revues, focalisées sur la comparaison de l'agriculture conventionnelle et de l'agriculture biologique, l'agriculture conventionnelle montre également une plus faible qualité écologique du sol (Bengtsson, 2005; Lori, 2017). Ceci indique que les pratiques de fertilisation minérale et de protection des cultures, bien que plus raisonnées depuis les années 2000, impactent encore significativement la qualité écologique du sol. De même, le travail du sol encore trop intense, combiné à l'absence encore fréquente de couverture du sol et la pratique de la monoculture ou de la rotation courte sont autant de pratiques démontrées très délétères pour la biodiversité des sols (Marschner *et al.*, 2004; Bünemann *et al.*, 2006; Pelosi *et al.*, 2013; Le Guillou *et al.*, 2019).

Les effets positifs de l'agriculture de conservation des sols sur la qualité écologique du sol pourraient principalement s'expliquer par la combinaison de deux pratiques culturales : l'absence de travail du sol associée à la présence d'un couvert. Celles-ci contribueraient à une amélioration de la teneur en matière organique et au développement de conditions microclimatiques en surface bénéfiques pour les organismes du sol (Henneron *et al.*, 2015). Il est délicat de positionner l'agriculture de conservation des sols dans la hiérarchie des modes de production établie grâce à ce travail de synthèse en raison d'un nombre de références trop limité dans la littérature. Sur la base des connaissances actuelles de l'impact des pratiques, l'hypothèse peut toutefois être faite que l'agriculture de conservation des sols pourrait avoir une position équivalente à celle de l'agriculture biologique car les pratiques de travail du sol simplifiées, qui manquent à l'agriculture biologique, pourraient compenser les effets délétères des pratiques de protection des cultures (emploi des pesticides et herbicides de synthèse) et de fertilisation minérale. L'émergence de travaux récents sur les effets d'une combinaison de l'agriculture de conservation des sols et de l'agriculture biologique traduit l'intérêt des pratiques de l'agriculture de conservation des sols pour la vie du sol (Vincent-Caboud *et al.*, 2017; Massaccesi *et al.*, 2020). Le fait d'associer l'absence de travail du sol, l'allongement de la rotation et l'interdiction des intrants issus de la chimie de synthèse serait probablement plus

vertueux pour la qualité écologique du sol que ne le sont indépendamment l'agriculture de conservation des sols ou l'agriculture biologique.

## BILAN ET PISTES DE RECHERCHE

Cette synthèse permet pour la première fois de démontrer que les modes de production agricole ont un impact différent sur la qualité écologique des sols et, à ce titre, de les hiérarchiser. L'agriculture biodynamique apparaît ainsi comme le mode de production le plus favorable à la qualité écologique du sol. L'agriculture biologique et l'agriculture de conservation des sols, meilleurs que l'agriculture conventionnelle, seraient encore perfectibles, notamment par une combinaison innovante des pratiques vertueuses de chacun de ces modes de production.

Malgré un effort croissant de recherche depuis le début des années 2000, le nombre de publications dans la littérature internationale reste faible au regard de l'importance de la question de l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique des sols agricoles. Ceci peut s'expliquer en partie par des freins techniques qui ont longtemps limité l'analyse de l'abondance et de la diversité des organismes du sol. Les progrès récents dans ce domaine ont conduit au développement d'outils pour mesurer ces paramètres biologiques. Ceux-ci sont aujourd'hui considérés comme des indicateurs opérationnels à même de rendre un diagnostic de la qualité écologique du sol.

Mener de nouveaux travaux de recherche sur cette problématique, en intégrant les nouveaux indicateurs de la qualité des sols, une grande diversité pédoclimatique et l'ensemble des modes de production agricole permettrait de confirmer les tendances observées dans cette synthèse avec plus de robustesse et de généralité. À ce titre, quatre pistes se dégagent plus particulièrement pour combler les manques de connaissances de thématiques orphelines ou à consolider :

- La recherche scientifique doit investiguer l'agriculture de conservation des sols. Il serait en particulier important d'évaluer de façon systémique l'agriculture de conservation des sols, qui est aujourd'hui évaluée trop souvent sous le seul prisme de la réduction du travail du sol.
- Les connaissances sur l'agriculture biologique et l'agriculture biodynamique sont à consolider. Certaines pratiques comme un travail du sol réduit et la fertilisation organique peuvent expliquer le bilan positif de l'agriculture biodynamique sur la qualité écologique du sol. Toutefois, l'effet d'autres pratiques plus difficiles à appréhender, notamment celui des préparations biodynamiques ou de la technicité des praticiens, ou encore l'influence du calendrier d'application des pratiques, restent encore à démontrer. Quant à l'agriculture biologique, des travaux sont encore nécessaires pour augmenter la généralité des conclusions sur l'impact de ce mode de production sur la qualité écologique du sol et pour affiner les interprétations en

termes de pratiques culturales et de temps de conversion. La dépendance de ce mode de production vis-à-vis du travail du sol le rend encore perfectible en termes d'impacts pour la qualité écologique du sol. Il serait donc pertinent d'étudier aussi les effets d'un mode de production défini à partir de la combinaison des principes de l'agriculture biologique et de l'agriculture de conservation des sols pour vérifier si une meilleure combinaison de pratiques dites vertueuses peut entraîner une meilleure qualité écologique des sols.

- Les travaux de recherche sur les effets des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol devraient être davantage répartis entre les différents systèmes de production. La dominance de travaux sur les systèmes en grandes cultures peut s'expliquer par l'importance des surfaces en jeu ou encore par le fait que certains modes de production (ACS) semblent plus appropriés pour ce système. La transition agroécologique doit toutefois s'opérer pour l'ensemble des systèmes et un effort doit être fait pour acquérir de la connaissance sur les autres systèmes de production (viticulture, maraîchage, arboriculture...).
- Cette synthèse montre que la grande majorité des outils de diagnostic utilisés pour évaluer l'impact du mode de production sur la qualité écologique du sol cible principalement des paramètres microbiens (abondance, diversité et activité des communautés microbiennes du sol). Cela démontre donc un manque de travaux, et donc de données sur les organismes de la faune du sol. Les outils pour les caractériser existent pourtant et sont de plus en plus opérationnels et devraient donc être plus systématiquement mobilisés pour acquérir une vision plus holistique de la qualité écologique du sol et de l'impact des modes de production agricole.

Même si cette première synthèse fournit déjà certaines conclusions robustes sur l'impact des différents modes de production agricole sur la qualité écologique du sol, les connaissances apportées par la mise en œuvre de ces différentes pistes permettront d'en augmenter la généralité. Que ce soient les agriculteurs, le développement agricole ou les politiques publiques, tous ces acteurs pourront alors bénéficier de ces connaissances pour orienter à long terme et à grande échelle la production agricole sur la voie de la transition agroécologique.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Alexandrine Thore pour son aide précieuse pour la conception des figures 1, 7, 8, 9 et 10. Ce travail a été financé par le ministère chargé de l'agriculture et de l'alimentation.

## BIBLIOGRAPHIQUE

- Alvarez T., Frampton G., Goulson D., 2001 - Epigeic Collembola in winter wheat under organic, integrated and conventional farm management regimes. *Agric Ecosyst Environ* 83:95–110. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00195-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00195-X)
- Amaral H.F., Sena J.O.A., Schwan-Estrada K.R.F., Balota E.L., Andrade D.S., 2011 - Alterações nas propriedades químicas e microbianas de solos cultivados com videiras sob manejo orgânico e convencional no sul do Brasil. *Rev Bras Ciênc Solo* 35:1517–1526. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832011000500006>
- Anderson T.-H., Paulsen H.M., 2016 - Response time of soil microbial biomass after conversion from conventional to several different organic farming systems. *Landbauforsch - Appl Agric For Res* 258–271. <https://doi.org/10.3220/LBF1479196953000>
- Anyango J.J., Bautze D., Fiaboe K.K.M., Lagat Z.O., Muriuki A.W., Stöckli S., Riedel J., Onyambu K.G., Musyoka W.M., Karanja N.E., Adamtey N., 2020 - The impact of conventional and organic farming on soil biodiversity conservation: a case study on termites in the long-term farming systems comparison trials in Kenya. *BMC Ecol* 20:13. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00282-x>
- Araujo A., Leite L., Santos V., Carneiro R.F.V., 2009 - Soil Microbial Activity in Conventional and Organic Agricultural Systems. *Sustainability* 1:268–276. <https://doi.org/10.3390/su1020268>
- Araujo A., Santos V.B., Monteiro R.T., 2008 - Responses of soil microbial biomass and activity for practices of organic and conventional farming systems in Piauí state, Brazil. *Eur J Soil Biol* 44:225–230. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.06.001>
- Armalytė J., Skerniškytė J., Bakienė E., Krasauskas R., Siugzdinienė R., Kareivienė V., Klimienė I., Suziedėlienė E., Ružauskas M., 2019 - Microbial Diversity and Antimicrobial Resistance Profile in Microbiota From Soils of Conventional and Organic Farming Systems. *Front Microbiol* 10:892. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00892>
- Banerjee S., Walder F., Büchi L., Meyer M., Held Y.A., Gattinger A., Keller T., Charles R., van der Heijden G.A.M., 2019 - Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *ISME J* 13:1722–1736. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0383-2>
- Bardgett R., Mcalister E., 1999 - The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biol Fertil Soils* 29:282–290. <https://doi.org/10.1007/s003740050554>
- Bardgett R.D., van der Putten W.H., 2014 - Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515:505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Barrios E., 2007 - Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol Econ* 64:269–285. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>
- Bedini S., Avio L., Sbrana C., Turrini A., Migliorini P., Vazzana C., Giovannetti M., 2013 - Mycorrhizal activity and diversity in a long-term organic Mediterranean agroecosystem. *Biol Fertil Soils* 49:781–790. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0770-6>
- Bending G., Turner M., Rayns F., Marx M.C., Wood M., 2004 - Microbial and Biochemical Soil Quality Indicators and Their Potential for Differentiating Areas under Contrasting Agricultural Management Regimes. *Soil Biol Biochem* 36:1785–1792. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.035>
- Bengtsson J., Ahnström J., Weibull A.-C., 2005 - The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: A meta-analysis. *J Appl Ecol* 42:261–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x>
- Benković-Lačić T., Brmez M., Pribetić Đ., Grubišić D., Benković R., 2016 - Biological diversity of nematode communities in conventional and organic olive farming. *Appl Ecol Environ Res* 14:457–462. [https://doi.org/10.15666/aeer/1402\\_457462](https://doi.org/10.15666/aeer/1402_457462)

- Berkelmans R., Ferris H., Tenuta M., Van Bruggen A.H.C., 2003 - Effects of long-term crop management on nematode trophic levels other than plant feeders disappear after 1 year of disruptive soil management. *Appl Soil Ecol* 23:223–235. [https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(03\)00047-7](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(03)00047-7)
- Birkhofer K., Bezemer T.M., Bloem J., Bonkowski M., Christensen S., Dubois D., Ekelund F., Fliessbach A., Gunst L., Hedlund K., Mäder P., Mikola J., Robin C., Setälä H., Tatin-Froux F., van der Putten W.H., Scheu S., 2008 - Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biol Biochem* 40:2297–2308. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.007>
- Bispo A., Grand C., Galsomies L., 2009 - Le programme ADEME "Bioindicateurs de la qualité des sols": vers le développement et la validation d'indicateurs biologiques pour la protection des sols. *Etude Gest Sols* 16:145–158
- Bispo A., Schnebelen N., 2018 - Synthèse des outils, indicateurs, référentiels disponibles pour comprendre et piloter la biologie des sols. *Innovations Agronomiques INRAE* 69: 91-100
- Blanchart E., Trap J., 2020 - Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. *Etude Gest Sols* 27: 121-134
- Bobul'ská L., Fazekašová D., Angelovičová L., Kotorová D., 2015 - Impact of ecological and conventional farming systems on chemical and biological soil quality indices in a cold mountain climate in Slovakia. *Biol Agric Hortic* 31:205–218. <https://doi.org/10.1080/01448765.2014.1002537>
- Boeraeve F., Dendoncker N., Cornélis J.-T., Degrune F., Dufréne M., 2020 - Contribution of agroecological farming systems to the delivery of ecosystem services. *J Environ Manage* 260:109576. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109576>
- Bouché M., 1972 - Lombriciens de France. *Ecologie et Systématique, Ann Zool Ecol Anim*.
- Bouchez T., Bliex A.L., Dequiedt S., Domaizon I., Dufresne A., Ferreira S., Godon J.J., Hellal J., Joulain C., Quaiser A., Martin-Laurent F., Mauffret A., Monier J.M., Peyret P., Schmitt-Koplin P., Sibourg O., D'oiron E., Bispo A., Deportes I., Grand C., Cuny P., Maron P.-A., Ranjard L., 2016 - Molecular microbiology methods for environmental diagnosis. *Environ Chem Lett* 14:423–441. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0581-3>
- Briar S., Grewal P., Somasekhar N., Stinner D., Miller A.S., 2007 - Soil nematode community, organic matter, microbial biomass and nitrogen dynamics in field plots transitioning from conventional to organic management. *Appl Soil Ecol - APPL SOIL ECOL* 37:256–266. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.08.004>
- Brussaard L., Caron P., Campbell B.M., Lipper L., Mainka S., Rabbinge R., Babin D., Pulleman M., 2010 - Reconciling biodiversity conservation and food security: Scientific challenges for a new agriculture. *Curr Opin Environ Sustain* 2:34–42. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.03.007>
- Bünemann E.K., Bongiorno G., Bai Z., Creamer E.R., De Deyn G., de Goede R., Fleskens L., Geissen V., Kuyper W.T., Mäder P., Pulleman M., Sukkel W., van Groenigen J.W., Brussaard L., 2018 - Soil quality – A critical review. *Soil Biol Biochem* 120:105–125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Bünemann E.K., Schwenke G.D., Van Zwielen L., 2006 - Impact of agricultural inputs on soil organisms—a review. *Soil Res* 44:379. <https://doi.org/10.1071/sr05125>
- Burger M., Jackson L.E., Lundquist E.J., Louie T.D., Miller L.R., Rolston E.D., Scow K., 2005 - Microbial responses and nitrous oxide emissions during wetting and drying of organically and conventionally managed soil under tomatoes. *Biol Fertil Soils* 42:109–118. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0007-z>
- Burgio G., Campanelli G., Leteo F., Ramilli F., Depalo L., Fabbri R., Sgolastra F., 2015 - Ecological Sustainability of an Organic Four-Year Vegetable Rotation System: Carabids and Other Soil Arthropods as Bioindicators. *Agroecol Sustain Food Syst* 39:295–316. <https://doi.org/10.1080/21683565.2014.981910>
- Burkitt L., Small D., McDonald J., Wales B., Jenkin M.L., 2007 - Comparing irrigated biodynamic and conventionally managed dairy farms. 1. Soil and pasture properties. *Aust J Exp Agric - AUST J EXP AGR* 47:479-488. <https://doi.org/10.1071/EA05196>
- Burns K.N., Bokulich N.A., Cantu D., Greenhut F.R., Kluepfel A.D., O'Geen A.T., Strauss L.S., Steenwerth L.K., 2016 - Vineyard soil bacterial diversity and composition revealed by 16S rRNA genes: Differentiation by vineyard management. *Soil Biol Biochem* 103:337–348. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.007>
- Campos-Herrera R., Goez-Ros J., Escuer M., Cuadra L., Barrios L., Gutierrez C., 2008 - Diversity, occurrence, and life characteristics of natural entomopathogenic nematode populations from La Rioja (Northern Spain) under different agricultural management and their relationships with soil factors. *Soil Biol Biochem* 40:1474. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.002>
- Cardelli R., Levi-Minzi R., Saviozzi A., Riffaldi R., 2005 - Organically and Conventionally Managed Soils: Biochemical Characteristics. *J Sustain Agric* 25:63–74. [https://doi.org/10.1300/J064v25n02\\_06](https://doi.org/10.1300/J064v25n02_06)
- Carpenter-Boggs L., Kennedy A.C., Reganold J.P., 2000a - Organic and biodynamic management: effects on soil biology. *Soil Sci Soc Am J* 64:1651–1659
- Carpenter-Boggs L., Reganold J.P., Kennedy A.C., 2000b - Biodynamic preparations: short-term effects on crops, soils, and weed populations. *Am J Altern Agric* 15:110-118
- Castillo X., Joergensen R.G., 2001 - Impact of ecological and conventional arable management systems on chemical and biological soil quality indices in Nicaragua. *Soil Biol Biochem* 33:1591–1597. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00089-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00089-X)
- Chalker-Scott L., 2013 - The Science Behind Biodynamic Preparations: A Literature Review. *HortTechnology* 23:814–819. <https://doi.org/10.21273/HORTECH.23.6.814>
- Chavarría D., Pérez-Brandan C., Serri D., Meriles M.J., Restovich B.S., Andriulo E.A., Jacquelin L., Vargas-Gil S., 2018 - Response of soil microbial communities to agroecological versus conventional systems of extensive agriculture. *Agric Ecosyst Environ* 264:1-8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.008>
- Chen C., Zhang J., Lu M., Qin C., Chen Y., Yang L., Huang Q., Jichen W., Shen Z.G., Shen Q., 2016 - Microbial communities of an arable soil treated for 8 years with organic and inorganic fertilizers. *Biol Fertil Soils* 52:455–467. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1089-5>
- Cluzeau D., Guernion M., Chaussod R., Martin-Laurent F., Villenave C., Cortet J., Ruiz-Camacho N., Pernin C., Maitelle T., Philippot L., Bellido A., Rougé L., Arrouays D., Bispo A., Pérès G., 2012 - Integration of biodiversity in soil quality monitoring: Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *Eur J Soil Biol* 49:63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.11.003>
- Coll P., Le Cadre E., Villenave C., 2012 - How are nematode communities affected during a conversion from conventional to organic farming in southern French vineyards? *Nematology* 16(PART6):665–676. <https://doi.org/10.1163/156854112X624195>
- Coll P., Le Cadre E., Blanchart E., Hinsinger P., Villenave C., 2011 - Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France. *Appl Soil Ecol - APPL SOIL ECOL* 50:37–44. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.013>
- Cookson W., Marschner P., Clark I., Milton N., Smirk M., Murphy V.D., Osman M., Stockdale E., Hirsch R.P., 2006 - The influence of season, agricultural management, and soil properties on gross nitrogen transformations and bacterial community structure. *Aust J Soil Res - AUST J SOIL RES* 44. <https://doi.org/10.1071/SR05042>
- Cortet J., Hedde M., 2020 - La faune du sol pour évaluer l'impact des pratiques agricoles et la santé des sols. *Techniques de l'Ingénieur. GE1058v1*

- Cortet J., Vauflery A.G.-D., Poinso-Balaguer N., Gomot L., Texier C., Cluzeau D., 1999 - The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects. *Eur J Soil Biol* 35:115–134. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)00116-3](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)00116-3)
- Crecchio C., Gelsomino A., Ambrosoli R., Minati J.L., Ruggiero P., 2004 - Functional and molecular responses of soil microbial communities under differing soil management practices. *Soil Biol Biochem* 36:1873–1883. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.008>
- Crittenden S.J., De Goede R.G.M., 2016 - Integrating soil physical and biological properties in contrasting tillage systems in organic and conventional farming. *Eur J Soil Biol* 77:26–33. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.09.003>
- Demeter International (2020). Production, Processing and Labelling International Standard for the use and certification of Demeter, Biodynamic and related trademarks (As of: July 2020/1st circulation). Available via <https://www.demeter.net/certification/standards/>. Accessed 20 Oct 2020
- Dequiedt S., Thioulouse J., Jolivet C., Saby N.P.A., Lelievre M., Maron P.-A., Martin P.M., Chemidlin Prévost-Bouré N., Toutain B., Arrouays D., Lemanceau P., Ranjard L., 2009 - Biogeographical patterns of soil bacterial communities. *Environ Microbiol Rep* 1:251–255. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00040.x>
- Diekötter T., Wamser S., Wolters V., Birkhofer K., 2010 - Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Spec Sect Harvest Perenn Grassl Ecol Models Farmings Perenn Future* 137:108–112. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.008>
- Djemiel C., Terrat S., 2019 - Nouvelles techniques de méta-omiques pour le diagnostic de la qualité microbiologique des sols. *Techniques de l'Ingénieur*. GE1052v1
- Djigal D., Saj S., Rabary B., Blanchart E., Villenave C., 2012 - Mulch type affects soil biological functioning and crop yield of conservation agriculture systems in a long-term experiment in Madagascar. *Soil Tillage Res* 118:11–21. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.10.008>
- Esperschütz J., Gättinger A., Mäder P., Schloter M., Fliessbach A., 2007 - Response of soil microbial biomass and community structures to conventional and organic farming systems under identical crop rotations: Response of soil microbial biomass and community structures. *FEMS Microbiol Ecol* 61:26–37. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00318.x>
- FAO, 2010 - Farming for the future in Southern Africa: An introduction to conservation agriculture. REOSA Technical brief
- FAO, 2015 - Healthy soils are the basis for healthy food production. FAO, Rome, Italy.
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M., 2001 - A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl Soil Ecol* 18:13–29. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
- Fliessbach A., Mäder P., 2000 - Microbial biomass and size-density fractions differ between soils of organic and conventional agricultural systems. *Soil Biol Biochem* 32:757-768. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00197-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00197-2)
- Fliessbach A., Oberholzer H.-R., Gunst L., Mäder P., 2007 - Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agric Ecosyst Environ* 118:273–284. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.022>
- Francis C., Lieblein G., Gliessman S., Breland T.A., Creamer N., Harwood R., Salomsson L., Helenius J., Rickerl D., Salvador R., Wiedenhoef M., Simmons S., Allen P., Altieri M.A., 2003 - Agroecology: The Ecology of Food Systems. *J Sustain Agric* 22:99–118. [https://doi.org/10.1300/J064v22n03\\_10](https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10)
- Francis C., Wezel A., 2015 - Agroecology and Agricultural Change. *Int Encycl Soc Behav Sci*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-097086-8.91026-2>
- Fuller R., Norton L., Feber R., Johnson P.J., Chamberlain D.E., Joys A.C., Mathews F., Stuart R.C., Townsend M.C., Manley W.J., Wolfe M.S., Macdonald D.W., Firbank L.G., 2006 - Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biol Lett* 1:431–4. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0357>
- Gajda A.M., Czyż E.A., Dexter A.R., 2016 - Effects of long-term use of different farming systems on some physical, chemical and microbiological parameters of soil quality. *Int Agrophysics* 30:165–172. <https://doi.org/10.1515/intag-2015-0081>
- Gao D., Wang F., Li J., Yu S., Li Z.A., Zhao J., 2019 - Soil nematode communities as indicators of soil health in different land use types in tropical area. *Nematology* 22:1–16. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003325>
- García-Ruiz R., Ochoa V., Viñeja B., Hinojosa M.B., Peña-Santiago R., Liébanas G., Linares J.C., Carreira J.A., 2009 - Soil enzymes, nematode community and selected physico-chemical properties as soil quality indicators in organic and conventional olive oil farming: Influence of seasonality and site features. *Appl Soil Ecol* 41:305–314. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.12.004>
- Garnett T., Appleby M.C., Balmford A., Bateman I.J., Benton T.G., Bloomer P., Burlingame B., Dawkins M., Dolan L., Fraser D., Herrero M., Hoffmann I., Smith P., Thornton P.K., Toulmin C., Vermeulen S.J., Godfray H.C.J., 2013 - Sustainable Intensification in Agriculture: Premises and Policies. *Science* 341:33–4. <https://doi.org/10.1126/science.1234485>
- Ge T., Chen X., Yuan H., Li B., Zhu H., Peng P., Li K., Jones L.D., Wu J., 2013 - Microbial biomass, activity, and community structure in horticultural soils under conventional and organic management strategies. *Eur J Soil Biol* 58:122–128. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.07.005>
- Ge T., Nie S., Wu J., Shen J., Xiao H., Tong C., Huang D., Hong Y., Iwasaki K., 2011 - Chemical properties, microbial biomass, and activity differ between soils of organic and conventional horticultural systems under greenhouse and open field management: a case study. *J Soils Sediments* 11:25–36. <https://doi.org/10.1007/s11368-010-0293-4>
- Gill E., 2010 - Lady Eve Balfour and the British organic food and farming movement. PhD thesis. Aberystwyth University
- Giller K.E., Witter E., Mcgrath S.P., 1998 - Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils: a review. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1389–1414. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00270-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00270-8)
- Glover J.D., Reganold J.P., Andrews P.K., 2000 - Systematic method for rating soil quality of conventional, organic, and integrated apple orchards in Washington State. *Agric Ecosyst Environ* 80:29–45. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00131-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00131-6)
- Gobat J.M., Aragno M., Matthey W., 2010 - Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols. Presses polytechniques et universitaires romandes
- Gottshall C.B., Cooper M., Emery S.M., 2017 - Activity, diversity and function of arbuscular mycorrhizae vary with changes in agricultural management intensity. *Agric Ecosyst Environ* 241:142–149. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.03.011>
- Hartemink A.E., 2008 - Soils are back on the global agenda. *Soil Use Manag* 24:327–330. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2008.00187.x>
- Hartmann M., Fliessbach A., Oberholzer H.-R., Widmer F., 2006 - Ranking the magnitude of crop and farming system effects on soil microbial biomass and genetic structure of bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol* 57:378–388. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00132.x>
- Hartmann M., Frey B., Mayer J., Mäder P., Widmer F., 2015 - Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. *ISME J* 9:1177–1194. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210>
- Hazell P., Wood S., 2008 - Drivers of change in global agriculture. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:495–515. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2166>
- Hedde M., Bispo A., Cluzeau D., Coeurdassier M., Corter J., De Vauflery A., Guernion M., Pauget B., Ruiz N., Vandenbulcke F., Villenave C., Alaphilippe A., Beguiristain T., Douay F., Faure O., Hitmi A., Houot S., Legras M., Vian J.-F., Conil S., Rougé L., Peres G., 2012 - Soil fauna used as bioindicators for soil monitoring, risk assessment and soil characterization. Results from the French national "Bioindicators Programme" XVI ICSZ - International Colloquium on Soil Zoology, Aug 2012, Coimbra, Portugal.,

- Heger T.J., Straub F., Mitchell E.A.D., 2012 - Impact of farming practices on soil diatoms and testate amoebae: A pilot study in the DOK-trial at Therwil, Switzerland. *Eur J Soil Biol* 49:31–36. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.08.007>
- Hendgen M., Hoppe B., Döring J., Friedel M., Kauer R., Frisch M., Dahl A., Kellner H., 2018 - Effects of different management regimes on microbial biodiversity in vineyard soils. *Sci Rep* 8:1–13
- Henneron L., Bernard L., Hedde M., Pelosi C., Villenave C., Chenu C., Bertrand M., Girardin C., Blanchart E., 2015 - Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agron Sustain Dev* 35:169–181. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0215-8>
- Hernández E., Pérez Y., Jiménez-García D., Patrón J., 2017 - Management and Health of Three Corn Farming Systems in the Region of Llanos de San Juan, Puebla, Mexico. *Agroecol Sustain Food Syst* 41:76–97. <https://doi.org/10.1080/21683565.2016.1254707>
- Heyer W., Hülsbergen K.-J., Wittmann C., Papaja S., Christen O., 2003 - Field related organisms as possible indicators for evaluation of land use intensity. *Agric Ecosyst Environ* 98:453–461. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00104-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00104-X)
- Ilieva-Makulec K., Tyburski J., Makulec G., 2017 - Soil Nematodes in Organic and Conventional Farming System: A Comparison of the Taxonomic and Functional Diversity. *Pol J Ecol* 64:547–563. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2016.64.4.010>
- Jaffuel G., Mäder P., Blanco-Pérez R., Chririboga Morales X., Fliessbach A., Turlings T., Campos-Herrera R., 2016 - Prevalence and activity of entomopathogenic nematodes and their antagonists in soils that are subject to different agricultural practices. *Agric Ecosyst Environ* 230:329–340. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.009>
- Jeffery S., Gardi C., Jones A., Montanarella L., Marmo L., Miko L., Ritz K., Peres G., Römbke J., van der Putten W.H., 2010 - European Atlas of Soil Biodiversity. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1996 - Organisms as Ecosystem Engineers, in: Samson, F.B., Knopf, F.L. (Eds.), *Ecosystem Management: Selected Readings*. Springer New York, New York, NY, pp. 130–147. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14)
- Karimi B., Masson V., Guillard C., Leroy E., Pellegrinelli S., Giboulot E., Maron P.-A., Ranjard L., 2021 - La biodiversité des sols est-elle impactée par l'apport de cuivre ou son accumulation dans les sols vignes? Synthèse des connaissances scientifiques. *Etude et Gestion des Sols*, 28, 71–92
- Karimi B., Cahurel J.-Y., Gontier L., Charlier L., Chovelon M., Mahé H., Ranjard L., 2020 - A meta-analysis of the ecotoxicological impact of viticultural practices on soil biodiversity. *Environ Chem Lett*. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01050-5>
- Karimi B., Terrat S., Dequiedt S., Saby N.P.A., Horrigue W., Lelièvre M., Nowak V., Jolivet C., Arrouays D., Wincker P., Cruaud C., Bispo A., Maron P.A., Chemidlin Prévost-Bouré N., Ranjard L., 2018 - Biogeography of soil bacteria and archaea across France. *Sci Adv* 4:eaat1808. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat1808>
- Kepler R.M., Epp Schmidt D.J., Yarwood S.A., Cavigelli M.A., Reddy K.N., Duke S.O., Bradley C.A., Williams Jr.M.M., Buyer J.S., Maul J.E., 2020 - Soil Microbial Communities in Diverse Agroecosystems Exposed to the Herbicide Glyphosate. *Appl Environ Microbiol* 86:e01744–19. <https://doi.org/10.1128/AEM.01744-19>
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:685–701. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2178>
- Kuht J., Eremeev V., Talgre L., Alaru M., Loit E., Mäeorg E., Esmaeilzadeh-Salestani K., Luik A., 2019 - Changes in the Soil Microbial Hydrolytic Activity and the Content of Organic Carbon and Total Nitrogen by Growing Spring Barley Undersown with Red Clover in Different Farming Systems. *Agriculture* 9:146. <https://doi.org/10.3390/agriculture9070146>
- Landi S., Papini R., d'Errico G., Barzanti G.P., Roversi P.F., 2017 - Nematode indicators as integrative measures of soil condition during conversion from conventional to organic rice production in Italy: a case study. *Biol Agric Hortic* 34:141–153. <https://doi.org/10.1080/01448765.2017.1399166>
- Larsen E., Grossman J., Edgell J., Hoyt G., Osmond D.L., Hu S., 2014 - Soil biological properties, soil losses and corn yield in long-term organic and conventional farming systems. *Soil Tillage Res* 139:37–45. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.02.002>
- 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. *Eur J Soil Biol* 42:3–15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
- Le Guillou C., Chemidlin Prévost-Bouré N., Karimi B., Akkal-Corfini N., Dequiedt S., Nowak V., Terrat S., Menasseri-Aubry S., Viaud V., Maron P.-A., Ranjard L., 2019 - Tillage intensity and pasture in rotation effectively shape soil microbial communities at a landscape scale. *MicrobiologyOpen* 8:e00676–e00676. <https://doi.org/10.1002/mbo3.676>
- Lernoud J., Willer H., 2017 - Organic Agriculture Worldwide 2017: Current Statistics 29.
- Li R., Khafipour E., Krause D.O., Entz M.H., de Kievit T.R., Fernando W.G.D., 2012 - Pyrosequencing Reveals the Influence of Organic and Conventional Farming Systems on Bacterial Communities. *PLoS ONE* 7:e51897. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051897>
- Liu B., Tu C., Hu S., Gumpertz M., Ristaino B.J., 2007 - Effect of organic, sustainable, and conventional management strategies in grower fields on soil physical, chemical, and biological factors and the incidence of Southern blight. *Appl Soil Ecol* 37:202–214. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.06.007>
- Lori M., Symnaczik S., Mäder P., De Deyn G., Gattinger A., 2017 - Organic farming enhances soil microbial abundance and activity—A meta-analysis and meta-regression. *PLOS ONE* 12:e0180442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180442>
- Lupatini M., Korthals G.W., de Hollander M., Janssens T.K.S., Kuramae E.E., 2017 - Soil Microbiome Is More Heterogeneous in Organic Than in Conventional Farming System. *Front Microbiol* 7:2064. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02064>
- Mäder P., Edenhofer S., Boller T., Wiemken A., Niggli U., 2000 - Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. *Biol Fertil Soils* 31:150–156. <https://doi.org/10.1007/s003740050638>
- Mäder P., Fliessbach A., Dubois D., Gunst L., Fried P., Niggli U., 2002 - Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science* 296:1694–1697
- Maharjan M., Sanaullah M., Razavi B.S., Kuz'yakov Y., 2017 - Effect of land use and management practices on microbial biomass and enzyme activities in subtropical top-and sub-soils. *Appl Soil Ecol* 113:22–28. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.01.008>
- Marinari S., Roberto M., Campiglia E., Grego S., 2006 - Chemical and biological indicators of soil quality in organic and conventional farming systems in Central Italy. *Ecol Indic* 6:701–711. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.029>
- Maron P.-A., Ranjard L., Mougé C., Lemanceau P., 2007 - Metaproteomics: A New Approach for Studying Functional Microbial Ecology. *Microb. Ecol.* 53, 486–93. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9196-8>
- Maron P.-A., Ranjard L., 2019 - Qualité écologique des sols. *Techniques de l'Ingénieur*. GE1051v1
- Marschner P., Crowley D., Ching Yang H., 2004 - Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type. *Plant Soil* 261:199–208. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000035569.80747.c5>

- Massaccesi L., Rondoni G., Tosti G., Conti E., Guiducci M., Agnelli A., 2020 - Data on soil physicochemical properties and biodiversity from conventional, organic and organic mulch-based cropping systems. *Data Brief* 31:105718. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2020.105718>
- Mazzoncini M., Canali S., Giovannetti M., Castagnoli M., Tittarelli F., Antichi D., Nannelli R., Cristani C., Barberi P., 2010 - Comparison of organic and conventional stockless arable systems: A multidisciplinary approach to soil quality evaluation. *Appl Soil Ecol* 44:124–132. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.11.001>
- McBratney A., Field D.J., Koch A., 2014 - The dimensions of soil security. *Geoderma* 213:203–213. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.08.013>
- McDaniel M.D., Tiemann L.K., Grandy A.S., 2014 - Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis. *Ecol. Appl.* 24, 560–570. <https://doi.org/10.1890/13-0616.1>
- Meissner G., Athmann M., Fritz J., Kauer R., Stoll M., Reiner Schulz H., 2019 - Conversion to organic and biodynamic viticultural practices: impact on soil, grapevine development and grape quality. *Oeno One* 53:639–659
- Melero S., Porras J.C.R., Herencia J.F., Madejon E., 2006 - Chemical and biochemical properties in a silty loam soil under conventional and organic management. *Soil Tillage Res* 90:162–170. <https://doi.org/10.1016/j.still.2005.08.016>
- Moeskops B., Buchan D., Sukristiyonubowo, De Neve S., De Gussem B., Widowati L.R., Setyorini D., Sleutel S., 2012 - Soil quality indicators for intensive vegetable production systems in Java, Indonesia. *Ecol Indic* 18:218–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.11.011>
- Moeskops B., Sukristiyonubowo, Buchan D., Sleutel S., Herawaty L., Husen E., Saraswati R., Setyorini D., De Neve S., 2010 - Soil microbial communities and activities under intensive organic and conventional vegetable farming in West Java, Indonesia. *Appl Soil Ecol* 45:112–120. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.03.005>
- Morrison-Whittle P., Lee S., Goddard M., 2017 - Fungal communities are differentially affected by conventional and biodynamic agricultural management approaches in vineyard ecosystems. *Agric Ecosyst Environ* 246:306–313. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.022>
- Moura G.S., Franzener G., 2017 - Biodiversity of nematodes biological indicators of soil quality in the agroecosystems. *Arq Inst Biologico* 84:1-8 e0142015. <https://doi.org/10.1590/1808-1657000142015>
- Mulder C., Boit A., Bonkowski M., De Ruyter P.C., Mancinelli G., Van der Heijden M.G.A., Van Wijnen H.J., Vonk J.A., Rutgers M., 2011 - A Belowground Perspective on Dutch Agroecosystems: How Soil Organisms Interact to Support Ecosystem Services. In: Woodward G (ed) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp 277–357
- Mulder C., Zwart D., Wijnen H., Schouten A.J., Breure A.M., 2003 - Observational and simulated evidence of ecological shifts within the soil nematode community of agroecosystems under conventional and organic farming. *Funct Ecol* 17:516–525. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00755.x>
- Oehl F., Sieverding E., Mäder P., Dubois D., Ineichen K., Boller T., Wiemken A., 2004 - Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138:574–583. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1458-2>
- Okur N., Çengel M., Göçmez S., Hüsni H., 2009 - Microbial biomass and enzyme activity in vineyard soils under organic and conventional farming systems. *Turk J Agric For* 33: 413-423. <https://doi.org/10.3906/tar-0806-23>
- Parfitt R.L., Yeates G.W., Ross D.J., Mackay A.D., Budding P.J., 2005 - Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. *Appl Soil Ecol* 28:1–13. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.07.001>
- Paul J., 2011 - Attending the First Organic Agriculture Course: Rudolf Steiner's Agriculture Course at Koberwitz, 1924. *Eur J Soc Sci – Vol Number* 21.
- Peigné J., Lefevre V., Vian J.F., Fleury P., 2015 - Conservation Agriculture in Organic Farming: Experiences, Challenges and Opportunities in Europe. *Conserv Agric* 559–578. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-11620-4\\_21](https://doi.org/10.1007/978-3-319-11620-4_21)
- Pelosi C., Bertrand M., Thénard J., Mouglin C., 2015 - Earthworms in a 15 years agricultural trial., *Appl Soil Ecol* 88:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.12.004>
- Pelosi C., Toutous L., Chiron F., Dubs F., Hedde M., Muratet A., Ponge J.F., Salmon S., Makowski D., 2013 - Reduction of pesticide use can increase earthworm populations in wheat crops in a European temperate region. *Agric Ecosyst Environ* 181:223–230. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.003>
- Probst B., Schüller C., Joergensen R., 2007 - Vineyard soils under organic and conventional management - microbial biomass and activity indices and their relation to soil chemical properties. *Biol Fertil Soils* 44:443–450. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0225-7>
- Quist C.W., Schrama M., De Haan J.J., Smart G., Bakker J., van der Putten W.H., Helder J., 2016 - Organic farming practices result in compositional shifts in nematode communities that exceed crop-related changes. *Appl Soil Ecol* 98:254–260. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.10.022>
- Regulation (EC) 2018/ du Parlement européen et du Conseil du 30 mai 2018 relatif à la production biologique et à l'étiquetage des produits biologiques, et abrogeant le règlement (EC) no 834/2007. Available via <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32018R0848&from=HU>. Accessed 8 Sept 2020
- Reeve J.R., Carpenter-Boggs L., Sehmsdorf H., 2011 - Sustainable Agriculture: A Case Study of a Small Lopez Island Farm. *Agric Syst* 104:572–579. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2011.04.006>
- Reeve J.R., Carpenter-Boggs L., Reganold J.P., York A.L., MCGourty G., McCloskey L., 2005 - Soil and winegrape quality in biodynamically and organically managed vineyards. *Am J Enol Vitic* 56:367–376
- Reeve J.R., Schadt C.W., Carpenter-Boggs L., Kang S., Zhou J., Reganold J.P., 2010 - Effects of soil type and farm management on soil ecological functional genes and microbial activities. *ISME J* 4:1099–1107. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.42>
- Reganold J.P., Andrews P.K., Reeve J.R., Carpenter-Boggs L., Schadt C.W., Alldredge J.R., Ross C.F., Davies N.M., Zhou J., 2010 - Fruit and Soil Quality of Organic and Conventional Strawberry Agroecosystems. *PLoS ONE* 5(9):e12346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012346>
- Riley H., Pommeresche R., Elton R., Hansen S., Korsaeht A., 2008 - Soil structure, organic matter and earthworm activity in a comparison of cropping systems with contrasting tillage, rotations, fertilizer levels and manure use. 124:275–284. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.11.002>
- Rillig M.C., Lehmann A., 2019 - Exploring the agricultural parameter space for crop yield and sustainability. *New Phytol* 223:517–519. <https://doi.org/10.1111/nph.15744>
- Robertson G.P., Gross K., Hamilton S., Landis D., Schmidt T.M., Snapp S., Swinton S., 2014 - Farming for Ecosystem Services: An Ecological Approach to Production Agriculture. *BioScience* 64:404–415. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu037>
- Romaniuk R., Giuffré L., Costantini A., Nannipieri P., 2011 - Assessment of soil microbial diversity measurements as indicators of soil functioning in organic and conventional horticulture systems. *Ecol Indic* 11:1345–1353. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.008>
- Saison C., Degrange V., Oliver R., Millard P., Commeaux C., Montange D., Le Roux X., 2006 - Alteration and resilience of the soil microbial community following compost amendment: effects of compost level and compost-borne microbial community. *Environ Microbiol* 8:247–257. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00892.x>
- Sánchez-Moreno S., Nicola N., Ferris H., Zalom F., 2009 - Effects of agricultural management on nematode–mite assemblages: Soil food web indices as predictors of mite community composition. *Appl Soil Ecol* 41:107–117. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.09.004>

- Santos V.B., Araújo A.S.F., Leite L.F.C., Nunes L.A.P.L., Melo W.J., 2012 - Soil microbial biomass and organic matter fractions during transition from conventional to organic farming systems. *Geoderma* 170:227–231. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.11.007>
- Schjøning P., Elmholt S., Munkholm L.J., Deboz K., 2002 - Soil quality aspects of humid sandy loams as influenced by organic and conventional long-term management. *Agric Ecosyst Environ* 88:195–214. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00161-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00161-X)
- Scullion J., Neal S., Philips L., 2007 - Earthworm casting and burrowing activity in conventional and organic grass-arable rotations. *Eur J Soil Biol* 43:S216–S221. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.08.018>
- Shannon D., Sen A.M., Johnson D.B., 2006 - A comparative study of the microbiology of soils managed under organic and conventional regimes. *Soil Use Manag* 18:274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2002.tb00269.x>
- Sih D., Dari B., Sharma D.K., Pathak H., Nain L., Sharma O.M., 2017 - Evaluation of soil health in organic vs. conventional farming of basmati rice in North India. *J Plant Nutr Soil Sci* 180:389–406. <https://doi.org/10.1002/jpln.201700128>
- Stark C.H., Condon L.M., O'Callaghan M., Stewart A., Di H.J., 2008 - Differences in soil enzyme activities, microbial community structure and short-term nitrogen mineralisation resulting from farm management history and organic matter amendments. *Soil Biol Biochem* 40:1352–1363. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.025>
- Stone D., Ritz K., Griffiths B.G., Orgiazzi A., Creamer R.E., 2016 - Selection of biological indicators appropriate for European soil monitoring. *Appl Soil Ecol* 97:12–22. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.005>
- Stork N., Eggleton P., 1992 - Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Am J Altern Agric* 7:38–47. <https://doi.org/10.1017/S0889189300004446>
- Sudhakaran M., Ramamoorthy D., Kumar S.R., 2013 - Impacts of conventional, sustainable and organic farming system on soil microbial population and soil biochemical properties, Puducherry, India. *Int J Environ Sci* 4:28–41
- Sugiyama A., Vivanco J., Jayanty S., Manter D., 2010 - Pyrosequencing assessment of soil microbial communities in organic and conventional potato farms. *Plant Dis* 94: 1329–1335. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-10-0090>
- Suja G., Byju G., Jyothi A., Veena S.S., Sreekumar J., 2017 - Yield, quality and soil health under organic vs conventional farming in taro. *Sci Hortic* 218:334–343. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.02.006>
- Surekha K., Satishkumar Y.S., 2014 - Productivity, Nutrient Balance, Soil Quality, and Sustainability of Rice (*Oryza sativa* L.) under Organic and Conventional Production Systems. *Commun Soil Sci Plant Anal* 45:415–428. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.872250>
- Thiele-Bruhn S., Bloem J., de Vries F.T., Kalbitz K., Wagg C., 2012 - Linking soil biodiversity and agricultural soil management. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 4: 523–528. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.06.004>
- Tsiafouli M.A., Thébault E., Sgardelis S.P., de Ruiter P.C., 2015 - Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob Chang Biol* 21: 973–985. <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- Tu C., Louws F., Creamer N., Mueller J.P., Briwnie C., Fager K., Bell M., Hu S., 2006 - Responses of soil microbial biomass and N availability to transition strategies from conventional to organic farming systems. *Agric Ecosyst Environ* 113:206–215. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.09.013>
- Uddin M., Siddiq M., Hossain M., Islam F., Halim G., Bari L., 2016 - Impact of organic and conventional practices on, soil health and crop yield under tropical and subtropical environment of Bangladesh. *IJOEAR* 2: 89–100.
- van der Putten W.H., Mudgal S., Turbé A., De Toni A., Benito P., Lavelle P., Ruiz N., Labouze E., Mudgal S., 2010 - Soil biodiversity: functions, threats and tools for policy makers. *Bio Intelligence Service*, Paris
- van Diepeningen A., Vos O., Korthals G., van Bruggen A., 2006 - Effects of organic versus conventional management on chemical and biological parameters in agricultural soils. *Appl Soil Ecol* 31: 120–135–2
- Velmourougane K., 2016 - Impact of Organic and Conventional Systems of Coffee Farming on Soil Properties and Culturable Microbial Diversity. *Scientifica* 2016. <https://doi.org/10.1155/2016/3604026>
- Vincent-Caboud L., Peigné J., Casagrande M., Silva E.M., 2017 - Overview of Organic Cover Crop-Based No-Tillage Technique in Europe: Farmers' Practices and Research Challenges. *Agriculture* 7:42. <https://doi.org/10.3390/agriculture7050042>
- Wachter J.M., Painter K.M., Carpenter-Boggs L.A., Huggins D.R., Reganold J.P., 2019 - Productivity, economic performance, and soil quality of conventional, mixed, and organic dryland farming systems in eastern Washington State. *Agric Ecosyst Environ* 286:106665. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106665>
- Wada S., Toyota K., 2006 - Repeated applications of farmyard manure enhance resistance and resilience of soil biological functions against soil disinfection. *Biol Fertil Soils* 43:349–356. <https://doi.org/10.1007/s00374-006-0116-3>
- Walmsley A., Sklenička P., 2017 - Various effects of land tenure on soil biochemical parameters under organic and conventional farming – Implications for soil quality restoration. *Ecol Eng* 107:137–143. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.07.006>
- Wardle D.A., Yeates G.W., Bonner K.I., Nicholson K.S., Watson R.N., 2001 - Impacts of ground vegetation management strategies in a kiwifruit orchard on the composition and functioning of the soil biota. *Soil Biol Biochem* 33:893–905. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00235-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00235-2)
- Weibull A.-C., Östman Ö., Granqvist Å., 2003 - Species richness in agroecosystems: The effect of landscape, habitat and farm management. *Biodivers Conserv* 12:1335–1355. <https://doi.org/10.1023/A:1023617117780>
- Wezel A., Bellon S., Doré T., Francis C., Vallod D., David C., 2009 - Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 503–515. <https://doi.org/10.1051/agro/2009004>
- Widmer F., Rasche F., Hartmann M., Fliessbach A., 2006 - Community structures and substrate utilization of bacteria in soils from organic and conventional farming systems of the DOK long-term field experiment. *Appl Soil Ecol* 33:294–307. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.09.007>
- Willer H., Schlatter B., Trávníček, Kemper L., Lernoud J., (Eds.) 2020 - *The World of Organic Agriculture: Statistics and Emerging Trends 2020*. Research Institute of Organic Agriculture (FiBL), Frick and IFOAM - Organics International, Bonn.
- Wu T., Chellemi D., Graham J., Martin K.J., Roskopf E.N., 2008 - Comparison of Soil Bacterial Communities Under Diverse Agricultural Land Management and Crop Production Practices. *Microb Ecol* 55:293–310. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9276-4>
- Xue K., Wu L., Deng Y., He Z., Van Nostrand J., Robertson P.G., Schmidt T.M., Zhou J., 2013 - Functional Gene Differences in Soil Microbial Communities from Conventional, Low-Input, and Organic Farmlands. *Appl Environ Microbiol* 79:1284–1292. <https://doi.org/10.1128/AEM.03393-12>
- Yeates G.W., Ferris H., Moens T., van der Putten W.H., 2008 - The Role of Nematodes in Ecosystems. *Nematodes Environ Indic.* <https://doi.org/10.1079/9781845933852.0001>
- Zhang W.J., Rui W.Y., Tu C., Diab H.G., Louws F.J., Mueller J.P., Creamer N., Bell M.C., Waggoner M.G., Hu S., 2005 - Responses of soil microbial community structure and diversity to agricultural deintensification. *Pedosphere* 15:440–447

## INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE

**Tableau S1 :** Liste des références bibliographiques par groupes biologiques.

**Table S1:** List of the bibliographical references per biological groups.

Mode de production	Groupe biologique	Références
Agriculture conventionnelle	Microorganismes totaux	Fliessbach et Mäder (2000), Glover <i>et al.</i> (2000), Castillo et Joergensen (2001), Mäder <i>et al.</i> (2002), Schjøning <i>et al.</i> (2002), Bending <i>et al.</i> (2004), Crecchio <i>et al.</i> (2004), Burger <i>et al.</i> (2005), Cardelli <i>et al.</i> (2005), Zhang <i>et al.</i> (2005), Cookson <i>et al.</i> (2006), Hartmann <i>et al.</i> (2006), Marinari <i>et al.</i> (2006), Melero <i>et al.</i> (2006), Shannon <i>et al.</i> (2006), Tu <i>et al.</i> (2006), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Widmer <i>et al.</i> (2006), Briar <i>et al.</i> (2007), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Fliessbach <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Araujo <i>et al.</i> (2008), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Stark <i>et al.</i> (2008), Araujo <i>et al.</i> (2009), Garcia-Ruiz <i>et al.</i> (2009), Okur <i>et al.</i> (2009), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010), Moeskops <i>et al.</i> (2010), Reeve <i>et al.</i> (2010), Reganold <i>et al.</i> (2010), Sugiyama <i>et al.</i> (2010), Amaral <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2011), Ge <i>et al.</i> (2011), Romaniuk <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2012), Moeskops <i>et al.</i> (2012), Santos <i>et al.</i> (2012), Ge <i>et al.</i> (2013), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Xue <i>et al.</i> (2013), Larsen <i>et al.</i> (2014), Surekha et Satishkumar (2014), Bobul'ská <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Anderson et Paulsen (2016), Gajda <i>et al.</i> (2016), Jaffuel <i>et al.</i> (2016), Velmourougane (2016), Lupatini <i>et al.</i> (2017), Maharjan <i>et al.</i> (2017), Sihi <i>et al.</i> (2017), Walmsley et Sklenička (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Kuht <i>et al.</i> (2019), Meissner <i>et al.</i> (2019), Wachter <i>et al.</i> (2019)
	Bactéries	Crecchio <i>et al.</i> (2004), Shannon <i>et al.</i> (2006), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Wu <i>et al.</i> (2008), Reganold <i>et al.</i> (2010), Li <i>et al.</i> (2012), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Burns <i>et al.</i> (2016), Landi <i>et al.</i> (2017), Lupatini <i>et al.</i> (2017), Suja <i>et al.</i> (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Hendgen <i>et al.</i> (2018), Armalyté <i>et al.</i> (2019), Kepler <i>et al.</i> (2020)
	Champignons	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Mäder <i>et al.</i> (2000), Castillo et Joergensen (2001), Schjøning <i>et al.</i> (2002), Oehl <i>et al.</i> (2004), Shannon <i>et al.</i> (2006), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010), Reganold <i>et al.</i> (2010), Bedini <i>et al.</i> (2013), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Uddin <i>et al.</i> (2016), Gottshall <i>et al.</i> (2017), Landi <i>et al.</i> (2017), Suja <i>et al.</i> (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Hendgen <i>et al.</i> (2018), Banerjee <i>et al.</i> (2019), Kepler <i>et al.</i> (2020)
	Nématodes	Berkelmans <i>et al.</i> (2003), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Briar <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Campos-Herrera <i>et al.</i> (2008), Garcia-Ruiz <i>et al.</i> (2009), Sánchez-Moreno <i>et al.</i> (2009), Coll <i>et al.</i> (2011), Mulder <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2012), Djigal <i>et al.</i> (2012), Henneron <i>et al.</i> (2015), Benković-Lačić <i>et al.</i> (2016), Jaffuel <i>et al.</i> (2016), Quist <i>et al.</i> (2016), Velmourougane (2016), Ilieva-Makulec <i>et al.</i> (2017), Landi <i>et al.</i> (2017)
	Micro-arthropodes	Parfitt <i>et al.</i> (2005), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Diekötter <i>et al.</i> (2010), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010)
	Macro-arthropodes	Mäder <i>et al.</i> (2002), Heyer <i>et al.</i> (2003), Weibull <i>et al.</i> (2003), Fuller <i>et al.</i> (2006), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Sánchez-Moreno <i>et al.</i> (2009), Diekötter <i>et al.</i> (2010), Djigal <i>et al.</i> (2012), Burgio <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Velmourougane (2016), Hernández <i>et al.</i> (2017), Anyango <i>et al.</i> (2020)
	Vers de terre	Glover <i>et al.</i> (2000), Mäder <i>et al.</i> (2002), Heyer <i>et al.</i> (2003), Scullion <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Coll <i>et al.</i> (2011), Henneron <i>et al.</i> (2015), Pelosi <i>et al.</i> (2015), Crittenden et De Goede (2016), Hernández <i>et al.</i> (2017), Meissner <i>et al.</i> (2019)

Mode de production	Groupe biologique	Références
Agriculture biologique	Microorganismes totaux	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Fliessbach et Mäder (2000), Glover et Andrews (2000), Castillo et Joergensen (2001), Mäder <i>et al.</i> (2002), Schjønning <i>et al.</i> (2002), Bending <i>et al.</i> (2004), Cardelli <i>et al.</i> (2005), Crecchio <i>et al.</i> (2004), Burger <i>et al.</i> (2005), Reeve <i>et al.</i> (2005), Zhang <i>et al.</i> (2005), Cookson <i>et al.</i> (2006), Hartmann <i>et al.</i> (2006), Marinari <i>et al.</i> (2006), Melero <i>et al.</i> (2006), Shannon <i>et al.</i> (2006), Tu <i>et al.</i> (2006), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Widmer <i>et al.</i> (2006), Briar <i>et al.</i> (2007), Esperschütz <i>et al.</i> (2007), Fliessbach <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Araujo <i>et al.</i> (2008), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Stark <i>et al.</i> (2008), Araujo <i>et al.</i> (2009), Garcia-Ruiz <i>et al.</i> (2009), Okur <i>et al.</i> (2009), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010), Moeskops <i>et al.</i> (2010), Reeve <i>et al.</i> (2010), Reganold <i>et al.</i> (2010), Sugiyama <i>et al.</i> (2010), Amaral <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2011), Ge <i>et al.</i> (2011), Reeve <i>et al.</i> (2011), Romaniuk <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2012), Moeskops <i>et al.</i> (2012), Santos <i>et al.</i> (2012), Ge <i>et al.</i> (2013), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Xue <i>et al.</i> (2013), Larsen <i>et al.</i> (2014), Surekha et Satishkumar (2014), Bobul'ská <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Anderson et Paulsen (2016), Gajda <i>et al.</i> (2016), Jaffuel <i>et al.</i> (2016), Velmourougane (2016), Lupatini <i>et al.</i> (2017), Maharjan <i>et al.</i> (2017), Sihi <i>et al.</i> (2017), Walmsley et Sklenička (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Kuht <i>et al.</i> (2019), Meissner <i>et al.</i> (2019), Wachter <i>et al.</i> (2019)
	Bactéries	Crecchio <i>et al.</i> (2004), Cookson <i>et al.</i> (2006), Shannon <i>et al.</i> (2006), Widmer <i>et al.</i> (2006), Esperschütz <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Wu <i>et al.</i> (2008), Reganold <i>et al.</i> (2010), Li <i>et al.</i> (2012), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Burns <i>et al.</i> (2016), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Landi <i>et al.</i> (2017), Lupatini <i>et al.</i> (2017), Suja <i>et al.</i> (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Hendgen <i>et al.</i> (2018), Armalyté <i>et al.</i> (2019), Kepler <i>et al.</i> (2020)
	Champignons	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000b), Mäder <i>et al.</i> (2000), Castillo et Joergensen (2001), Schjønning <i>et al.</i> (2002), Oehl <i>et al.</i> (2004), Shannon <i>et al.</i> (2006), Esperschütz <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010), Reganold <i>et al.</i> (2010), Bedini <i>et al.</i> (2013), Sudhakaran <i>et al.</i> (2013), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Uddin <i>et al.</i> (2016), Gottshall <i>et al.</i> (2017), Landi <i>et al.</i> (2017), Suja <i>et al.</i> (2017), Chavarria <i>et al.</i> (2018), Hendgen <i>et al.</i> (2018), Banerjee <i>et al.</i> (2019), Kepler <i>et al.</i> (2020)
	Nématodes	Berkelmans <i>et al.</i> (2003), Mulder <i>et al.</i> (2003), van Diepeningen <i>et al.</i> (2006), Briar <i>et al.</i> (2007), Liu <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Campos-Herrera <i>et al.</i> (2008), Garcia-Ruiz <i>et al.</i> (2009), Sánchez-Moreno <i>et al.</i> (2009), Coll <i>et al.</i> (2011), Coll <i>et al.</i> (2012), Henneron <i>et al.</i> (2015), Benković-Lačić <i>et al.</i> (2016), Jaffuel <i>et al.</i> (2016), Quist <i>et al.</i> (2016), Velmourougane (2016), Ilieva-Makulec <i>et al.</i> (2017), Landi <i>et al.</i> (2017)
	Micro-arthropodes	Alvarez <i>et al.</i> (2001), Parfitt <i>et al.</i> (2005), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Diekötter <i>et al.</i> (2010), Mazzoncini <i>et al.</i> (2010)
	Macro-arthropodes	Mäder <i>et al.</i> (2002), Heyer <i>et al.</i> (2003), Weibull <i>et al.</i> (2003), Fuller <i>et al.</i> (2006), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Sánchez-Moreno <i>et al.</i> (2009), Diekötter <i>et al.</i> (2010), Burgio <i>et al.</i> (2015), Henneron <i>et al.</i> (2015), Velmourougane (2016), Anyango <i>et al.</i> (2020)
	Vers de terre	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Glover <i>et al.</i> (2000), Mäder <i>et al.</i> (2002), Heyer <i>et al.</i> (2003), Reeve <i>et al.</i> (2005), Scullion <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Coll <i>et al.</i> (2011), Henneron <i>et al.</i> (2015), Pelosi <i>et al.</i> (2015), Crittenden et De Goede (2016), Meissner <i>et al.</i> (2019)

## INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE

**Tableau S1 (suite)** : Liste des références bibliographiques par groupes biologiques.

**Table S1:** List of the bibliographical references per biological groups.

Mode de production	Groupe biologique	Références
Agriculture biodynamique	Microorganismes totaux	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Fliessbach et Mäder (2000), Mäder <i>et al.</i> (2002), Reeve <i>et al.</i> (2005), Cookson <i>et al.</i> (2006), Hartmann <i>et al.</i> (2006), Widmer <i>et al.</i> (2006), Burkitt <i>et al.</i> (2007), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Fliessbach <i>et al.</i> (2007), Probst <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Reeve <i>et al.</i> (2011), Jaffuel <i>et al.</i> (2016), Meissner <i>et al.</i> (2019)
	Bactéries	Cookson <i>et al.</i> (2006), Widmer <i>et al.</i> (2006), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Heger <i>et al.</i> (2012), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Burns <i>et al.</i> (2016), Hendgen <i>et al.</i> (2018)
	Champignons	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Mäder <i>et al.</i> (2002), Oehl <i>et al.</i> (2004), Esperschutz <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Hartmann <i>et al.</i> (2015), Morrison-Whittle <i>et al.</i> (2017), Hendgen <i>et al.</i> (2018)
	Nématodes	Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Jaffuel <i>et al.</i> (2016)
	Micro-arthropodes	Burkitt <i>et al.</i> (2007), Birkhofer <i>et al.</i> (2008)
	Macro-arthropodes	Mäder <i>et al.</i> (2002), Birkhofer <i>et al.</i> (2008)
Vers de terre	Carpenter-Boggs <i>et al.</i> (2000a), Mäder <i>et al.</i> (2002), Reeve <i>et al.</i> (2005), Birkhofer <i>et al.</i> (2008), Meissner <i>et al.</i> (2019)	
Agriculture de conservation des sols	Microorganismes totaux	Henneron <i>et al.</i> (2015)
	Bactéries	Henneron <i>et al.</i> (2015)
	Champignons	Henneron <i>et al.</i> (2015)
	Nématodes	Djigal <i>et al.</i> (2012), Henneron <i>et al.</i> (2015)
	Micro-arthropodes	
	Macro-arthropodes	Djigal <i>et al.</i> (2012), Henneron <i>et al.</i> (2015), Hernández <i>et al.</i> (2017)
	Vers de terre	Henneron <i>et al.</i> (2015), Hernández <i>et al.</i> (2017)

# Le Priming Effect dans le sol :

## mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global

L. Bernard<sup>(1\*)</sup>, I. Basile-Doelsch<sup>(2)</sup>, D. Derrien<sup>(3)</sup>, N. Fanin<sup>(4)</sup>, S. Fontaine<sup>(5)</sup>, B. Guenet<sup>(6)</sup>, B. Karimi<sup>(7)</sup> et P.-A. Maron<sup>(8)</sup>

- 1) IRD, UMR Eco&Sols, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, 2 place Viala Bt12, 34060 Montpellier, France
- 2) Aix Marseille University, CNRS, IRD, INRAE, CEREGE, Aix-en-Provence, France
- 3) INRAE, BEF, F-54000 Nancy, France
- 4) INRAE, UMR 1391 ISPA, Bordeaux Sciences Agro, 71 Avenue Edouard Bourlaux, CS 20032 Villenave-d'Ornon Cedex F33882, France
- 5) INRAE, Université Clermont Auvergne, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont Ferrand, France
- 6) Laboratoire de Géologie, Ecole Normale Supérieure/CNRS UMR8538, IPSL, PSL Research University, Paris, France
- 7) Novasol Experts, 21000 Dijon, France
- 8) INRAE, UMR AgroEcologie, AgroSup Dijon, BP 87999, CEDEX, 21079 Dijon, France

\* Auteur correspondant : Laetitia.Bernard@ird.fr - <https://orcid.org/0000-0002-7057-6182>

*Cet article est une version légèrement modifiée d'un article publié récemment dans la revue Functional Ecology : Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. Functional Ecology, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>. Nous remercions la maison d'édition WILEY pour nous avoir autorisés (sous la licence 5275250115783) à publier cette version.*

#### Comment citer cet article :

Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B. et Maron P.-A., 2022 - Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*, 29, 239-274

#### 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/>

## RÉSUMÉ

Le « priming effect » (PE) est un mécanisme clé contribuant au bilan de carbone de l'écosystème sol. Depuis sa découverte en 1926, près de 100 ans de recherche ont conduit à un riche corpus de publications scientifiques pour identifier les déterminants et les mécanismes impliqués. Quelques articles de synthèse ont résumé les connaissances acquises, le dernier datant de 2010. Depuis, les connaissances sur les communautés microbiennes du sol impliquées dans le PE ainsi que dans les mécanismes de séquestration du C se sont considérablement renouvelées. En conséquence, il est aujourd'hui nécessaire de faire le point et de déterminer dans quelle mesure ces nouvelles connaissances peuvent améliorer notre capacité à comprendre et à prédire l'évolution des stocks de C du sol.

Cet article passe en revue les connaissances actuelles sur le PE du sol. Nous rappelons l'histoire de la recherche sur le PE et nous proposons un cadre pour unifier les différents concepts et termes qui ont émergé de la communauté scientifique internationale sur ce sujet. Enfin nous rapportons les découvertes récentes et identifions les principaux besoins de recherche.

Pas moins de 70 % des études sur le PE du sol ont été publiées au cours des 10 dernières années, illustrant un regain d'intérêt pour le sujet, probablement lié à la prise de conscience croissante du rôle du carbone du sol dans le changement climatique et la sécurité alimentaire. Parmi tous les déterminants et mécanismes proposés au fil des études destinées à expliquer le PE, certains ont été nommés différemment mais font en réalité référence au même objet. Ceci introduit une complexité « artificielle » pour la compréhension mécaniste du PE et nous préconisons d'utiliser par la suite une terminologie commune et partagée. D'importants progrès ont été réalisés pour déchiffrer les mécanismes abiotiques sous-jacents au PE, ainsi que le rôle des enzymes et l'identité des acteurs microbiens impliqués. Cependant, la prise en compte du PE dans les modèles mécanistes de dynamique des SOM reste un défi tant que les mécanismes ne sont pas entièrement compris. En attendant, des alternatives empiriques sont disponibles qui reproduisent les observations avec précision lorsque le calibrage est robuste.

Sur la base de l'état actuel des connaissances, nous proposons différents scénarios décrivant dans quelle mesure le PE peut avoir un impact sur les services écosystémiques dans des conditions de changement climatique.

### Mots-clés

Sol, « priming effect », cycle du carbone, minéraux, enzymes, microorganismes, modèles, services écosystémiques.

## SUMMARY

### ADVANCING THE MECHANISTIC UNDERSTANDING OF THE PRIMING EFFECT ON SOIL ORGANIC MATTER MINERALISATION

*The priming effect (PE) is a key mechanism contributing to the carbon balance of the soil ecosystem. Almost 100 years of research since its discovery in 1926 have led to a rich body of scientific publications to identify the drivers and mechanisms involved. A few review articles have summarised the acquired knowledge; the last major one was published in 2010. Since then, knowledge on the soil microbial communities involved in PE and in PE + C sequestration mechanisms has been considerably renewed.*

*This article reviews current knowledge on soil PE to state to what extent new insights may improve our ability to understand and predict the evolution of soil C stocks. We propose a framework to unify the different concepts and terms that have emerged from the international scientific community on this topic, report recent discoveries, and identify key research needs.*

*Seventy percent of the studies on the soil PE were published in the last 10 years, illustrating a renewed interest for PE, probably linked to the increased concern about the importance of soil carbon for climate change and food security issues. Among all the drivers and mechanisms proposed along with the different studies to explain PE, some are named differently but actually refer to the same object. This overall introduces "artificial" complexity for the mechanistic understanding of PE, and we propose a common, shared terminology. Despite the remaining knowledge gaps, consistent progress has been achieved to decipher the abiotic mechanisms underlying PE, together with the role of enzymes and the identity of the microbial actors involved. However, including PE into mechanistic models of SOM dynamics remains challenging as long as the mechanisms are not fully understood. In the meantime, empirical alternatives are available that reproduce observations accurately when calibration is robust.*

*Based on the current state of knowledge, we propose different scenarios depicting to what extent PE may impact ecosystem services under climate change conditions.*

### Key-words

*Soil, Priming effect, Carbon cycle, mineral, enzyme, microbial actor, model, ecosystem service.*

## RESUMEN

### EL PRIMING EFFECT EN EL SUELO: mecanismos, actores y consecuencias para los servicios de los ecosistemas en un contexto de cambio global

El «priming effect» (PE) es un mecanismo clave que contribuye al balance de carbono del ecosistema del suelo. Desde su descubrimiento en 1926, casi 100 años de investigación condujeron a un rico corpus de publicaciones científicas para identificar los determinantes y los mecanismos involucrados. Algunos artículos de síntesis resumieron los conocimientos adquiridos, el último de los cuales está de 2010. Desde entonces, los conocimientos sobre las comunidades microbianas del suelo implicadas en el PE, así como en los mecanismos de secuestro del C, se renovaron considerablemente. En consecuencia, ahora es necesario hacer un balance y determinar en qué medida estos nuevos conocimientos pueden mejorar nuestra capacidad para comprender y predecir la evolución de los stock de C del suelo.

Este artículo examina el conocimiento actual sobre el PE del suelo. Recordamos la historia de la investigación sobre el PE y proponemos un marco para unificar los diferentes conceptos y términos que han surgido de la comunidad científica internacional sobre este tema. Por último, informamos sobre los descubrimientos recientes e identificamos las principales necesidades de investigación.

No menos del 70 % de los estudios sobre el PE del suelo se publicaron en los últimos 10 años, lo que demuestra un renovado interés en el tema, probablemente relacionado con la creciente conciencia del papel del carbono del suelo en el cambio climático y la seguridad alimentaria. De todos los determinantes y mecanismos propuestos a lo largo de los estudios destinados a explicar el PE, algunos han sido nombrados de manera diferente, pero en realidad hacen referencia al mismo objeto. Esto introduce una complejidad «artificial» para la comprensión mecanicista del PE y preconizamos que a partir de entonces se utilice una terminología común y compartida. Se han realizado importantes progresos para descifrar los mecanismos abióticos subyacentes al PE, así como el papel de las enzimas y la identidad de los agentes microbianos implicados. Sin embargo, la integración del PE en los modelos mecanicistas de dinámica de las SOM sigue siendo un reto mientras no se comprendan plenamente los mecanismos. Mientras tanto, existen alternativas empíricas que reproducen las observaciones con precisión cuando la calibración es robusta. Sobre la base de los conocimientos actuales, proponemos diferentes escenarios que describen en qué medida el PE puede tener un impacto en los servicios de los ecosistemas en condiciones de cambio climático.

#### Palabras clave

Sol, 'Priming effect', ciclo del Carbono, minerales, enzimas, microorganismos, modelos, servicios ecosistémicos.

## 1. INTRODUCTION

Les sols renferment la plus importante réserve de carbone (C) de notre planète, environ trois fois plus que l'atmosphère (2400 vs 800 GtC) (Friedlingstein *et al.*, 2019). La plupart de ce C est stocké dans la matière organique (OM en anglais) dont le turnover contrôle la fertilité du sol par la libération de nutriments pour les plantes. La matière organique du sol (SOM en anglais) libère aussi une importante quantité de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, 7 fois supérieure aux émissions anthropiques (Schlesinger et Andrews, 2000; Hashimoto *et al.*, 2015). Considérant la taille du réservoir que représente le sol, le moindre changement (même infime) de son contenu en C et de sa dynamique à l'échelle globale peut considérablement impacter la sécurité alimentaire et le changement climatique (Dignac *et al.*, 2017; Minasny *et al.*, 2017). En conséquence, préserver et même accroître le C organique dans les sols est d'une importance vitale pour répondre au défi de la sécurité alimentaire et limiter les émissions de GES (Minasny *et al.*, 2017). Ceci demande d'améliorer nos connaissances de la nature et du déterminisme

des mécanismes qui contrôlent l'équilibre du C du sol entre minéralisation et séquestration.

Le priming effect (PE) est un processus clé qui contribue à l'équilibre du C du sol (Fontaine *et al.*, 2007; Guenet *et al.*, 2018). Il correspond à une modification du taux de minéralisation des SOM par les microorganismes du sol résultant d'un apport en matière organique fraîche (FOM en anglais) (Bingeman *et al.*, 1953; Kuzyakov *et al.*, 2000). Le PE peut se produire partout, mais il a surtout été étudié dans les sols plutôt qu'en milieu aquatique (Bengtsson *et al.*, 2018). Il a longtemps été considéré comme une perte nette de C du sol puisque l'effet le plus fréquemment rapporté dans la littérature est une stimulation de la minéralisation de la SOM native, jusqu'à 400 % selon le type de milieu et/ou les conditions du sol (Guttières *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2019; Perveen *et al.*, 2019; Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008). Cependant, il peut aussi être négatif, avec jusqu'à 50 % de réduction des émissions de carbone du sol (Lyu *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2019). Le PE étant un processus complexe, son impact sur les flux globaux de C est difficile à appréhender et doit être

considéré dans son ensemble, en intégrant les rétroactions entre les effets différents et parfois contrastés qu'il provoque : par exemple, l'augmentation de la minéralisation des SOM a des conséquences négatives sur le changement climatique et les nutriments libérés par la MO peuvent être lessivés dans le profil du sol ; mais lorsque les nutriments libérés sont absorbés par les plantes, le PE contribue à la croissance des plantes et à une séquestration supplémentaire de C dans le système sol-plante. Ainsi, l'effet des variations du PE sur le bilan net du C du sol n'est pas trivial, en particulier dans le contexte du changement climatique qui pourrait augmenter tant les apports de C via une productivité végétale améliorée que la minéralisation du C du sol en raison de températures plus élevées (Nishina *et al.*, 2014). Une meilleure connaissance des mécanismes impliqués dans le PE est donc d'une importance fondamentale pour améliorer notre capacité à comprendre, contrôler et prédire l'évolution des stocks de C du sol (Guenet *et al.*, 2018 ; Chen *et al.*, 2019), ceci en accord avec le rapport du GIEC, qui a souligné la nécessité de mieux comprendre comment le PE réagira au changement climatique.

Depuis les travaux pionniers qui ont mis en évidence le PE (Löhnis, 1926) et en raison de son importance pour le cycle du C, ce processus a suscité de nombreux travaux de recherche pour identifier les déterminants et les mécanismes impliqués (Kuzyakov *et al.*, 2000 ; Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008). Sur la base de ces travaux, il est clair aujourd'hui que le PE implique différents processus microbiens parfois modulés de manière opposée par des paramètres environnementaux. Quelques synthèses ont été publiées pour résumer les connaissances dans ce domaine, la dernière datant de 2010 (Kuzyakov, 2010). Cependant, au cours des dix dernières années, les études visant à caractériser les communautés microbiennes impliquées dans les processus du sol tels que le PE ont bénéficié de progrès techniques considérables fournissant des informations plus approfondies sur la diversité et l'activité microbiennes (Bouchez *et al.*, 2016). Dans le même temps, notre vision des mécanismes de séquestration du C du sol a fortement évolué (Lehmann et Kleber, 2015). Il est donc important d'actualiser les connaissances sur les mécanismes du PE en intégrant les résultats des 10 dernières années, ce qui est le premier objectif de ce travail. Le deuxième objectif est d'unifier les différents concepts et termes qui ont émergé du réseau scientifique international sur ce sujet. Enfin, nous avons identifié des points spécifiques qui doivent être approfondis pour évaluer et prédire l'ampleur et l'impact des différents mécanismes dans l'espace et dans le temps.

## 2 - HISTOIRE DE L'EXPLORATION DU PE

Depuis sa découverte en 1926, le Priming Effect a stimulé de nombreuses recherches pour identifier les drivers et les

mécanismes impliqués (Kuzyakov *et al.*, 2000 ; Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008). Dans cette section, nous avons effectué une brève analyse bibliométrique des articles scientifiques publiés dans le domaine au cours des 50 dernières années pour déterminer la dynamique de publication, l'ampleur du réseau scientifique associé et les enjeux thématiques des publications. Une recherche globale avec les mots « Priming Effect » comme sujet (recherche dans le titre, le résumé, les mots-clés et les mots-clés+), a été effectuée sur le Web of Science, limitée aux domaines de recherche appropriés. Elle a abouti à l'identification de 1197 articles. Le premier filtre, à savoir l'adéquation des thèmes du titre, des mots-clés et du résumé avec le thème de la revue, appliqué manuellement à cette première série a donné 915 articles. Le résumé de tous ces articles a été analysé à l'aide d'un outil de fouille de texte (COGITO), disponible dans le système d'information de l'IRD (<https://www.expert.ai/fr/logiciel-de-categorisation-de-documents/>), à l'aide d'un thésaurus relatant la diversité des thèmes, des écosystèmes, des acteurs et des enjeux environnementaux. Sur les 915 articles, la plupart, soit 791, étaient axés sur le milieu « sol » et seulement 124 traitaient du milieu aquatique. Ceci était en accord avec le fait que bien que le PE soit probablement présent partout, il a été principalement étudié dans l'écosystème sol (Bengtsson *et al.*, 2018). L'analyse bibliométrique a été menée sur ce pool de 791 articles.

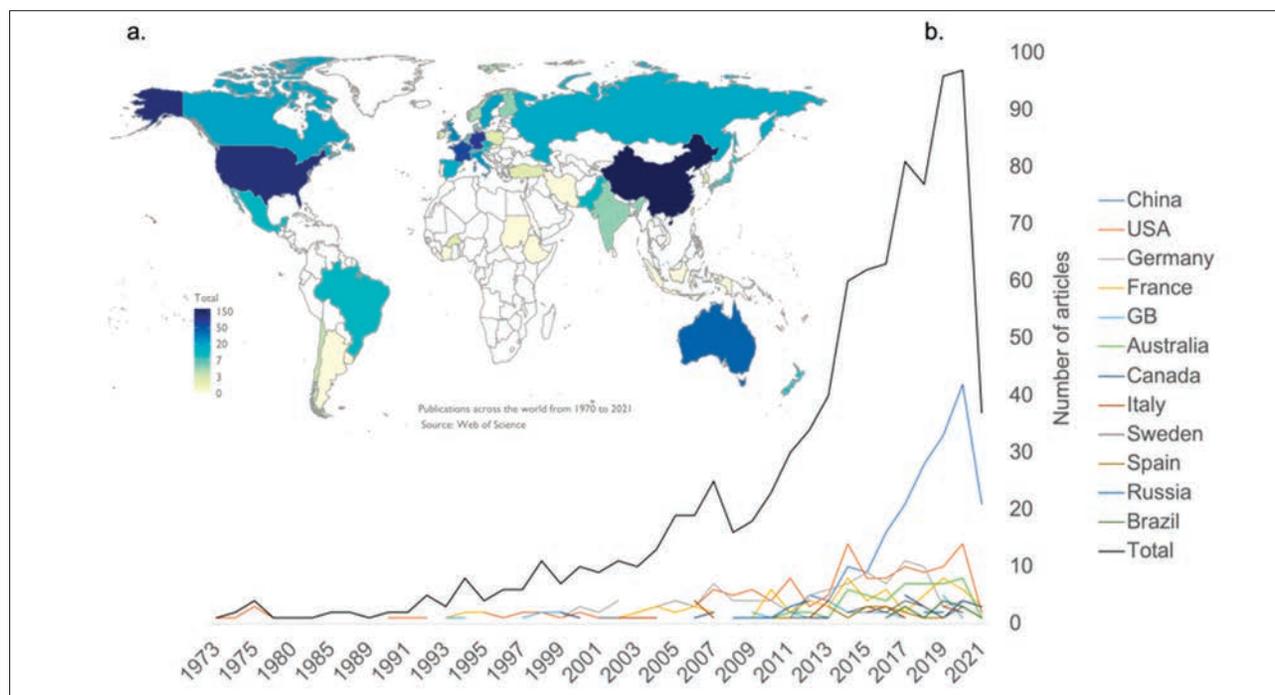
L'analyse de la dynamique de publication a montré que les articles sont restés peu nombreux dans les années 1970, 1980, jusqu'en 1990, avec une moyenne de 2 articles par an (Figure 1). Après 1990, l'activité de publication sur le thème de PE a augmenté, avec 11 articles publiés par an en moyenne de 1990 à 2010. Environ 70 % du total des articles ont été publiés au cours des 10 dernières années, avec 64 articles par an en moyenne. Cette augmentation impressionnante du taux de publication à partir de 2010 illustre le regain d'intérêt pour le PE, probablement lié à une préoccupation accrue pour les questions relatives à l'importance du carbone des sols pour les enjeux de changement climatique et de sécurité alimentaire.

Plus de 60 % du total des publications sont affiliés à seulement 5 pays : la Chine (22 %), les États-Unis (15 %), l'Allemagne (11 %), la France (9 %) et l'Australie (6 %). Alors que tous les pays ont eu tendance à augmenter leur activité de publication sur le sujet entre 2010-2020, l'augmentation la plus spectaculaire s'est produite en Chine, représentant plus des 1/4 de tous les articles publiés au cours de cette dernière période... nul doute que cette intense activité aura un impact sur l'orientation thématique des travaux dans ce domaine !

2557 auteurs ont contribué au cours de ces 50 années de publication sur le PE dans le sol, soulignant que cette problématique fédère une importante communauté scientifique internationale. L'analyse du réseau de ce pool d'auteurs nous a montré que cette communauté scientifique est complexe et bien connectée, avec 19 998 liens reliant les auteurs à

**Figure 1 : a.** Répartition géographique et **b.** dynamique des articles axés sur le Priming Effect dans le sol, publiés de 1973 à 2021. (Source : Web of Science). L'origine géographique des articles est basée sur l'affiliation du « correspondant auteur ».

**Figure 1: a.** Geographic distribution and **b.** dynamics of articles focusing on the Priming Effect in soil, published from 1973 to 2021. (Source: Web of Science). The geographical origin of the articles is based on the affiliation of the corresponding author.



l'échelle du réseau mondial (données non présentées). Le réseau apparaît davantage structuré par la nationalité des auteurs que par la thématique ou l'environnement étudié. En d'autres termes, chaque grand pays publiant semble avoir son propre réseau scientifique sur le sujet. Ces sous-réseaux « nationaux » sont reliés entre eux par un sous-ensemble d'« auteurs clés » qui assurent la connexion globale du réseau PE au niveau international. Fait intéressant, le principal sous-réseau d'agrégation est représentatif des auteurs chinois, ce qui met en évidence la forte influence de cette communauté nouvellement développée sur le paysage scientifique du PE au niveau mondial.

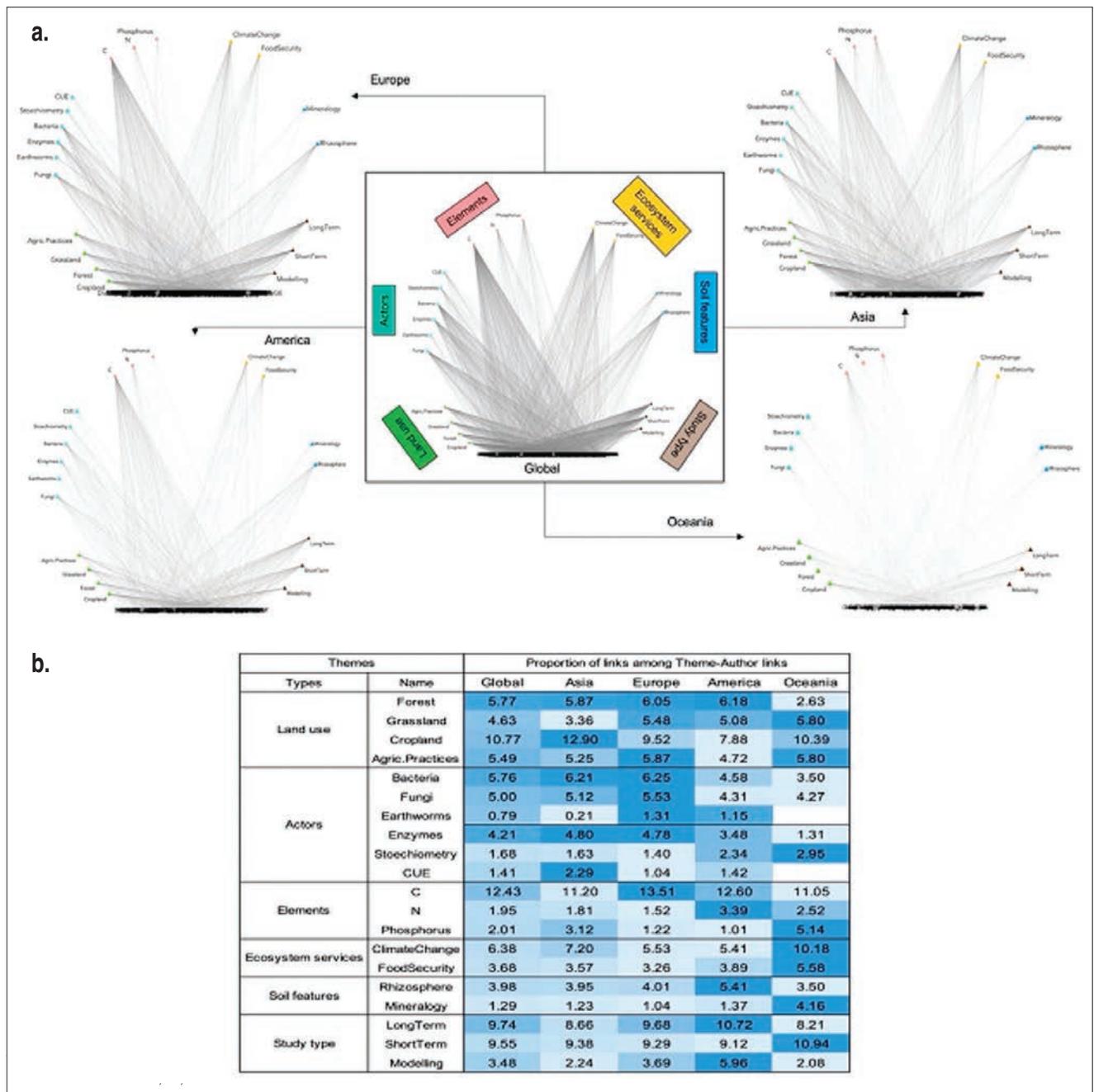
Les études portant sur le PE peuvent se concentrer ou être motivées par une diversité de thèmes, d'écosystèmes et de problèmes environnementaux. Le réseau et le tableau présentés dans les *Figures 2a* et *2b* illustrent à quel point chacun de ces thèmes est abordé dans la littérature internationale mondiale. Il souligne globalement que le changement climatique est le thème principal motivant les études par rapport à la sécurité alimentaire. La plupart des efforts sont cependant fournis pour comprendre le PE dans les écosystèmes productifs tels que les terres cultivées par rapport aux forêts et aux prairies. De plus, les études se concentrent principalement sur les microorganismes du sol (bactéries et champignons) par rapport à d'autres organismes du sol tels

que les vers de terre. L'étude des processus enzymatiques apparaît courante, mais des mécanismes plus spécifiques tels que la stoechiométrie ou la CUE (Carbon Use Efficiency) semblent moins représentés. Le devenir du C du sol peut être la principale question par rapport à d'autres éléments tels que l'azote et le phosphore. Le PE reste bien étudié dans la rhizosphère et les travaux traitent à la fois des problématiques à long et à court terme.

Cette signature globale d'intérêts thématiques est observée dans des études provenant d'Europe et d'Asie. Cependant, elle diffère dans une certaine mesure du schéma observé pour l'Amérique et, surtout, pour l'Océanie. Ainsi, les écosystèmes naturels tels que les forêts et les prairies semblent plus étudiés respectivement en Amérique et en Océanie par rapport au reste du monde. Bien que le carbone reste le principal élément étudié, la prise en compte de l'azote apparaît plus forte en Amérique et en Océanie. Le phosphore est quant à lui fortement cité dans les études originaires d'Océanie, ce qui suggère un enjeu particulier autour de cet élément dans cette partie du monde. Fait intéressant, il est associé à une augmentation du thème « minéralogie ». De la même manière, le changement climatique et la sécurité alimentaire apparaissent comme des motivations puissantes pour les études centrées sur le PE en Océanie. La modélisation représente un thème partagé au niveau mondial, mais il est

**Figure 2 : a.** Réseau international global et réseaux spatialisés construits à partir des auteurs et des principaux thèmes cités dans les articles portant sur l’environnement des sols. Pour le réseau global, tous les auteurs des 791 articles ont été pris en compte. Pour les réseaux spatialisés, articles et auteurs ont été attribués à l’Amérique ; Asie ; Europe ou Océanie selon l’affiliation du « corresponding author ». Les réseaux représentent les liens entre les auteurs et les « thèmes » cités dans les articles publiés (titre/mots clés/résumé). Tous les auteurs sont regroupés dans la ligne de base du réseau. **b.** Proportion de liens entre les auteurs et les thèmes parmi l’ensemble des liens thèmes-auteurs. La colonne « globale » est extraite des métriques du réseau global. Les valeurs dans les colonnes « Asie ; Europe ; Amérique ; Océanie » ont été obtenues à partir des réseaux spatialisés.

**Figure 2: a.** Global international network and spatialized networks built from the authors and the main themes cited in the articles on the soil environment. For the global network, all authors of the 791 articles were taken into account. For spatialized networks, articles and authors were attributed to America; Asia; Europe or Oceania depending on the affiliation of the corresponding author. The networks represent the links between the authors and the “themes” cited in the published articles (title/keywords/abstract). All authors are grouped in the baseline of the network. **b.** Proportion of links between authors and themes among all theme-author links. The “global” column is taken from the global network metrics. The values in the “Asia; Europe; America; Oceania” columns were obtained from the spatialized networks.



peut-être plus traité en Amérique. Dans l'ensemble, cette variabilité thématique illustre qu'en dépit de préoccupations partagées, les motivations pour l'étude du PE peuvent varier en fonction des régions du monde, probablement en raison de problématiques plus locales auxquelles le PE peut être lié.

### 3. UNIFICATION DES DIFFÉRENTS MÉCANISMES DE GÉNÉRATION DU PE

Un grand nombre de mécanismes ont été proposés pour expliquer la génération de PE (*Tableau 1*). Certains d'entre eux sont proches ou même équivalents mais ont été nommés différemment. Cette section (i) tente de clarifier les différentes dénominations, (ii) les regrouper selon leurs effets supposés sur les flux de C, et (iii) les intégrer dans une échelle temporelle sous l'action de leurs déterminants principaux. L'encadré 1 rassemble la terminologie associée aux différents compartiments de matière organique et types de PE sur lesquels nous avons fondé notre discussion.

#### Précisons la dénomination des différents mécanismes.

Le PE est généralement mesuré comme la différence entre le C du CO<sub>2</sub> libéré par sol amendé en FOM et celui d'un sol témoin non amendé, sur une certaine période de temps. Ce calcul conduit donc à un PE « positif » ou « négatif », selon qu'il correspond à une accélération ou à une décélération par rapport à la minéralisation basale du sol (Kuzyakov *et al.*, 2000).

Le PE négatif a été attribué à « l'utilisation préférentielle du substrat frais » par les décomposeurs réguliers de SOM native (Cheng, 1999). Les décomposeurs de SOM peuvent également passer à la décomposition de la nécromasse des décomposeurs de FOM après une prédation intense (Cui *et al.*, 2020). Ce processus a été appelé « **necromass recycling** » et conduit également à réduire la décomposition et la minéralisation de la SOM au fil du temps. Il a été suggéré que la lyse virale générerait plus de nécromasse microbienne que la prédation par les protistes ou les nématodes (Kuzyakov et Mason-Jones, 2018), mais personne n'a encore publié sur un éventuel lien entre les virus bactériophages et le PE.

Les processus de PE positif peuvent être appelés PE « apparents » lorsqu'ils ne résultent que du remplacement du C cellulaire microbien par le C du nouveau substrat (spécifiquement celui de la fraction labile). Le PE apparent a été décrit sous 3 processus complémentaires (« **triggering effect** », « **microbial activation** », et « **pool substitution** »), en fonction de la quantité de la part labile de la FOM ajoutée par rapport à la biomasse microbienne totale (Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008 – voir *tableau 1*).

#### Encadré 1 : Terminologie partagée

**SOM** : Acronyme du terme anglais « Soil Organic Matter » qui rassemble tous les types de matières organiques mortes présentes dans le sol, depuis les petits composés moléculaires dissous aux résidus de plantes.

**FOM** : Acronyme du terme anglais « Fresh Organic Matter » qui désigne la matière organique entrant dans le sol et qui va générer une modification de la minéralisation de la matière organique déjà présente dans le sol (SOM). La FOM peut provenir de plantes comme les rhizodépôts (exsudats ou mucus ou cellules apicales mortes) ou les racines mortes, les feuilles, les résidus de culture ou les animaux morts.

**MAOM** : Acronyme du terme anglais « Mineral Associated Organic Matter » désignant les composés organiques associés aux minéraux, depuis les petites molécules jusqu'aux tissus cellulaires microbiens ou végétaux. La MAOM est une fraction spécifique de la SOM.

**PE** : Acronyme du terme anglais « Priming Effect ». Dans la présente revue, le PE est une modification du taux de minéralisation du carbone de la SOM induite par un apport de FOM.

**PIPE** : Acronyme du terme anglais « Plant Induced Priming Effect » désignant le PE induit par les plantes entières sur le carbone de la SOM. Il comprend le PE rhizosphérique, induit par les racines vivantes (rhizodépôts), mais aussi le PE induit par les racines mortes et les parties aériennes des plantes comme la litière ou les résidus de culture.

Le « PE positif réel » a été attribué à de multiples processus. Ceux appelés « **stoichiometric decomposition** » (Chen *et al.*, 2014), et « **mechanism 1** » (Fontaine *et al.*, 2003) font référence à une accélération de la décomposition de la SOM générée par l'augmentation des enzymes extracellulaires produites par les décomposeurs de la FOM (*Tableau 1*). Cela implique que la FOM et certains composés des SOM ont des similitudes chimiques (par exemple, une origine végétale). Par conséquent, seule la FOM polymérisée (résidus, litière ou racines mortes) peut générer cette augmentation de la production d'enzymes extracellulaires. Ces deux processus se produisent lorsque le N assimilable (qu'il provienne du sol ou de la FOM) n'est pas limitant. En revanche, les catabolites provenant des SOM sont supposés profiter aux décomposeurs de SOM dans le « **mechanism 1** » mais aux décomposeurs de FOM pour la « **stoichiometric decomposition** ». Les processus appelés « **N-mining** » (Chen *et al.*, 2014) et « **mechanism 2** » (Fontaine *et al.*, 2003) correspondent à l'apport d'énergie, par les catabolites issus de la FOM, qui va aider les décomposeurs des SOM à casser certains composés chimiquement récalcitrants pour récupérer des nutriments. Pour les deux procédés, le pool de SOM ciblé est censé être

**Tableau 1** : Liste des principaux mécanismes de génération du PE proposés par la littérature, avec leurs noms originaux en anglais, définition, déterminants et articles de référence. Pour chaque mécanisme, les deux dernières colonnes indiquent si les populations microbiennes assimilant le carbone surminéralisé sont caractérisées par une efficacité d'utilisation du carbone (CUE) élevée ou faible et si le compartiment de SOM ciblée a un turnover rapide, moyen ou lent. Les mécanismes de génération du PE ont été colorés pour suivre un gradient d'implication proposé dans le devenir du C du sol : du gain (marron) à la perte (bleu) de C.

**Table 1**: List of the main PE generation mechanisms proposed by the literature, with their given name, definition, drivers and reference articles. SOM: Soil Organic Matter; FOM: Fresh Organic Matter. For each mechanism, the last two columns indicate whether microbial populations assimilating the primed carbon are characterized by high or low carbon use efficiency (CUE), assuming that r-strategists (or copiotrophs) have high CUE while K-strategists (or oligotrophs) have low CUE, and whether the primed SOM pool has a fast, medium or low turnover rate. Generation mechanisms have been colored to follow a proposed gradient of implication in the fate of soil C: from C gain (brown) to C loss (blue).

Mécanismes de génération du PE	Définition	Déterminants	Références	CUE des organismes assimilant le C surminéralisé	Temps de renouvellement du compartiment de MOS surminéralisé
Décelération de la décomposition des MOS (PE négatif)	preferential substrate utilisation	Les populations microbiennes en train de décomposer les MOS se mettent à décomposer la MOF	Cheng 1999; Kuzyakov et al. 2000	Elevée à basse	?
	Necromass recycling	Les populations microbiennes en train de décomposer la MOS se mettent à décomposer la biomasse morte des décomposeurs de MOF résultant des boudés microbiennes et virales	Blagodatskaya et al. 2014; Shahbaz et al. 2017		
Accélération de la décomposition des MOS (PE positif)	Triggering effect	Accélération du métabolisme microbien interne par des traces de substrat avec une augmentation immédiate (quelques minutes à plusieurs heures) de l'activité respiratoire	Blagodatskaya et Kuzyakov 2008	Elevée à basse	Rapide
	Microbial activation	Production des premières enzymes extracellulaires grâce au N de la MOF	Kuzyakov 2002		
	Pool substitution	Accélération du renouvellement de l'ensemble de la biomasse microbienne (plusieurs jours ou semaines)	Blagodatskaya et Kuzyakov 2008		
	Stoichiometric decomposition	La MOF augmente la biomasse et l'activité enzymatique générale, accompagnée d'une domination des stratégies r et d'une augmentation de la décomposition de la MOS.	Chen et al. 2014	Elevée	Rapide à moyen

Tableau 1 (suite)

Mécanismes de génération du PE	Définition	Déterminants	Références	CUE des organismes assimilant le C surminéralisé	Temps de renouvellement du compartiment de MOS surminéralisé	
Accélération de la décomposition des MOS (PE positif)	<b>Cometabolism</b>	Assimilation de catabolites de MOF et de MOS par des populations similaires. La MOF apporte l'énergie nécessaire pour décomposer les composés de la MOS moins disponibles.	C issu de la fraction labile du substrat ajouté supérieure à celui de la biomasse microbienne ; Disponibilité des nutriments (substrat et dissous) légèrement inférieure à la demande microbienne	Kuzyakov et al. 2000; Blagodatskaya et Kuzyakov 2008; Yu et al. 2018	<b>Elevée OU basse</b>	
	<b>Mechanism 1</b>	Les enzymes produites par les stratégies r afin de décomposer la MOF peuvent être partiellement efficaces pour la dégradation de la MOS, dont les catabolites sont assimilés par les décomposeurs de MOS sensés être des stratégies K	Complexité de la MOF et la disponibilité des nutriments (Résidus végétaux)	Fontaine et al. 2003	<b>Basse</b>	
	<b>Mechanism 2</b>	Les stratégies K qui minéralisent la MOS, avec des taux de croissance lents, peuvent bénéficier des substrats polymérisés de la MOF qui ont un long temps de résidence dans le sol. Ainsi, les populations de stratégies K et la production d'enzymes associée augmentent, provoquant le PE.	MOF riche en énergie (labile) et limitation en nutriments (MOF + milieu)	Fontaine et al. 2003	<b>Basse</b>	<b>Moyen</b>
	<b>N-mining</b>	L'apport de MOF augmente la biomasse et l'activité enzymatique des stratégies K et augmente la décomposition de la MOS pour en extraire les nutriments et plus précisément le N.	MOF riche en énergie (labile) et limitation en nutriments (MOF + milieu)	Chen et al. 2014		
	<b>Abiotically mediated</b>	Les racines des plantes exudent des acides organiques, qui désorbent les MOS labiles associées aux minéraux (MAOM). Les composés libérés seront accessibles à la décomposition microbienne. Les champignons et les bactéries sont également capables de produire des acides organiques ou des chélatants et pourraient générer de tels PE	Limitation en N	Keiluweit et al. 2015 ; Fang et al. 2018	<b>Elevée OU Basse ?</b>	<b>Lent</b>

également d'origine végétale. Un autre processus a été appelé « **co-métabolisme** » dans différents articles et correspond à l'assimilation des catabolites de la FOM et des SOM par les décomposeurs soit de FOM soit des SOM, sans forcément viser l'acquisition de N comme pour le « N-mining » (Kuzakov *et al.*, 2000 ; Yu *et al.*, 2018). Par conséquent, en termes de carbone, ce processus de co-métabolisme chevauche les mécanismes décrits précédemment (soit le « mechanism 1 », soit le « mechanism 2 » et le « N-mining ») et n'est donc pas discriminant.

Un nouveau mécanisme de PE positif a été proposé récemment pour donner une explication alternative au PE rhizosphérique (Keiluweit *et al.*, 2015). Les racines peuvent exsuder des acides organiques, qui provoquent la remobilisation de composés organiques protégés par association avec les minéraux du sol, ces composés redevenant accessibles aux enzymes microbiennes. Comme une partie importante de cette matière organique associée aux minéraux (MOAM) est dérivée de la nécromasse microbienne - à faible rapport C:N - à travers ce que l'on appelle « **entombing effect** » (Liang *et al.*, 2017), de nombreux nutriments, historiquement considérés comme inaccessibles car emprisonnés dans ce réservoir relativement passif, peuvent être remobilisés par ce processus, que nous avons appelé « **abiotically-mediated PE** ». Ce processus ayant été récemment proposé, peu de travaux l'ont déjà pris en compte. Nous lui avons donc consacré un chapitre entier afin de poser précisément les dernières connaissances sur les mécanismes d'association/dissociation entre la MO et les minéraux pour orienter les futures études (voir section 4).

## Regroupons les mécanismes en fonction de leur effet sur les flux de C

Deux paramètres importants doivent être considérés pour évaluer l'impact des différents mécanismes de génération du PE dans la dynamique et le devenir du C surminéralisé.

Premièrement, les SOM correspondent à différents pools mélangés et caractérisés par des taux de renouvellement différents en fonction de leur nature biochimique et de leur accessibilité aux enzymes. La matière organique qui pénètre dans le sol est principalement d'origine végétale. Les tissus végétaux sont composés de molécules facilement (hémicellulose, cellulose) ou moins facilement (lignines, polyphénols, phytates) décomposées par des enzymes extracellulaires microbiennes, d'où des taux de renouvellement rapides à moyennement longs (quelques jours à quelques années - Derrien *et al.*, 2006). À l'opposé, les pools de SOM affichant le taux de renouvellement le plus faible (siècles) sont constitués de composés de sources végétales et microbiennes protégés des enzymes par association minérale (Lehmann et Kleber, 2015). Le carbone surminéralisé à partir

d'un compartiment de SOM ayant un taux de renouvellement rapide devrait avoir un impact moindre sur la séquestration du carbone à long terme que le C remobilisé à partir d'un pool ayant un très long temps de séjour dans le sol (sauf s'il est immédiatement remplacé bien sûr!)

Deuxièmement, le PE est souvent évalué en fonction du changement du taux de minéralisation du CO<sub>2</sub>, mais la respiration peut s'accompagner d'une incorporation de C dans la biomasse cellulaire (i.e. croissance) (voir Geyer *et al.*, 2016 pour une revue sur le sujet). L'efficacité de l'incorporation de carbone dans la biomasse (c'est-à-dire l'efficacité d'utilisation du carbone, CUE en anglais) est calculée comme la quantité de biomasse microbienne produite par unité de ressource assimilée. La CUE des cellules peut varier de 0 (pas de croissance mais vivante) à 0,85 (croissance mais ayant encore besoin d'énergie pour la croissance et l'entretien des cellules) en fonction de leur physiologie et de leur stratégie de vie. Le lien entre stratégie de vie et CUE dépend du statut physiologique des microbes. Par exemple, si on considère le continuum r/K qui a le plus souvent été utilisé pour les microorganismes, les stratégies r sont moins efficaces que les stratégies K pour utiliser leur C assimilé pendant une phase de repos, en raison d'un métabolisme de base plus coûteux. Mais comme ces populations ont des taux de croissance maximaux plus élevés, pendant la phase de croissance où le substrat n'est pas limitant, une proportion plus élevée de C est allouée à la biomasse au lieu de la respiration. Cela conduit à un CUE globalement plus élevé que celle des stratégies K (Geyer *et al.*, 2016). Comme les mécanismes de génération de PE sont des conséquences de la décomposition de la matière organique, ils sont plus liés aux phases de croissance des différentes populations qu'à leurs phases de repos. Ainsi, nous considérons que lors d'un événement de PE, les stratégies r ont une CUE élevée tandis que les stratégies K ont une CUE faible. Par conséquent, la SOM « sur-assimilée » par les populations à CUE élevée sera probablement convertie en biomasse microbienne plutôt que minéralisée en CO<sub>2</sub>, puis potentiellement stabilisée par « entombing effect » (Lehmann et Kleber, 2015 ; Liang *et al.*, 2017). Les populations à CUE élevée augmentent donc les chances de faire passer le C d'un réservoir de SOM à temps de résidence rapide ou moyen à un réservoir à temps de résidence long.

Les différents processus proposés dans la littérature ont été classés selon les deux paramètres précédemment décrits : le temps de résidence du pool de SOM ciblé par le PE et la CUE des populations microbiennes assimilant son C dérivé (Tableau 1). Il est intéressant de noter qu'à ce jour, aucune étude n'a cherché à caractériser le réservoir de SOM impacté par le PE négatif. Pourtant, on peut légitimement se poser la question, si le fait de retarder la minéralisation (et donc potentiellement l'incorporation d'une partie dans la biomasse microbienne) d'un C issu d'un compartiment à temps de

résidence rapide est profitable pour le bilan net du C du sol, surtout si les acteurs sont des populations à CUE fortes.

### Intégration des différents mécanismes sur une échelle de temps

Lorsque la FOM pénètre dans le sol, sa teneur en azote (en plus de la teneur en N assimilable du sol) aidera les cellules microbiennes à synthétiser de nouvelles enzymes pour une dépolymérisation ultérieure de la FOM ou des SOM. Cette phase de renouvellement de la biomasse microbienne (PE apparent) concerne d'abord les populations microbiennes à CUE élevée puis les populations à faible CUE en fonction de la taille de la part labile de la FOM (Figure 3). Si celle-ci dépasse la biomasse microbienne totale et sous une teneur en N assimilable non limitant, les décomposeurs des SOM préféreront le substrat frais (PE négatif) diminuant le flux régulier de C issus des SOM vers l'atmosphère. Si, à l'inverse, la partie labile de la FOM est épuisée avant le N disponible, les exoenzymes libérées contre la partie polymérisée de la FOM s'attaqueront également aux SOM d'origine végétale. Les populations à CUE forte seront plus compétitives que les populations à CUE faible dans de telles conditions et augmenteront leur biomasse (PE stœchiométrique). La nécromasse des populations à CUE élevée sera rapidement recyclée par les populations à faible CUE ou stabilisée par association minérale (Figure 3). Lorsque le N assimilable du sol ou de la FOM est épuisé, les catabolites de la FOM apporteront de l'énergie aux populations microbiennes capables de creuser la SOM récalcitrante pour en extraire le N (N-mining), ou de dissocier la SOM (riche en N) des associations organo-minérales, les deux types de populations arborant ainsi une faible CUE. L'azote remobilisé à partir des SOM augmente le statut azoté du sol et permet une prochaine phase de PE réalisée par des populations à CUE élevée (Fang *et al.*, 2018; Vain *et al.*, 2021).

### Un déterminant particulier : le Phosphore

La qualité de la FOM et la disponibilité en azote, qu'il vienne du sol ou de la FOM, ont toutes deux été définies comme les principaux déterminants des différents mécanismes de génération du PE et de nombreuses études ont généralisé le « N-mining » sous le terme de « nutrient-mining ». En fait, alors que le phosphore est le deuxième nutriment le plus important pour les organismes, il semble entraîner beaucoup moins les différents processus de génération de PE que l'azote et ce pour différentes raisons.

Premièrement, le phosphore organique est principalement libéré par hydrolyse enzymatique sans production de CO<sub>2</sub> (c'est-à-dire minéralisation biochimique par les phosphatases et/ou les phytases). Par conséquent, le « P-mining » n'a pas

pu être détecté sur la base de l'accélération de l'évolution du CO<sub>2</sub> (Bradford *et al.*, 2008; Milcu *et al.*, 2011; Dijkstra *et al.*, 2013; Sullivan et Hart, 2013; Nottingham *et al.*, 2015). Une méta-analyse récente a regroupé toutes les études (71) dans lesquelles les auteurs ont testé séparément l'effet des apports en N et P sur l'intensité du PE (Feng et Zhu, 2021). Dans la plupart des études, les ajouts de N réduisaient l'intensité du PE, suggérant que le PE était principalement généré pour l'acquisition de N. À l'opposé, l'ajout de P avait tendance à augmenter l'intensité du PE, confirmant que le PE généré pour le « N-mining » requiert du P (Razanamalala *et al.*, 2018a). Une des raisons pourrait être que les microorganismes à faible CUE ont besoin de P pour décomposer la SOM récalcitrante afin de produire des enzymes ou des cofacteurs spécifiques riches en P comme l'ATP ou le NADPH (Bradford *et al.*, 2008).

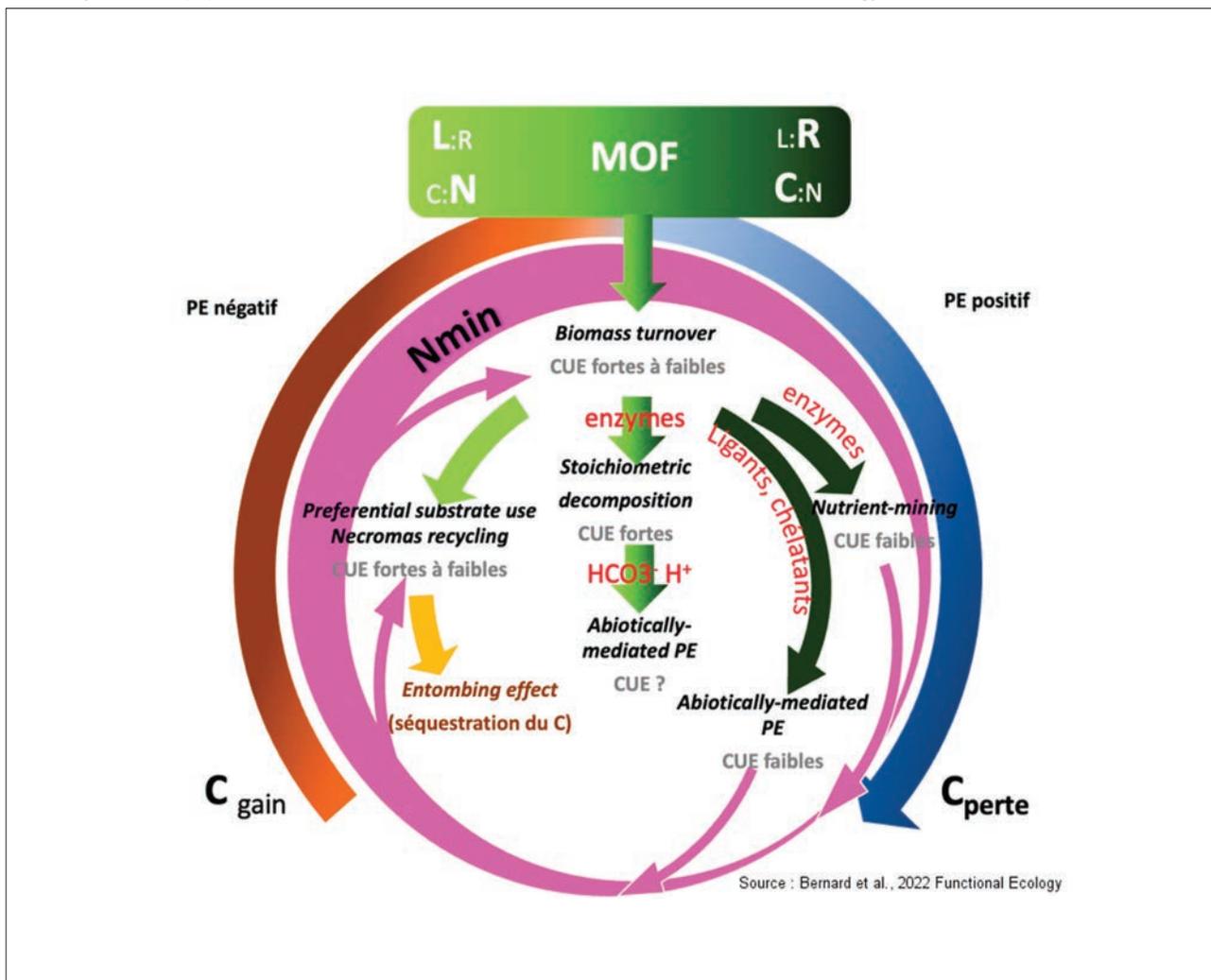
Deuxièmement, le rapport stœchiométrique C:P de la biomasse microbienne est moins contraint que son rapport C:N (Cleveland et Liptzin, 2007). D'une part, le P étant impliqué dans l'ensemble du métabolisme cellulaire (ADN, ARN, ATP, NADPH), il est raisonnable de penser qu'il limiterait plus fortement l'activité des populations à forte CUE qui produisent de nombreux ADN et ARN durant leur phase de croissance. Mais, d'un autre côté, certaines populations microbiennes peuvent construire des formes cellulaires de stockage de P (Tocheva *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2017), découplant ainsi l'absorption de P des besoins en P lors d'un processus de PE. Enfin, l'acquisition de P peut également être effectuée par d'autres moyens que la décomposition enzymatique, car le P inorganique (phosphate) peut être désorbé de la surface minérale suivant des processus similaires à la matière organique (voir section suivante). En fait, le P inorganique est également en concurrence avec la matière organique pour la sorption minérale (Regelink *et al.*, 2015). Par conséquent, la production de nécromasse microbienne par la boucle microbienne et virale peut réduire l'adsorption de Pi, augmentant sa disponibilité dans la solution du sol.

## 4. « ABIOTICALLY-MEDIATED PE » : CONCEPTS ET MÉCANISMES

La matière organique associée aux minéraux (MAOM acronyme anglais de mineral-associated organic matter) est un réservoir critique pour les nutriments du sol qui représente la majorité du carbone (C) et de l'azote (N) du sol dans les horizons minéraux (Kleber *et al.*, 2015; Jilling *et al.*, 2018; Cotrufo *et al.*, 2019; Basile-Doelsch *et al.*, 2020). La MAOM a historiquement été considérée comme un réservoir relativement passif de MO stable, mais un nombre croissant de travaux souligne maintenant la nature dynamique des associations organo-minérales et leur potentiel de déstabilisation. Dans cette section, nous examinerons ce que

**Figure 3** : Schéma conceptuel montrant comment se produisent les différents mécanismes de génération de PE selon (1) la qualité de la matière organique fraîche (FOM) en termes de labilité vs récalcitrance (L:R) et de rapport carbone/azote (C:N), et selon (2) la disponibilité de l'azote minéral dans la solution du sol. Chaque processus de PE est évalué sur une échelle de gain ou de perte C en fonction de la CUE de ses acteurs et du turnover du pool de SOM ciblé. Fondamentalement, la fraction labile de la FOM et le N disponible favorisera l'utilisation préférentielle du substrat (PE négatif), le « necromass recycling », l'« entombing effect » et le PE par « stoichiometric decomposition » (PE positif), ce qui conduira probablement à un gain de C et à une incorporation de N dans la biomasse nouvellement formée. Les composés récalcitrants de la FOM favoriseront le « N-mining » et le « abiotically-mediated PE » spécifiques aux populations à faible CUE, entraînant probablement une perte de C de la SOM et un recyclage de N d'un pool à faible renouvellement vers un autre plus rapide (biomasse et même solution du sol). Le « abiotically-mediated PE » peut également être généré par la production de  $\text{HCO}_3^- \text{H}^+$  au cours de la décomposition intense du FOM, entraînant une perte de C de la MAOM par des populations microbiennes de CUE inconnue. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 3:** PE-generation mechanisms occurrence according to (1) the quality of the fresh organic matter (FOM) in terms of lability vs recalcitrance (L:R) and of carbon to nitrogen ratio (C:N), and to (2) the availability of mineral nitrogen in the soil solution. Each PE process is evaluated on a C gain or loss scale depending on the CUE of its actors and the turnover rate of the targeted SOM pool. Basically, the labile fraction of FOM and available N will favor preferential substrate use (negative PE), necromass recycling, entombing effect and PE by stoichiometric decomposition (positive PE), which likely lead to a C gain and an incorporation of N into newly formed biomass. Recalcitrant compounds of FOM will favor Nutrient mining and Abiotically mediated PE specific to low-CUE populations, likely leading to a C loss from SOM and a recycling of N from a low turnover pool to a faster one (biomass and even soil solution). Abiotically mediated PE can also be generated by production of  $\text{HCO}_3^- \text{H}^+$  during the intense decomposition of FOM, leading to a loss of C from MAOM by microbial populations of unknown CUE. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



sont les associations organo-minérales, pourquoi on dit qu'elles « stabilisent » la matière organique et, de manière ambivalente, par quels mécanismes la MAOM peut en même temps être une source de nutriments pour les plantes et les microorganismes du sol.

## La Matière Organique Associée aux Minéraux (MAOM) dans les associations organo-minérales.

### Les différents modèles d'associations organo-minérales.

La nature de la matière organique associée aux phases minérales est assez bien décrite : la MAOM est enrichie en composés végétaux de faibles poids moléculaires et en sous-produits microbiens (Schmidt *et al.*, 2011 ; Miltner *et al.*, 2012 ; Haddix *et al.*, 2016 ; Kallenbach *et al.*, 2016 ; Mikutta *et al.*, 2019). Il en résulte un faible rapport C/N, c'est-à-dire un enrichissement en N en comparaison des FOM. La nature des phases minérales impliquées dans les associations organo-minérales peut en revanche être très variable d'un sol à l'autre. On peut schématiquement les classer en trois grandes catégories en fonction de la cristallinité des phases minérales en présence : les minéraux bien cristallisés, les phases minérales cristallisées à courte distance (notées SRO en

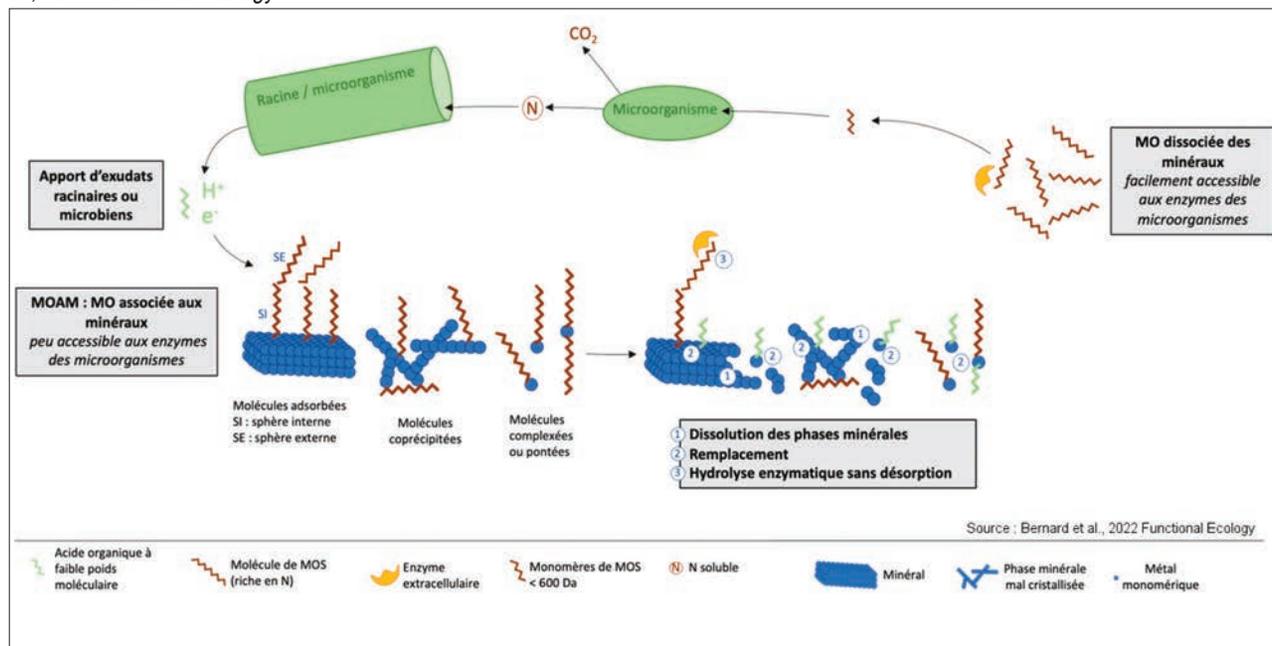
anglais pour short-range order), et les monomères métalliques. À chaque catégorie est associé un modèle conceptuel d'association organo-minérale distinct (Figure 4)

- **Adsorption** : Dans le cas des minéraux bien cristallisés présentant des sites réactifs (par exemple les argiles minéralogiques comme la smectite, la vermiculite, ou encore un oxyde comme la goethite), le modèle d'association organo-minérale est un modèle d'adsorption des molécules organiques sur la surface du minéral (Kleber *et al.*, 2007 ; Newcomb *et al.*, 2017). Un composé organique peut être lié à la surface du minéral par une ou plusieurs fonctions et implique des contraintes sur sa conformation. Ce modèle d'adsorption est conceptuellement le plus intuitif. Lorsque l'on parle de MAOM, c'est souvent, mais parfois à tort, ce modèle qui est sous-entendu.

- **Co-précipitation** : Dans le cas des minéraux mal cristallisés, les phases minérales sont des petits polymères de Al, Si, Fe, cristallisés à courte distance (SRO) ou amorphes. Le nombre de SRO décrits dans la littérature est limité : imogolites, allophanes, proto-imogolites, ferrihydrites et hydroxydes d'Al amorphes sont les principaux. Le modèle d'association organo-minérale est un modèle de co-précipitation. Une structure 3D de co-précipité amorphe a été récemment proposée sous le terme « nanoCLICs » (Nanosized Coprecipitates of inorganic oLlgomers with organiCs) (Tamrat *et al.*, 2019). Les co-précipités sont structurés en un réseau 3D irrégulier, lâche,

**Figure 4** : MAOM et PE. Schéma conceptuel de génération du « abiotically-mediated PE » Source : Bernard *et al.*, 2022 Functional Ecology.

**Figure 4**: MAOM and PE. Conceptual scheme of the abiotically mediated PE of mineral associated organic matter. Source : Bernard *et al.*, 2022 Functional Ecology.



de petits oligomères amorphes de Fe, Si et Al, formant un squelette minéral à structure ouverte dans lequel les composés organiques sont liés par diverses liaisons. Des méta-analyses récentes semblent montrer que la co-précipitation serait le modèle dominant en termes de quantité de C stabilisé (Rasmussen *et al.*, 2018). Elles corroborent des travaux expérimentaux montrant que la co-précipitation stabilise davantage de C par rapport à l'adsorption (Chen *et al.*, 2014; Mikutta *et al.*, 2011; Schneider *et al.*, 2010). En effet, les phases faiblement cristallisées, avec une plus grande abondance de sites de surface réactifs et des surfaces spécifiques plus élevées, ont tendance à avoir une plus grande capacité à lier la MO que les phases plus cristallisées et thermodynamiquement plus stables.

**- Complexation et pontage cationique :** Lorsque les métaux interagissant avec la MO ne sont pas polymérisés, on parle de monomères (ions simples). Les principaux métaux impliqués dans les sols à pH plutôt acide sont l'Al et le Fe. Le modèle d'association organo-minérale est alors un modèle de complexation. À pH plus élevé, le Ca domine les associations organo-minérales. Le modèle d'association est alors le pontage cationique (Rasmussen *et al.*, 2018; Rowley *et al.*, 2018). Dans ces deux modèles, un cation est entouré d'une ou plusieurs molécules organiques. Ces cations agissent comme d'importants stabilisateurs du consortium de biomolécules organiques assez petites et relativement labiles dans une structure tertiaire décrite comme des « agrégats supramoléculaires » (Clarholm et Skjellberg, 2013; Sutton et Sposito, 2005).

Ainsi, lorsque l'on aborde la MAOM dans un objectif de compréhension des mécanismes du PE, il est nécessaire de tenir compte de l'existence de ces différents types d'associations organo-minérales. De plus, dans les sols, ces différents types ne sont pas exclusifs mais plutôt co-occurents dans des proportions variables (par exemple comme dans le modèle de Kleber *et al.*, 2007). Mais nous verrons que les approches expérimentales étudiant le PE sur la MAOM ne s'intéressent qu'à l'un ou l'autre des modèles (eg Li *et al.*, 2021 pour l'adsorption, Keiluweit *et al.*, 2015 pour la co-précipitation, Clarholm *et al.*, 2015 pour la complexation).

### **Les modèles de liaison entre molécules organiques et phases inorganiques.**

Dans chaque type de modèle d'association organo-minérale décrit ci-dessus, il est également nécessaire de prendre en compte un degré de complexité supplémentaire lié aux énergies de liaison qui relient les molécules organiques aux phases inorganiques. Quel que soit le modèle considéré (adsorption, co-précipitation ou association avec un monomère), les cinq types de liaisons organiques-inorganiques suivants peuvent être présents : par ordre décroissant de

force, ce sont les liaisons covalentes, les ponts cationiques électrostatiques, les interactions hydrophobes, les forces de Van der Waals, et enfin les liaisons H (von Lutzow *et al.*, 2006). Dans le modèle d'adsorption, on différencie l'adsorption de sphère interne (les espèces sont liées à la surface minérale par des liaisons covalentes fortes) et l'adsorption de sphère externe (les espèces sont liées à la surface minérale par des liaisons faibles). Pour d'autres modèles (co-précipitation et association à un monomère), cette terminologie est difficilement applicable car la distribution spatiale des espèces fortement et faiblement appariées ne suit pas une surface minérale plane. Néanmoins, quel que soit le modèle, la force de liaison varie très fortement selon le type de liaison (Kleber *et al.*, 2015; Newcomb *et al.*, 2017). L'énergie nécessaire pour rompre ces liaisons et déstabiliser les molécules organiques est donc aussi un paramètre très important dans le contrôle du PE de la MAOM. Cependant, si ce paramètre semble thermodynamiquement facile à conceptualiser, sa prise en compte dans les expériences de PE en est encore à ses balbutiements (Li *et al.*, 2021).

### **MAOM : une MO moins accessible, mais pas complètement inaccessible non plus.**

Ces liaisons entre molécules organiques et phases inorganiques ont la propriété de ralentir la minéralisation de la MO. De nombreux travaux en systèmes d'incubation ont montré que la MAOM est plus difficile à minéraliser que la MO non associée à des phases minérales. Les différents types de modèles mentionnés ci-dessus ont été testés : (i) MO adsorbée sur des minéraux cristallisés tels que les phyllosilicates (illite, smectite, kaolinite, vermiculite, pyrophyllite, argiles mixtes) (Jones et Edwards, 1998; Mikutta *et al.*, 2007; Saidu *et al.*, 2015), les oxydes/hydroxydes de Fe (hématite, goethite) (Mikutta *et al.*, 2007; Saidu *et al.*, 2015) et les oxydes d'Al (Schneider *et al.*, 2010); (ii) MO co-précipitée avec des phases cristallisées à courte distance telles que Al-SRO (Mikutta *et al.*, 2011; Scheel *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010) et Fe-SRO (Ferryhidrite, Eusterhues *et al.*, 2011); ou (iii) MO complexée avec des monomères tels que Al-MO (Scheel *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010). Dans ces études, différents types de MO ont été testés : des molécules simples (glucose, citrate) (Jones et Edwards, 1998); de la lignine sulfonée (Eusterhues *et al.*, 2014); des substances polymériques extracellulaires microbiennes (Mikutta *et al.*, 2011); du C organique dissous extrait de résidus de parties aériennes de plantes (Saidu *et al.*, 2015) ou de litière de sol forestier (Eusterhues *et al.*, 2014; Eusterhues *et al.*, 2011; Mikutta *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010). Ces études ont montré, par exemple pour l'Al, que la complexation était plus efficace que la co-précipitation pour stabiliser la MO contre la biodégradation, et que la co-précipitation était plus efficace que l'adsorption (Mikutta *et al.*, 2011; Scheel *et al.*, 2007). Des incubations dans des

systèmes plus complexes impliquant des sols ont montré par exemple que la ferrihydrite diminue fortement le taux de minéralisation des molécules simples ajoutées, quelle que soit la profondeur du sol (Porrás *et al.*, 2018). Cependant, dans les expériences susmentionnées, la proportion de C minéralisé lors des incubations de MAOM parvient à un plateau qui, selon les composés testés, atteint rarement la proportion du contrôle où la même MO n'est pas associée aux phases minérales (eg. Jones et Edwards, 1998 ; Saïdy *et al.*, 2015).

Ces expérimentations montrent que (1) une partie des MAOMs reste accessible aux micro-organismes mais leur minéralisation est ralentie et que (2) selon la nature des composés organiques et la nature du minéral (c'est-à-dire selon la nature des liaisons chimiques), une partie des composés de la MOAM n'est pas minéralisée par les microorganismes (du moins sur la durée des expériences) (Jones et Edwards, 1998 ; Mikutta *et al.*, 2019). Ainsi, il ressort que plutôt que d'utiliser une terminologie binaire tendant à dire que la MO est stabilisée ou non dans les associations organo-minérales, il serait plus rigoureux d'utiliser un concept de gradient de stabilisation, applicable non seulement au modèle d'adsorption (comme dans Kleber *et al.*, 2007), mais aussi aux modèles de co-précipitation et de complexation. Un tel gradient est susceptible d'être un paramètre clé qui contrôle le potentiel de ce « abiotically-mediated PE ».

### Priming effect sur la MAOM

Si les expérimentations évoquées ci-dessus apportent un éclairage essentiel sur les mécanismes, elles ne prennent pas en compte toute la complexité du fonctionnement des sols. Lorsque les conditions physico-chimiques de la solution du sol sont modifiées (changements de pH, de conditions redox, de force ionique, de composition, etc. (Jilling *et al.*, 2018), la spéciation des phases minérales ainsi que des molécules organiques peut être modifiée, entraînant potentiellement un changement dans la configuration des associations organo-minérales. Lors de ces changements, si les MO deviennent plus facilement accessibles aux enzymes des microorganismes, une accélération (ou une décélération) de leur décomposition (i.e. PE) peut être observée.

### Impact biotique des conditions physicochimiques de la MAOM : activation directe vs indirecte du PE.

Les racines et les microorganismes jouent un rôle essentiel dans le contrôle des conditions physico-chimiques de la solution du sol. Il y a plusieurs facteurs qui contrôlent ces conditions. Par exemple, les racines des plantes, les champignons ainsi que les bactéries libèrent des acides organiques de faible poids moléculaire. Ce sont des acides monocarboxyliques comme les acides formique, oxalique ou acétique pour les plus courants, mais un certain nombre

d'autres acides aliphatiques et aromatiques, principalement carboxyliques, ont été détectés dans le sol de la rhizosphère (Clarholm *et al.*, 2015 et références y figurant). En fonction de leur pKa, ces molécules sont susceptibles de modifier le pH de la solution du sol (Kleber *et al.*, 2015). La respiration des organismes (libération de CO<sub>2</sub> et augmentation de la concentration en HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) est un autre exemple de facteur conduisant à une diminution du pH (Uroz *et al.*, 2009). Localement, les hyphes fongiques peuvent également acidifier des microsites sur plusieurs ordres de grandeur de pH (Bonneville *et al.*, 2011). D'autre part, les racines libèrent également des sucres simples facilement métabolisables. Ces derniers peuvent stimuler l'activité et la croissance microbiennes, ce qui peut également abaisser le pH et le potentiel redox (Glinski *et al.*, 1992 ; Mabuza et van Huyssteen, 2020). En intégrant une combinaison de ces processus, Kreuzeder *et al.* (2018) ont proposé, en utilisant des méthodes d'imagerie, une illustration pertinente de l'impact des racines à la fois sur les variations de pH, et sur l'appauvrissement en Fe, Al, Ca ou Mn, illustrant les impacts du fonctionnement racinaire sur la déstabilisation des associations organo-minérales.

Ces différents exemples montrent que les facteurs contrôlant la déstabilisation des MOAM sont multiples, complexes et non exclusifs, mais aussi qu'ils peuvent ou non être dépendants les uns des autres. Dans le cas où les facteurs sont directement contrôlés par le fonctionnement de la plante, on parle de « voies directes (non-microbiennes) » (Keiluweit *et al.*, 2015 ; Yuan *et al.*, 2018 ; Jilling *et al.*, 2021 ; Jilling *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2021). A l'inverse on parle de « voies indirectes (microbiennes) » lorsque les exsudats racinaires mobilisent la MAOM indirectement *via* l'activité microbienne (i.e., les mécanismes du co-métabolisme décrits dans la section précédente).

Cependant, que la voie soit directe ou indirecte, qu'elle soit localisée dans la rhizosphère, la résidusphère, voire la drilosphère, il apparaît que le fonctionnement du compartiment biotique (racines, bactéries et champignons) est une source à la fois d'acides organiques de faible poids moléculaire, de variations de pH et d'Eh, qui sont toutes susceptibles de modifier l'équilibre de liaison des associations organo-minérales (Clarholm *et al.*, 2015) et peuvent être accompagnées d'un « abiotically-mediated PE ».

### Mécanismes conceptuels du « abiotically-mediated PE » : réactions libérant du C lié aux phases minérales.

Deux types de réactions abiotiques sont proposés dans la littérature pour libérer le C lié aux minéraux et rendre les composés accessibles aux enzymes extracellulaires des microorganismes : la dissolution des minéraux et le remplacement.

- **La dissolution** minérale peut être favorisée par les exsudats *via* des mécanismes favorisés par des ligands ou des protons et/ou par des mécanismes d'oxydoréduction. La dissolution, favorisée par les ligands, est accélérée par les ligands forts tels que les acides organiques. Par exemple, en utilisant la microscopie à force atomique, McMaster *et al.* (2012) ont illustré la dissolution de la biotite par l'acide oxalique. Li *et al.* (2018) ont montré la dissolution de nanoparticules de ferrihydrite par l'oxalate. Dans les sols, Wang *et al.* (2014) ont observé une libération significative de C organique, Fe, Al et Si après addition d'acides organiques (acide citrique, tartrique et malique). Cette libération a été attribuée à la dissolution des deux composants (MO et minéraux) des associations organo-minérales. La protonation d'une surface minérale peut également affaiblir les liaisons métal-oxygène et dissoudre les minéraux (Stumm, 1997). Concernant la dissolution réductrice, elle peut être entraînée par des agents réducteurs organiques tels que les phénols et les acides aromatiques. Par exemple, Vermeire *et al.* (2019) ont observé une augmentation du C organique dissous due à la réduction des associations OM-Fe par des bactéries réductrices de Fe(III). Cependant, comme l'Al n'est pas très sensible aux variations redox, ces processus redox ont probablement peu d'impact sur la solubilisation des composés liés à l'Al dans les associations organo-minérales.

- **Le remplacement** est favorisé par des ligands forts, tels que les acides organiques, qui s'adsorbent sur les surfaces minérales en formant des complexes de sphère interne et peuvent ainsi être capables de déplacer et de libérer des composés organiques précédemment adsorbés sur ces minéraux (Li *et al.*, 2021). D'autres métabolites extracellulaires sont également impliqués dans la libération de la MAOM par le déplacement de composés faiblement liés (Mikutta *et al.*, 2019). Des réactions d'échange de MO en solution avec une partie du pool de MAOM plus stabilisé ont également été décrites tout au long de profils de sol (Sanderman *et al.*, 2008; Leinemann *et al.*, 2018). Scott et Rothstein (2014) soutiennent un modèle d'échange dynamique de la MO dissoute où des composés hydrophobes fortement adsorbants déplacent les composés hydrophiles riches en N préalablement adsorbés des surfaces minérales. L'échange de MAOM par les exsudats racinaires a également été observé dans un champ cultivé où, en termes de bilan de C, les nouvelles associations exsudats-oxydes de fer ont à peu près compensé la perte de C par le PE de la MOAM précédente (Jiang *et al.*, 2021).

Pour ces deux types de réactions abiotiques (dissolution et remplacement), les travaux expérimentaux sur le PE sont principalement décrits en se basant sur le modèle d'association organo-minérale par adsorption. Ces processus sont mis en évidence sur des systèmes expérimentaux simplifiés, mais il reste assez difficile de les différencier lorsque le travail est réalisé sur des sols. Des études axées sur le « abiotically-mediated PE » sur des échantillons de sol ont montré une

minéralisation significative de MAOM sur des sols riches en minéraux SRO (par exemple, Keiluweit *et al.*, 2015; Finley *et al.*, 2018), associant probablement à la fois les mécanismes de dissolution et de remplacement.

Enfin, des travaux récents ont également montré que l'étape de désorption de la MAOM n'est pas nécessairement requise pour sa dégradation. Wang *et al.* (2020) ont observé une hydrolyse enzymatique de polymères pourtant liés aux surfaces. La mobilisation de la MAOM a été attribuée à l'interaction des métabolites fongiques recouvrant les surfaces et des enzymes extracellulaires dépolymérisant le complexe MAOM, sans passer par l'étape de désorption. Ce mécanisme rejoint finalement les mécanismes de co-métabolisme sur des MAOM.

En conclusion, en améliorant l'accès microbien à la MO auparavant protégée par les minéraux, le « abiotically-mediated PE » accélère la perte de carbone plus qu'une simple augmentation de l'offre de substrats énergétiquement favorables. Il est basé sur la capacité des exsudats à déstabiliser la MAOM, la rendant ainsi vulnérable à la minéralisation microbienne. Les recherches futures devront déterminer dans quelles mesures les mécanismes générés par l'exsudation sont capables de déloger des composés simples liés par des liaisons plus fortes (par exemple, des complexes de la sphère interne) ou des composés polymères liés par de multiples sites de liaison et pouvant nécessiter une dépolymérisation. Il reste également à voir si la MAOM stabilisée au sein des co-précipités peut être plus ou moins vulnérable aux mécanismes proposés par rapport au modèle d'adsorption de surface habituellement étudié (Li *et al.*, 2021).

## 5. RÔLE DES ENZYMES DANS LE PE

### Enzymes impliquées dans les mécanismes du PE

Les enzymes impliquées dans les différents mécanismes à la base du PE sont celles qui sont responsables de la décomposition de la FOM et/ou de la SOM native. Ce sont des hydrolases (glucosidases, chitinases...) et des oxydoréductases (peroxydases, phénol-oxydases...). Les glucosidases catalysent la décomposition des composants de la paroi cellulaire des plantes tels que la cellulose et l'hémicellulose en fragments plus petits, tandis que les chitinases catalysent l'hydrolyse des liaisons glycosidiques de la chitine constitutive des parois cellulaires fongiques et des arthropodes. Les oxydoréductases catalysent quant à elles le transfert d'électrons d'une molécule (le réducteur) à une autre molécule (l'oxydant) et contribuent à l'oxydation progressive de la matière organique. Par exemple, les phénol oxydases

et peroxydases sont très importantes pour la dégradation des résidus de lignine et contrôlent la libération d'azote associé aux composés aromatiques (Baldrian, 2006). De plus, d'autres mécanismes sont également impliqués dans la dégradation de la lignine. Ils concernent des espèces réactives de l'oxygène tels que les radicaux hydroxyles générés à pH acide par des champignons saprotrophes, nommés « champignons de la pourriture brune » au cours de la « réaction de Fenton » impliquant le peroxyde d'oxygène  $H_2O_2$  et le couple  $Fe^{3+}/Fe^{2+}$  (Yelle *et al.*, 2011).

Le type d'enzyme impliqué dans la PE dépend (i) de la composition chimique du substrat ajouté, (ii) de la composition chimique de la SOM native, (iii) de la disponibilité des nutriments et (iv) des exigences fonctionnelles des microorganismes.

Lorsque l'environnement n'est pas limitant en nutriments, l'ajout de FOM riche en énergie augmente rapidement l'activité des enzymes impliquées dans sa dégradation (Fanin et Bertrand, 2016) et le PE résultant est directement lié à une dégradation accrue des résidus végétaux déjà présents dans le sol (i.e. PE par « stoichiometric decomposition », Chen *et al.*, 2014). Dans l'ensemble, des apports supplémentaires en C accessible aux décomposeurs augmentent l'activité et la biomasse des communautés microbiennes à haute CUE. Ces communautés présentent un taux de croissance élevé (Fanin *et al.*, 2014; Malik *et al.*, 2019), ce qui renforce la production d'enzymes et donc le PE stœchiométrique sur le court terme (Fanin *et al.*, 2020). Les monomères issus de la décomposition des résidus végétaux du sol peuvent à leur tour être sources d'énergie pour produire tout un panel d'autres enzymes dégradant simultanément la FOM ainsi la SOM (i.e. PE par co-métabolisme, Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008; Pascault *et al.*, 2013).

Lorsque l'environnement est limitant en nutriments, les communautés microbiennes passent d'une CUE élevée à une CUE faible. En effet, la carence en nutriments affecte le métabolisme microbien : elle réduit le rendement de croissance, alors qu'elle favorise l'investissement dans l'acquisition de ressources (Malik *et al.*, 2020; Fanin *et al.*, 2020). Dans ce contexte, un autre type de co-métabolisme dirigé vers la SOM riche en azote est induit lorsque l'azote n'est pas ou plus disponible. Il se caractérise par un niveau d'expression élevé d'enzymes dégradant les composés azotés (Moorhead et Sinsabaugh, 2006; Chen *et al.*, 2014), notamment les chitinases et les oxydases, qui libèrent l'azote associé à des composés aromatiques complexes (Derrien *et al.*, 2014). Le PE résultant est ainsi directement lié à une dégradation accrue des composés riches en N de la SOM native et qui diffèrent chimiquement de ceux du substrat ajouté (i.e., « N-mining », Moorhead et Sinsabaugh, 2006).

## Coût énergétique et retour sur investissement

Les microorganismes ne pouvant assimiler que des petites molécules de taille inférieure à 600 kilodaltons, la synthèse d'enzymes extracellulaires est indispensable pour fragmenter les polymères en monomères et nutriments assimilables par les microbes du sol. Cette synthèse a un coût qui inclut le C et les nutriments nécessaires à la construction de l'enzyme elle-même, mais aussi l'énergie métabolique requise pour la synthèse des protéines et l'excrétion des enzymes (Allison *et al.*, 2014). Ainsi, un retour sur investissement est nécessaire pour maintenir la croissance microbienne, en particulier lorsque les ressources sont rares dans l'environnement. Dans le cas où le retour sur investissement est faible, certaines espèces microbiennes sont remplacées par d'autres, notamment lorsqu'elles présentent des exigences nutritionnelles plus faibles (Fanin *et al.*, 2013; Mooshammer *et al.*, 2014). Par conséquent, les microorganismes ont tendance à minimiser le rapport coût/bénéfice de la production d'enzymes extracellulaires (Allison *et al.*, 2010), mais les conséquences de cette tendance sur l'intensité potentielle de chaque mécanisme à la base du PE ont été négligées jusqu'à présent.

Le retour sur investissement dépend étroitement de l'accessibilité du substrat et de la distance entre le substrat et microorganismes au sein de la matrice du sol (Allison *et al.*, 2010; Védère *et al.*, 2020). En effet, alors que certaines enzymes sont directement attachées à la membrane plasmique des cellules microbiennes ou regroupées en complexes multi-enzymatiques appelés cellulosomes (ci-après dénommés « enzymes membranaires »), d'autres enzymes sont excrétées loin des cellules (ci-après dénommées « exoenzymes »). Ainsi, lorsque les microbes sont relativement proches de leurs substrats, les monomères produits par les enzymes membranaires sont directement reconnus par les récepteurs de la paroi cellulaire et transportés dans les cellules microbiennes, ce qui optimise le retour sur investissement de la synthèse enzymatique et permet une croissance microbienne élevée (Schimel et Weintraub, 2003). La production d'enzymes est ensuite régulée de manière interne au travers de processus d'autorégulation de l'expression enzymatique en fonction de la quantité de ressources disponibles et/ou des signaux environnementaux (Nair et Sarma, 2021). En revanche, lorsque le substrat n'est pas à proximité immédiate des microorganismes, les exoenzymes diffusent loin des cellules microbiennes, jusqu'à quelques millimètres (Gaillard *et al.*, 1999; Poll *et al.*, 2006; Védère *et al.*, 2020). Une partie importante des monomères libérés par l'action enzymatique peut être alors perdue pour le producteur d'enzymes, (c.-à-d., lessivée vers des horizons de sol plus profonds, immobilisée dans des agrégats de sol et/ou absorbée par d'autres micro-organismes) (Allison, 2005; Burns *et al.*, 2013). Les

microorganismes auraient tendance à augmenter la synthèse enzymatique pour récupérer les ressources limitantes ce qui conduit à une augmentation du rapport coût/bénéfice (Hiscox et Boddy, 2017).

Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la dégradation du substrat par les enzymes membranaires pourrait exercer une rétroaction positive plus forte sur la décomposition de la SOM (et donc sur le PE) que les exoenzymes, notamment parce que les producteurs sont censés bénéficier plus directement des produits de dégradation. Les enzymes membranaires devraient donc favoriser des communautés microbiennes caractérisées par une CUE plus forte. Toutefois, le ratio coût/bénéfice pour les producteurs d'exoenzymes pourrait être limité en fonction de la densité des organismes. Plus précisément, la part d'enzymes et de ressources perdues par un producteur peut bénéficier à d'autres organismes plus proches du substrat, et ainsi impacter positivement l'activité et la biomasse microbienne à l'échelle de la communauté (Ekschmitt *et al.*, 2005). Par conséquent, nous proposons deux nouvelles pistes de travail afin de mieux comprendre et quantifier la contribution des enzymes dans les différents processus générateurs de PE : (i) évaluer l'impact de l'accessibilité des ressources et la distance entre microbes et leurs substrats (FOM et/ou SOM) sur le retour sur investissement et leurs conséquences sur le PE ; (ii) étudier si le caractère membranaire ou libre des enzymes peut expliquer une part significative du PE en fonction du type de sol et de la disponibilité en ressources.

## PE induit par les enzymes adsorbées sur les minéraux

Les exoenzymes circulant dans les pores du sol présentent une forte affinité pour les surfaces minérales et peuvent s'y adsorber (Olagoke *et al.*, 2019 ; Olagoke *et al.*, 2020). Ce mécanisme explique leur persistance dans le sol. Cependant, les exoenzymes associées aux minéraux sont soupçonnées de contribuer à la dépolymérisation de substrats fraîchement ajoutés, même si leur activité est diminuée en raison de changements de conformation après liaison aux surfaces minérales (Kedi *et al.*, 2013). Par conséquent, la dépolymérisation de la FOM par des exoenzymes associées aux minéraux pourrait participer au PE, en libérant des monomères riches en énergie pour les micro-organismes qui décomposent la SOM (i.e. « nutrient-mining »). Il est intéressant de noter que les endoenzymes et les enzymes membranaires (ainsi que les chaînes respiratoires) peuvent également rejoindre ce pool enzymatique associé aux minéraux après la mort des cellules. En effet, le transfert d'électrons vers l'O<sub>2</sub> peut également être assuré par certaines particules du sol du fait de leur charge électrique (Maire *et al.*, 2013 ; Trevors *et al.*, 1982).

## 6. ACTEURS MICROBIENS DU PE

### Acteurs proposés dans la littérature

Les acteurs du PE ont été identifiés grâce aux développements méthodologiques en écologie moléculaire visant à caractériser les communautés microbiennes *in situ* (Kreuzer-Martin, 2007). En utilisant ces approches, diverses études ont lié certains mécanismes de génération de PE à des groupes taxonomiques bactériens ou fongiques spécifiques énumérés dans le *tableau 2*.

Le premier constat est que les taxons bactériens sont bien mieux documentés que les taxons fongiques. Les champignons peuvent avoir souffert de limitations méthodologiques plutôt que scientifiques, en particulier en ce qui concerne les techniques moléculaires. Alors qu'une section hyphale est à l'échelle microbienne, son volume de sol prospecté dépasse le mètre cube. Ainsi, les techniques moléculaires actuelles appliquées à des échantillons de sol de 0,25 à quelques grammes sont mieux adaptées à l'analyse de variations de populations microbiennes unicellulaires comme celles de taxons bactériens (Ranjard *et al.*, 2003). Pourtant, sur la base de la littérature disponible, on pense que les champignons saprotrophes ont un rôle prépondérant dans la génération de PE, en particulier dans le processus d'extraction de N. Leur physiologie mycélienne leur permet de co-métaboliser la FOM et la SOM très facilement. Ils semblent être aussi plus compétitifs que les bactéries pour la décomposition de la cellulose et en utilisent le C comme source d'énergie pour l'extraction de N. De plus, certains champignons ont de nombreuses capacités enzymatiques pour décomposer les composés récalcitrants (oxydases) et accéder à l'azote piégé (Fontaine *et al.*, 2011).

Notre deuxième constat est qu'il semble difficile d'associer certains taxons à un mécanisme de génération de PE spécifique lorsque l'on se contente d'examiner les premiers niveaux phylogénétiques comme les règnes ou les phyla. Les bactéries sont souvent grossièrement considérées comme des stratégies *r* et les champignons comme des stratégies *K*, mais la réalité est plus complexe (Ho *et al.*, 2017 ; Tardy *et al.*, 2015). Le *tableau 2* montre que bactéries comme champignons ont été associés à tous les différents mécanismes de génération de PE. Si on considère les différents phyla du règne bactérien, certains ont été associés dans la littérature à des stratégies de vie *r*- et *K*- ou oligotrophes/copiotrophes (Fierer *et al.* 2007). Cependant les phyla ne sont pas des groupes homogènes sur un plan fonctionnel. Il est donc nécessaire d'identifier les acteurs des différents processus à un niveau phylogénétique plus fin. Il arrive même qu'à un niveau très fin comme celui du genre on ait d'importantes différences fonctionnelles. C'est ce qu'on observe dans le *tableau 2* pour *Bacillus*, qui apparaît lié

**Tableau 2 :** Liste des groupes taxonomiques bactériens et fongiques identifiés dans la littérature comme associés à la minéralisation de la FOM et/ou à l'un des principaux mécanismes de génération du PE : PE négatif ou PE positif (censés impliquer des acteurs à CUE élevée ou faible). Les mécanismes de génération du PE ont été colorés pour suivre un gradient proposé d'implication dans le devenir du C du sol : du gain (marron) à la perte de C (bleu). La minéralisation de la FOM n'a pas été considérée dans ce gradient et a été colorée en vert. Dans les cellules colorées, les noms correspondent à la FOM utilisée pour générer le PE dans les différentes publications.

**Table 2:** List of bacterial and fungal taxonomic groups identified in the literature as associated to FOM mineralization and/or to one of the main PE generation mechanisms: negative PE or positive PE (supposed to involve high CUE or low CUE actors). PE generation mechanisms have been colored to follow a proposed gradient of implication in the fate of soil C: from C gain (brown) to C loss (blue). FOM mineralization was not considered in this gradient and was colored in green. In the colored cells, names correspond to the specific FOM that generated PE in the different publications.

Affiliation phylogénétique	Règne	Phylum	Ordre	Famille	Genre	Minéralisation FOM	PE négatif	PE lié aux CUE élevées	PE lié aux CUE basses	Références	
Bactéries	Gram-	G- (16:1w7c)					residus d'herbes	Urée, cellulose		Hamer et al. 2009; Poithast et al. 2010; Blagodatskaya et al. 2014	
		G- (18:1w7c)						Glucose	Glucose	Derrien et al. 2014	
		Proteobacteria					Résidus de luzerne			Derrien et al. 2014	
		Proteobacteria				Non classé			Résidus de blé	Pascual et al. 2013	
		beta-Proteobacteria					Résidus de blé		Glucose, résidus de blé	Razanamalala et al. 2018a; Bernard et al. 2012; Razanamalala et al. 2018b; Fang et al. 2018	
			Burkholderiales		Comamonadaceae	Variovorax		Résidus de blé	Résidus de blé	Bernard et al. 2007; 2009	
						Familibacter			Résidus de blé	Bernard et al. 2007	
						Acidovorax			Résidus de blé	Bernard et al. 2009	
						Aquabacterium			Résidus de blé	Bernard et al. 2007; 2009	
						Oxalobacteraceae	Massilia	Résidus de blé		Bernard et al. 2007; Liu et al. 2021	
						Janthinobacterium				Bernard et al. 2009	
						Noviherbaspirillum				Liu et al. 2021	
					Burkholderiaceae	Burkholderia		Glucose ; résidus de blé			Arcand et al. 2017; Liu et al. 2021
						Ralstonia				Résidus de blé	Liu et al. 2021
						Methylobium				Résidus de blé	Bernard et al. 2009
	gamma-Proteobacteria					Résidus de blé		Glucose, résidus de blé	Razanamalala et al. 2018a, 2018b; Maron et al. 2018		
			Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	Pseudomonas	Résidus de blé			Bernard et al. 2007		
			Xanthomonadales	Rhodanobacteraceae	Dyella				Liu et al. 2021		

Tableau 2 (suite)

Affiliation phylogénétique	Phylum	Ordre	Famille	Genre	Minéralisation FOM	PE négatif	PE lié aux CUE élevées	PE lié aux CUE basses	Références				
Bactéries	Gram-	alpha-Proteobacteria	Sphingomonadales	Sphingomonadaceae	Genre	Résidus de blé	Résidus de blé		Razanamalala et al. 2018a, Maron et al. 2018				
						Résidus de blé			Bernard et al. 2009				
							sphingosinicella		Résidus de blé		Bernard et al. 2007		
							Kaistobacter		Résidus de blé		Bernard et al. 2007		
							sphingomonas				Arcand et al. 2017		
							Methylobacteriaceae				Bernard et al. 2009		
							Bradyrhizobiaceae				Liu et al. 2021		
							Nitrospirales				Arcand et al. 2017		
							Rhodospirillales				Liu et al. 2021		
							Rhodospirillales				Bernard et al. 2012; Pascault et al. 2013; Arcand et al. 2017		
							Chitinophagales				liu et al. 2021		
							GP2				Pascault et al. 2013; Razanamalala et al. 2018a,b; Maron et al. 2018; Fang et al. 2018; Yu et al. 2020		
						Gram+	Chloroflexi	Planctomycetales	Isosphaerales	Aquisphaera			
					Pothast et al. 2010; Blagodatskaya et al. 2014; Wang et al. 2014, 2020								

Tableau 2 (suite)

Affiliation phylogénétique	Règne	Phylum	Ordre	Famille	Genre	Minéralisation FOM	PE négatif	PE lié aux CUE élevées	PE lié aux CUE basses	Références				
Bactéries	Gram+	Actinobacteria	Actinomycetales	micrococaceae	Arthrobacter	Glucose ; résidus de blé		Glucose	Résidus de blé	Razanamalala et al. 2018a,b; Maron et al. 2018; Arcand et al. 2017; Liu et al. 2021; Bernard et al. 2009				
					Simomonas	Glucose						Garcia-Pausas et Paterson 2001; Bernard et al. 2012; Morrissey et al. 2017		
					Streptomyces	Glucose							Mau et al. 2015	
					Streptomyces	Résidus de blé							Liu et al. 2021	
					Micromonosporales	Glucose							Morrissey et al. 2017	
					Propionibacteriales	Glucose							Morrissey et al. 2017	
					Hyphomicrobiales	Résidus de blé							Bernard et al. 2009	
					Acidimicrobideae	Résidus de blé							Bernard et al. 2007	
					Gaiellales				Gaiella					liu et al. 2021
					Firmicutes					Résidus de blé		Glucose, résidus de blé de riz et de luzerne		Pascault et al. 2013; Razanamalala et al. 2018a,b; Maron et al. 2018; Fang et al. 2018; Yu et al. 2020
										Résidus de blé			Glucose	Mau et al. 2015; Arcand et al. 2017; Liu et al. 2021
													Glucose	Arcand et al. 2017
													Résidus de blé	Liu et al. 2021
					Champignons	saprotophes saprotrophes	Leothiomycota	Pezizomycotina	Sordariomycetes	Feuilles d'arbre			Urée, cellulose, fougère	Glucose, cellulose, litère, feuilles d'arbre, PE rhizosphérique
	Cellulose												Blagodatskaya et al. 2014	
														Yu et al. 2018
														Maron et al. 2018
														Yu et al. 2018
														Maron et al. 2018
														Yu et al. 2018
														Yu et al. 2018
														Yu et al. 2018
											Biochar			

soit à la première phase de décomposition de la paille de blé (Pascault et al., 2013; Liu et al., 2021) soit au « N-mining » induit par le glucose (Arcand et al., 2017). En réalité, *Bacillus* regroupe à la fois de véritables espèces oligotrophes et d'autres vraiment copiotrophes (Morrissey et al., 2017).

Certains phyla sont en fait peu décrits dans la littérature car ne regroupent que peu ou pas de représentants cultivables. C'est le cas du phylum des Gemmatimonadetes qui a été classé comme oligotrophe par certains auteurs (Pascault et al., 2013; Maron et al., 2018; Razanamalala et al., 2018b) mais copiotrophe par d'autres (Yu et al., 2020). Plus les représentants de ce phylum seront décrits, mieux les données écologiques futures seront interprétées. Complémentaires aux études sur des taxons microbiens isolés spécifiques, les études à grande échelle de la diversité microbienne du sol fournissent des informations précieuses pour conférer des attributs fonctionnels aux taxons microbiens (Karimi et al., 2018).

Enfin, il est important de rappeler que les concepts *r* à *K* ou oligotrophes à copiotrophes font référence à des continuums, et les représentants sont souvent identifiés comparativement à d'autres taxons de la même étude. Cela montre également que de nombreux taxons peuvent également développer une certaine flexibilité physiologique en fonction (i) des conditions environnementales, et (ii) de la compétition ou de la complémentarité avec les autres taxons présents dans chaque assemblage, et participant à différents mécanismes de génération de PE selon les conditions locales (Bernard et al., 2009).

### Une approche basée sur les traits fonctionnels

Proposer des taxons associés aux différents mécanismes de génération de PE nécessite de se concentrer directement sur les traits fonctionnels qui leurs sont liés. Les données extraites de l'application de techniques -omiques à des échantillons environnementaux ont fourni des informations précieuses sur les gènes et les enzymes associés à des taxons particuliers, et des progrès ont été réalisés dans le développement d'une approche basée sur les traits. Le développement récent de la culturomique pour l'étude des communautés du sol peut également représenter un atout important dans le futur pour alimenter cette approche en nouveaux traits (Sarhana et al., 2019).

Les caractéristiques de CUE élevée et faible pendant les phases de croissance microbienne sont liées aux taux maximums de croissance de l'espèce (Fierer et al., 2017). Les organismes présentant des CUE élevées ont également des forts taux de croissance maximum. Différents traits génomiques bactériens ont été proposés pour être liés aux taux maximums de croissance. Fondamentalement, les taux maximums de croissance les plus élevés devraient concorder avec un nombre élevé de copies de l'opéron ribosomique

(Klappenbach et al., 2000), une petite taille du génome (Saifuddin et al., 2019), la proximité de l'opéron ribosomique avec l'origine de réplication du chromosome (Vieira-Silva et Rocha, 2010) et un biais élevé d'usage du code (conférant une meilleure efficacité traductionnelle, Weissman et al., 2021). Quelques exemples ont été proposés comme *Burkholderia* sp., *Flavobacterium* sp. et certaines espèces de *Bacillus* (Fierer et al., 2017). La décomposition de polymères comme la cellulose et la chitine est une capacité très répandue et partagée par les espèces bactériennes et fongiques copiotrophes. Les taux maximums de croissance les plus élevés chez les espèces fongiques sont rencontrés chez certains champignons saprotrophes bien connus qui utilisent uniquement des sucres simples et produisent des spores lorsque le substrat est épuisé pour coloniser de nouveaux emplacements riches en ressources (Ho et al., 2017). Ce sont des membres des genres suivants: *Acremonium*, *Alternaria*, *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Cephalotrichum*, *Mucor*, *Rhizopus* et *Thysanophora*. Ce sont donc tous ces organismes qui doivent être responsables des processus générateurs de PE par décomposition stoichiométrique, soit par leur capacité à décomposer les polymères facilement décomposables, soit en profitant des produits de cette décomposition à faible coût.

A l'inverse, on serait tenté d'associer les bactéries à CUE faible, impliquées dans le PE par « N mining », aux traits génomiques opposés à ceux précédemment énoncés. Toutefois, ce n'est pas si simple. En effet, certaines espèces bactériennes ont également évolué pour s'adapter à l'oligotrophie en adoptant une petite taille (afin de diminuer le ratio surface/volume), une capacité d'assimilation élevée des substrats simples. Mais elles ne produisent pas d'enzymes de dépolymérisation car le maintien de ces gènes est coûteux (Lynch et Marinov, 2015). Par conséquent, les espèces impliquées dans le PE par « nutrient mining » devraient d'abord partager une grande diversité de gènes codant pour des systèmes d'acquisition de substrats peu accessibles. Par exemple, certains champignons saprotrophes (familles de la pourriture blanche et brune) produisent des lignine-peroxydases, des manganèse-peroxydases à noyau hème, des peroxydases polyvalentes et des laccases multi-dépendantes du cuivre pour décomposer la lignine et libérer les protéines piégées. Certaines espèces bactériennes – *Nocardia* sp., *Streptomyces viridosporum* et autres sp., *Amycolatopsis* sp., *Xanthomonas* sp., *Rhodococcus jostii*, *Novosphingobium* sp. et *Sphingomonas* sp. – peuvent également décomposer la lignine mais *via* uniquement des manganèse-peroxydases à noyau hème, et certaines d'entre elles avec un niveau d'activité similaire à celui des champignons (Brown et Chang, 2014). Comme tous ces genres bactériens ont entre 2 et 6 copies de l'opéron ribosomique dans leurs génomes (<https://rrndb.umms.med.umich.edu>), ils ne peuvent pas être considérés comme de véritables espèces oligotrophes, mais plutôt comme des

espèces mésotrophes capables d'adapter leur CUE à la qualité des substrats qu'ils décomposent.

Aucune étude n'a encore proposé d'acteurs microbiens pour le « abiotically-mediated PE », mais sur la base de la section 4, nous pouvons indiquer quelques directions pour des investigations futures. Fondamentalement, les espèces bactériennes et fongiques capables d'altérer les minéraux en produisant des ligands ou des agents chélatants pourraient être de bons candidats. Parmi les bactéries, un potentiel élevé d'altération minérale a été observé pour *Arthrobacter*, *Janthinobacterium*, *Leifsonia*, *Polaromonas* et *Burkholderia* (voir Uroz *et al.*, 2015 pour une revue sur le sujet). Comme le phosphore et la matière organique sont en compétition pour les sites de sorption sur les minéraux (Spohn *et al.*, 2022), les bactéries solubilisatrices de phosphore pourraient également avoir un effet sur la sorption de la SOM. *Bacillus subtilis* peut également désorber le P de la gibbsite par adhésion des cellules elles-mêmes sur les minéraux (Hong *et al.*, 2016).

## 7. COMMENT INTRODUIRE LE PE DANS LES MODÈLES ?

Le PE est difficile à modéliser, comme tout autre phénomène observé mais pas entièrement compris. Pour développer un modèle mécaniste, nous avons besoin d'équations décrivant le phénomène. Et la toute première étape est évidemment une compréhension approfondie des observations. Avec le PE, la situation est en quelque sorte légèrement inconfortable pour les modélisateurs car le débat sur ses déterminants est toujours en cours (Bastida *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2014). Néanmoins, l'ubiquité du PE et son importance potentielle dans les bilans du C du sol dans un contexte de changement climatique (van Groenigen *et al.*, 2014; Terrer *et al.*, 2021) incitent les modélisateurs à l'inclure dans leurs modèles. Inclure le PE dans les modèles répond à 2 objectifs, à savoir (i) comprendre le phénomène et (ii) le quantifier car les observations ont montré qu'il joue un rôle majeur dans le bilan de C des écosystèmes. Ces deux objectifs peuvent être considérés comme indépendants ou liés selon les auteurs (Blagodatsky *et al.*, 2010; Guenet *et al.*, 2018; Neill et Gignoux, 2006; Perveen *et al.*, 2014). Ces catégories sont souvent associées à différentes échelles spatio-temporelles (Figure 5) : la plupart des modèles qui visent à comprendre le PE concerne de petites échelles et de courtes périodes de temps, tandis que les modèles visant à quantifier l'importance de l'amorçage sur le bilan du C du sol sont développés à de plus grandes échelles, et sur des périodes plus longues.

Le PE étant défini comme un changement du taux de minéralisation du C du sol induit par les ajouts de FOM (Kuz'yakov *et al.*, 2000), on peut considérer que les modèles classiques décrivant la minéralisation de la SOM en utilisant

une cinétique de premier ordre - par exemple, CENTURY ou RothC (Coleman *et al.*, 1997; Parton *et al.*, 1987) – incluent implicitement le PE dans les valeurs de leurs paramètres de décomposition. Néanmoins, cette approche implique l'hypothèse que l'importance relative du PE est fixe dans l'espace et dans le temps, et donc que la structure de la communauté microbienne, sa biomasse et finalement son activité sont stables également. Cette hypothèse n'est pas vérifiée dans un contexte de changement global (climat, augmentation du CO<sub>2</sub> + changement d'occupation des sols) (Carney *et al.*, 2007), et le PE jouera un rôle majeur sur les futurs bilans de C (Hungate *et al.*, 2009; Terrer *et al.*, 2021). Par conséquent, il est nécessaire de comprendre et de quantifier le PE pour le représenter dans des modèles au lieu de simplement le considérer implicitement.

Pour représenter le PE suivant la définition classique, les compartiments de C organique frais (COF) et de C organique du sol (COS) doivent interagir directement ou indirectement. Cela peut se faire directement et très simplement en mettant en œuvre des modificateurs de taux de COS en fonction du COF (Guenet *et al.*, 2013) ou en modifiant la CUE du COS en fonction de la disponibilité du COF sans modifier le taux de décomposition (Zhang *et al.*, 2018). Le PE peut également être représenté par des modèles qui prennent en compte des mécanismes microbiens explicites, l'effet du COF sur le COS étant pris en compte à travers la biomasse microbienne (Fontaine et Barot, 2005; Huang *et al.*, 2018; Perveen *et al.*, 2014; Wieder *et al.*, 2015). Ces différents points de vue sur la représentation du PE dans les modèles ne doivent pas être considérés comme contradictoires ou opposés, mais complémentaires. Il serait irréaliste de considérer qu'une représentation complète du PE sera bientôt incluse dans des modèles à grande échelle comme les modèles du système Terre utilisés pour prédire le changement climatique (Eyring *et al.*, 2016); des approches simples et semi-empiriques sont nécessaires. Cependant, il serait également tout à fait irréaliste de croire que les approches semi-empiriques aideront à développer une compréhension approfondie du PE. À notre avis, la principale difficulté dans les deux cas est liée aux paramètres utilisés dans l'équation. La complexité croissante des modèles est le plus souvent associée à un nombre accru de paramètres et à des réponses linéaires réduites des modèles (Huang *et al.*, 2021). Par conséquent, plus un modèle est complexe, plus le nombre de trajectoires possibles du modèle est élevé. Pour éviter des comportements de modèle irréalistes, il est primordial de contraindre les paramètres du modèle à l'aide d'observations. Des modèles complexes associés à de courtes périodes et à de petites échelles peuvent être contraints par des observations provenant d'incubations de sol en laboratoire dans des conditions contrôlées (Neill et Guenet, 2010). Néanmoins, appliquer des modèles complexes et trouver des valeurs de paramètres appropriées pour

**Figure 5** : Contraintes sur les modèles du PE. Le niveau de détail des mécanismes modélisés dépend généralement de l'échelle considérée avec des modèles plus mécanistes à petite échelle et des modèles plus empiriques à grande échelle. Les objectifs dépendent aussi de l'échelle, les modèles développés à petite échelle visent généralement à comprendre le PE alors que les modèles développés à plus grande échelle visent à quantifier ses impacts. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 5:** Constraints on priming effect models. The level of detail in modeled mechanisms generally depends on the scale considered with more mechanistic models at small scales and more empirical models at large scales. The objectives also depend on the scale, models developed at small scales generally aim at understanding the priming effect whereas models developed at larger scales aim at quantifying its impacts. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



différents types de sols, climats, couvertures végétales, etc. constitue un défi important qui nécessite un grand ensemble de données d'incubations de sol comme celles récemment publiées par Bastida *et al.* (2019). Même si de tels ensembles de données d'incubations de sol sont maintenant publiés dans des études uniques ou dans des méta-analyses (Luo *et al.*, 2016), les incubations en laboratoire sont toujours effectuées dans des environnements contrôlés, et transférer les paramètres obtenus à cette petite échelle à l'écosystème ou même au niveau mondial n'est pas simple. À la fin du processus de paramétrisation, le changement d'échelle peut augmenter les incertitudes de prédiction du modèle par rapport aux modèles moins mécanistes, car les incertitudes associées à l'estimation des paramètres et à la mise à l'échelle sont importantes. Les approches semi-empiriques avec un nombre limité de paramètres sont intermédiaires et permettent

d'introduire explicitement le PE et d'étudier son effet à plus grande échelle (Guenet *et al.*, 2016; Perveen *et al.*, 2014; Sulman *et al.*, 2014). Ces modèles ne capturent pas toute la complexité de la réponse du PE, mais ils sont suffisamment robustes pour en estimer l'importance sur le bilan du C du sol à grande échelle.

Différents modèles peuvent impliquer des approches différentes, tout aussi précises ou tout aussi incertaines. Il reste donc des incertitudes quant à notre niveau de compréhension de nos capacités de prédiction. Pour résoudre ce problème, une approche prometteuse consiste à travailler en étroite collaboration avec les expérimentateurs pour mettre en place des essais visant à mieux comprendre le PE, développer les équations associées et estimer les paramètres. Les modèles peuvent également être comparés entre eux. Cette approche a été fructueuse dans de nombreux domaines tels

que les sciences du climat (IPPC, 2013), la biogéochimie appliquée à grande échelle (Arora *et al.*, 2013; Ito *et al.*, 2020) et la dynamique du C organique du sol (Farina *et al.*, 2021). Par conséquent, l'utilisation d'exercices d'inter-comparaison de modèles est une alternative intéressante pour fournir des estimations robustes à court terme. Ceci est particulièrement important lorsque de telles estimations sont des informations clés pour les parties prenantes et les décideurs politiques. Les sols sont considérés comme des acteurs clés de la production alimentaire et énergétique, de l'atténuation du changement climatique et *in fine* du bien-être humain (Chabbi *et al.*, 2017; Minasny *et al.*, 2017; Paustian *et al.*, 2016); il s'ensuit que des estimations robustes des pédologues sont attendues dans un avenir proche (Shukla *et al.*, 2019).

Une autre difficulté à inclure le PE dans des modèles à grande échelle représentant la croissance et la phénologie des plantes, les cycles de l'eau et les flux d'énergie (Cramer *et al.*, 2001; Sitch *et al.*, 2003) est liée aux rétroactions entre toutes les sections du modèle (Goll *et al.*, 2014; Zaehle *et al.*, 2010; Zhu *et al.*, 2019). Une piste de recherche prometteuse visant à incorporer des modèles complexes avec des rétroactions réduites, mais pas encore implémentées en science du sol à notre connaissance, est l'utilisation d'un émulateur de modèle. L'idée de base est de développer des modèles mécanistiques complexes puis de les exécuter sur un certain nombre de situations contrastées (conditions pédoclimatiques et/ou couvert végétal par exemple) en mode autonome (Fer *et al.*, 2018). La deuxième étape est le développement d'un modèle statistique capable de reproduire le comportement du mécanisme complexe sans considérer toute sa complexité. Un tel modèle statistique pourrait être implémenté dans un modèle à grande échelle pour aider les modèles à grande échelle à considérer le PE basé sur une approche mécaniste complexe. Représenter le PE dans les modèles reste un défi avec une grande diversité d'approches qui doivent être considérées comme complémentaires et capables d'aborder des situations très différentes, depuis la compréhension approfondie du PE à petite échelle jusqu'à l'évaluation de son importance sur le budget global du C.

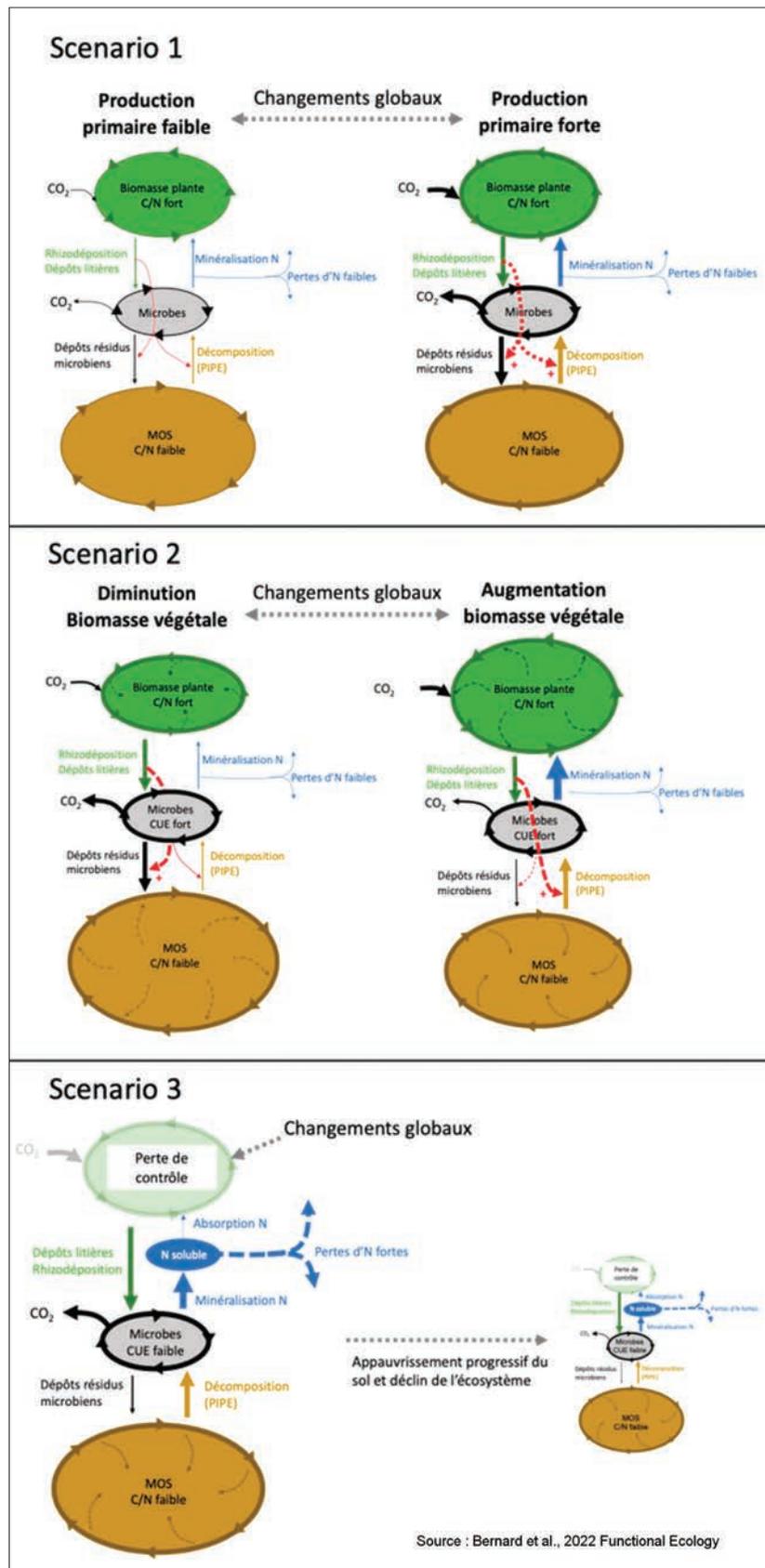
## 8. CONSÉQUENCES DU PE SUR LES SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES EN CONDITIONS DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Les plantes peuvent induire des changements massifs dans les taux de décomposition des SOM, allant d'une réduction de 50 % à une augmentation de 280 % (Cheng *et al.*, 2014; Huo *et al.*, 2017). Ce PE est souvent appelé PE rhizosphérique car il implique des processus de la rhizosphère tels que la rhizodéposition, l'absorption des nutriments par les racines et les cycles de séchage-réhumectation intensifiés par l'eau et la rupture des agrégats de sol (Dijkstra *et al.*, 2021). Néanmoins, d'autres processus comme les apports de litière en surface sont également impliqués, de sorte que nous préférons le terme « PE Induit par les Plantes » (PIPE en anglais). La plupart, sinon tous les services écosystémiques et les disservices liés à la dynamique des SOM sont impactés par le PIPE. Par exemple, il a été suggéré que le PIPE intensifie les disservices tels que la perte de C du sol (Carney *et al.*, 2007; Henneron *et al.*, 2020a) et le lessivage des nitrates (Liu *et al.*, 2008), ainsi que des services tels que l'approvisionnement des plantes en nutriments solubles, soutenant une plus grande production végétale et une plus grande fixation de CO<sub>2</sub> (Henneron *et al.*, 2020a, 2020b).

Comprendre la réponse du PIPE et de la dynamique des SOM aux changements environnementaux mondiaux actuels (Changements globaux; augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, réchauffement climatique et changements d'utilisation des terres) est crucial pour prévoir de quels (dis)services les populations humaines disposeront dans les décades à venir. La tâche semble très complexe car le changement global peut agir sur les processus du PE de plusieurs manières. Par exemple, le réchauffement climatique peut avoir un impact sur l'intensité du PIPE par ses effets sur l'activité enzymatique du sol et les populations microbiennes, mais aussi sur les communautés végétales, qui à leur tour vont déterminer la quantité et la qualité du C végétal apporté au sol. Cette complexité est augmentée par le fait que d'autres processus que le PIPE contrôlent la dynamique de la SOM (par exemple, les processus de formation de la SOM) lesquelles ont leur propre réponse aux changements globaux. Nous proposons un cadre qui réduit cette complexité à trois scénarios décrivant l'effet des changements globaux sur le PIPE, la dynamique des SOM et quatre (dis)services écosystémiques (*Figure 6*). Ce cadre est basé sur les hypothèses selon lesquelles (i) les plantes exercent un certain niveau de contrôle sur la dynamique des SOM, notamment pour répondre à leurs besoins en nutriments solubles, et (ii) les changements globaux peuvent dégrader le niveau de contrôle.

**Figure 6 :** Les trois principaux scénarios décrivant l'effet du changement global sur le PE induit par les plantes (PIPE), la dynamique de la matière organique du sol (SOM) et quatre (dis)services écosystémiques associés (production végétale, stockage du carbone du sol, stockage de l'écosystème, lessivage). N = nutriment. Les deux premiers scénarios considèrent que les plantes maintiennent leur contrôle sur la dynamique de la SOM et l'apport microbien en nutriments solubles tandis que le dernier scénario considère que le contrôle des plantes est dégradé par le changement global. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 6:** Global Change effect on PIPE: The three main scenarios describing the effect of global change on the plant-induced priming effect (PIPE), soil organic matter (SOM) dynamics and four related ecosystem (dis)services (plant production, soil carbon storage, ecosystem carbon storage, nutrient leaching). N = nutrient. The two first scenarios consider that plants maintain their control on SOM dynamics and microbial supply of soluble nutrients while the last scenario considers that plant control is degraded by global change. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



Il est de plus en plus reconnu que les plantes peuvent moduler la dynamique de la SOM à travers le PIPE pour ajuster à leurs besoins l'apport en nutriments solubles provenant des microorganismes. Dans une expérience comparant 12 espèces de plantes de prairie sur un même sol, les taux de minéralisation de la SOM ont été ajustés à la demande de chaque espèce (Henneron *et al.*, 2020b). Il a été observé, dans de nombreux contextes différents, qu'une augmentation de CO<sub>2</sub> entraînait une augmentation de la photosynthèse des plantes et donc des besoins en nutriments mais également une augmentation du PIPE, de la minéralisation de l'azote organique du sol et de l'absorption d'azote par les plantes (de Graaff *et al.*, 2009; Kuzyakov, 2019). En revanche, une diminution de la photosynthèse des plantes (donc de la demande des plantes) en réponse à l'ombrage ou à une coupe des plantes induit une réduction du PIPE et de la minéralisation de la SOM (Shahzad *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2019). Dans les écosystèmes tempérés, le rapport minéralisation/immobilisation évolue au cours de la saison en fonction de la demande des plantes; l'immobilisation domine en hiver (faible demande), tandis que la minéralisation domine au printemps (forte demande) (Bardgett *et al.*, 2005; Yokobe *et al.*, 2018). Les plantes contrôlent le stockage et la libération de C et de nutriments de la SOM *via* leurs apports de C et leur absorption de nutriments solubles, ce qui modifie l'activité des microbes à CUE élevée et à faible CUE (Figure 7). Sur la base de ces connaissances, nous proposons trois scénarios de réponse de l'écosystème aux changements globaux (Figure 6). Ces scénarios doivent être considérés comme des tentatives pour résumer les connaissances actuelles, pour faciliter l'inclusion du PE dans les modèles et identifier les priorités pour des investigations plus poussées sur les effets des changements globaux sur le C de l'écosystème et les cycles des nutriments.

#### **Scénario 1: Le contrôle par les plantes est maintenu.**

Le changement global affecte la production végétale (Figure 6). Les effets du changement global sur les systèmes sol-plante sont modérés dans la mesure où les plantes conservent leur capacité à ajuster la dynamique de la SOM à leurs besoins en nutriments. Par conséquent, la réponse de l'écosystème au changement global est déterminée par la réponse de la plante. Plus précisément, la production végétale est modifiée, tandis que la biomasse végétale reste inchangée. Par exemple, dans les prairies sous forte teneur en CO<sub>2</sub>, la production primaire est fortement stimulée mais les quantités de C et de nutriments stockés dans la biomasse végétale changent à peine (Terrer *et al.*, 2021) en raison de la faible capacité de stockage des plantes herbacées (par rapport aux arbres) et le pâturage continu. Notre scénario suggère que le changement dans la production primaire modifie le turnover et non le stock de la SOM. On s'attend à ce que la demande plus élevée (ou plus

faible) en éléments nutritifs des plantes augmente (ou diminue) la minéralisation des SOM *via* le PIPE. Cependant, une quantité équivalente de nutriments organiques devrait retourner dans le sol par la chute de litière et la rhizodéposition si aucune biomasse n'est exportée; cela reconstitue le stock de SOM pendant les périodes de faible demande des plantes (Figure 7). En résumé, les stocks de C du sol et de l'écosystème ainsi que les pertes de nutriments restent inchangés, tandis que la production végétale est modifiée.

#### **Scénario 2: Le contrôle par les plantes est maintenu.**

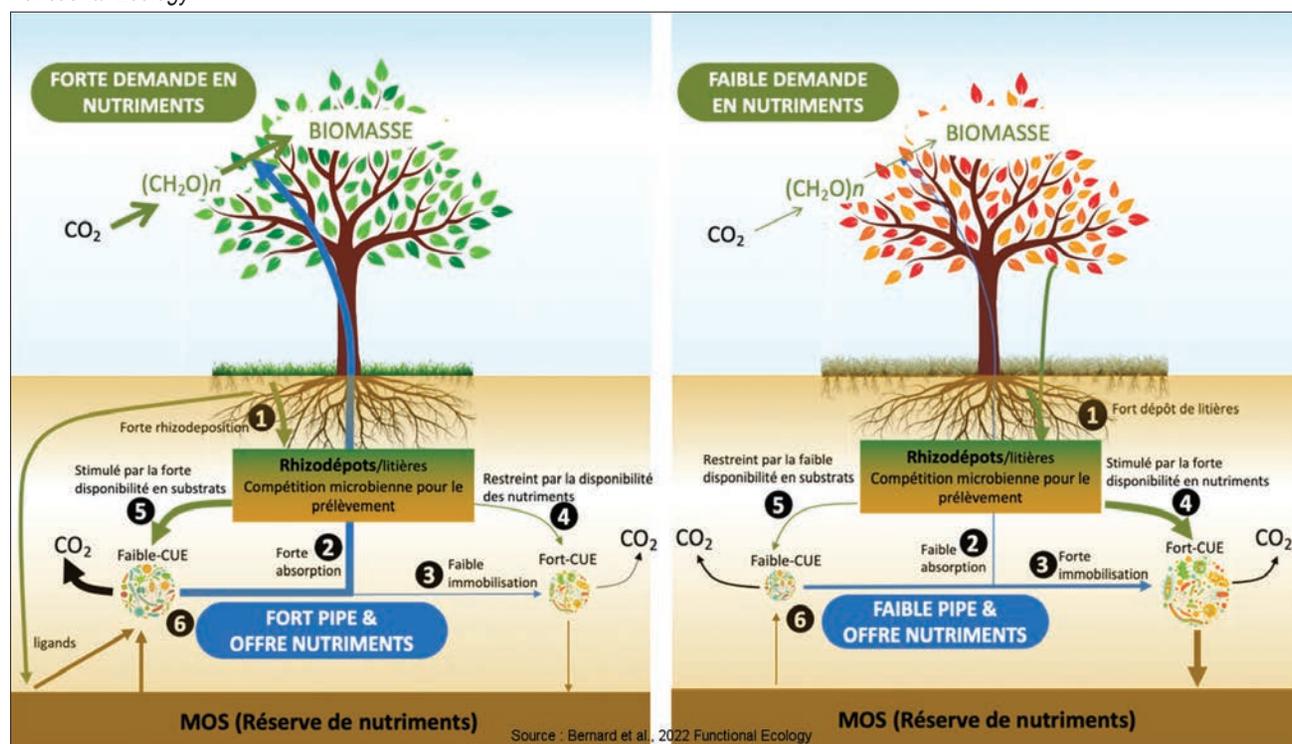
La seule différence avec le scénario 1 est que le changement global affecte également la biomasse végétale pérenne (Figure 6), comme dans les forêts soumises à un CO<sub>2</sub> élevé ou à un réchauffement modéré (+ 1 ou 2 °C) où la production primaire et la biomasse des arbres augmentent souvent simultanément (Melillo *et al.*, 2002; Terrer *et al.*, 2021). L'augmentation ou la diminution de la biomasse végétale induit un changement parallèle et opposé dans le stock de SOM (une diminution ou une augmentation, respectivement). Étant donné que les plantes pilotent la dynamique de la SOM *via* le PIPE en fonction de leur demande en nutriments, la SOM se comporte comme une source ou un puits de nutriments selon que la biomasse végétale accumule ou perd des nutriments. Cette redistribution des nutriments entre la biomasse végétale et la SOM affecte le stock de C de l'écosystème puisque ces deux compartiments ont des ratios carbone:nutriments différents (par exemple, la redistribution des nutriments vers la biomasse végétale augmente le C de l'écosystème). En résumé, la production végétale, le stock de C du sol et l'écosystème sont modifiés, tandis que les pertes en nutriments restent inchangées.

#### **Scénario 3: Le changement global dégrade le contrôle de la plante sur la dynamique des SOM.**

Ce scénario considère les impacts plus extrêmes des changements globaux sur les systèmes sol-plante conduisant à une dégradation partielle ou totale du contrôle de la dynamique de la SOM par les plantes (Figure 6). Par exemple, des événements climatiques extrêmes tels que des sécheresses ou des vagues de chaleur peuvent bloquer l'absorption des nutriments par les plantes tandis que les microbes du sol continuent de minéraliser la SOM et de libérer l'azote soluble qui s'accumule dans les sols (Deng *et al.*, 2021). La dégradation du contrôle des plantes sur la dynamique de la SOM *via* le PIPE conduit à des périodes d'excès de nutriments solubles à court terme; ces nutriments en excès augmentent la perte de nutriments et la pollution de l'environnement, et les périodes de carence en nutriments limitent la production végétale. À long terme, l'augmentation des pertes en nutriments contribue à l'appauvrissement progressif des sols et au déclin de l'écosystème (perte de

**Figure 7** : Contrôle des plantes sur la dynamique de la SOM : mécanismes par lesquels les plantes peuvent moduler la dynamique de la SOM afin d'ajuster l'apport microbien de nutriments solubles à la demande des plantes. La demande en nutriments des plantes correspond à la quantité de nutriments nécessaire pour convertir les glucides produits par la photosynthèse en biomasse végétale. L'apport en nutriments correspond à la libération de nutriments solubles par la communauté microbienne à faible CUE qui est stimulée par les apports de carbone végétal (PE induit par la plante, PIPE). La plante fournit également du C à la communauté microbienne à CUE élevée qui construit la SOM (stockage des nutriments et du carbone) lorsque la demande en nutriments des plantes est faible ou inexistante. L'abondance relative et l'activité des communautés à faible CUE et à forte CUE sont déterminées par l'absorption par les plantes de nutriments solubles et d'apports en C (quantité et qualité). Les chiffres indiquent la chronologie des événements. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 7:** Plant control on SOM dynamics: Mechanisms by which plants can modulate soil organic matter (SOM) dynamics in order to adjust the microbial supply of soluble nutrients to plant demand. The plant nutrient demand corresponds to the amount of nutrients needed to convert the carbohydrates produced by photosynthesis into biomass. The nutrient supply corresponds to the release of soluble nutrients by the low-CUE microbial community that is stimulated by plant carbon inputs (plant-induced priming effect, PIPE). Plant C inputs also supply the high-CUE microbial community that builds SOM (storing nutrients and carbon) when plant nutrient demand is low or inexistent. The relative abundance and activity of low-CUE and high-CUE communities is driven by plant uptake of soluble nutrients and carbon inputs (quantity & quality). The numbers indicate the chronology of events. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



biomasse végétale et de production, baisse du stock de C de l'écosystème).

Plusieurs études expérimentales appuient nos scénarios. L'apport plus élevé de C végétal dans le sol en réponse à une augmentation du  $\text{CO}_2$  intensifie le PIPE et le renouvellement des SOM (scénario 1) (Kuzakov, 2019; Perveen et al., 2014). De plus, une méta-analyse récente (Terrer et al., 2021) a montré que l'effet d'un  $\text{CO}_2$  élevé sur les stocks de C organique des sols était mieux expliqué par une relation négative avec la biomasse végétale (scénario 2): lorsque la biomasse végétale est fortement stimulée par un  $\text{CO}_2$  élevé, le stockage du C

organique des sols diminue; à l'inverse, lorsque la biomasse diminue, le stockage du COS augmente.

En résumé, le changement global peut avoir un impact profond sur le PIPE, avec des conséquences allant d'un changement de la production végétale au déclin progressif des écosystèmes et de leurs services. Les conséquences qu'il entraîne sur les services écosystémiques dépendent principalement de la capacité des plantes à continuer à piloter la dynamique de la MOS via le PIPE.

## 9. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Après 50 ans de recherche sur le PE, la façon dont il réagira au changement climatique et impactera le flux de C dans l'atmosphère n'est toujours pas claire. La recherche s'est fortement intensifiée ces dix dernières années mais une forte coordination internationale mondiale fait encore défaut. Le PE est généré par de multiples mécanismes, mais de nombreuses études continuent de se concentrer sur le flux global sans tenir compte des processus sous-jacents. Ces processus ont été proposés tout au long de la littérature, suivant une nomenclature contextuelle, et introduisant ainsi quelques confusions dans les travaux suivants. De plus, alors que les moteurs environnementaux de ces mécanismes sont à peu près connus, leurs sorties respectives sur le cycle C méritent d'être étudiées plus en profondeur. Nous avons proposé une classification des différents mécanismes selon leur impact putatif sur le bilan de C du sol entre séquestration et minéralisation. Cette classification a été basée sur deux facteurs qui doivent être pris en compte : le turnover du compartiment organique ciblé et la CUE des populations microbiennes respirant le C surminéralisé. Des études futures doivent vérifier ces hypothèses comme certains pools de SOM, en particulier le MAOM, devraient probablement être caractérisés par une gamme de turnover plus large qu'on ne le pensait auparavant, en fonction du modèle d'association organo-minérale et des liaisons chimiques impliquées. Alors que de vastes études métagénomiques et culturomiques continueront d'accroître nos connaissances sur les attributs fonctionnels des populations microbiennes peu décrites, la CUE des populations respirant le C surminéralisé ne peut pas être extrapolée à partir de la seule identité des taxons actuels. En effet, de nombreux acteurs clés sont caractérisés par une grande flexibilité physiologique, ajustant leur CUE et pilotant différents mécanismes de génération de PE en fonction des conditions environnementales. Accroître nos connaissances sur les flux de C entraînés par les différents mécanismes de PE aidera à introduire le PE dans les modèles dynamiques SOM, prédisant ainsi son comportement en réponse au changement climatique. Mais nous sommes convaincus que le PE ne réagira pas directement au changement climatique, mais il sera plus probablement impacté par la réponse des plantes, qui sont les principaux producteurs de matière organique fraîche, générant du PE sur la SOM. Par conséquent, l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO<sub>2</sub> et les besoins concomitants en nutriments des plantes doivent également être pris en compte dans les scénarios de réponse du PE au changement climatique.

## REMERCIEMENTS

Nous voudrions remercier Damien Alline (IRD, *Direction du développement des usages numériques innovants – DDUNI, Service Etude et Développement des Projets Innovants – SEDPI*) pour son aide dans l'utilisation de la plateforme IRD de fouille de texte Cogito express. Nous remercions également WILEY pour nous avoir autorisés (sous la licence 5275250115783) à publier cette version française et plus complète de l'article : Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>.

## BIBLIOGRAPHIE

- Allison S.D., 2005 - Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecol. Lett.*, 8(6), pp. 626-635. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00756.x>
- Allison S.D., Chacon S.S., German D.P., 2014 - Substrate concentration constraints on microbial decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 79, pp. 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.021>
- Allison S.D., Weintraub M.N., Gartner T.B., Waldrop M.P., 2010 - Evolutionary-economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function. In *Soil enzymology* (pp. 229-243 - Springer, Berlin, Heidelberg). [https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_12)
- Arcand M.M., Levy-Booth D.J., Helgason B.L., 2017 - Resource Legacies of Organic and Conventional Management Differentiate Soil Microbial Carbon Use. *Front. Microbiol.*, 8, p. 2293. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02293>
- Arora V.K., Boer G.J., Friedlingstein P., Eby M., Jones C.D., Christian J.R., Bonan G., Bopp L., Brovkin V., Cadule P., Hajima T., Ilyina T., Lindsay K., Tjiputra J.F., Wu T., 2013 - Carbon-concentration and carbon-climate feedbacks in CMIP5 earth system models. *J. Clim.*, 26, pp. 5289-5314. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00494.1>
- Baldrian P., 2006 - Fungal laccases—occurrence and properties. *FEMS Microbiol. Rev.*, 30, pp. 215-242. <https://doi.org/10.1111/j.1574-4976.2005.00010.x>
- Bardgett R., Bowman W., Kaufmann R., Schmidt S., 2005 - A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 20, pp. 634-641. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.005>
- Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S., 2020 - Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosci.*, 17, pp. 5223-5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
- Bastida F., García C., Fierer N., Eldridge D.J., Bowker M.A., Abades S., Alfaro F.D., Berhe A.A., Cutler N.A., Gallardo A., García-Velázquez L., Hart S.C., Hayes P.E., Hernández T., Hseu Z. Y., Jehmlich N., Kirchmair M., Lambers H., Neuhauser S., Peña-Ramírez V.M., Pérez C.A., Reed S.C., Santos F., Siebe C., Sullivan B.W., Trivedi P., Vera A., Williams M.A., Moreno J.L., Delgado-Baquerizo M., 2019 - Global ecological predictors of the soil priming effect. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11472-7>
- Bengtsson M.M., Attermeyer K., Catalán N., 2018 - Interactive effects on organic matter processing from soils to the ocean: are priming effects relevant in aquatic ecosystems? *Hydrobiologia*, 822, pp. 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3672-2>

- Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Marsden C., Maron P.-A., 2022 - Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>.
- Bernard L., Chapuis-Lardy L., Razafimbelo T., Razafindrakoto M., Pablo A.L., Legname E., Poulain J., Brûls 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 J.*, 6, pp. 213–222. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.87>
- Bernard L., Maron P.A., Mougel C., Nowak V., Lévêque J., Marol C., Balesdent J., Gibiat F., Ranjard L., 2009 - Contamination of Soil by Copper Affects the Dynamics, Diversity, and Activity of Soil Bacterial Communities Involved in Wheat Decomposition and Carbon Storage. *Appl. Environ. Microbiol.*, 75, pp. 7565–7569. <https://doi.org/10.1128/AEM.00616-09>
- Bernard L., Mougel C., Maron P.A., Nowak V., Lévêque J., Henault C., Haichar F.Z., Berge O., Marol C., Balesdent J., Gibiat F., Lemanceau P., Ranjard L., 2007 - Dynamics and identification of soil microbial populations actively assimilating carbon from <sup>13</sup>C-labelled wheat residue as estimated by DNA- and RNA-SIP techniques. *Environ. Microbiol.*, 9, pp. 752–764. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01197.x>
- Bingeman C.W., Warner J.E., Martin W.P., 1953 - The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Sci. Soc. Am., Proceedings*, 34, pp. 17-20. <https://doi.org/10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x>
- Blagodatsky S., Blagodatskaya E., Yuyukina T., Kuzyakov Y., 2010 - Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1275-1283. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.005>
- Blagodatskaya E., Khomyakov N., Myachina O., Bogomolova I., Blagodatsky S., Kuzyakov Y., 2014 - Microbial interactions affect sources of priming induced by cellulose. *Soil Biol. Biochem.*, 74, pp. 39-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.02.017>
- Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., 2008 - Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biol. Fertil. Soils*, 45, pp. 115-131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
- Bonneville S., Morgan D.J., Schmalenberger A., Bray A., Brown A., Banwart S.A., Benning L.G., 2011 - Tree-mycorrhiza symbiosis accelerate mineral weathering: Evidences from nanometer-scale elemental fluxes at the hypha-mineral interface. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 75, pp. 6988-7005. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.08.041>
- Bouchez T., Bliex A.L., Dequiedt S., Domaizon I., Dufresne A., Ferreira S., Godon J.J., Hellal J., Joulain C., Quaiser A., Martin-Laurent F., Mauffret A., Monier J.M., Peyret P., Schmitt-Koplin P., Sibourg O., D'oiron E., Bispo A., Deportes I., Grand C., Cuny P., Maron P.A., Ranjard L., 2016 - Molecular microbiology methods for environmental diagnosis. *Environ. Chem. Lett.*, 14, pp. 423-441. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0581-3>
- Bradford M.A., Fierer N., Reynolds J.F., 2008 - Soil Carbon Stocks in Experimental Mesocosms Are Dependent on the Rate of Labile Carbon, Nitrogen and Phosphorus Inputs to Soils. *Fun. Ecol.*, 22(6), pp. 964–974. <http://www.jstor.org/stable/40205474>
- Brown M.E., Chang M.C.Y., 2014 - Exploring bacterial lignin degradation. *Curr. Opin. Chem. Biol.*, 19, pp. 1-7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.11.015>
- Burns R.G., DeForest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D., Weintraub N.M., Zoppini A., 2013 - Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biol. Biochem.*, 58, pp. 216-234. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
- Carney K.M., Hungate B.A., Drake B.G., Megonigal J.P., 2007 - Altered soil microbial community at elevated CO<sub>2</sub> leads to loss of soil carbon. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104, p. 4990. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610045104>
- Chabbi A., Lehmann J., Ciais P., Loescher H.W., Cotrufo M.F., Don A., SanClements M., Schipper L., Six J., Smith P., Rumpel C., 2017 - Aligning agriculture and climate policy. *Nat. Clim. Change*, 7, pp. 307-309. <https://doi.org/10.1038/nclimate3286>
- Chen L., Liu L., Qin S., Yang G., Fang K., Zhu B., Kuzyakov Y., Chen P., Xu Y., Yang Y., 2019 - Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13119-z>
- Chen R., Senbayram M., Blagodatsky S., Myachina O., Dittert K., Lin X., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., 2014 - Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biol.*, 20, pp. 2356-2367. <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
- Cheng W.X., 1999 - Rhizosphere feedbacks in elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiol.*, 19, pp. 313-320. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.4-5.313>
- Cheng W., Parton W.J., Gonzalez-Meler M.A., Phillips R., Asao S., McNickle G.G., Brzostek E., Jastrow J.D., 2014 - Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming. *New Phytol.*, 201, pp. 31-44. <https://doi.org/10.1111/nph.12440>
- Clarholm M., Skjellberg U., 2013 - Translocation of metals by trees and fungi regulates pH, soil organic matter turnover and nitrogen availability in acidic forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 63, 142-153. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.019>
- Clarholm M., Skjellberg U., Rosling A., 2015 - Organic acid induced release of nutrients from metal-stabilized soil organic matter – The unbutton model. *Soil Biol. Biochem.*, 84, pp. 168-176. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.019>
- Cleveland C.C., Liptzin D., 2007 - C: N: P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass?. *Biogeochemistry*, 85(3), 235-252. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0>
- Coleman K., Jenkinson D.S., Crocker G.J., Grace P.R., Klir J., Körschens M., Poultona P.R., Richter D.D., 1997 - Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using RothC-26.3. *Geoderma*, 81, pp. 29-44. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00079-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00079-7)
- Cotrufo M.F., Ranalli M.G., Haddix M.L., Six J., Lugato E., 2019 - Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nat. Geosci.*, 12, pp. 989-994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I.A.N., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A., Young-Molling C., 2001 - Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biol.*, 7, pp. 357–373. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00383.x>
- Cui J., Zhu Z., Xu X., Liu S., Jones D.L., Kuzyakov Y., Shibistova O., Wu J., Ge T., 2020 - Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biol. Biochem.*, 142, 107720. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107720>
- Deng L., Peng C., Kim D.G., Li J., Liu Y., Hai X., Liu Q., Huang C., Shangguan Z., Kuzyakov Y., 2021 - Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems. *Earth-Sci. Rev.*, 214, pp. 103501. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103501>
- Derrien D., Marol C., Balabane M., Balesdent J., 2006 - The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by <sup>13</sup>C natural abundances. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, 547–557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00811.x>
- Derrien D., Plain C., Courty P.E., Gelhaye L., Moerdijk-Poortvliet T.C.W., Thomas F., Versini A., Zeller B., Koutika L.S., Boschker H.T.S., Epron D., 2014 - Does the addition of labile substrate destabilise old soil organic matter? *Soil Biol. Biochem.*, 76, pp. 149-160. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071714001606>
- Dignac M.F., Derrien D., Barré P., Barot S., Cécillon L., Chenu C., Chevallier T., Freschet G.T., Garnier P., Guenet B., Hedde M., Klumpp K., Lashermes

- G., Maron P.A., Nunan N., Roumet C., Basile-Doelsch I., 2017 - Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agron. Sustainable Dev.*, 37, p. 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Dijkstra F.A., Carillo Y., Pendall E., Morgan J.A., 2013 - Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Front. Microbiol.*, 4, p. 216. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00216>
- Dijkstra F.A., Zhu B., Cheng W., 2021 - Root effects on soil organic carbon: A double-edged sword. *New Phytol.*, 230, pp. 60–65. <https://doi.org/10.1111/nph.17082>
- Ekschmitt K., Liu M., Vetter S., Fox O., Wolters V., 2005 - Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability – why is dead organic matter left over in the soil? *Geoderma*, 128, pp. 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.024>
- Eusterhues K., Neidhardt J., Hadrich A., Kusel K., Totsche K.U., 2014 - Biodegradation of ferrihydrite-associated organic matter. *Biogeochem.*, 119, pp. 45-50. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9943-0>
- Eusterhues K., Rennert T., Knicker H., Kogel-Knabner I., Totsche K.U., Schwertmann U., 2011 - Fractionation of Organic Matter Due to Reaction with Ferrihydrite: Coprecipitation versus Adsorption. *Environ. Sci. Technol.*, 45, pp. 527-533. <https://doi.org/10.1021/es1023898>
- Eyring V., Bony S., Meehl G.A., Senior C.A., Stevens B., Stouffer R.J., Taylor K.E., 2016 - Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geosci. Model Dev.*, 9, pp. 1937-1958. <https://doi.org/10.5194/gmd-9-1937-2016>
- Fang Y., Nazaries L., Singh B.K., Singh B.P., 2018 - Microbial mechanisms of carbon priming effects revealed during the interaction of crop residue and nutrient inputs in contrasting soils. *Global Change Biol.*, 24, pp. 2775-2790. <https://doi.org/10.1111/gcb.14154>
- Fanin N., Alavoine G., Bertrand I., 2020 - Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect. *Geoderma*, 377, p. 114576. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114576>
- Fanin N., Bertrand I., 2016 - Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biol. Biochem.*, 94, pp. 48-60. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007>
- Fanin N., Fromin N., Buatois B., Hättenschwiler S., 2013 - An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecol. Lett.*, 16, pp. 764-772. <https://doi.org/10.1111/ele.12108>
- Fanin N., Hättenschwiler S., Fromin N., 2014 - Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant soil*, 379, pp. 79-91. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7>
- Farina R., Sándor R., Abdalla M., Alvaro-Fuentes J., Bechini L., Bolinder M.A., Brilli L., Chenu C., Clivot H., De Antoni Migliorati M., Di Bene C., Dorich C.D., Ehrhardt F., Ferchaud F., Fitton N., Francaviglia R., Franko U., Giltrap D.L., Grant B.B., Guenet B., Harrison M.T., Kirschbaum M.U. F., Kuka K., Kulmala L., Liski J., McGrath M.J., Meier E., Menichetti L., Moyano F., Nendel C., Recous S., Reibold N., Shepherd A., Smith W.N., Smith P., Soussana J.F., Stella T., Taghizadeh-Toosi A., Tsutsikh E., Bellocchi G., 2021 - Ensemble modelling, uncertainty and robust predictions of organic carbon in long-term bare-fallow soils. *Global Change Biol.*, 27, pp. 904-928. <https://doi.org/10.1111/gcb.15441>
- Feng J., Zhu B., 2021 - Global patterns and associated drivers of priming effect in response to nutrient addition. *Soil Biol. Biochem.*, 153, 108118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108118>
- Fer I., Kelly R., Moorcroft P.R., Richardson A.D., Cowdery E.M., Dietze M.C., 2018 - Linking big models to big data: efficient ecosystem model calibration through Bayesian model emulation. *Biogeosci.*, 15, pp. 5801-5830. <https://doi.org/10.5194/bg-15-5801-2018>
- Fierer N., 2017 - Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat. Rev.*, 15, 579-590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
- Fierer N., Bradford M.A., Jackson R.B., 2007 - Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecol.*, 88, pp 1354–1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- Finley B.K., Dijkstra P., Rasmussen C., Schwartz E., Mau R.L., Liu X. J.A., van Gestel N., Hungate B.A., 2018) Soil mineral assemblage and substrate quality effects on microbial priming. *Geoderma*, 322, pp. 38-47. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.039>
- Fontaine S., Barot S., 2005 - Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecol. Lett.*, 8, pp. 1075-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00813.x>
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C., 2007 - Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nat.*, 450, pp. 277-280. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Fontaine S., Henault C., Aamor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revallot S., Maron, P.A., 2011 - Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biol. Biochem.*, 43, pp. 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.017>
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L., 2003 - The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biol. Biochem.*, 35, pp. 837-843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W., Pongratz J., Sitch S., Le Quéré C., Bakker D.C.E., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Anthoni P., Barbero L., Bastos A., Bastrikov V., Becker M., Bopp L., Buitenhuis E., Chandra N., Chevallier F., Chini L. P., Currie K.I., Feely R.A., Gehlen M., Gilfillan D., Gkritzalis T., Goll D.S., Gruber N., Gutekunst S., Harris I., Haverd V., Houghton R.A., Hurtt G., Ilyina T., Jain A.K., Joetzer E., Kaplan J.O., Kato E., Klein Goldewijk K., Korsbakken J.I., Landschützer P., Lauvset S.K., Lefèvre N., Lenton A., Lienert S., Lombardozzi D., Marland G., McGuire P.C., Melton J. R., Metz N., Munro D. R., Nabel J.E.M.S., Nakaoka S.I., Neill C., Omar A.M., Ono T., Peregón A., Pierrot D., Poulter B., Rehder G., Resplandy L., Robertson E., Rödenbeck C., Séférian R., Schwinger J., Smith N., Tans P.P., Tian H., Tilbrook B., Tubiello F.N., van der Werf G.R., Wiltshire A.J., Zaehle S., 2019 - Global Carbon Budget. *Earth Syst. Sci. Data*, 11, pp. 1783-1838. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019>
- Gaillard V., Chenu C., Recous S., Richard G., 1999 - Carbon, nitrogen and microbial gradients induced by plant residues decomposing in soil. *Eur. J. Soil Sci.*, 50, pp. 567-578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00266.x>
- García-Pausas J., Paterson E., 2001) Microbial community abundance and structure are determinants of soil organic matter mineralisation in the presence of labile carbon. *Soil Biol. Biochem.*, 43, pp. 1705- 1713. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.016>
- Geyer K.M., Kyker-Snowman E., Grandy A.S., Frey S.D., 2016 - Microbial carbon use efficiency: accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochem.*, 127, pp. 173-188. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0191-y>
- Gliniski J., Stahr K., Stepniewska Z., Brzezinska M., 1992 - Changes of redox and pH conditions in a flooded soil amended with glucose and nitrate under laboratory conditions. *Plant Nutr. Soil Sci. J.*, 155, p. 1317. <https://doi.org/10.1002/jpln.19921550104>
- Goll D.S., Moosdorf N., Hartmann J., Brovkin V., 2014 - Climate-driven changes in chemical weathering and associated phosphorus release since 1850: Implications for the land carbon balance. *Geophys. Res. Lett.*, 41, pp. 3553-3558. <https://doi.org/10.1002/2014GL059471>
- de Graaff M.A., Van Kessel C., Six J., 2009 - Rhizodeposition-induced decomposition increases N availability to wild and cultivated wheat genotypes under elevated CO<sub>2</sub>. *Soil Biol. Biochem.*, 41, pp. 1094-1103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.015>

- van Groenigen K.J., Qi X., Osenberg C.W., Luo Y., Hungate B.A., 2014 - Faster decomposition under increased atmospheric CO<sub>2</sub> limits soil carbon storage. *Sci.*, 344, pp. 508-509. <https://doi.org/10.1126/science.1249534>
- Guenet B., Moyano F.E., Vuichard N., Kirk G.J.D., Bellamy P.H., Zaehe S., Ciais P., 2013 - Can we model observed soil carbon changes from a dense inventory? A case study over England and Wales using three versions of the ORCHIDEE ecosystem model (AR5, AR5-PRIM and O-CN - *Geosci. Model Dev.*, 6, pp. 2153-2163. <https://doi.org/10.5194/gmd-6-2153-2013>
- Guenet B., Moyano F.E., Peylin P., Ciais P., Janssens I.A., 2016 - Towards a representation of priming on soil carbon decomposition in the global land biosphere model ORCHIDEE (version 1.9.5.2 - *Geosci. Model Dev.*, 9, pp. 841-855. <https://doi.org/10.5194/gmd-9-841-2016>
- Guenet B., Camino-Serrano M., Ciais P., Tifafi M., Maignan F., Soong J.L., Janssens I.A., 2018 - Impact of priming on global soil carbon stocks. *Global Change Biol.*, 24, pp. 1873-1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.14069>
- Guttières R., Nunan N., Raynaud X., Lacroix G., Barot S., Barré P., Girardin C., Guenet B., Lata J.C., Abbadie L., 2021 - Temperature and soil management effects on carbon fluxes and priming effect intensity. *Soil Biol. Biochem.*, 153, 108103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108103>
- Haddix M.L., Paul E.A., Cotrufo M.F., 2016 - Dual, differential isotope labeling shows the preferential movement of labile plant constituents into mineral-bonded soil organic matter. *Glob. Chang. Biol.*, 22, pp. 2301-2312. <https://doi.org/10.1111/gcb.13237>
- Hamer U., Potthast K., Makeschin F., 2009 - Urea fertilisation affected soil organic matter dynamics and microbial community structure in pasture soils of Southern Ecuador. *Appl. Soil Ecol.*, 43, pp. 226-233. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.08.001>
- Hashimoto S., Carvalhais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M., 2015 - Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database. *Biogeosci.*, 12, pp. 4121-4132. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4121-2015>
- Henneron L., Cros C., Picon-Cochard C., Rahimian V., Fontaine S., 2020a - Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *J. Ecol.*, 108, pp. 528-545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Henneron L., Kardol P., Wardle D.A., Cros C., Fontaine S., 2020b - Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: A key component of plant economic strategies. *New Phytol.*, 228, pp. 1269-1282. <https://doi.org/10.1111/nph.16760>
- Hiscox J., Boddy L., 2017 - Armed and dangerous—chemical warfare in wood decay communities. *Fung. Biol. Rev.*, 31(4), pp. 169-184. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.07.001>
- Ho A., Paolo Di Leonardo D., Bodelier L.E., 2017 - Revisiting life strategy concept in environmental microbial ecology. *FEMS Microb. Ecol.*, 93(3 - <https://doi.org/10.1093/femsec/fix006>
- Hong Z., Li J., Jiang J., Li Z., Xua R., 2016 - Competition between bacteria and phosphate for adsorption sites on gibbsite: An in-situ ATR-FTIR spectroscopic and macroscopic study. *Colloids Surf. B*, 148, 496-502. <http://dx.doi.org/10.1016/j.colsurfb.2016.09.026>
- Huang Y., Guenet B., Wang Y. L., Ciais P., 2021 - Global simulation and evaluation of soil organic matter and microbial carbon and nitrogen stocks using the microbial decomposition model ORCHIMIC v2.0. *Global Biogeochem. Cycles*, 35(5 - <https://doi.org/10.1029/2020gb006836>
- Huang Y., Guenet B., Ciais P., Janssens I.A., Soong J.L., Wang Y., Goll D., Blagodatskaya E., Huang Y., 2018 - ORCHIMIC (v1.0), a microbe-driven model for soil organic matter decomposition designed for large-scale applications. *Geosci. Model Dev.*, 11, pp. 2111-2138. <https://doi.org/10.5194/gmd-11-2111-2018>
- Hungate B.A., van Groenigen K.J.J., Six J., Jastrow J.D., Luo Y., de Graaff M.A., Van Kessel C., Osenberg C.W., 2009 - Assessing the effect of elevated carbon dioxide on soil carbon: a comparison of four meta-analyses. *Global Change Biol.*, 15, pp. 2020-2034. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01866.x>
- Huo C., Luo Y., Cheng W., 2017 - Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.*, 111, pp. 78-84. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.003>
- Ito A., Hajima T., Lawrence D.M., Brovkin V., Delire C., Guenet B., Jones C.D., Malyshev S., Materia S., McDermid S.P., Peano D., Pongratz J., Robertson E., Shevliakova E., Vuichard N., Wärlind D., Wiltshire A., Ziehn T., 2020 - Soil carbon sequestration simulated in CMIP6-LUMIP models: Implications for climatic mitigation. *Environ. Res. Lett.*, 15(12), 124061. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abc912>
- Jiang Z., Liu Y., Yang J., Brookes P.C., Gunina A., 2021 - Rhizosphere priming regulates soil organic carbon and nitrogen mineralization: The significance of abiotic mechanisms. *Geoderma*, 385, 114877. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114877>
- Jilling A., Keiluweit M., Contosta A.R., Frey S., Schimel J., Schneckner J., Smith R.G., Tiemann L., Grandy A.S., 2018 - Minerals in the rhizosphere: overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochem.*, 139, pp. 103-122. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0459-5>
- Jilling A., Keiluweit M., Gutknecht J.L.M., Grandy A.S., 2021 - Priming mechanisms providing plants and microbes access to mineral-associated organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 158, 108265. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108265>
- Jones D.L., Edwards A.C., 1998 - Influence of sorption on the biological utilization of two simple carbon substrates. *Soil Biol. Biochem.*, 30, pp. 1895-1902. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00060-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00060-1)
- Kallenbach C.M., Frey S.D., Grandy A.S., 2016) Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nat. Commun.*, 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms13630>
- Karimi B., Terrat S., Dequiedt S., Saby N.P.A., Horrigue W., Lelièvre M., Nowak V., Jolivet C., Arrouays D., Wincker P., Cruaud C., Bispo A., Maron P.A., Bouré N.C.P., Ranjard L., 2018 - Biogeography of soil bacteria and archaea across France. *Sci. Adv.*, 4:eaat1808. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat1808> PMID: 29978046; PMCID: PMC6031370.
- Kedi B., Abadie J., Sei J., Quiquampoix H., Staunton S., 2013 - Diversity of adsorption affinity and catalytic activity of fungal phosphatases adsorbed on some tropical soils. *Soil Biol. Biochem.*, 56, pp 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.02.006>
- Keiluweit M., Bougoure J.J., Nico P.S., Pett-Ridge J., Weber P.K., Kleber M., 2015 - Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat. Clim. Change*, 5, pp. 588-595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- Klappenbach J.A., Dunbar J.M., Schmidt T.M., 2000 - rRNA operon copy number reflects ecological strategies of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66, pp. 1328-1333. <https://doi.org/10.1128/AEM/66.4.1328-1333.2000>
- Kleber M., Eusterhues K., Keiluweit M., Mikutta C., Mikutta R., Nico P.S., 2015 - Chapter One - Mineral–Organic Associations: Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. *Adv. Agron.* (ed. L.S. Donald), pp. 1-140. Academic Press. <http://dx.doi.org/10.1016/bs.agron.2014.10.005>
- Kleber M., Sollins P., Sutton R., 2007 - A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochem.*, 85, pp. 9-24. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9103-5>
- Kreuzer-Martin H.W., 2007 - Stable isotope probing: linking functional activity to specific members of microbial communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 71, pp. 611-619. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0093>
- Kreuzeder A., Santner J., Scharsching V., Oburger E., Hofer C., Hann S., Wenzel W.W., 2018 - In situ observation of localized, sub-mm scale changes of phosphorus biogeochemistry in the rhizosphere. *Plant Soil*, 424, pp. 573-589. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3542-0>

- Kuzyakov Y., 2002 - Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *J. Plant Nut. Soil Sci.*, 165, pp. 382-396. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23)
- Kuzyakov Y., 2010 - Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1363-1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
- Kuzyakov Y., 2019 - Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles. *Soil Biol. Biochem.*, 128, pp. 66-78. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.005>
- Kuzyakov Y., Friedelb J.K., Stahra K., 2000 - Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biol. Biochem.*, 32, pp. 1485-1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- Kuzyakov Y., Mason-Jones K., 2018 - Viruses in soil: nano-scale dead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions. *Soil Biol. Biochem.*, 127, pp. 305-317. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.032>
- Lehmann J., Kleber M., 2015 - The contentious nature of soil organic matter. *Nat.*, 528, pp. 60-68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Leinemann T., Preusser S., Mikutta R., Kalbitz K., Cerli C., Höschen C., Mueller C.W., Kandeler E., Guggenberger G., 2018 - Multiple exchange processes on mineral surfaces control the transport of dissolved organic matter through soil profiles. *Soil Biol. Biochem.*, 118, pp. 79-90. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.006>
- Li F., Koopal L., Tan W., 2018 - Roles of different types of oxalate surface complexes in dissolution process of ferrihydrite aggregates. *Sci. Rep.*, 8, 2060. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20401-5>
- Li H., Bölscher T., Winnick M., Tfaily M.M., Cardon Z.G., Keiluweit M., 2021 - Simple Plant and Microbial Exudates Destabilize Mineral-Associated Organic Matter via Multiple Pathways. *Environ. Sci. Technol.*, 55, pp. 3389-3398. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c04592>
- Liang C., Schimel J.P., Jastrow J.D., 2017 - The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nat. Microbiol.*, 2, 17105. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105>
- Liu B., Bei Q., Wang X., Liuc Q., Hu S., Lin Z., Zhang Y., Lin X., Jin H., Hu T., Xie Z., 2021 - Microbial metabolic efficiency and community stability in high and low fertility soils following wheat residue addition. *Appl. Soil Ecol.*, 159, 103848. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103848>
- Liu J.X., Zhang D.Q., Zhou G.Y., Faivre-Vuillin B., Deng Q., Wang C.L., 2008 - CO<sub>2</sub> enrichment increases nutrient leaching from model forest ecosystems in subtropical China. *Biogeosci.*, 5, pp. 1783-1795. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1783-2008>
- von Lutzow M., Kogel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa, H., 2006 - Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, pp. 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Löhnis F., 1926 - Nitrogen availability of green manures. *Soil Sci.*, 22, pp. 253-290. <https://doi.org/10.1097/00010694-192610000-00001>
- Luo Z., Wang E., Sun O.J., 2016 - A meta-analysis of the temporal dynamics of priming soil carbon decomposition by fresh carbon inputs across ecosystems. *Soil Biol. Biochem.*, 101, pp. 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.011>
- Lynch M., Marinov G., 2015 - The bioenergetic cost of a gene. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112, pp. 15690-15695. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1514974112](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1514974112)
- Lyu M., Xie J., Vadeboncoeur M.A., Wang M., Qiu X., Ren Y., Jiang M., Yang Y., Kuzyakov Y., 2018 - Simulated leaf litter addition causes opposite priming effects on natural forest and plantation soils. *Biol. Fertil. Soils*, 54, pp. 925-934. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1314-5>
- Mabuza B., van Huyssteen C.W., 2020 - Effect of added organic substrates on reduction in a soil from the Maputland Coastal Plain. *S. Afr. J. Plant Soil*, 37, pp. 108-115. <https://doi.org/10.1080/02571862.2019.1640301>
- Maire V., Alvarez G., Colombet J., Comby A., Despinasse R., Dubreucq E., Joly M., Lehours A.C., Perrier V., Shahzad T., Fontaine S., 2013 - An unknown oxidative metabolism substantially contributes to soil CO<sub>2</sub> emissions. *Biogeosci.*, 10, pp. 1155-1167. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1155-2013>
- Malik A., Martiny J.H.B., Brodie E.L., Martiny A.C., Treseder K.K., Allison S.D., 2020 - Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J.*, 14, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0>
- Malik A., Puissant J., Goodall T., Allison S.D., Griffiths R.I., 2019 - Soil microbial communities with greater investment in resource acquisition have lower growth yield. *Soil Biol. Biochem.*, 132, pp. 36-39. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.025>
- Maron P.A., Amadou S., Kaisermann A., Lévêque J., Mathieu O., Guigue J., Karimi B., Bernard L., Dequiedt S., Terrat S., Chabbi A., Ranjard L., 2018 - High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning. *Appl. Environ. Microbiol.*, 84, e02738-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.02738-17>
- Mau R. L., Liu C.M., Aziz M., Schwartz E., Dijkstra P., Marks J.C., Price L.B., Keim P., Hungate B.A., 2015 - Linking soil bacterial biodiversity and soil carbon stability. *ISME J.*, 9, pp. 1477-1480. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.205>
- McMaster T.J., 2012) Atomic Force Microscopy of the fungi-mineral interface: applications in mineral dissolution, weathering and biogeochemistry. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 23, pp. 562-569. <http://dx.doi.org/10.1016/j.copbio.2012.05.006>
- Melillo J.M., Steudler P.A., Aber J.D., Newkirk K., Lux H., Bowles F.P., Catricala C., Magill A., Ahrens T., Morrisseau S., 2002 - Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Sci.*, 298, pp. 2173-2176. <https://doi.org/10.1126/science.1074153>
- Mikutta R., Mikutta C., Kalbitz K., Scheel T., Kaiser K., Jahn R., 2007 - Biodegradation of forest floor organic matter bound to minerals via different binding mechanisms. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 71, pp. 2569-2590. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2007.03.002>
- Mikutta R., Turner S., Schippers A., Gentsch N., Meyer-Stüve S., Condron L.M., Peltzer D.A., Richardson S.J., Eger A., Hempel G., Kaiser K., Klotzbücher T., Guggenberger G., 2019 - Microbial and abiotic controls on mineral-associated organic matter in soil profiles along an ecosystem gradient. *Sci. Rep.*, 9, 10294. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46501-4>
- Mikutta R., Zang U., Chorover J., Haumaier L., Kalbitz K., 2011 - Stabilization of extracellular polymeric substances (*Bacillus subtilis*) by adsorption to and coprecipitation with Al forms. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 75, pp. 3135-3154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2011.03.006>
- Milcu A., Heim A., Ellis R.J., Scheu S., Manning P., 2011 - Identification of general patterns of nutrient and labile carbon control on soil carbon dynamics across a successional gradient. *Ecosystems*, 14(5), pp. 710-719. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9440-z>
- Minasny B., Malone B.P., McBratney A.B., Angers D.A., Arrouays D., Chambers A., Chaplot V., Chen Z.S., Cheng K., Das B.S., Field D.J., Gimona A., Hedley C.B., Hong S.Y., Mandal B., Marchant B.P., Martin M., McConkey B.G., Mulder V.L., O'Rourke S., Richer-de-Forges A.C., Odeh I., Padarian J., Paustian K., Pan G.X., Poggio L., Savin I., Stolbovoy V., Stockmann U., Sulaeman, Y., Tsui C.C., Vagen T.G., van Wesemael B., Winowiecki L., 2017 - "Soil Carbon 4 Per Mille." *Geoderma*, 292, pp. 59-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Miltner A., Bombach P., Schmidt-Brucken B., Kastner M., 2012 - SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochem.*, 111, pp. 41-55. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9658-z>
- Moorhead D.L., Sinsabaugh R.L., 2006 - A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecol. Monogr.*, 76, pp. 151-174. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0151:ATMOLD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0151:ATMOLD]2.0.CO;2)
- Mooshammer M., Wanek W., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A.A., 2014 - Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer

- communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Front. Microbiol.*, 5, p. 22. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022>
- Morrissey E.M., Mau R.L., Schwartz E., McHugh T.A., Dijkstra P., Koch B.J., Marks J.C., Hungate B.A., 2017 - Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter. *ISME J.*, 11 pp. 1890-1899. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.43>
- Nair A., Sarma S.J., 2021 - The impact of carbon and nitrogen catabolite repression in microorganisms. *Microbiol. Res.*, 126831. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126831>
- Neill C., Gignoux J., 2006 - Soil organic matter decomposition driven by microbial growth: a simple model for a complex network of interactions. *Soil Biol. Biochem.*, 38, pp. 803-811. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.07.007>
- Neill C., Guenet B., 2010 - Comparing two mechanistic formalisms for soil organic matter dynamics: A test with in vitro priming effect observations. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1212-1221. Retrieved from <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071710001483>
- Newcomb C.J., Qafoku N.P., Grate J.W., Bailey V.L., De Yoreo J.J., 2017 - Developing a molecular picture of soil organic matter-mineral interactions by quantifying organo-mineral binding. *Nat. Commun.*, 8, p. 396. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00407-9>
- Nishina K., Ito A., Beerling D.J., Cadule P., Ciais P., Clark D.B., Falloon P., Friend A.D., Kahana R., Kato E., Keribin R., Lucht W., Lomas M., Rademacher T.T., Pavlick R., Schaphoff S., Vuichard N., Warszawski L., Yokohata T., 2014 - Quantifying uncertainties in soil carbon responses to changes in global mean temperature and precipitation. *Earth Syst. Dyn.*, 5, pp. 197-209. <https://doi.org/10.5194/esd-5-197-2014>
- Nottingham A.T., Turner B.L., Stott A.W., Tanner E.V., 2015 - Nitrogen and phosphorus constrain labile and stable carbon turnover in lowland tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.*, 80, pp. 26-33. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.012>
- Olagoke F.K., Kalbitz K., Vogel C., 2019 - Control of soil extracellular enzyme activities by clay minerals—perspectives on microbial responses. *Soil Syst.*, 3, p. 64. <https://doi.org/10.3390/soilsystems3040064>
- Olagoke F.K., Kaiser K., Mikutta R., Kalbitz K., Vogel C., 2020 - Persistent Activities of Extracellular Enzymes Adsorbed to Soil Minerals. *Microorganisms*, 8, p. 1796. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8111796>
- Parton W.J., Schimel D.S., Cole C.V., Ojima D.S., 1987 - Analysis of Factors Controlling Soil Organic-Matter Levels in Great-Plains Grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51, pp. 1173-1179. <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100050015x>
- Pascault N., Ranjard L., Kaisermann A., Bachar D., Christen R., Terrat S., Mathieu O., Lévêque J., Mougél C., Henault C., Lemanceau P., Péan M., Boiry S., Fontaine S., Maron P.A., 2013 - Stimulation of Different Functional Groups of Bacteria by Various Plant Residues as a Driver of Soil Priming Effect. *Ecosyst.*, 16, pp. 810-822. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9650-7>
- Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson G.P., Smith P., 2016 - Climate-smart soils. *Nat.*, 532, pp. 49-57. <https://doi.org/10.1038/nature17174>
- Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F., Fontaine S., 2014 - Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: A modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biol.*, 20, pp. 1174-1190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12493>
- Perveen N., Barot S., Maire V., Cotrufo M. F., Shahzad T., Blagodatskaya E., Stewart C.E., Muhammad W.D., Siddiq R., Dimassi B., Mary B., Fontaine S., 2019 - Universality of priming effect: An analysis using thirty-five soils with contrasted properties sampled from five continents. *Soil Biol. Biochem.*, 134, pp. 162-171.
- Poll C., Ingwersen J., Stemmer M., Gerzabek M.H., Kandeler E., 2006 - Mechanisms of solute transport affect small-scale abundance and function of soil microorganisms in the detritusphere. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, pp. 583-595. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00835.x>
- Porras R.C., Hicks Pries C.E., Torn M.S., Nico P.S., 2018 - Synthetic iron (hydr)oxide-glucose associations in subsurface soil: Effects on decomposability of mineral associated carbon. *Sci. Tot. Environ.*, 613-614, pp. 342-351. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.290>
- Potthast K., Hamer U., Makeschin F., 2010 - Impact of litter quality on mineralization processes in managed and abandoned pasture soils in Southern Ecuador. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.025>
- Ranjard L., Lejon D.P.H., Mougél C., Schehrer L., Merdinoglu D., Chaussod R., 2003 - Sampling strategy in molecular microbial ecology: influence of soil sample size on DNA fingerprinting analysis of fungal and bacterial communities. *Environ. Microbiol.*, 5, pp. 1111-1120. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00521.x>
- Rasmussen C., Heckman K., Wieder W. R., Keiluweit M., Lawrence C.R., Berhe A.A., Blankinship J.C., Crow S.E., Druhan J.L., Pries C.E.H., Marin-Spiotta E., Plante A.F., Schadel C., Schimel J.P., Sierra C.A., Thompson A., Wagai R., 2018 - Beyond clay: towards an improved set of variables for predicting soil organic matter content. *Biogeochem.*, 137, pp. 297-306. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0424-3>
- Razanamalala K., Fanomezana R. A., Razafimbelo T., Chevallier T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018a - The priming effect generated by stoichiometric decomposition and nutrient mining in cultivated tropical soils: actors and drivers. *Appl. soil ecol.*, 126, pp. 21-33. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.02.008>
- Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.A., Ranjard L., Chemidlin N., Lelièvre M., Dequiedt S., Ramaroson V.H., Marsden C., Becquer T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018b - Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *ISME J.*, 12, pp. 451-462. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.178>
- Regelink I.C., Weng L., Lair G.J., Comans R.N.J., 2015 - Adsorption of phosphate and organic matter on metal (hydr) oxides in arable and forest soil: a mechanistic modelling study. *Eur. J. Soil Sci.*, 66(5), pp 867-875. <https://doi.org/10.1111/ejss.12285>
- Rowley M.C., Grand S., Verrecchia É.P., 2018 - Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochem.*, 137, pp. 27-49. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0410-1>
- Saidy A.R., Smernik R.J., Baldock J.A., Kaiser K., Sanderman J., 2015 - Microbial degradation of organic carbon sorbed to phyllosilicate clays with and without hydrous iron oxide coating. *Eur. J. Soil Sci.*, 66, pp. 83-94. <https://doi.org/10.1111/ejss.12180>
- Saifuddin M., Bhatnagar J.M., Segrè D., Finzi A.C., 2019 - Microbial carbon use efficiency predicted from genome-scale metabolic models. *Nat. Commun.*, 10, p. 3568. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11488-z>
- Sanderman J., Baldock J.A., Amundson R., 2008 - Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils. *Biogeochem.*, 89, pp. 181-198. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9211-x>
- Sarhana M.S., Hamza M.A., Youssef H.H., Patz S., Becker M., ElSawey H., Nemr R.A., Daanaa H.S. A., Mourad E.F., Morsi A.T., Abdelfadeel M.R., Abbas M.T., Fayez M., Ruppel S., Hegazi N.A., 2019 - Culturomics of the plant prokaryotic microbiome and the dawn of plant-based culture media – A review. *J. Adv. Res.*, 19, pp. 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.04.002>
- Scheel T., Dörfler C., Kalbitz K., 2007 - Precipitation of Dissolved Organic Matter by Aluminum Stabilizes Carbon in Acidic Forest Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 71, 64-74. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0111>
- Schimel J.P., Weintraub M.N., 2003 - The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol. Biochem.*, 35, pp. 549-563. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4)

- Schlesinger W.H., Andrews J.A., 2000 - Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochem.*, 48, pp. 7-20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
- Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kogel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E., 2011 - Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nat.*, 478, pp. 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schneider M.P.W., Scheel T., Mikutta R., van Hees P., Kaiser K., Kalbitz K., 2010 - Sorptive stabilization of organic matter by amorphous Al hydroxide. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 74, pp. 1606-1619. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.12.017>
- Scott E.E., Rothstein D.E., 2014 - The dynamic exchange of dissolved organic matter percolating through six diverse soils. *Soil Biol. Biochem.*, 69, pp. 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.052>
- Shahbaz M., Kuzyakov Y., Sanaullah M., Heitkamp F., Zelenev V., Kumar A., Blagodatkaya E., 2017 - Microbial decomposition of soil organic matter is mediated by quality and quantity of crop residues: mechanisms and thresholds. *Biol. Fertil. Soils*, 53, pp. 287-301. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1174-9>
- Shahzad T., Chenu C., Repinçay C., Mougou C., Ollier J.L., Fontaine S., 2012 - Plant clipping decelerates the mineralization of recalcitrant soil organic matter under multiple grassland species. *Soil Biol. Biochem.*, 51, pp. 73-80. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.014>
- Shukla P.R., Skea J., Slade R., van Diemen R., Haughey E., Malley J., Pathak M., Portugal Pereira J. (eds.) Technical Summary, (2019 - In: *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*, [Shukla, P.R., Skea, J., Calvo Buendia, E., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., van Diemen, R., Ferrat, M., Haughey, E., Luz, S., Neogi, S., Pathak, M., Petzold, J., Portugal Pereira, J., Vyas, P., Huntley, E., Kissick, K., Belkacemi, M., & Malley, J. (eds.)].
- Sitch S., Smith B., Prentice I. C., Arneeth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Lewis S., Lucht M., Sykes M. T., Thonicke K., Venevsky S., 2003 - Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biol.*, 9, pp. 161-185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x>
- Spohn M., Diáková K., Aburto F., Sebastian Doetterl S., Borovec J., 2022 - Sorption and desorption of organic matter in soils as affected by phosphate. *Geoderma*, 405, 115377. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115377>
- Stumm W., 1997 - Reactivity at the mineral-water interface: dissolution and inhibition. *Colloids Surf. A.*, 120, 143-166. [https://doi.org/10.1016/S0927-7757\(96\)03866-6](https://doi.org/10.1016/S0927-7757(96)03866-6)
- Sullivan B.W., Hart S.C., 2013 - Evaluation of mechanisms controlling the priming of soil carbon along a substrate age gradient. *Soil Biol. Biochem.* 58, pp. 293-301. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.007>
- Sulman B.N., Phillips R.P., Oishi A.C., Shevliakova E., Pacala S.W., 2014 - Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Change*, 4, pp. 2-5. <https://doi.org/10.1038/nclimate2436>
- Sutton R., Sposito G., 2005 - Molecular Structure in Soil Humic Substances: The New View. *Environ. Sci. Technol.*, 39, pp. 9009-9015.
- Tamrat W.Z., Rose J., Grauby O., Doelsch E., Levard C., Chaurand P., Basile-Doelsch I., 2019 - Soil organo-mineral associations formed by co-precipitation of Fe, Si and Al in presence of organic ligands. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 260, pp. 15-28. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2019.05.043>
- Tardy V., Chabbi A., Charrier X., de Berranger C., Reignier T., Dequiedt S., Faivre-Primot C., Terrat S., Ranjard L., Maron P.A., 2015 - Land use history shifts in situ fungal and bacterial successions following wheat straw input into the soil. *PLOS ONE*, 10, e0130672 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130672>
- Tang M., Cheng W., Zeng H., Zhu B., 2019 - Light intensity controls rhizosphere respiration rate and rhizosphere priming effect of soybean and sunflower. *Rhizosphere*, 9, pp. 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.12.002>
- Terrer C., Phillips R.P., Hungate B.A., Rosende J., Pett-Ridge J., Craig M.E., van Groenigen K.J., Keenan T.F., Sulman B.N., Stocker B.D., Reich P.B., Pellegrini A.F.A., Pendall E., Zhang H., Evans R. D., Carrillo Y., Fisher J.B., Van Sundert K., Vicca S., Jackson R.B., 2021 - A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat.*, 591, pp. 599-603. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03306-8>
- Tian P., Mason-Jones K., Liu S., Wang Q., Sun T., 2019 - Form of nitrogen deposition affects soil organic matter priming by glucose and cellulose. *Biol. Fertil. Soils*, 55, pp. 383-391. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01357-8>
- Tocheva E.I., Dekas A.E., McGlynn S.E., Morris D., Orphan V.J., Jensen G.J., 2013 - Polyphosphate storage during sporulation in the gram-negative bacterium *Acetonebacterium longum*. *J. bacter.*, 195(17), pp 3940-3946. <https://doi.org/10.1128/JB.00712-13>
- Trevors J.T., Mayfield C.I., Inniss W.E., 1982 - Measurement of electron transport system (ETS) activity in soil. *Microb. Ecol.*, 8, pp. 163-168.
- Uroz S., Calvaruso C., Turpault M.P., Frey-Klett P., 2009 - Mineral weathering by bacteria: ecology, actors and mechanisms. *Trends Microbiol.*, 17, 378-387. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2009.05.004>
- Uroz S., Kelly L.C., Turpault M.P., Lepleux C., Frey-Klett P., 2015 - The Mineralosphere Concept: Mineralogical Control of the Distribution and Function of Mineral-associated Bacterial Communities. *Trends Microbiol.*, 23, 751-762. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2015.10.004>
- Vain A.C., Rakotondrazafy N., Razanamalala K., Trap J., Marsden C., Blanchart E., Bernard L., 2021 - The fate of primed soil carbon between biomass immobilization and respiration is controlled by nutrient availability. *Eur. J. Soil Biol.*, 105, 103332. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103332>
- Védère C., Gonod L.V., Pouteau V., Girardin C., Chenu C., 2020 - Spatial and temporal evolution of detritusphere hotspots at different soil moistures. *Soil Biol. Biochem.*, 150, 107975. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107975>
- Vermeire M.L., Bonneville S., Stenuit B., Delvaux B., Cornélis J.T., 2019 - Is microbial reduction of Fe (III) in podzolic soils influencing C release? *Geoderma*, 340, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.12.045>
- Vieira-Silva S., Rocha E.P.C., 2010 - The Systemic Imprint of Growth and Its Uses in Ecological (Meta)Genomics. *PLoS Genet.*, 6, e1000808. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000808>
- Wang T., Tian Z., Tunlid A., Persson P., 2020 - Nitrogen acquisition from mineral-associated proteins by an ectomycorrhizal fungus. *New Phytol.*, 228, pp. 697-711. <https://doi.org/10.1111/nph.16596>
- Wang Z., Xu Z., Zhao J., Pan B., Song X., Xing B., 2014 - Effects of Low-Molecular-Weight Organic Acids on Soil Micropores and Implication for Organic Contaminant Availability. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 45, pp. 1120-1132. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.867062>
- Weissman J.L., Houa S., Fuhrman J.A., 2021 - Estimating maximal microbial growth rates from cultures, metagenomes, and single cells via codon usage patterns. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 118, e2016810118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2016810118>
- Wieder W., Allison S. D., Davidson E.A., Georgiou K., Hararuk O., He Y., Hopkins F., Luo Y., Smith M.J., Sulman B., Todd-Brown K., Wang Y.P., Xia J., Xu X., 2015 - Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochem. Cycles*, 29, pp. 1782-1800. <https://doi.org/10.1002/2015GB005188>
- Yang S.Y., Huang T.K., Kuo H.F., Chiou T.J., 2017 - Role of vacuoles in phosphorus storage and remobilization. *J. exp. Bot.*, 68(12), pp. 3045-3055. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw481>

- Yelle D.J., Wei D., Ralph J., Hammel K.E., 2011 - Multidimensional NMR analysis reveals truncated lignin structures in wood decayed by the brown rot basidiomycete *Postia placenta*. *Environ. Microbiol.*, 13, pp. 1091-1100. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02417.x>
- Yokobe T., Hyodo F., Tokuchi N., 2018 - Seasonal Effects on Microbial Community Structure and Nitrogen Dynamics in Temperate Forest Soil. *Forests*, 9, P. 153. <https://doi.org/10.3390/f9030153>
- Yu Z., Chen L., Pan S., Li Y., Kuzyakov Y., Xu J., Brookes P.C., Luo Y., 2018 - Feedstock determines biochar-induced soil priming effects by stimulating the activity of specific microorganisms. *Eur. J. Soil Sci.*, 69, pp. 521-534. <https://doi.org/10.1111/ejss.12542>
- Yu Z., Ling L., Singh B.P., Luo Y., Xu J., 2020 - Gain in carbon: Deciphering the abiotic and biotic mechanisms of biochar-induced negative priming effects in contrasting soils. *Sci. Total Environ.*, 746, 141057. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141057>
- Yuan Y., Zhao W., Zhang Z., Xiao J., Li D., Liu Q., Yin H., 2018 - Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots. *Soil Biol. Biochem.*, 121, pp. 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.002>
- Zaehle S., Friedlingstein P., Friend A.D., 2010 - Terrestrial nitrogen feedbacks may accelerate future climate change. *Geophys. Res. Lett.*, 37, pp. 1-5. <https://doi.org/10.1029/2009GL041345>
- Zhang H., Goll D.S., Manzoni S., Ciais P., Guenet B., Huang Y., 2018 - Modeling the effects of litter stoichiometry and soil mineral N availability on soil organic matter formation using CENTURY-CUE (v1.0 - Geosci. Model Dev., 11, pp. 4779-4796. <https://doi.org/10.5194/gmd-11-4779-2018>
- Zhu D., Ciais P., Krinner G., Maignan F., Jornet Puig A., Hugelius G., 2019 - Controls of soil organic matter on soil thermal dynamics in the northern high latitudes. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11103-1>

# Dynamique des matières organiques des sols, modèles proposés et relations modèles-organismes

A. Valery<sup>(1,\*)</sup> et M. Pansu<sup>(2)</sup>

- 1) Groupe de Recherche en Biotechnologie Agricole et Environnementale (GIBAA). Université Nationale Expérimentale de Táchira UNET. San Cristóbal, Táchira, Venezuela.
- 2) UMR Eco&Sols, IRD, INRAe, CIRAD, Univ Montpellier, Supagro, Bât. 12, 2 Place Viala, 3406, Montpellier Cedex 2, France.

\* Auteur correspondant : avalery@unet.edu.ve

## RÉSUMÉ

Les modèles de simulations représentent un outil prometteur pour évaluer la dynamique des matières organiques des sols (MOS) à l'aide d'une approche écosystémique. Ils ont le vent en poupe du fait de l'importance des MOS dans les différents cycles biogéochimiques, en lien avec la séquestration du carbone (C), la fertilité des sols et les besoins en eau. Comment prendre en compte la grande diversité des substrats et organismes qui interagissent dans le sol, tout en respectant au mieux le principe de parcimonie nécessaire à la modélisation ? Le présent travail montre que la plupart des modèles référencés depuis 2010 sont constitués de 4 ou 5 compartiments, 65 % d'entre eux proposent l'utilisation d'équations du premier ordre pour décrire les flux de matières entre ces compartiments. Si plus des trois quarts intègrent explicitement la biomasse microbienne exprimée en unités de C (CBM), seulement 18 % confrontent leurs prédictions à des résultats de mesures dont 13 % à des résultats CBM. Si l'analyse place les modèles RothC, Century et Momos comme les plus cités, elle met aussi en évidence la complexité des processus de transformation. A l'exception de versions récentes étendues à des écosystèmes (T&C-BG) et agrosystèmes (Momos), il existe peu de modèles qui font référence au fonctionnement de

Comment citer cet article :

Valery A. et Pansu M., 2022 - Dynamique des matières organiques des sols, modèles proposés et relations modèles-organismes - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 169-184

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/>

plusieurs groupes fonctionnels microbiens et à la relation de ceux-ci avec la mésofaune, la macrofaune, le climat et la croissance des plantes. Ceci est probablement dû à la perte de parcimonie de la paramétrisation des systèmes d'équations par rapport à la diversité du vivant et aux résultats disponibles pour les ajustements. Notre étude montre ainsi la nécessité de continuer à tester les différentes propositions en relation avec la collecte de nouvelles données sur les écosystèmes terrestres.

### **Mots-clés**

Modélisation, microorganisme, cycles C et N, parcimonie, MOMOS

### **SUMMARY**

#### **DYNAMICS OF SOIL ORGANIC MATTER, PROPOSED MODELS AND MODEL-ORGANISM RELATIONSHIPS**

*Simulation models are a promising tool to assess soil organic matter (SOM) dynamics using an ecosystem approach. They are on the rise due to the importance of SOM in the various biogeochemical cycles, in connection with carbon (C) sequestration, soil fertility and water needs. How to take into account the great diversity of substrates and organisms that interact in the soil, while best respecting the principle of parsimony necessary for modelling. This work shows that most of the models referenced since 2010 consist of 4 or 5 compartments, 65% of them propose the use of first order equations to describe the flow of materials between these compartments. If more than three quarters explicitly integrate the microbial biomass expressed in units of C (CBM), only 18% compare their predictions with measurement results, of which 13% with CBM results. If the analysis places the RothC, Century and Momos models as the most cited, it also highlights the complexity of the transformation processes. With the exception of recent versions extended to ecosystems (T&C-BG) and agrosystems (Momos), there are few models that refer to the functioning of several microbial functional groups and their relationship with the mesofauna, the macrofauna, climate and plant growth. This is probably due to the loss of parsimony of the parametrization of the systems of equations in relation to the diversity of living organisms and to the results available for the adjustments. Our study thus shows the need to continue testing the various proposals in relation to the collection of new data on terrestrial ecosystems.*

### **Key-words**

Modeling, microorganism, C and N cycles, parsimony, MOMOS

### **RESUMEN**

#### **DINÁMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO, MODELOS PROPUESTOS Y RELACIONES MODELO-ORGANISMO**

*Los modelos de simulación son una herramienta prometedora para evaluar la dinámica de la materia orgánica del suelo (MOS) utilizando un enfoque ecosistémico. Están en aumento debido a la importancia de la MOS en los diversos ciclos biogeoquímicos, en relación con el secuestro de carbono (C), la fertilidad del suelo y las necesidades de agua. Cómo tener en cuenta la gran diversidad de sustratos y organismos que interactúan en el suelo, respetando al máximo el principio de parsimonia necesario para la modelización. Este trabajo muestra que la mayoría de los modelos referenciados desde 2010 consisten en 4 o 5 compartimentos, el 65 % de ellos propone el uso de ecuaciones de primer orden para describir el flujo de materiales entre estos compartimentos. Si más de las tres cuartas partes integran explícitamente la biomasa microbiana expresada en unidades de C (CBM), solo el 18 % compara sus predicciones con los resultados de medición, de los cuales el 13 % con los resultados de CBM. Si el análisis sitúa a los modelos RothC, Century y Momos como los más citados, también destaca la complejidad de los procesos de transformación. A excepción de versiones recientes extendidas a ecosistemas (T&C-BG) y agrosistemas (Momos), existen pocos modelos que se refieran al funcionamiento de varios grupos funcionales microbianos y su relación con la mesofauna, la macrofauna, el clima y el crecimiento vegetal. Esto probablemente se deba a la pérdida de parsimonia de la parametrización de los sistemas de ecuaciones en relación a la diversidad de organismos vivos ya los resultados disponibles para los ajustes. Nuestro estudio muestra, por tanto, la necesidad de seguir probando las distintas propuestas en relación con la recogida de nuevos datos sobre los ecosistemas terrestres.*

### **Palabras clave**

Modelización, microorganismo, ciclos de C y N, parsimonia, MOMOS

**A**u niveau mondial, le sol est un réservoir de carbone (C) supérieur à celui que l'on trouve dans la végétation et l'atmosphère. Il contient plus de 69 % du C de la biosphère émergée (Buisse et Aubinet, 2010; Liang *et al.*, 2009). Le cycle du C est complexe, car il implique divers processus biologiques, géologiques, chimiques et physiques (Martínez *et al.*, 2008). Le C du sol se présente sous des formes inorganiques (carbonates) et de nombreuses formes de matières organiques (MOS) fondamentales dans de multiples processus écologiques (Qi *et al.*, 2002). La MOS est aussi liée à d'autres cycles biogéochimiques, que celui du C, elle contient d'autres éléments indispensables à la vie tels que l'azote (N) et le phosphore (P), des cations échangeables et des microéléments comme les oligo-éléments des plantes (Cayuela *et al.*, 2009).

Il existe un grand nombre de modèles de simulation des processus qui déterminent le stockage ou la perte de C du sol, son effet sur les changements climatiques, le fonctionnement des écosystèmes, l'orientation de diverses pratiques agricoles (Herbst *et al.*, 2018). Les modèles théoriques, schématiques ou mathématiques cherchent à expliquer le stockage et la transformation de la MOS. Ceux qui décrivent les changements dans les formes de C organique ont des caractéristiques souvent similaires, comme être constitués de compartiments, qui représentent les différents composés organiques (formes labiles et stables des substrats d'entrée et matières transformées, microorganismes actifs).

Ils ont évolué avec différents degrés de complexité depuis les dernières décennies. Les modèles comparés par Manzoni et Porporato (2009) présentaient des différences tant dans le nombre de compartiments organiques que dans l'incorporation explicite ou implicite du ou des compartiment(s) microbien(s). Comment prendre en compte au mieux la grande polyvalence des microorganismes du sol qui leur permet d'effectuer un si grand nombre de transformations des MOS? Les microorganismes contrôlent les flux de C et le cycle des nutriments, dans des processus variés tels que la décomposition, l'ammonification, la nitrification l'immobilisation, la dénitrification (Dilly, 2001).

L'importance de la MOS et les nombreuses tentatives de modélisation de sa dynamique nécessitent la présente revue des modèles qui simulent les évolutions des MOS.

## MÉTHODES

Des informations ont été recueillies à partir de la littérature en utilisant pour termes de recherche les expressions « modèles de simulation de carbone » ou « modèles de simulation de MOS ». Une revue systématique a été réalisée en intégrant dans le moteur de recherche un filtre de sélection des articles dont la date de publication se situe entre 2010 et mi-2021 pour faire suite à la revue publiée par Manzoni et Porporato en 2009.

Au total, 440 articles ont été examinés, dont seulement 37,5 % (168 articles) ont été retenus, la sélection s'est faite sur la présence d'un modèle clairement énoncé ou, à défaut, référencé pour qu'il puisse être analysé au sujet des flux de matières échangées et des équations qui sont utilisées dans ces échanges. Il a été pris en considération qu'il ne s'agissait pas seulement d'une discussion sur les capacités prédictives des modèles, mais aussi sur la logique de leur structuration et de leur paramétrisation.

Chaque article scientifique a été caractérisé par l'année de publication, le nom du modèle de simulation utilisé, son nombre de compartiments, la présence explicite ou non du compartiment biomasse microbienne en termes de carbone (CBM) et d'azote (NBM). Ont été prises en compte également les lois physico-chimiques et biologiques utilisées telles que Arrhenius, Michaelis–Menten, Arrhenius/Michaelis–Menten, Monod, relation enzyme/substrat, équilibres chimiques, cinétiques du premier ordre, du second ordre, linéaire, logistique, multiplicative, régression. Un autre critère a été la présence ou non de résultats de mesures calibrant les prédictions (biomasse microbienne, respiration, carbone organique du sol et carbone organique dissous), ainsi que les variables régulant les flux, le lieu où la recherche a été appliquée (par continent).

Les données collectées, tant qualitatives que quantitatives, ont été systématiquement tabulées, identifiant les caractéristiques générales des modèles qui décrivent la dynamique des MOS et leur application, ce qui a permis de les comparer par exemple sur l'incorporation explicite ou non de la biomasse microbienne.

## RÉSULTAT

### Les modèles publiés

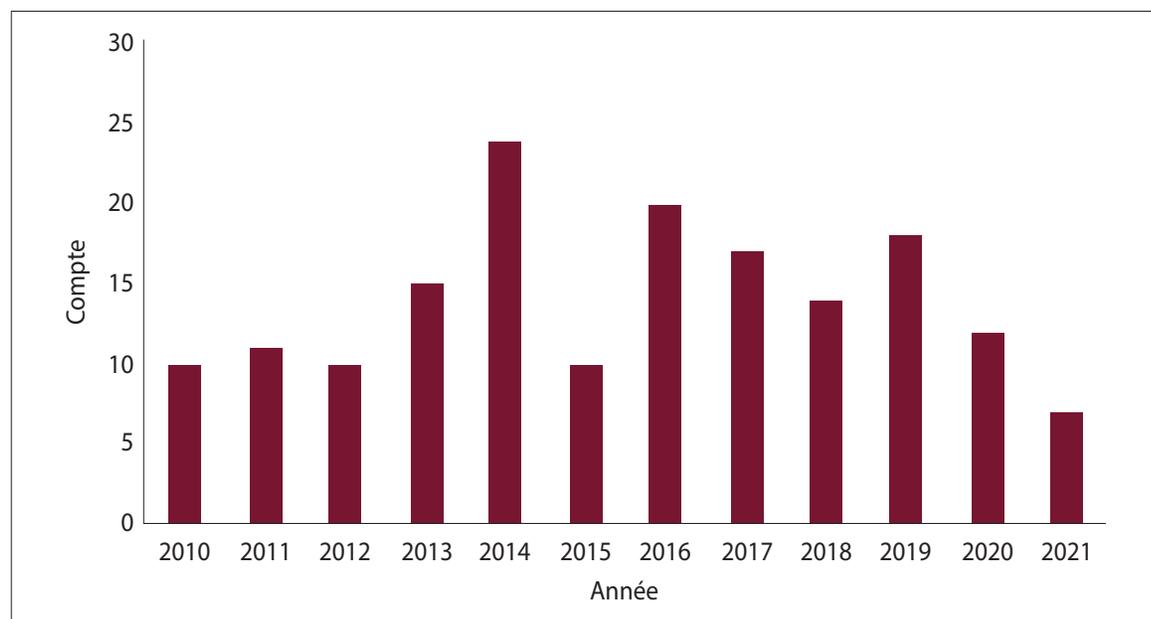
Le nombre de publications annuelles de modèles de simulation MOS semble assez stable, il se situe entre 10 et 25 publications (Figure 1).

La plupart des modèles publiés proviennent des continents européen et nord-américain, qu'ils intègrent ou non la biomasse microbienne (Tableau 1).

Dans les 168 articles sélectionnés, un total de 76 modèles différents a été trouvé (Tableau 2), les plus référencés étant RothC dans 15,8 % des cas, Century dans 8,4 % et MOMOS dans 5,1 %. Le nombre de compartiments des modèles varie entre 1 et 13 avec une tendance entre 4 ou 5 compartiments.

### Grands types de modèles

Les données publiées montrent que 76,5 % du total des modèles présentent explicitement un compartiment CBM, tan-

**Figure 1** - Nombre de publications par an sur la modélisation des cycles C et N.**Figure 1** - Number of publications per year on modelling of C and N cycles.**Tableau 1** - Pourcentage (%) de modèles présentant explicitement ou non le compartiment BM selon le lieu d'implantation.**Table 1** - Percentage (%) between the explicit presence or not of the BM compartment and the location.

Lieu d'implantation	Biomasse microbienne explicite (CBM)	
	Non	Oui
Afrique		2,6
Asie	1,3	6,2
Océanie		3,9
Amérique centrale	0,7	2,9
Europe	12,4	21,8
Global	1,6	9,7
Amérique Nord	5,5	23,5
Amérique Sud	2	5,9

dis que les autres modèles ne distinguent pas la biomasse microbienne des autres composés organiques. Seulement 13 % des publications montrent un compartiment NBM; de la même manière, malgré le pourcentage élevé de modèles qui présentent un compartiment CBM, seulement 18 % des publications présentent des simulations de cette CBM (Tableau 3); 2,6 % présentent des résultats de CBM subdivisés en bactéries et champignons; 1,6 % présentent la macrofaune, dans ce cas

des vers de terre (p.e. Komarov *et al.*, 2017). D'autre part, il y a 77,8 % de modèles qui présentent des résultats liés au carbone du sol (COS), au carbone dissout (DOC) ou à la respiration du sol (CO<sub>2</sub>), qui pourraient être associés à la BM. Tous les modèles présentant un compartiment BM de manière explicite ne font pas de cette variable une réponse du modèle.

Cette étude montre les différences entre les modèles en termes de présentation explicite ou non de la biomasse microbienne ainsi que d'autres variables prises en compte dans les prédictions (Tableau 3).

Les comparaisons concernant le nombre de compartiments et l'intégration explicite de BM (Tableau 4) montrent que les modèles composés de 4 et 5 compartiments ont tendance à incorporer explicitement la BM. D'autres modèles avec des nombres de compartiments différents l'incorporent aussi parfois, à l'exception des modèles à moins de 4 compartiments qui incorporent très rarement BM mais l'incluent implicitement sans le préciser dans les matières labiles.

Les équations du premier ordre (Tableau 5) sont utilisées dans la plupart des modèles qui présentent explicitement la BM (45,3 %) ou non (20,5 %), de même, la cinétique basée sur l'équation de Michaelis-Menten apparaît dans 22,1 % des modèles qui présentent explicitement BM. D'autres équations sont présentées avec un pourcentage d'utilisation inférieur par des modèles qui simulent la MOS tels que l'équation d'Arrhenius, Arrhenius/Michaelis-Menten, l'approximation des équilibres chimiques, les réactions enzyme-substrat, linéaire, logistique, Monod, multiplicative et régressive.

**Tableau 2** - Modèles publiés depuis 2010. « Compart. » indique le nombre de compartiments ; CBM est le carbone de la biomasse microbienne ; NBM est l'azote de la biomasse microbienne ; présence explicite de CBM et NBM + oui, - non, ± dans certains articles l'information est présentée et dans d'autres elle ne l'est pas.

**Table 2** - Models published since 2010. Compart indicates the number of compartments; CBM is microbial biomass carbon; NBM is microbial biomass nitrogen; explicit presence of CBM and NBM + yes, - no, ± in some articles the information is presented and in others it is not.

Modèles	Compart.	CBM	NBM	Référence
AggModel	8	-	-	Segoli <i>et al.</i> (2013)
AMG	2	-	-	Albers <i>et al.</i> (2020) ; Clivot <i>et al.</i> (2019)
APSIM	4	+	±	Li <i>et al.</i> (2014a, 2016a) ; Luo <i>et al.</i> (2014, 2016) ; O'Leary <i>et al.</i> (2016)
AWB	4	+	-	Hagerty <i>et al.</i> (2018) ; Li <i>et al.</i> (2014b)
Arrhenius Model	4	+	-	Abramoff <i>et al.</i> (2017b)
BAMS1	8	+	-	Dwivedi <i>et al.</i> (2017) ; Riley <i>et al.</i> (2014)
BAMS2	5	+	-	Ceriotti <i>et al.</i> (2020)
Basic soil model	3	+	+	Neill (2011)
CarboSOIL	1	-	-	Muñoz-Rojas <i>et al.</i> (2013)
CASA-CNP	3	-	-	Wieder <i>et al.</i> (2018)
CASS	5	-	-	Almulqu et Boonyanuphap (2017)
CCB	3	-	-	Franko et Spiegel (2016) ; Franko et Merbach (2017) ; Riggers <i>et al.</i> (2019)
CDMZ	4	+	-	Abs <i>et al.</i> (2019, 2020)
CDMZx	5	+	-	Abs <i>et al.</i> (2020)
Century	5	-	-	Abramoff <i>et al.</i> (2017b) ; Basso <i>et al.</i> (2011) ; Bortolon <i>et al.</i> (2011) ; Brandani <i>et al.</i> (2015) ; Caddeo <i>et al.</i> (2019) ; Cong <i>et al.</i> (2014) ; Dimassi <i>et al.</i> (2018) ; Fujita <i>et al.</i> (2014) ; Huang <i>et al.</i> (2018) ; Leite <i>et al.</i> (2011) ; Li <i>et al.</i> (2011b) ; Lima <i>et al.</i> (2011) ; Oelbermann et Voroney (2011) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012) ; Riggers <i>et al.</i> (2019) ; Shi <i>et al.</i> (2018) ; Zhang <i>et al.</i> (2018, 2021)
CERES-EGC	7	+	+	Lehuger <i>et al.</i> (2010) ; Noirot-Cosson <i>et al.</i> (2016)
C-Farm	2	-	-	Kemanian et Stöckle (2010)
CLM-Microbe	3	+	-	Hararuk <i>et al.</i> (2015) ; He <i>et al.</i> (2021a, 2021b) ; Shi <i>et al.</i> (2018) ; Wieder <i>et al.</i> (2013)
COMMISSION	4	+	-	Ahrens <i>et al.</i> (2015)
Conceptuel	4	+	-	Glanville <i>et al.</i> (2016) ; He <i>et al.</i> (2015)
CON	4	+	-	Li <i>et al.</i> (2014b)
CORPSE	4	+	-	Sulman <i>et al.</i> (2014, 2018) ; Wieder <i>et al.</i> (2018)
CoupModel	2	-	-	Palosuo <i>et al.</i> (2012)
CQESTR	3	-	-	Del Grosso <i>et al.</i> (2016) ; Gollany <i>et al.</i> (2010, 2013) ; Gollany (2016) ; Gollany et Elnaggar (2017) ; Leite <i>et al.</i> (2011) ; Nash <i>et al.</i> (2018a, 2018b, 2018c) ; Plaza <i>et al.</i> (2012) ; Wienhold <i>et al.</i> (2016)
C-STABILITY	2	+	-	Sainte-Marie <i>et al.</i> (2021)

Modèles	Compart.	CBM	NBM	Référence
C-TOOL	3	-	-	Riggers <i>et al.</i> (2019) ; Taghizadeh-Toosi <i>et al.</i> (2014)
Daisy	6	+	-	Laub <i>et al.</i> (2019, 2021)
DAMM	4	+	+	Abramoff <i>et al.</i> (2017b) ; Sihi <i>et al.</i> (2018)
Daycent	5	-	-	Bista <i>et al.</i> (2016) ; Del Grosso <i>et al.</i> (2016) ; Gurung <i>et al.</i> (2020) ; Kyker-Snowman <i>et al.</i> (2020) ; Sulman <i>et al.</i> (2018) ; Wieder <i>et al.</i> (2013, 2014, 2015)
DECONIT	6	+	+	de Bruijn et Butterbach-Bahl (2010)
DEMENT	3	+	-	Allison (2012, 2014)
DENZY	5	-	-	Chen <i>et al.</i> (2019)
DNDC	4	+	-	Khalil <i>et al.</i> (2020) ; Li <i>et al.</i> (2016b, 2017) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012) ; Singh et Benbi (2020) ; Wang <i>et al.</i> (2014) ; Zhang <i>et al.</i> (2014 ; 2017)
DSCSP	3	-	-	Ordoñez <i>et al.</i> (2020)
EcoSMMARTS	8	+	-	Brangari <i>et al.</i> (2020)
ecosystem T&C-BG	13	+	-	Fatichi <i>et al.</i> (2019)
EEZY	9	+	+	Moorhead <i>et al.</i> (2012)
EPIC	5	+	-	Zhao <i>et al.</i> (2013)
FöBAAR	4	-	-	Carbone <i>et al.</i> (2016) ; Sihi <i>et al.</i> (2018)
FOND	6	+	-	Fan <i>et al.</i> (2021)
FWD	3	+	-	Sihi <i>et al.</i> (2016, 2018)
GER microbial	3	+	-	Li <i>et al.</i> (2014b)
Hénin-Dupuis	3	+	-	Cardinael <i>et al.</i> (2015) ; Bosco <i>et al.</i> (2013)
ICBM	2	-	-	Ahrens <i>et al.</i> (2014) ; Bolinder <i>et al.</i> (2012) ; Menichetti <i>et al.</i> (2016) ; Riggers <i>et al.</i> (2019)
LIDEL	7	+	-	Campbell <i>et al.</i> (2016)
MEMS	9	±	-	Robertson <i>et al.</i> (2019) ; Zhang <i>et al.</i> (2020)
MEND	11	+	-	Jian <i>et al.</i> (2020) ; Li <i>et al.</i> (2014b) ; Sulman <i>et al.</i> (2018) ; Wang <i>et al.</i> (2013, 2015, 2017)
microbe-enzyme	4	+	-	Allison <i>et al.</i> (2010) ; Georgiou <i>et al.</i> (2017) ; German <i>et al.</i> (2012) ; He <i>et al.</i> (2014)
microbial	2	+	-	Georgiou <i>et al.</i> (2017)
Millennial	5	+	-	Abramoff <i>et al.</i> (2017a)
MIMICS	6	+	±	Kyker-Snowman <i>et al.</i> (2020) ; Shi <i>et al.</i> (2018) ; Sulman <i>et al.</i> (2018) ; Wieder <i>et al.</i> (2014, 2015, 2018) ; Zhang <i>et al.</i> (2021)
MIND	4	+	-	Fan <i>et al.</i> (2021)
Minimaliste	2	-	-	Menichetti <i>et al.</i> (2016)

Modèles	Compart.	CBM	NBM	Référence
MOMOS	5	+	±	Ibrahim <i>et al.</i> (2013, 2016, 2021) ; Latati <i>et al.</i> (2019) ; Pansu <i>et al.</i> (2010, 2014, 2018) ; Hammoudi <i>et al.</i> (2015, 2017, 2018) ; Kherif <i>et al.</i> (2021)
MOSES	9	+	-	Aitkenhead <i>et al.</i> (2011)
NCSOIL	8	+	+	Noirot-Cosson <i>et al.</i> (2013, 2016, 2017)
OMDY	5	+	-	Incerti <i>et al.</i> (2017)
OPT	3	+	-	Sihi <i>et al.</i> (2016)
ORCHIDEE	9	-	-	Camino-Serrano <i>et al.</i> (2018, 2019)
ORCHIMIC	11	+	+	Huang <i>et al.</i> (2018, 2021)
PASTIS-CANTIS	5	+	-	Chalhoub <i>et al.</i> (2013)
PRIM	5	-	-	Huang <i>et al.</i> (2018)
Q model	2	-	-	Hyvönen <i>et al.</i> (2012) ; Ortiz <i>et al.</i> (2013) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012)
RESOM	4	+	-	Sulman <i>et al.</i> (2018) ; Tang et Riley (2015)
REV	3	+	-	Sihi <i>et al.</i> (2016)
Romul Hum	5	-	-	Komarov <i>et al.</i> (2017) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012)
RothC	5	+	±	Afzali <i>et al.</i> (2019) ; Barančíková <i>et al.</i> (2010) ; Bleuler <i>et al.</i> (2017) ; Cagnarini <i>et al.</i> (2019) ; Dechow <i>et al.</i> (2019) ; Farina <i>et al.</i> (2013, 2017) ; Francaviglia <i>et al.</i> (2012, 2013) ; González Hidalgo <i>et al.</i> (2018) ; González Molina <i>et al.</i> (2014, 2016, 2018) ; Heikkinen <i>et al.</i> (2014) ; Herbst <i>et al.</i> (2018) ; Jebari <i>et al.</i> (2018) ; Klumpp <i>et al.</i> (2016) ; Lee <i>et al.</i> (2020) ; Leite <i>et al.</i> (2011) ; Li <i>et al.</i> (2011a, 2016b) ; Ludwig <i>et al.</i> (2010) ; Meersmans <i>et al.</i> (2013) ; Mishra <i>et al.</i> (2019) ; Mondini <i>et al.</i> (2012, 2017) ; Montiel <i>et al.</i> (2019) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012) ; Peltre <i>et al.</i> (2012) ; Rampazzo Todorovic <i>et al.</i> (2010) ; Riggers <i>et al.</i> (2019) ; Senapati <i>et al.</i> (2014) ; Singh et Benbi (2020) ; Studdert <i>et al.</i> (2011) ; Yokozawa <i>et al.</i> (2010)
SCAMPS	8	+	+	Sistla <i>et al.</i> (2014)
SHIMMER	4	+	+	Bradley <i>et al.</i> (2015)
Simple	4	+	+	Perveen <i>et al.</i> (2014)
single-microbial	4	-	-	Buchkowski <i>et al.</i> (2015)
SOMDY	5	-	-	Mazzoleni <i>et al.</i> (2012)
SOMic 1.0.	5	-	-	Woolf et Lehmann (2019)
SOMPROF	4	+	+	Braakhekke <i>et al.</i> (2014)
SYMPHONY	5	+	-	Perveen <i>et al.</i> (2014)
Yasso07	6	-	-	Heikkinen <i>et al.</i> (2014) ; Ortiz <i>et al.</i> (2013) ; Palosuo <i>et al.</i> (2012) ; Riggers <i>et al.</i> (2019)

**Tableau 3** - Pourcentage (%) entre la présence explicite ou non du compartiment BM et la réponse présentée ou évaluée dans les articles.

**Table 3** - Percentage (%) between the explicit presence or not of the BM compartment and the response presented or evaluated in the articles.

Réponse présentée ou évaluée	Biomasse microbienne explicite (CBM)	
	Non	Oui
BM		18
Biomasses de bactéries et champignons		2,6
Macrofaune		1,6
CO <sub>2</sub> respiré	5,9	12,4
Carbone organique dissout	0,3	5,9
Carbone organique du sol	17,3	36,9

**Tableau 4** - Pourcentage (%) de modèles avec la présence explicite ou non du compartiment BM selon le nombre de compartiments. CBM représente le carbone de la biomasse microbienne, NBM l'azote de la biomasse microbienne.

**Table 4** - Percentage (%) between the explicit presence or not of the BM compartment and the number of compartments, carbon of the microbial biomass CBM and nitrogen of the microbial biomass NBM.

Nombre de compartiments	Biomasse microbienne explicite		
	CBM		
	Non	Oui	
	NBM		
	Non	Oui	Non
1	0,3		
2	3,9	1,3	
3	4,9	5,54	0,33
4	1,3	16,3	1,95
5	11	10,4	3,58
6	0,3	6,51	2,28
7		0,65	0,98
8	0,7	1,95	0,98
9	1,3	0,98	0,33
10		3,91	
11		9,45	2,61
13		6,51	

En ce qui concerne les prédictions, dans les articles examinés, il est observé qu'avec les modèles qui intègrent BM, les auteurs ont tendance à ne pas présenter de prédictions. Inversement, les modèles qui présentent des prédictions sont ceux qui ont tendance à moins incorporer explicitement BM (Tableau 6).

## DISCUSSION

### Microorganismes et cycles C et N

Le nombre de modèles publiés depuis 2010 est similaire à celui trouvé par Manzoni et Porporato (2009) et semble assez stable comme le montrent aussi Campbell et Paustian (2015). Notre étude recense 74 publications comme celle de 2009 avec seulement 22 % des mêmes modèles utilisés dans les deux études. Parmi les 3 modèles les plus référencés, RothC et Momos intègrent la BM en lui donnant (Momos) ou non (RothC) un rôle fonctionnel, Century ne l'intègre pas explicitement.

L'incorporation explicite de BM a également augmenté ces dernières années. Manzoni et Porporato (2009) rapportaient qu'environ 57 % des références examinées incluaient au moins un compartiment BM, depuis 2010 le pourcentage est passé à 76,5 %. Selon divers auteurs, l'incorporation des microorganismes génère une meilleure explication prédictive de la variabilité des résultats, ainsi qu'une réponse plus solide face aux scénarii de changement climatique (Wieder *et al.*, 2015).

Il existe aussi des controverses sur l'incorporation de microorganismes dans les modèles et des évaluations de l'effet du changement climatique sur les processus de décomposition sont nécessaires. Quel sera l'effet de l'adaptation sur l'efficacité de ces microorganismes ? Quels groupes microbiens vont prévaloir dans le sol (Wieder *et al.*, 2013) ? Comment mieux lier les fluctuations des cycles C et N à long terme aux fluctuations microbiennes à très court terme (Fujita *et al.*, 2014) ? Les microorganismes peuvent-ils générer des oscillations irréalistes à des perturbations rapides de l'environnement (Hararuk *et al.*, 2015) ? Cependant, ces préoccupations ne sont guère étayées par des données actuellement.

### Biodiversité du sol et cycles C et N

Les communautés microbiennes interagissent non seulement avec leur environnement le plus proche, mais aussi avec d'autres organismes du sol c'est pourquoi différentes investigations mettent en évidence le rôle actif des microbes au côté ou à l'intérieur de ces organismes (Blanchart *et al.*, 2009 ; Pennanen *et al.*, 2019).

En ce sens, on observe que seuls les modèles d'écosystème T&C-BG (Fatichi *et al.*, 2019) et Momos (Kherif *et al.*, 2021) intègrent ce type de relation. Cependant le processus évolutif

**Tableau 5** - Equations les plus utilisées (%) dans les modèles présentant explicitement ou non le compartiment BM. CBM est le carbone de la biomasse microbienne, NBM est l'azote de la biomasse microbienne.

**Table 5** - Percentage (%) between the explicit presence or not of the BM compartment and the equations used. carbon of the microbial biomass CBM and nitrogen of the microbial biomass NBM.

Équation	Biomasse microbienne explicite		
	CBM		
	Non	Oui	
	NBM		
	Non	Oui	Non
Arrhenius		1,6	0,6
Arrhenius/Michaelis–Menten		1,9	0,3
Approximation des équilibres chimiques		1,3	
Réactions enzyme-substrat		1	
Premier ordre	20,5	36,2	9,1
Second ordre		0,3	
Linéaire	0,6		
Logistique		1,3	
Michaelis–Menten	1,3	19,2	2,9
Monod		1	
Multiplicative	0,6		
Régressive	0,3		

de leurs propositions a été différent. Ecosystem T&C-BG part d'un modèle de végétation et d'eau où d'autres sous-modèles ont ensuite été intégrés, dont celui lié à la biomasse microbienne (Faticchi *et al.*, 2019). Au contraire, MOMOS intègre la biomasse microbienne comme premier lien avec l'écologie fonctionnelle des transformations, pour incorporer ultérieurement d'autres composantes de l'écosystème comme la macrofaune.

D'autres modèles intègrent également des compartiments microbiens, mais qui agissent plutôt comme de simples réservoirs organiques à l'écologie fonctionnelle pas vraiment définie. Différents auteurs proposent maintenant d'examiner le sol plus en détail pour obtenir une meilleure image des propriétés microbiennes, de leurs interactions, de leurs biomasses et de leurs activités à une échelle pertinente pour les microbes, permettant des réponses au niveau de l'écosystème (Baldrian, 2019; Kherif *et al.*, 2021).

Parmi les propriétés microbiennes se trouve celle liée aux caractéristiques des substrats à transformer, qui se reflète généralement en fonction de leur rapport C/N. Les substrats à C/N

**Tableau 6** - Pourcentage (%) de modèles présentant une prédiction en relation avec la présence explicite ou non du compartiment BM.

**Table 6** - Percentage (%) of models presenting a prediction in relation to the explicit presence or not of the BM compartment.

Prédictions	Biomasse microbienne explicite (CBM)	
	Non	Oui
Non	13,7	47,8
Oui	9,8	28,7

élevé, tels que les plantes ligneuses, se dégradent moins rapidement que les substrats à faible C/N, les vitesses de transformation des substrats étant liées au besoin en azote des microorganismes. Il existe cependant peu de modèles qui intègrent la simulation de NBM en interaction avec N minéral. L'échange entre les BM et ces formes d'azote minéral disponible pourrait être envisagé par deux voies possibles. La première voie utilise l'hypothèse d'un seuil constant de C/N de BM (homéostasie microbienne), un C/N microbien au-dessus du seuil conduisant à une immobilisation microbienne d'azote minéral, un C/N inférieur provoquant la minéralisation microbienne de l'azote organique. La seconde voie est de considérer un seuil variable du C/N microbien. Il refléterait mieux l'activité mycélienne au début de la décomposition des ligneux suivie par l'activité bactérienne par la suite. Cette deuxième voie induit le risque d'une perte de parcimonie dans le paramétrage du modèle, le seuil variable C/N nécessite au minimum (variation linéaire) un paramètre de plus que le seuil constant (Pansu *et al.*, 2018).

## Biodiversité des sols et parcimonie des équations prédictives

La complexité du modèle doit être basée sur le principe de parcimonie encore appelé rasoir d'Ockham (Gao *et al.*, 2020). Parmi les modèles qui ajustent les flux de façon acceptable, et même avec des ajustements tous statistiquement parfaits, celui qui nécessite le moins de paramètres sera retenu, ceci correspondant également aux critères d'Akaike. RothC, Century et Momos présentent le même nombre de compartiments, cependant ils utilisent un nombre différent de paramètres, dix, treize et sept respectivement. Momos s'avère le plus parcimonieux pour modéliser l'évolution des MOS (Pansu *et al.*, 2009).

La littérature scientifique montre l'effort important porté sur la cinétique d'évolution des formes du C et N dans le sol. Dans la plupart des cas, chaque compartiment proposé par les différents modèles regroupe des composés qui partagent un temps de séjour moyen similaire (Menichetti *et al.*, 2016) lié à sa vitesse de décomposition  $k$  (Davidson et Janssens, 2006). Par exemple, les modèles RothC et Century (Mondini *et al.*, 2017; Zhang *et al.*

*al.*, 2018) utilisent des équations du premier ordre pour tous les flux, avec un flux respiratoire proportionnel à BM. Au contraire, le modèle Momos intègre des équations du premier ordre pour la plupart des flux avec une équation du second ordre pour la respiration microbienne, indiquant que l'activité des microorganismes varie en même temps que leur biomasse (Pansu *et al.*, 2010, 2014). Cette équation pourrait générer des réponses chaotiques du modèle, mais des analyses mathématiques montrent sa bonne adaptation à différentes conditions environnementales en évitant les risques de chaos (Hammoudi *et al.*, 2015, 2017 ; Hammoudi et Iosifescu, 2018).

## Cinétiques et environnement

Les modèles intègrent un ajustement de la vitesse des processus de transformation de la MOS sous l'effet de différents facteurs environnementaux climatiques, chimiques et physiques du sol (Müller et Höper, 2004). La régulation par l'effet température est présente dans la plupart des modèles, c'est un facteur important dans la dynamique de la MOS (Dessureault-Rompré *et al.*, 2010) qui affecte directement l'activité des microorganismes et indirectement l'humidité du sol et la quantité et la qualité des restitutions organiques de la photosynthèse qui entrent dans le processus de décomposition (Luo et Zhou, 2006).

Parmi les processus d'évolution des taux de transformation de la MOS, l'un des plus discutés dans les modèles correspond à l'effet "priming" (Bernard *et al.*, 2022 ; Craine et Gelderman, 2011 ; Kuzyakov, 2010). Celui-ci correspond à une augmentation de la décomposition de la MOS due à l'entrée d'un substrat labile ayant une très faible teneur en N ou n'en contenant pas. Dans ce cas, selon l'hypothèse *nutrient mining*, les microorganismes obtiennent de la MOS le N nécessaire aux processus de transformation.

Au cours des dernières décennies, cet effet d'amorçage était basé uniquement sur le besoin de N par les microorganismes ; cependant, ces dernières années, il a été déterminé que cette stimulation de la décomposition de la MOS peut également être due à d'autres éléments requis par les microorganismes lorsqu'ils décomposent des substrats riches en énergie (Xiao *et al.*, 2015). Pourtant, bien que ce mécanisme dans les processus de transformation de la MOS soit recommandé par environ 30 % des auteurs (Huang *et al.*, 2021 ; Kyker-Snowman *et al.*, 2020), seul un petit groupe l'intègre dans les modèles, moins de 5 % selon Woolf *et al.* (2019). Ceci montre la nécessité de mieux comprendre ce type d'effet sur les microorganismes et comment les modèles peuvent l'introduire.

## CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Pouvoir décrire tous les processus de transformation de la MOS est complexe, cette étude nous permet d'en appréhender l'importance par le grand nombre de modèles qui simulent l'évolution du C et N du sol. Elle permet aussi de comparer l'incorporation des microorganismes de manière plus ou moins explicite et fonctionnelle dans ces modèles. Cependant, la différence de fonctionnement des groupes fonctionnels bactériens et mycéliens, ainsi que l'effet de la mésosfaune et de la macrofaune, sont peu référencés dans les modèles. Ceci provient peut-être de la complexité nécessairement croissante des simulations qui éloigne de la parcimonie liée aux paramètres des systèmes d'équations.

L'étude des communautés basée sur des traits fonctionnels est sans doute une voie pour faciliter la prise en compte de la variabilité des fonctions microbiennes sans augmenter autant le nombre de paramètres, par exemple une non homéostasie de la BM pourrait traduire son évolution depuis une biomasse mycélienne majoritaire vers une biomasse plus bactérienne.

Il reste aussi à modéliser les relations entre BM et d'autres éléments nécessaires à la croissance des plantes, en premier lieu le phosphore déjà pris en compte dans le modèle Century.

L'hétérogénéité constatée dans cette étude au niveau des paramètres évalués (incorporation explicite de microorganismes, nombre de compartiments, lieux et besoins où les modèles se sont développés, entre autres), montre la spécificité de chaque modèle à des conditions particulières. Ceci ne permet pas de générer une inférence d'évolution basée sur la seule synthèse des modèles existants, le nombre et la définition de leurs compartiments et la parcimonie des équations proposées. La modélisation ouvre pourtant tout un éventail de possibilités pour prédire les cycles biogéochimiques en relation avec une gestion agricole et forestière plus respectueuse de l'environnement et son effet sur l'atténuation du réchauffement climatique de la planète.

## REMERCIEMENTS

Cet article est une contribution au programme européen DiVicia (Numéro de référence: 2019-SECTION2-9): Utilisation et gestion des espèces de *Vicia* pour la durabilité et la résilience dans les systèmes agricoles basés sur la biodiversité.

## BIBLIOGRAPHIE

- Abramoff R., Xu X., Hartman M., O'Brien S., Feng W., Davidson E., Finzi A., Moorhead D., Schimel S., Torn M., Mayes M., 2017a - The Millennial model: in search of measurable pools and transformations for modeling soil carbon in the new century. *Biogeochemistry*. 137(1-2), 51-71. doi:10.1007/s10533-017-0409-7
- Abramoff R.Z., Davidson E.A., Finzi A.C., 2017b - A parsimonious modular approach to building a mechanistic belowground carbon and nitrogen model, *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 122, 2418–2434, doi:10.1002/2017JG003796

- Abs E., Saleska S., Ferrière R, 2019 - Microbial evolution reshapes soil carbon feedbacks to climate change. *bioRxiv*. doi:10.1101/641399
- Abs E., Leman H., Ferrière R.A, 2020 - Multi-scale eco-evolutionary model of cooperation reveals how microbial adaptation influences soil decomposition. *Commun. Biol.*, 3, 520. doi:10.1038/s42003-020-01198-4
- Atzali S.F., Azad B., Golabi M.H., Francaviglia R, 2019 - Using RothC Model to Simulate Soil Organic Carbon Stocks under Different Climate Change Scenarios for the Rangelands of the Arid Regions of Southern Iran. *Water*, 11, 2107. doi:10.3390/w11102107
- Almulqu A., Boonyanuphap J, 2017 - Dynamic simulation of carbon stocks in tropical lowland savanna in East Nusa Tenggara, Indonesia. *Naresuan University Journal: Science And Technology (NUJST)*, 25(4), 51-68.
- Ahrens B., Reichstein M., Borken W., Muhr J., Trumbore S.E., Wutzler T, 2014 - Bayesian calibration of a soil organic carbon model using  $\Delta^{14}\text{C}$  measurements of soil organic carbon and heterotrophic respiration as joint constraints, *Biogeosciences*, 11, 2147–2168, doi:10.5194/bg-11-2147-2014
- Ahrens B., Braakhekke M.C., Guggenberger G., Schrumpf M., Reichstein M, 2015 - Contribution of sorption, DOC transport and microbial interactions to the  $^{14}\text{C}$  age of a soil organic carbon profile: Insights from a calibrated process model. *Soil Biol. Biochem.*, 88, 390-402, doi:10.1016/j.soilbio.2015.06.008
- Aitkenhead M.J., Albanito F., Jones M.B., Black H.I.J, 2011 - Development and testing of a process-based model (MOSES) for simulating soil processes, functions and ecosystem services. *Ecol. Modell.*, 222(20-22), 3795-3810. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.09.014
- Albers A., Avadí A., Benoist A., Collet P., Hélias A, 2020) Modelling dynamic soil organic carbon flows of annual and perennial energy crops to inform energy-transport policy scenarios in France. *Sci Total Environ.* 20 718:135278. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.135278
- Allison S.D, 2012 - A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecol Lett*, 15: 1058-1070. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x
- Allison S.D, 2014 - Modeling adaptation of carbon use efficiency in microbial communities. *Front. Microbiol.*, 5:571. doi:10.3389/fmicb.2014.00571
- Allison S.D., Wallenstein M.D., Bradford M.A, 2010 - Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nat. Geosci.*, 3(5), 336-340. doi:10.1038/ngeo846
- Baldrian P, 2019 - The known and the unknown in soil microbial ecology, *FEMS Microbiol. Ecol.*, 95(2), fiz005, doi:10.1093/femsec/fiz005
- Barančíková G., Halás J., Gutteková M., Makovníková J., Nováková M., Skalský R., Tarasovičová Z, 2010 - Application of RothC model to predict soil organic carbon stock on agricultural soils of Slovakia. *Soil Water Res.*, 5: 1-9. doi:10.17221/23/2009-SWR
- Basso B., Gargiulo O., Paustian K., Robertson G.P., Porter C., Grace P.R., Jones J.W, 2011 - Procedures for Initializing Soil Organic Carbon Pools in the DSSAT-CENTURY Model for Agricultural Systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 75: 69-78. doi:10.2136/sssaj2010.0115
- Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin F., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Marsden C., Pierre-Alain Maron (2022) What is the Priming effect, how is it generated and how will it impact soil carbon sequestration in a future submitted to global change? *Funct. Ecol.*, sous presse
- Bista P., Machado S., Ghimire R., Del Grosso S.J., Reyes-Fox M, 2016 - Simulating Soil Organic Carbon in a Wheat-Fallow System Using the Daycent Model. *Agron. J.*, 108: 2554-2565. doi:10.2134/agronj2016.04.0202
- Blanchart E., Marilieu N., Chotte J.L., Drogoul A., Perrier E., Cambier C.H, 2009 - SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *Eur. J. Soil Sci.* 60(1), 13-21. doi: 10.1111/j.1365-2389.2008.01091.x
- Bleuler M., Farina R., Francaviglia R., di Bene C., Napoli R., Marchetti A, 2017 - Modelling the impacts of different carbon sources on the soil organic carbon stock and CO<sub>2</sub> emissions in the Foggia province (Southern Italy). *Agric. Syst.*, 157, 258-268. doi:10.1016/j.agry.2017.07.017
- Bolinder M.A., Kätterer T., Andrén O., Parent L.E, 2012) Estimating carbon inputs to soil in forage-based crop rotations and modeling the effects on soil carbon dynamics in a Swedish long-term field experiment. *Can. J. Soil Sci.*, 92(6): 821-833. doi:10.4141/cjss2012-036
- Bosco S., Di Bene C., Galli M., Remorini D., Massai R., Bonari E, 2013 - Soil organic matter accounting in the carbon footprint analysis of the wine chain. *Int. J. Life Cycle Assess.*, 18(5), 973-989. doi: 10.1007/s11367-013-0567-3
- Bortolon E.S.O., Mielniczuk J., Tornquist C.G., Lopes F., Bergamaschi H, 2011 - Validation of the Century model to estimate the impact of agriculture on soil organic carbon in Southern Brazil. *Geoderma*, 167, 156-166. doi:10.1016/j.geoderma.2011.08.008.
- Braakhekke M.C., Beer C., Schrumpf M., Ekici A., Ahrens B., Hoosbeek M.R., Kabat P., Reichstein M, 2014 - The use of radiocarbon to constrain current and future soil organic matter turnover and transport in a temperate forest. *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 119(3), 372-391, doi:10.1002/2013JG002420.
- Bradley J.A., Anesio A.M., Singarayer J.S., Heath M.R., Arndt S, 2015 - SHIMMER (1.0): a novel mathematical model for microbial and biogeochemical dynamics in glacier forefield ecosystems, *Geosci. Model Dev.*, 8, 3441–3470, doi:10.5194/gmd-8-3441-2015
- Brandani C.B., Abbruzzini T.F., Williams S., Easter M., Pellegrino Cerri C.E., Paustian K, 2015 - Simulation of management and soil interactions impacting SOC dynamics in sugarcane using the CENTURY Model. *Glob. Change Biol. Bioenergy*, 7: 646–657. doi:10.1111/gcbb.12175
- Brangari A.C., Manzoni S., Rousk J, 2020 - A soil microbial model to analyze decoupled microbial growth and respiration during soil drying and rewetting. *Soil Biol. Biochem.*, 148, 107871. doi:10.1016/j.soilbio.2020.107871
- Buchkowski R.W., Schmitz O.J., Bradford M.A, 2015 - Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil carbon and nitrogen cycling. *Ecology*, 96(4), 1139-1149. doi:10.1890/14-1327.1
- Buyse P., Aubinet M, 2010 - La respiration hétérotrophe dans les sols agricoles : description des facteurs importants et comparaison de modèles semi-mécanistes existants. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 14(4):707–717. <http://hdl.handle.net/2268/81459>
- Caddeo A., Marras S., Sallustio L., Spano D., Sirca C, 2019 - Soil organic carbon in Italian forests and agroecosystems: Estimating current stock and future changes with a spatial modelling approach. *Agric. For. Meteorol.*, 278, 107654. doi:10.1016/j.agrformet.2019.107654
- Cagnarini C., Renella G., Mayer J., Hirte J., Schulin R., Costerousse B., Della A.M., Orlandini S., Menichetti L, 2019 - Multi-objective calibration of RothC using measured carbon stocks and auxiliary data of a long-term experiment in Switzerland. *Eur. J. Soil Sci.*, 70(4), 819-832. doi:10.1111/ejss.12802
- Camino-Serrano M., Guenet B., Luyssaert S., Ciais P., Bastrikov V., Vos B.D., Gielen B., Gleixner G., Jornet-Puig A., Kaiser K., Kothawala D., Lauerwald R., Peñuelas J., Schrumpf M., Vicca S., Vuichard N., Walmsley D., Janssens I.A, 2018 - ORCHIDEE-SOM: modeling soil organic carbon (SOC) and dissolved organic carbon (DOC) dynamics along vertical soil profiles in Europe. *Geosci. Model Dev.*, 11(3), 937-957. doi:10.5194/gmd-11-937-2018
- Camino-Serrano M., Tifafi M., Balesdent J., Hatté C., Peñuelas J., Cornu S., Guenet B, 2019 - Including stable carbon isotopes to evaluate the dynamics of soil carbon in the land-surface model ORCHIDEE. *J. Adv. Model. Earth Sy.*, 11. doi:10.1029/2018MS001392
- Campbell E.E., Parton W.J., Soong J.L., Paustian K., Hobbs N.T., Cotrufo M.F, 2016 - Using litter chemistry controls on microbial processes to partition litter carbon fluxes with the Litter Decomposition and Leaching (LIDEL) model. *Soil Biol. Biochem.*, 100, 160-174. doi:10.1016/j.soilbio.2016.06.007

- Campbell E.E., Paustian K, 2015 - Current developments in soil organic matter modeling and the expansion of model applications: a review. *Environ. Res. Lett.*, 10(12), 123004. doi:10.1088/1748-9326/10/12/123004
- Carbone M.S., Richardson A.D., Chen M., Davidson E.A., Hughes H., Savage K.E., Hollinger D.Y, 2016 - Constrained partitioning of autotrophic and heterotrophic respiration reduces model uncertainties of forest ecosystem carbon fluxes but not stocks. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(9), 2476-2492. doi:10.1002/2016JG003386
- Cardinael R., Eglin T., Guenet B., Neill C., Houot S., Chenu C, 2015 - Is priming effect a significant process for long-term SOC dynamics? Analysis of a 52-years old experiment. *Biogeochemistry*, 123(1), 203-219. doi: 10.1007/s10533-014-0063-2
- Cayuela M.L., Sinicco T., Mondini C, 2009 - Mineralization dynamics and biochemical properties during initial decomposition of plant and animal residues in soil. *Appl. Soil Ecol.*, 41:118-127. doi:10.1016/j.apsoil.2008.10.001
- Cerriotti G., Tang F.H.M., Maggi F, 2020 - Similarities and differences in the sensitivity of soil organic matter (SOM) dynamics to biogeochemical parameters for different vegetation inputs and climates. *Stoch. Environ. Res. Risk Assess.*, 34(12), 2229-2244. doi:10.1007/s00477-020-01868-z
- Chalhoub M., Garnier P., Coquet Y., Mary B., Lafolie F., Houot S, 2013 - Increased nitrogen availability in soil after repeated compost applications: Use of the PASTIS model to separate short and long-term effects. *Soil Biol. Biochem.*, 65, 144-157. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.05.023
- Chen Y., Chen J., Luo Y, 2019 - Data-driven ENZYme (DENZY) model represents soil organic carbon dynamics in forests impacted by nitrogen deposition. *Soil Biol. Biochem.*, 138, 107575. doi:10.1016/j.soilbio.2019.107575
- Clivot H., Mouny J.C., Duparque A., Dinh J.L., Denoroy P., Houot S., Vertés F., Trochard R., Bouthier A., Sagot S., Mary B, 2019 - Modeling soil organic carbon evolution in long-term arable experiments with AMG model. *Environ. Model. Softw.*, 118, 99-113. doi:10.1016/j.envsoft.2019.04.004
- Cong R., Wang X., Xu M., Ogle S.M., Parton W.J, 2014 - Evaluation of the CENTURY Model Using Long-Term Fertilization Trials under Corn-Wheat Cropping Systems in the Typical Croplands of China. *PLoS ONE*, 9(4): e95142. doi:10.1371/journal.pone.0095142
- Craine J., Gelderman T, 2011 - Soil moisture controls on temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition for a mesic grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 43(2): 455-457. doi:10.1016/j.soilbio.2010.10.011
- Davidson E.A., Janssens I, 2006 - Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440:165-173. doi:10.1038/nature04514
- De Bruijn A.M., Butterbach-Bahl K, 2010 - Linking carbon and nitrogen mineralization with microbial responses to substrate availability—the DECONIT model. *Plant Soil*, 328(1), 271-290. doi:10.1007/s11104-009-0108-9
- Dechow R., Franko U., Kätterer T., Kolbe H, 2019 - Evaluation of the RothC model as a prognostic tool for the prediction of SOC trends in response to management practices on arable land. *Geoderma*, 337, 463-478. doi:10.1016/j.geoderma.2018.10.001
- Del Grosso S.J., Gollany H.T., Reyes-Fox M, 2016 - Simulating soil organic carbon stock changes in agroecosystems using CQESTR, DayCent, and IPCC Tier 1 methods. Synthesis and modeling of greenhouse gas emissions and carbon storage in agricultural and forest systems to guide mitigation and adaptation, 6, 89-110. doi:10.2134/advagriscystmodel6.2013.0001.5
- Dessureault-Rompré J., Zebarth B.J., Georgallas A., Burton D.L., Grant C.A., Drury C.F, 2010 - Temperature dependence of soil nitrogen mineralization rate: comparison of mathematical models, reference temperatures and origin of the soils. *Geoderma*, 157:97-108. doi:10.1016/j.geoderma.2010.04.001
- Dilly O, 2001 - Microbial respiratory quotient during basal metabolism and after glucose amendment in soils and litter. *Soil Biol. Biochem.*, 33:117-127. doi:10.1016/S0038-0717(00)00123-1
- Dimassi B., Guenet B., Saby N.P., Munoz F., Bardy M., Millet F., Martin M.P, 2018 - The impacts of CENTURY model initialization scenarios on soil organic carbon dynamics simulation in French long-term experiments. *Geoderma*, 311, 25-36. doi:10.1016/j.geoderma.2017.09.038
- Dwivedi D., Riley W.J., Torn M.S., Spycher N., Maggi F., Tang J.Y, 2017 - Mineral properties, microbes, transport, and plant-input profiles control vertical distribution and age of soil carbon stocks. *Soil Biol. Biochem.*, 107, 244-259. doi:10.1016/j.soilbio.2016.12.019
- Fan X., Gao D., Zhao C., Wang C., Qu Y., Zhang J., Bai E, 2021 - Improved model simulation of soil carbon cycling by representing the microbially derived organic carbon pool. *The ISME J.*, 1-16. doi:10.1038/s41396-021-00914-0
- Farina R., Coleman K., Whitmore A.P, 2013 - Modification of the RothC model for simulations of soil organic C dynamics in dryland regions. *Geoderma*, 200, 18-30. doi:10.1016/j.geoderma.2013.01.021
- Farina R., Marchetti A., Francaviglia R., Napoli R., Di Bene C, 2017 - Modeling regional soil C stocks and CO2 emissions under Mediterranean cropping systems and soil types. *Agric., Ecosyst. Environ.*, 238, 128-141. doi:10.1016/j.agee.2016.08.015
- Fatichi S., Manzoni S., Or D., Paschalis A, 2019 - A mechanistic model of microbially mediated soil biogeochemical processes: a reality check. *Global Biogeochem. Cycles*, 33(6), 620-648. doi:10.1029/2018GB006077
- Francaviglia R., Baffi C., Nassisi A.L., Cassinari C., Farina R, 2013 - Use of the "RothC" model to simulate soil organic carbon dynamics on a silty-loam inceptisol in northern Italy under different fertilization practices. *EQA*, 11, 17-28. doi:10.6092/issn.2281-4485/4085
- Francaviglia R., Coleman K., Whitmore A.P., Doro L., Urracci G., Rubino M., Ledda L, 2012 - Changes in soil organic carbon and climate change—Application of the RothC model in agro-silvo-pastoral Mediterranean systems. *Agric. Syst.*, 112, 48-54. doi:10.1016/j.agsy.2012.07.001
- Franko U., Merbach I, 2017 - Modelling soil organic matter dynamics on a bare fallow Chernozem soil in Central Germany. *Geoderma*, 303, 93-98. doi:10.1016/j.geoderma.2017.05.013
- Franko U., Spiegel H, 2016 - Modeling soil organic carbon dynamics in an Austrian long-term tillage field experiment. *Soil Tillage Res.*, 156, 83-90. doi:10.1016/j.still.2015.10.003
- Fujita Y., Witte J.P.M., van Bodegom P.M, 2014 - Incorporating microbial ecology concepts into global soil mineralization models to improve predictions of carbon and nitrogen fluxes. *Global Biogeochem. Cycles*, 28, 223-238. doi:10.1002/2013GB004595.
- Gao J., Mikutta R., Jansen, B., Guggenberger G., Vogel C., Kalbitz K, 2020 - The multilayer model of soil mineral-organic interfaces—a review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 183: 27-41. doi:10.1002/jpln.201900530
- Georgiou K., Abramoff R.Z., Harte J., Riley W.J., Torn M.S, 2017 - Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations. *Nature Communications*, 8(1), 1-10. doi:10.1038/s41467-017-01116-z
- German D.P., Marcelo K.R., Stone M.M., Allison S.D, 2012 - The Michaelis-Menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study. *Glob. Chang. Biol.*, 18(4), 1468-1479. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02615.x
- Glanville H.C., Hill P.W., Schnepf A., Oberger E., Jones D.L, 2016 - Combined use of empirical data and mathematical modelling to better estimate the microbial turnover of isotopically labelled carbon substrates in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 94, 154-168. doi:10.1016/j.soilbio.2015.11.016
- Gollany H.T, 2016 - CQESTR simulation of dryland agroecosystem soil organic carbon changes under climate change scenarios. Synthesis and Modeling of Greenhouse Gas Emissions and Carbon Storage in Agricultural and Forest Systems to Guide Mitigation and Adaptation. *Advances in Agricultural*, 59-87. doi:10.2134/advagriscystmodel6.2013.0004
- Gollany H.T., Novak J.M., Liang Y., Albrecht S.L., Rickman R.W., Follett R.F., Wilhelm W.W., Hunt P.G, 2010 - Simulating soil organic carbon dynamics

- with residue removal using the CQESTR model. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 74(2), 372-383. doi:10.2136/sssaj2009.0086
- Gollany H.T., Fortuna A.M., Samuel M.K., Young F.L., Pan W.L., Pecharko M., 2013 - Soil organic carbon accretion vs. sequestration using physico-chemical fractionation and CQESTR simulation. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 77(2), 618-629. doi:10.2136/sssaj2012.0303
- Gollany H.T., Elnaggar A.A., 2017 - Simulating soil organic carbon changes across toposequences under dryland agriculture using CQESTR. *Ecol. Model.*, 355, 97-104. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.03.024
- González Hidalgo M., 2018 - Simulación de la dinámica del carbono orgánico del suelo frente al cambio climático en Matanzas. *Revista Ingeniería Agrícola*, 6(3), 54-59.
- González Molina L., Etchevers Barra J.D., Paz Pellat F., Carrillo Anzures F., Acosta Mireles M., Báez Pérez A., 2016 - Desempeño del modelo Rothc-26.3 a nivel de parcela en México. *Terra Latinoamericana*, 34(3), 357-366.
- González Molina L., Acosta Mireles M., Carrillo Anzures F., Báez Pérez A., González Camacho J.M., 2014 - Cambios de carbono orgánico del suelo bajo escenarios de cambio de uso de suelo en México. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 5(7), 1275-1285.
- González Molina L., Mireles M.A., Anzures F.C., Sánchez A.R., 2018 - Simulación de los cambios de carbono orgánico del suelo en especies tropicales arbóreas con el modelo RothC 26.3. *Interciencia*, 43(4), 269-274.
- Gurung R.B., Ogle S.M., Breidt F.J., Williams S.A., Parton W.J., 2020 - Bayesian calibration of the DayCent ecosystem model to simulate soil organic carbon dynamics and reduce model uncertainty. *Geoderma*, 376, 114529. doi:10.1016/j.geoderma.2020.114529
- Hagerty S.B., Allison S.D., Schimel J.P., 2018 - Evaluating soil microbial carbon use efficiency explicitly as a function of cellular processes: implications for measurements and models. *Biogeochemistry*, 140(3), 269-283. doi:10.1007/s10533-018-0489-z(0123456789)
- Hammoudi A., Iosifescu O., Bernoux M., 2015 - Mathematical Analysis of a Nonlinear Model of Soil Carbon Dynamics. *Differ. Equ. Dyn. Syst.*, 23(4), 453-466. doi:10.1007/s12591-014-0227-5
- Hammoudi A., Iosifescu O., Bernoux M., 2017 - Mathematical analysis of a spatially distributed soil carbon dynamics model. *Anal. Appl.*, 15(06), 771-793. doi:10.1142/S0219530516500081.
- Hammoudi A., Iosifescu O., 2018 - Mathematical Analysis of a Chemotaxis-Type Model of Soil Carbon Dynamic. *Chinese Ann. Math.*, 39: 253-280. doi:10.1007/s11401-018-1063-7.
- Hararuk O., Smith M.J., Luo Y., 2015 - Microbial models with data-driven parameters predict stronger soil carbon responses to climate change. *Glob Change Biol*, 21: 2439-2453. doi:10.1111/gcb.12827.
- He Y., Zhuang Q., Harden J.W., McGuire A.D., Fan Z., Liu Y., Wickland K.P., 2014 - The implications of microbial and substrate limitation for the fates of carbon in different organic soil horizon types of boreal forest ecosystems: a mechanistically based model analysis. *Biogeosciences*, 11(16), 4477-4491. doi:10.5194/bg-11-4477-2014
- He Y., Yang J., Zhuang Q., Harden J.W., McGuire A.D., Liu Y., Wang G., Gu L., 2015) Incorporating microbial dormancy dynamics into soil decomposition models to improve quantification of soil carbon dynamics of northern temperate forests. *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 120, 2596-2611, doi:10.1002/2015JG003130
- He L., Lipson D. A., Mazza Rodrigues J.L., Mayes M., Björk R.G., Glaser B., Thornton P., Xu X., 2021a - Dynamics of Fungal and Bacterial Biomass Carbon in Natural Ecosystems: Site-Level Applications of the CLM-Microbe Model. *J. Adv. Model. Earth Syst.*, 13(2), e2020MS002283. doi:10.1029/2020MS002283
- He L., Lai C.T., Mayes M.A., Murayama S., Xu X., 2021b. Microbial seasonality promotes soil respiratory carbon emission in natural ecosystems: A modeling study. *Glob. Chang. Biol.*, 28. 3035-3051doi:10.1111/gcb.15627
- Heikkinen J., Kurganova I., de Gerenyu V.L., Palosuo T., Regina K., 2014 - Changes in soil carbon stock after cropland conversion to grassland in Russian temperate zone: measurements versus model simulation. *Nutr. Cycl. agroecosystems*, 98(1), 97-106. doi:10.1007/s10705-014-9599-8
- Herbst M., Welp G., Macdonald A., Jate M., Hädicke A., Scherer H., Gaiser T., Herrmann F., Amelung W., Vanderborght J., 2018 - Correspondence of measured soil carbon fractions and RothC pools for equilibrium and non-equilibrium states. *Geoderma*, 314, 37-46. doi:10.1016/j.geoderma.2017.10.047
- Huang Y., Guenet B., Ciais P., Janssens I.A., Soong J.L., Wang Y., Goll D., Blagodatskaya E., Huang Y., 2018 - ORCHIMIC (v1. 0), a microbe-mediated model for soil organic matter decomposition. *Geosci. Model Dev.*, 11(6), 2111-2138. doi:10.5194/gmd-11-2111-2018
- Huang Y., Guenet B., Wang Y.L., Ciais P., 2021 - Global simulation and evaluation of soil organic matter and microbial carbon and nitrogen stocks using the microbial decomposition model ORCHIMIC v2. 0. *Global Biogeochem. Cycles*, e2020GB006836. doi:10.1029/2020GB006836
- Hyvönen R., Olsson B.A., Ågren G.I., 2012 - Dynamics of soil C, N and Ca in four Swedish forests after removal of tops, branches and stumps as predicted by the Q model. *Scand. J. For. Res.*, 27(8), 774-786., doi:10.1080/02827581.2012.727025
- Ibrahim H., Gaieb S., Brahim N., Blavet D., Van den Meersche K., Pansu M., 2021 - Modelling the Organic Evolution of a Mediterranean Limestone Soil under Usual Cropping of Durum Wheat and Faba Bean. *Agronomy*, 11(9): 1688. doi:10.3390/agronomy
- Ibrahim H., Hatira A., Pansu M., 2013 - Modelling the functional role of microorganisms in the daily exchanges of carbon between atmosphere, plants and soil. *Procedia Environ. Sci.*, 19, 96-105. doi:10.1016/j.proenv.2013.06.011
- Ibrahim H., Pansu M., Blavet D., Hatira A., McDonald P., Bernoux M., Devron J.J., 2016 - Modelling the continuous exchange of carbon between living organisms, the soil and the atmosphere. *Plant soil*, 398(1-2), 381-397. doi:10.1007/s11104-015-2665-4
- Incerti G., Bonanomi G., Giannino F., Carteni F., Spaccini R., Mazzei P., Piccolo A., Mazzoleni S., 2017 - OMDY: a new model of organic matter decomposition based on biomolecular content as assessed by 13 C-CPMAS-NMR. *Plant Soil*, 411(1-2), 377-394. doi:10.1007/s11104-016-3039-2
- Jebari A., Del Prado A., Pardo G., Martín Rodríguez A., Álvaro-Fuentes J., 2018 - Modeling regional effects of climate change on soil organic carbon in Spain. *J. Environ. Qual.*, 47, 644-653. doi:10.2134/jeq2017.07.0294
- Jian S., Li J., Wang G., Kluber L.A., Schadt C.W., Liang J., Mayes M.A., 2020 - Multi-year incubation experiments boost confidence in model projections of long-term soil carbon dynamics. *Nat. commun.*, 11(1), 1-9. doi:10.1038/s41467-020-19428-y
- Kemarian A.R., Stöckle C.O., 2010 - C-Farm: A simple model to evaluate the carbon balance of soil profiles. *Eur. J. Agron.*, 32(1), 22-29. doi:10.1016/j.eja.2009.08.003
- Khalil M.I., Fornara D.A., Osborne B., 2020 - Simulation and validation of long-term changes in soil organic carbon under permanent grassland using the DNDC model. *Geoderma*, 361, 114014. doi:10.1016/j.geoderma.2019.114014
- Kherif O., Keskes M.I., Pansu M., Ouaret W., Rebouh Y.N., Dokukin P., Kucher D., Latati M., 2021 - Agroecological modeling of nitrogen and carbon transfers between decomposer microorganisms, plant symbionts, soil and atmosphere in an intercropping system. *Ecol. Modell.*, 440: 109390. doi:10.1016/j.ecolmodel.2020.109390
- Klump K., Coleman K., Dondini M., Goulding K., Hastings A., Jones M.B., Leifeld L., Osborne B., Saunders M., Scott T., Teh Y. A., Smith P., 2016 - Soil organic carbon (SOC) equilibrium and model initialisation methods: an application to the Rothamsted carbon (RothC) model. *Environ. Model. Assess.*, 22(3), 215-229. doi:10.1007/s10666-016-9536-0

- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E, 2017 - Romul\_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing. *Ecol. Modell.*, 345, 113-124. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007
- Kuzyakov Y, 2010 - Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 42: 1363–1371. doi:10.1016/j.soilbio.2010.04.003
- Kyker-Snowman E., Wieder W.R., Frey S.D., Grandy A.S, 2020 - Stoichiometrically coupled carbon and nitrogen cycling in the Microbial-Mineral Carbon Stabilization model version 1.0 (MIMICS-CN v1.0), *Geosci. Model Dev.*, 13(9), 4413-4434. doi:10.5194/gmd-13-4413-2020
- Latati M., Rebouh N.Y., Aouiche A., Laouar M, 2019 - Modeling the functional role of the microorganisms in the daily exchanges of carbon and nitrogen in intercropping system under Mediterranean conditions. *Agron. Res.*, 17(2), 559–573. doi:10.15159/AR.19.050
- Laub M., Demyan M.S., Nkwain Y.F., Blagodatsky S., Kätterer T., Piepho H.P., Cadisch G, 2019 - DRIFTS peaks as measured pool size proxy to reduce parameter uncertainty of soil organic matter models. *Biogeosci. Discuss.*, 1-29. doi:10.5194/bg-2019-292
- Laub M., Ali R.S., Demyan M.S., Nkwain Y.F., Poll C., Högy P., Poyda A., Ingwersen J., Blagodatsky S., Kandeler E., Cadisch G, 2021 - Modeling temperature sensitivity of soil organic matter decomposition: Splitting the pools. *Soil Biol. Biochem.*, 153, 108108. doi:10.1016/j.soilbio.2020.108108
- Lee J., ViscarraRossel R.A., Luo Z., Wang Y.P, 2020 - Simulation of soil carbon dynamics in Australia under a framework that better connects spatially explicit data with RothC. *Biogeosci. Discuss.*, 1-24. doi:10.5194/bg-2020-150
- Lehuger S., Gabrielle B., Cellier P., Loubet B., Roche R., Béziat P., Ceschia E., Wattenbach M, 2010 - Predicting the net carbon exchanges of crop rotations in Europe with an agro-ecosystem model. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 139(3), 384-395. doi:10.1016/j.agee.2010.06.011
- Leite L.F.C., Sagrilo E., Maciel G.A., Iwata B.D.F, 2011 - Simulation model to estimate carbon sequestration under management systems in tropical soils of Brazil. *Dynamic Soil, Dynamic Plant*, 5(Special Issue 1), 1-6.
- Li D. L., Chan K.Y., Conyers M.K., Li G., Poile G.J, 2011a - Simulation of soil organic carbon dynamics under different pasture managements using the RothC carbon model. *Geoderma*, 165(1), 69-77. doi:10.1016/j.geoderma.2011.07.005
- Li X., Zhang X., Zhao Y., Zhang Y., Shen Z., Wang J., Wu J, 2011b - Dynamics of soil organic carbon in alpine meadow of Tibetan Plateau with CENTURY model. In 2011 International Conference on Business Management and Electronic Information (Vol. 4, pp. 797-800), *IEEE*. doi:10.1109/ICBMEI.2011.5921085
- Li D.L., Anwar M.R., O'Leary G., Conyers M.K, 2014a - Managing wheat stubble as an effective approach to sequester soil carbon in a semi-arid environment: Spatial modelling. *Geoderma*, 214, 50-61. doi:10.1016/j.geoderma.2013.10.003
- Li J., Wang G., Allison S.D., Mayes M.A., Luo Y, 2014b - Soil carbon sensitivity to temperature and carbon use efficiency compared across microbial-ecosystem models of varying complexity. *Biogeochemistry*, 119(1), 67-84. doi:10.1007/s10533-013-9948-8
- Li D.L., O'Leary G.J., Ma Y., Cowie A., Li F. Y., McCaskill M., Conyers M., Dalal R., Robertson F., Dougherty W, 2016a - Modelling soil organic carbon 2. Changes under a range of cropping and grazing farming systems in eastern Australia. *Geoderma*, 265, 164-175. doi:10.1016/j.geoderma.2015.11.005
- Li S., Li J., Li C., Huang S., Li X., Li S., Ma Y, 2016b - Testing the RothC and DNDC models against long-term dynamics of soil organic carbon stock observed at cropping field soils in North China. *Soil Tillage Res.*, 163, 290-297. doi:10.1016/j.still.2016.07.001
- Li Z., Yang J.Y., Drury C.F., Yang X.M., Reynolds W.D., Li X., Hu C, 2017 - Evaluation of the DNDC model for simulating soil temperature, moisture and respiration from monoculture and rotational corn, soybean and winter wheat in Canada. *Ecol. Modell.*, 360, 230-243. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.07.013
- Liang Y., Gollany H.T., Rickman R.W., Albrecht S.L., Follett R.F., Wilhelm W.W., Novak J.M., Douglas C.L, 2009 - Simulating soil organic matter with cqestr (v.2.0): Model description and validation against long-term experiments across North America. *Ecol. Modell.*, 220(4): 568–581. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.11.012
- Lima A.M.N., Silva I.R.D., Stape J.L., Mendonça E.S., Novais R.F., Barros N.F.D., Neves J.C.L., Paul K., Schulthais F., Polgalse P., Raison J., Soares E.M.B, 2011 - Modeling changes in organic carbon stocks for distinct soils in southeastern Brazil after four Eucalyptus rotations using the century model. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 35, 833-847. doi:10.1590/S0100-06832011000300018
- Ludwig B., Hu K., Niu L., Liu X, 2010 - Modelling the dynamics of organic carbon in fertilization and tillage experiments in the North China Plain using the Rothamsted Carbon Model—initialization and calculation of C inputs. *Plant Soil*, 332(1), 193-206. doi:10.1007/s11104-010-0285-6
- Luo Z., Wang E., Fillery I.R., Macdonald L.M., Huth N., Baldock J, 2014 - Modelling soil carbon and nitrogen dynamics using measurable and conceptual soil organic matter pools in APSIM. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 186, 94-104. doi:10.1016/j.agee.2014.01.019
- Luo Z., Wang E., Shao Q., Conyers M.K., Li D.L, 2016 - Confidence in soil carbon predictions undermined by the uncertainties in observations and model parameterisation. *Environ. Model. Softw.*, 80, 26-32. doi:10.1016/j.envsoft.2016.02.013
- Luo Y., Zhou X, 2006 - Soil respiration and the environment. Academic Press Elsevier, San Diego, CA, USA., page 328
- Manzoni S., Porporato A, 2009 - Soil carbon and nitrogen mineralization: theory and models across scales. *Soil Biol. Biochem.*, 41(7), 1355-1379. doi:10.1016/j.soilbio.2009.02.031
- Martínez E., Fuentes J.P., Acevedo E, 2008 - Carbono orgánico y propiedades del suelo. *J. Soil Sc. Plant Nutr.*, 8(1): 68–96. doi:10.4067/S0718-27912008000100006
- Mazzoleni S., Bonanomi G., Giannino F., Incerti G., Piermatteo D., Spaccini R., Piccolo A, 2012 - New modeling approach to describe and predict carbon sequestration dynamics in agricultural soils. In *Carbon Sequestration in Agricultural Soils* (pp. 291-307), Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-23385-2\_11,
- Meersmans J., Martin M.P., Lacaerze E., Orton T.G., de Baets S., Gourrat M., Saby N.P.A., Wetterlind J., Bispo A., Quite T.A., Arrouays D, 2013 - Estimation of soil carbon input in France: An inverse modelling approach. *Pedosphere*, 23(4), 422-436. doi:10.1016/S1002-0160(13)60035-1
- Menichetti L., Kätterer T., Leifeld J, 2016 - Parametrization consequences of constraining soil organic matter models by total carbon and radiocarbon using long-term field data. *Biogeosciences*, 13(10), 3003-3019. doi:10.5194/bg-13-3003-2016
- Mishra G., Jangir A., Francaviglia R, 2019 - Modeling soil organic carbon dynamics under shifting cultivation and forests using Rothc model. *Ecol. Modell.*, 396, 33-41. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.01.016
- Mondini C., Coleman K., Whitmore A.P, 2012 - Spatially explicit modelling of changes in soil organic C in agricultural soils in Italy, 2001–2100: Potential for compost amendment. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 153, 24-32. doi:10.1016/j.agee.2012.02.020
- Mondini C., Cayuela M.L., Sinicco T., Fornasier F., Galvez A., Sánchez-Monedero M.A, 2017 - Modification of the RothC model to simulate soil C mineralization of exogenous organic matter. *Biogeosciences*, 14(13), 3253-3274. doi: 10.5194/bg-14-3253-2017

- Montiel F.S., Moreno R., Domínguez G.F., Studdert G.A., 2019 - Validación de RothC para simular cambios en el carbono orgánico edáfico bajo rotaciones mixtas y siembra directa. *Ciencia del suelo*, 37(2), 281-297.
- Moorhead D.L., Lashermes G., Sinsabaugh R.L., 2012 - A theoretical model of C-and N-acquiring exoenzyme activities, which balances microbial demands during decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 53, 133-141. doi:10.1016/j.soilbio.2012.05.011
- Müller T., Höper H., 2004 - Soil organic matter turnover as a function of the soil clay content: consequences for model applications. *Soil Biol. Biochem.* 36(6): 877-888, doi:10.1016/j.soilbio.2003.12.015
- Muñoz-Rojas M., Jordán A., Zavala L.M., González-Peñalzo F.A., De la Rosa D., Pino-Mejias R., Anaya-Romero M., 2013 - Modelling soil organic carbon stocks in global change scenarios: a CarboSOIL application. *Biogeosciences*, 10(12), 8253-8268. doi:10.5194/bg-10-8253-2013
- Nash P.R., Gollany H.T., Liebig M.A., Halvorson J.J., Archer D.W., Tanaka D.L., 2018a - Simulated soil organic carbon responses to crop rotation, tillage, and climate change in North Dakota. *J. Environ. Qual.*, 47(4), 654-662. doi:10.2134/jeq2017.04.0161
- Nash P.R., Gollany H.T., Sainju U.M., 2018b - CQESTR-Simulated Response of Soil Organic Carbon to Management, Yield, and Climate Change in the Northern Great Plains Region. *J. Environ. Qual.*, 47(4), 674-683. doi:10.2134/jeq2017.07.0273
- Nash P.R., Gollany H.T., Novak J.M., Bauer P.J., Hunt P.G., Karlen D.L., 2018c). Simulated soil organic carbon response to tillage, yield, and climate change in the southeastern Coastal Plains. *J. Environ. Qual.*, 47(4), 663-673. doi:10.2134/jeq2017.05.0190
- Neill C., 2011 - Impacts of crop residue management on soil organic matter stocks: a modelling study. *Ecol. Modell.*, 222(15), 2751-2760. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.04.029
- Noiroi-Cosson P.E., Bréchet L., Gilliot J.M., Eden M., Molina J., Rampon J.N., Gabrielle B., Vaudour E., Vaudour E.H.S., 2013 - Simulation with the NC-SOIL model of carbon and nitrogen dynamics in a loamy soil after various compost applications [Conference poster]. In RAMIRAN 2013.15th International Conference, Versailles, France, 3-5 June. 2013. Proceedings. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).
- Noiroi-Cosson P. E., Dhaoui K., Etievant V., Vaudour E., Houot S., 2017 - Parameterisation of the NCSOIL model to simulate C and N short-term mineralisation of exogenous organic matter in different soils. *Soil Biol. Biochem.*, 104, 128-140. doi:10.1016/j.soilbio.2016.10.015
- Noiroi-Cosson P.E., Vaudour E., Gilliot J.M., Gabrielle B., Houot S., 2016 - Modelling the long-term effect of urban waste compost applications on carbon and nitrogen dynamics in temperate cropland. *Soil Biol. Biochem.*, 94, 138-153. doi:10.1016/j.soilbio.2015.11.014
- Oelbermann M., Voroney R.P., 2011 - An evaluation of the century model to predict soil organic carbon: examples from Costa Rica and Canada. *Agrofor. Syst.*, 82(1), 37-50. doi:10.1007/s10457-010-9351-6
- O'Leary G.J., Li Liu D., Ma Y., Li F.Y., McCaskill M., Conyers M., Dalal R., Reeves S., Page K., Dang Y.P., Robertson F., 2016 - Modelling soil organic carbon 1. Performance of APSIM crop and pasture modules against long-term experimental data. *Geoderma*, 264, 227-237. doi:10.1016/j.geoderma.2015.11.004
- Ordoñez M.C., Casanova Olaya J.F., Galicia L., Figueroa A., 2020 - Soil Carbon Dynamics under Pastures in Andean Socio-Ecosystems of Colombia. *Agronomy*, 10(4), 507. doi:10.3390/agronomy10040507
- Ortiz C. A., Liski J., Gårdenäs A.I., Lehtonen A., Lundblad M., Stendahl J., Agren G., Karlton E., 2013 - Soil organic carbon stock changes in Swedish forest soils—a comparison of uncertainties and their sources through a national inventory and two simulation models. *Ecol. Modell.*, 251, 221-231. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.12.017
- Palosuo T., Foereid B., Svensson M., Shurpali N., Lehtonen A., Herbst M., Linkosalo T., Ortiz C., Todorovic G.R., Marcinkonis S., Li Ch., Jandl R., 2012 - A multi-model comparison of soil carbon assessment of a coniferous forest stand. *Environ. Model. Softw.*, 35, 38-49. doi:10.1016/j.envsoft.2012.02.004
- Pennanen T., Fritze H., de Boer W., Baldrian P., 2019 - Editorial: special issue on the ecology of soil microorganisms, *FEMS Microbiol. Ecol.*, 95(12) fiz154, doi:10.1093/femsec/fiz154
- Pansu M., Ibrahim H., Hatira A., Brahim N., Drevon J.J., Harmand J.M., Chotte J.L., Blavet D., 2018 - Modelling the continuous exchange of Nitrogen between microbial decomposers, the organs and symbionts of plants, the soil reserves and the atmosphere. *Soil Biol. Biochem.* 125 185-196, doi:10.1016/j.soilbio.2018.06.011
- Pansu M., Machado D., Bottner P., Sarmiento L., 2014 - Modelling microbial exchanges between forms of soil nitrogen in contrasting ecosystems, *Biogeosciences*, 11, 915-927, doi:10.5194/bg-11-915-2014.
- Pansu M., Sarmiento L., Bottner P., 2009 - Micro-Organismes et Matière Organique du Sol (modèle MOMOS). Bilan de 20 ans de modélisation basée sur le traçage isotopique *in situ*. *EGS* 16(2): 113-132.
- Pansu M., Sarmiento L., Rujano M.A., Ablan M., Acevedo D., 2010 - Modeling organic transformations by microorganisms of soils in six contrasting ecosystems: validation of the MOMOS model. *Global Biogeochem. Cycles*. 24: GB1008. doi:10.1029/2009GB003527
- Peltre C., Christensen B.T., Dragon S., Icard C., Kätterer T., Houot S., 2012 - RothC simulation of carbon accumulation in soil after repeated application of widely different organic amendments. *Soil Biol. Biochem.* 52, 49-60. doi:10.1016/j.soilbio.2012.03.023
- Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F., Fontaine S., 2014 - Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: a modeling approach using the SYMPHONY model. *Glob. chang. Biol.*, 20(4), 1174-1190. doi:10.1111/gcb.12493
- Plaza C., Gollany H.T., Baldoni G., Polo A., Ciavatta C., 2012 - Predicting long-term organic carbon dynamics in organically amended soils using the CQESTR model. *J. Soils Sediments*, 12(4), 486-493. doi:10.1007/s11368-012-0477-1
- Qi Y., Xu M., Wu J., 2002 - Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprises. *Ecol. Model.*, 153:131-142. doi:10.1016/S0304-3800(01)00506-3
- Rampazzo Todorovic G., Stemmer M., Tatzber M., Kitzberger C., Spiegel H., Zehetner F., Gerzabek M.H., 2010 - Soil-carbon turnover under different crop management: Evaluation of RothC-model predictions under Pannonian climate conditions. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 173(5), 662-670. doi:10.1002/jpln.200800311
- Riggers C., Poeplau C., Don A., Bamminger C., Höper H., Dechow R., 2019 - Multi-model ensemble improved the prediction of trends in soil organic carbon stocks in German croplands. *Geoderma*, 345, 17-30. doi:10.1016/j.geoderma.2019.03.014
- Riley W.J., Maggi F., Kleber M., Torn M.S., Tang J.Y., Dwivedi D., Guerry N., 2014 - Long residence times of rapidly decomposable soil organic matter: application of a multi-phase, multi-component, and vertically resolved model (BAMS1) to soil carbon dynamics. *Geosci. Model Dev.*, 7(4), 1335-1355. doi:10.5194/gmd-7-1335-2014
- Robertson A.D., Paustian K., Ogle S., Wallenstein M.D., Lugato E., Cotrufo M.F., 2019 - Unifying soil organic matter formation and persistence frameworks: the MEMS model. *Biogeosciences*, 16(6), 1225-1248. doi:10.5194/bg-16-1225-2019
- Sainte-Marie J., Barrandon M., Saint-André L., Gelhaye E., Martin F., Derrien D., 2021 - C-STABILITY an innovative modeling framework to leverage the continuous representation of organic matter. *Nat. Commun.*, 12(1), 1-13. doi:10.1038/s41467-021-21079-6

- Segoli M., De Gryze S., Dou F., Lee J., Post W.M., Denef K., Six J., 2013 - AggModel: A soil organic matter model with measurable pools for use in incubation studies. *Ecol. Modell.*, 263, 1-9. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.04.010
- Senapati N., Hulugalle N.R., Smith P., Wilson B.R., Yeluripati J.B., Daniel H., Ghosh S., Lockwood P., 2014 - Modelling soil organic carbon storage with RothC in irrigated Vertisols under cotton cropping systems in the sub-tropics. *Soil Tillage Res.*, 143, 38-49. doi:10.1016/j.still.2014.05.009
- Shi Z., Crowell S., Luo Y., Moore B., 2018 - Model structures amplify uncertainty in predicted soil carbon responses to climate change. *Nat. commun.*, 9(1), 1-11. doi:10.1038/s41467-018-04526-9
- Sihni D., Gerber S., Inglett P.W., Inglett K.S., 2016 - Comparing models of microbial-substrate interactions and their response to warming. *Biogeosciences*, 13(6), 1733-1752. doi:10.5194/bg-13-1733-2016
- Sihni D., Davidson E.A., Chen M., Savage K.E., Richardson A.D., Keenan T.F., Hollinger D.Y., 2018 - Merging a mechanistic enzymatic model of soil heterotrophic respiration into an ecosystem model in two AmeriFlux sites of northeastern USA. *Agric. For. Meteorol.*, 252, 155-166. doi:10.1016/j.agrformet.2018.01.026
- Singh P., Benbi D.K., 2020 - Modeling soil organic carbon with DNDC and RothC models in different wheat-based cropping systems in north-western India. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 51(9), 1184-1203. doi:10.1080/00103624.2020.1751850
- Sistla S.A., Rastetter E.B., Schimel J.P., 2014 - Responses of a tundra system to warming using SCAMPS: a stoichiometrically coupled, acclimating microbe-plant-soil model. *Ecol. Monogr.*, 84(1), 151-170. doi:10.1890/12-2119.1
- Studdert G.A., Monterubbianesi M.G., Domínguez G.F., 2011 - Use of RothC to simulate changes of organic carbon stock in the arable layer of a Mollisol of the southeastern Pampas under continuous cropping. *Soil Tillage Res.*, 117, 191-200. doi:10.1016/j.still.2011.10.006
- Sulman B.N., Phillips R.P., Oishi A.C., Shevliakova E., Pacala S.W., 2014 - Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Chang.*, 4(12), 1099-1102. doi:10.1038/NCLIMATE2436
- Sulman B.N., Moore J.A., Abramoff R., Averill C., Kivlin S., Georgiou K., Sridhar B., Hartman M.D., Wang G., Wieder W.R., Bradford M.A., Lou Y., Mayes M.A., Morrison E., Riley W.J., Salazar A., Schimel J.P., Tang J., Classen A.T., 2018 - Multiple models and experiments underscore large uncertainty in soil carbon dynamics. *Biogeochemistry*, 141(2), 109-123. doi:10.1007/s10533-018-0509-z
- Taghizadeh-Toosi A., Christensen B.T., Hutchings N.J., Vejlin J., Kätterer T., Glendinning M., Olesen J.E., 2014 - C-TOOL: A simple model for simulating whole-profile carbon storage in temperate agricultural soils. *Ecol. Modell.*, 292, 11-25. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.08.016
- Tang J., Riley W.J., 2015 - Weaker soil carbon-climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions. *Nat. Clim. Chang.*, 5(1), 56-60. doi:10.1038/NCLIMATE2438
- Wang G., Post W.M., Mayes M.A., 2013 - Development of microbial-enzyme-mediated decomposition model parameters through steady-state and dynamic analyses. *Ecol. Appl.*, 23(1), 255-272. doi:10.1890/12-0681.1
- Wang G., Jagadamma S., Mayes M.A., Schadt C.W., Steinweg J.M., Gu L., Post W.M., 2015 - Microbial dormancy improves development and experimental validation of ecosystem model. *ISME j.*, 9(1), 226-237. doi:10.1038/ismej.2014.120
- Wang K., Peng C., Zhu Q., Zhou X., Wang M., Zhang K., Wang G., 2017 - Modelling global soil carbon and soil microbial carbon by integrating microbial processes into the ecosystem process model TRIPLEX-GHG. *J. Adv. Model. Earth Syst.*, 9. doi:10.1002/2017MS000920
- Wang D., Yao Y., Si H., Zhang W., Tang H., 2014 - Simulation and prediction of soil organic carbon spatial change in Arable Lands Based on DNDC model. In 2014 The Third International Conference on Agro-Geoinformatics (pp. 1-5). IEEE. doi:10.1109/Agro-Geoinformatics.2014.6910583
- Wieder W.R., Hartman M.D., Sulman B.N., Wang Y.P., Koven C.D., Bonan G.B., 2018 - Carbon cycle confidence and uncertainty: Exploring variation among soil biogeochemical models. *Glob. Chang. Biol.*, 24(4), 1563-1579. doi:10.1111/gcb.13979
- Wieder W.R., Gordon B.B., Steven D.A., 2013 - Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nat. Clim. Chang.*, 3: 909-912. doi:10.1038/nclimate1951
- Wieder W.R., Grandy A.S., Kallenbach C.M., Bonan G.B., 2014 - Integrating microbial physiology and physico-chemical principles in soils with the Microbial-Mineral Carbon Stabilization (MIMICS) model. *Biogeosciences*, 11(14), 3899-3917. doi:10.5194/bg-11-3899-2014
- Wieder W.R., Allison S.D., Davidson E.A., Georgiou K., Hararuk O., He Y., Hopkins F., Luo Y., Smith M.J., Sulman B., Todd-Brown K., Wang Y., Xia J., Xu X., 2015 - Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochem. Cycles*, 29:1782-1800. doi:10.1002/2015GB005188.
- Wienhold B.J., Schmer M.R., Jin V.L., Varvel G.E., Gollany H., 2016 - CQESTR simulated changes in soil organic carbon under residue management practices in continuous corn systems. *BioEnergy Res.*, 9(1), 23-30. doi:10.1007/s12155-015-9654-6
- Woolf D., Lehmann J., 2019 - Microbial models with minimal mineral protection can explain long-term soil organic carbon persistence. *Sci. Rep.*, 9(1), 1-8. doi:10.1038/s41598-019-43026-8
- Xiao C., Guenet B., Zhou Y., Su J., Janssens I.A., 2015 - Priming of soil organic matter decomposition scales linearly with microbial biomass response to litter input in steppe vegetation. *Oikos*, 124(5), 649-657. doi:10.1111/oik.01728
- Yokozawa M., Shirato Y., Sakamoto T., Yonemura S., Nakai M., Ohkura T., 2010 - Use of the RothC model to estimate the carbon sequestration potential of organic matter application in Japanese arable soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56(1), 168-176. doi:10.1111/j.1747-0765.2009.00422.x
- Zhang L., Yu D., Shi X., Xu S., Xing S., Zhao Y., 2014 - Effects of Soil Data and Simulation Unit Resolution on Quantifying Changes of Soil Organic Carbon at Regional Scale with a Biogeochemical Process Model. *PLoS ONE* 9(2): e88622. doi:10.1371/journal.pone.0088622
- Zhang J., Hu K., Li K., Zheng C., Li B., 2017 - Simulating the effects of long-term discontinuous and continuous fertilization with straw return on crop yields and soil organic carbon dynamics using the DNDC model. *Soil Tillage Res.*, 165, 302-314. doi:10.1016/j.still.2016.09.004
- Zhang H., Goll D.S., Manzoni S., Ciais P., Guenet B., Huang Y., 2018 - Modeling the effects of litter stoichiometry and soil mineral N availability on soil organic matter formation using CENTURY-CUE (v1.0) *Geosci. Model Dev.*, 11(12), 4779-4796. doi: 10.5194/gmd-11-4779-2018
- Zhang H., Goll D.S., Wang Y.P., Ciais P., Wieder W.R., Abramoff R., Huang Y., Guenet B., Prescher A.K., ViscarraRosell R.A., Barré P., Chenu C., Zhou G., Tang X., 2020 - Microbial dynamics and soil physicochemical properties explain large-scale variations in soil organic carbon. *Glob. Chang. Biol.*, 26(4), 2668-2685. doi:10.1111/gcb.14994
- Zhang Y., Lavallee J.M., Robertson A.D., Even R., Ogle S.M., Paustian K., Cotrufo M.F., 2021 - Simulating measurable ecosystem carbon and nitrogen dynamics with the mechanistically defined MEMS 2.0 model. *Biogeosciences*, 18(10), 3147-3171. doi:10.5194/bg-2020-493
- Zhao X., Hu K., Stahr K., 2013 - Simulation of SOC content and storage under different irrigation, fertilization and tillage conditions using EPIC model in the North China Plain. *Soil Tillage Res.*, 130, 128-135. doi:10.1016/j.still.2013.02.005

# Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols

A. Erktan<sup>(1,2,\*), S. Coq<sup>(3), E. Blanchart<sup>(2), T. Chevallier<sup>(2), J. Trap<sup>(2), L. Bernard<sup>(2),</sup></sup></sup>  
J. Nahmani<sup>(3), C. Hartmann<sup>(4), M. Hedde<sup>(2), P. Ganault<sup>(3, 5), S. Barot<sup>(4) et J. Cortet<sup>(3)</sup></sup></sup></sup></sup></sup></sup></sup></sup>

- 1) Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Montpellier, France
- 2) J.F.Blumenbach Institute of Zoology and Anthropology, University of Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073, Göttingen, Germany, aerktan@gwdg.de; amandine.erkтан@ird.fr
- 3) CEFÉ, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul-Valéry Montpellier, Montpellier, France
- 4) Sorbonne Université, CNRS, INRAE, IRD, Université de Paris, UPEC, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement – Paris (iEES-Paris), Paris, France
- 5) Normandie Univ, UNIROUEN, INRAE, ECODIV, 76000 Rouen, France

\* Auteur correspondant : amandine.erkтан@ird.fr

## RÉSUMÉ

Les sols hébergent une importante biodiversité. Ils sont essentiels pour nourrir l'humanité et jouent un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques de la planète. Alors qu'à l'échelle du globe, un tiers des sols sont dégradés, comprendre les processus écologiques qui s'y déroulent pour mieux les préserver et les restaurer est un enjeu majeur. La diversité des organismes du sol joue un rôle central dans son fonctionnement, mais la compréhension des mécanismes expliquant le rôle de cette diversité reste limitée. Un frein majeur réside dans le fait que les travaux sur les rôles fonctionnels des organismes du sol sont généralement déconnectés de la complexité des habitats dans les sols. La modulation de l'activité et des interactions entre organismes du sol via la structure du sol reste peu explorée. Par ailleurs, l'effet des organismes sur la structure physique des sols a essentiellement été abordé par l'étude de populations monospécifiques d'organismes ingénieurs de l'écosystème. Or, cette approche ne permet pas d'étudier le rôle de la diversité interspécifique, qui nécessite de se placer à l'échelle d'assemblages plurispécifiques. A travers une revue de littérature, l'objectif de cet article est de souligner les lacunes de connaissances sur (1) le rôle de la structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité

Comment citer cet article :

Erktan A., Coq S., Blanchart E., Chevallier T., Trap J., Bernard L., Nahmani J., Hartmann C., Hedde M., Ganault P., Barot S. et Cortet J., 2022 - Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 153-167

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/>

sur la dynamique des matières organiques, et (2) le rôle de la biodiversité et des interactions trophiques comme déterminant de la structure physique des sols. L'article propose enfin des pistes de recherche interdisciplinaires à l'interface entre écologie et physique du sol.

### Mots-clés

Réseau trophique, organisme ingénieur, micro-habitat, porosité, solution du sol

### SUMMARY

#### **BIODIVERSITY AND SOIL PHYSICAL STRUCTURE: a spatial view on soil functioning**

*Soils host an important biodiversity. They are essential to produce food and play a key role in soil biogeochemical cycles. At the global scale, a third of the soils are degraded. To preserve and restore the soils, we need to better understand the processes that support their functioning, notably the ecological processes. Soil biodiversity play a fundamental role in soil functioning, but we still have an incomplete understanding on the mechanisms that explain it. One neglected aspect is how the complexity of the soil habitat modulate the activity of the diversity of soil organisms and their interaction, notably trophic ones. Another understudied aspect relates to the effect of soil organisms on soil structure. Most evidences come from the study of monospecific populations, whereas the effect of communities, their interspecific diversity and the trophic interactions among organisms remains largely overlooked. We conducted a literature review to capture the current state-of-the art and highlight the remaining gaps of knowledge on (1) the role of the physical structure as a modulator of the effect of soil biodiversity on soil organic matter dynamic, and (2) the role of the diversity of soil organisms and their trophic interactions as biotic determinant of the soil structure. Finally, we suggest future interdisciplinary pathways at the interface between soil ecology and soil physics.*

### Key-words

Soil foodweb; Ecosystem engineer, micro-habitat, porosity, soil solution

### RESUMEN

#### **BIODIVERSIDAD Y ESTRUCTURA FÍSICA DE LOS SUELOS: una visión espacializada del funcionamiento de los suelos**

*Los suelos albergan una importante biodiversidad. Son esenciales para alimentar a la humanidad y desempeñan un papel fundamental en los ciclos biogeoquímicos del planeta. A pesar de que en todo el mundo un tercio de los suelos están degradados, comprender los procesos ecológicos que se realizan en ellos para preservarlos y restaurarlos es un reto importante. La diversidad de los organismos del suelo desempeña un papel central en su funcionamiento, pero la comprensión de los mecanismos que explican el papel de esta diversidad sigue siendo limitada. Un obstáculo importante es que los trabajos sobre el papel funcional de los organismos del suelo están generalmente desconectados de la complejidad de los hábitats en el suelo. La modulación de la actividad y de las interacciones entre organismos del suelo a través de la estructura del suelo sigue siendo poco explorada. Por otra parte, el efecto de los organismos en la estructura física de los suelos se abordó esencialmente mediante el estudio de poblaciones mono-específicas de organismos ingenieros del ecosistema. Sin embargo, este enfoque no permite estudiar el papel de la diversidad interespecífica, que requiere situarse en la escala de uniones pluriespecíficas. A través de una revisión de la literatura, el objetivo de este artículo es poner de relieve las carencias de conocimiento sobre (1) el papel de la estructura física de los suelos como modulador del efecto de la biodiversidad en la dinámica de las materias orgánicas, y (2) el papel de la biodiversidad y de las interacciones tróficas como determinantes de la estructura física de los suelos. El artículo propone finalmente pistas de investigación interdisciplinarias en la interfaz entre ecología y física del suelo.*

### Palabras clave

Redes tróficas, Organismos ingenieros, Micro-habitats, Porosidad, Solución del suelo

Les sols sont des écosystèmes qui hébergent une grande diversité d'organismes (Dindal, 1990; Orgiazzi *et al.*, 2016). Leur fonctionnement est central pour les cycles biogéochimiques de la planète, et pour l'humanité (FAO, 2020). Dans les horizons organo-minéraux des sols, la biomasse des organismes vivants ne représente qu'environ 0,5 % de la masse des horizons organo-minéraux (Calvet *et al.*, 2011), mais leur rôle dans le fonctionnement des sols est primordial (Crowther *et al.*, 2019). De par leur activité, les organismes du sol fragmentent les débris végétaux et transforment les matières organiques en composés chimiques plus simples. Ils jouent un rôle central dans le cycle du carbone (Schimel *et al.*, 2012; De Graaf *et al.*, 2015; Lehmann et Kleber, 2015) et celui des nutriments (Wagg *et al.*, 2014), et sont directement responsables de 54-86 % de la respiration du sol (Maire *et al.*, 2013). L'activité des organismes modifie également la structure physique des sols<sup>1</sup>, notamment la porosité (Czarnes *et al.*, 2000; Capowiez *et al.*, 2012; Lucas *et al.*, 2019) et les propriétés hydrauliques des sols (Le Bayon *et al.*, 2002; Benard *et al.*, 2019).

Comprendre comment la diversité des organismes détermine le fonctionnement des sols représente un axe de recherche central en écologie du sol (Brussaard, 1997; Wolters, 2001; Bardgett, 2002; Nielsen *et al.*, 2011; Eisenhauer *et al.*, 2012; Phillipot *et al.*, 2013; Wagg *et al.*, 2014; Semchencko *et al.*, 2018). Quatre grandes fonctions du sol ont été particulièrement étudiées : la transformation des matières organiques, le recyclage des nutriments, la régulation biologique des populations et la structuration du sol (Kibblewhite *et al.*, 2008). Cependant, les effets de la biodiversité sur la structure physique des sols ont été moins explorés (FAO, 2020) alors que les propriétés physiques des sols sont essentielles pour son fonctionnement (Rabot *et al.*, 2018). La structure des horizons organo-minéraux du sol, notamment leur porosité, régule la rétention et l'infiltration de l'eau (Hillel, 2004) ainsi que les flux de gaz et de liquides (Moldrup *et al.*, 2000, 2001). Elle contribue à la dynamique des matières organiques (Balesdent *et al.*, 2000; Schlüter *et al.*, 2019), constitue l'habitat des organismes du sol (Jones et Thomasson, 1976; Elliott et Coleman, 1988) et conditionne leur mobilité (Elliott et Coleman, 1988; Tecon et Or, 2016; Juyal *et al.*, 2018). Le manque de connaissances de l'action de la biodiversité dans la formation et le maintien de la structure des sols est une limite majeure à la compréhension de leur fonctionnement (Brussaard *et al.*, 2007a; Lehmann *et al.*, 2017).

1) Arrangement et organisation des particules qui détermine l'ordonnement des trois phases du sol : solide, liquide et gazeuse (Hillel, 2004). La structure du sol est généralement décrite par les caractéristiques de ses pores et les propriétés de ses agrégats (Vogel et Roth, 2001 ; Le Bissonnais *et al.*, 1996 ; Lavelle *et al.*, 2020). Ces derniers sont des fragments de sols constitués de matières organiques et minérales liées entre elles par des forces cohésives (Yudina et Kuzyakov, 2019)

Actuellement, l'étude de la biodiversité comme déterminant du fonctionnement des sols va vers l'intégration de l'ensemble des interactions trophiques, quels que soient les niveaux trophiques impliqués (Mörrien *et al.*, 2017; Wagg *et al.*, 2019; Eisenhauer *et al.*, 2019). Cependant, les rôles réciproques de (i) ces interactions trophiques, et (ii) de la biodiversité sur la structure du sol sont encore peu étudiés. En particulier, deux lacunes majeures restent à explorer.

- (1) L'action de la biodiversité du sol est rarement replacée spatialement dans le contexte de la structure physique des sols, qui détermine pourtant les propriétés de l'espace poreux<sup>2</sup> et donc les caractéristiques de l'habitat des organismes du sol (Figure 1). Généralement, les approches sont centrées sur les organismes, décrits par leurs caractéristiques spécifiques ou leurs traits<sup>3</sup> (Semchencko *et al.*, 2018 ; Malik *et al.*, 2019). Implicitement, ceci suppose que chaque organisme présent exprime effectivement son rôle dans le fonctionnement du sol. Or, l'activité de ces organismes est fortement contrainte par leur habitat (Coleman *et al.*, 1996; Tecon et Or, 2017; Nunan *et al.*, 2017) et par les interactions entre organismes (Ettema et Wardle, 2002; Brussaard *et al.*, 2007b; Erktan *et al.*, 2020a). Il est probable que les propriétés physiques des micro-habitats conditionnent l'action de la diversité des organismes et les modalités de leurs interactions, mais cet aspect a encore été peu étudié.
- (2) Deuxièmement, l'essentiel des recherches sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement du sol considère la fonction de décomposition des matières organiques. La diversité des organismes et son effet sur des processus biochimiques sont particulièrement étudiés, avec le carbone et l'azote comme éléments phares (Brussaard *et al.*, 2007b; Nielsen *et al.*, 2011; Phillipot *et al.*, 2013; Maron *et al.*, 2018; Razanamalala *et al.*, 2018). À l'inverse, l'étude du rôle des organismes sur les propriétés physiques des sols a majoritairement été traitée par une approche centrée sur des populations monospécifiques d'« ingénieurs de l'écosystème<sup>4</sup> » (i.e. champignons, vers de terre, etc.) (Lavelle et Spain, 2001; Sanders *et al.*, 2014). Les effets de la diversité de ces organismes, et de leurs interactions, notamment trophiques, ont été négligés (Lehmann *et al.*, 2017, Figure 1). Pourtant, la diversité des organismes et leurs interactions trophiques sont pressenties comme des

2) Ensemble des pores (remplis de gaz ou de liquide) présents dans les sols et qui forme l'habitat des organismes du sol.

3) Toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénotypique mesurable à l'échelle de l'individu, allant du niveau d'organisation cellulaire jusqu'à celui de l'organisme entier, sans référence à l'environnement (Violle *et al.*, 2007).

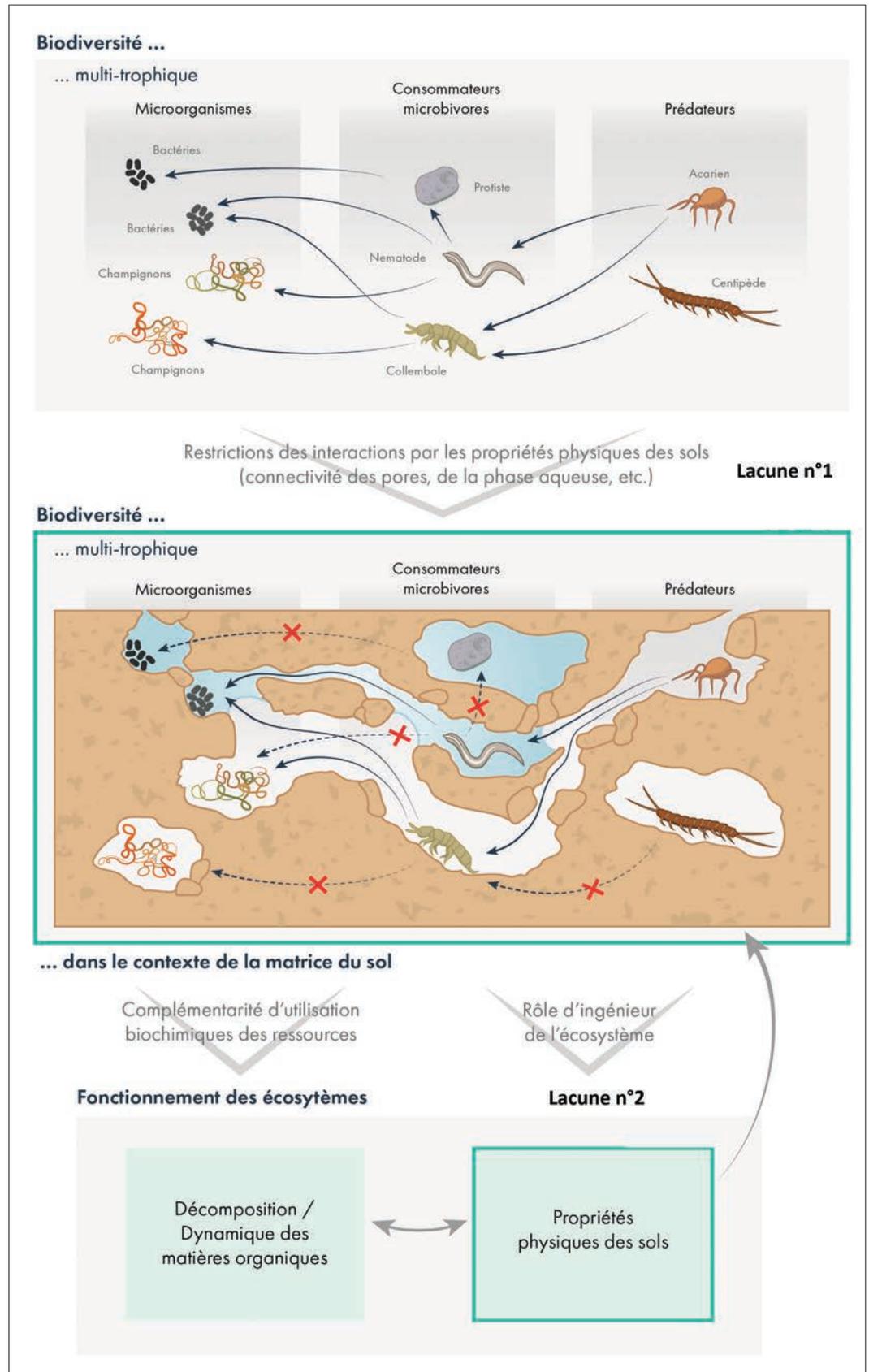
4) Les organismes qui, par leurs actions physiques sur l'environnement, modifient directement ou indirectement l'accessibilité à la ressource pour les autres organismes (Jones, 1994, 1997).

**Figure 1** : Lacunes de connaissances sur les interactions entre biodiversité et structure du sol.

Les flèches indiquent des relations trophiques. Elles partent du consommateur vers la proie/ressource. La lacune 1 correspond à l'étude de la structure physique des sols comme modulateur des interactions trophiques. La lacune 2 correspond à l'étude des interactions trophiques comme déterminants de la structure physique des sols

**Figure 1:** Gaps of knowledge on the interactions between soil biodiversity and soil structure.

Arrows indicate trophic relations. Each arrow starts from the consumer to the prey/resource. The 1st gap of knowledge is the soil physical structure as a determinant of trophic interactions. The 2nd gap of knowledge is the soil biodiversity and trophic interactions as determinant of the soil physical structure.



déterminants importants de la structuration physique des sols (Erktan *et al.*, 2020b). Malgré l'intérêt pour le sujet pointé dès les années 1990 (Blanchart *et al.*, 1997), le rôle de la diversité et des interactions trophiques sur la structure des sols est resté largement ignoré. Cette revue de littérature détaille les connaissances encore limitées qui existent sur ces deux lacunes de connaissances, et pose les bases pour de futurs axes de recherche.

## SPATIALISER L'EFFET DE LA BIODIVERSITÉ SUR LA DYNAMIQUE DES MATIÈRES ORGANIQUES

### L'accessibilité des consommateurs aux ressources : une des limites actuelles de l'étude de la biodiversité comme déterminant de la dynamique des matières organiques dans les horizons organo-minéraux du sol

Le rôle de la biodiversité sur la décomposition et la dynamique des matières organiques a été largement étudié (Clemmensen *et al.*, 2013; Frouz, 2018). De nombreuses études ont porté sur le rôle de la diversité (et l'identité) des apports de matières organiques (Cornwell *et al.*, 2008; Lange *et al.*, 2015), des consommateurs (Cragg et Bardgett, 2001; Phillipot *et al.*, 2013; Wagg *et al.*, 2014) et parfois même sur l'interaction entre ces deux facteurs écologiques (Smith *et al.*, 2003; Wardle *et al.*, 2006; Hättenschwiler et Gasser, 2005). Cependant, malgré des avancées dans la compréhension des mécanismes, ni la quantité (Kallenbach *et al.*, 2015; Chimento *et al.*, 2016), ni la qualité (identité, récalcitrance, diversité) des apports (Wardle *et al.*, 1997; Gleixner *et al.*, 2001; Derrien et Amelung, 2011), ni la diversité des consommateurs (Nunan *et al.*, 2017) ne suffisent à expliquer le devenir sur le long terme des matières organiques dans les horizons minéraux du sol (Lavelle *et al.*, 2020). En effet, certains sols reçoivent d'importants apports mais accumulent peu de matières organiques (Chimento *et al.*, 2016), et inversement (Kallenbach *et al.*, 2015). Certains composés labiles, *a priori* facilement décomposables (i.e cellulose), peuvent persister en quantités significatives dans les sols (Quenea *et al.*, 2005), alors que d'autres, pourtant dit récalcitrants<sup>5</sup>, sont retrouvés en faibles quantités (Gleixner *et al.*, 2001; Dignac *et al.*, 2005). Enfin, la diversité des consommateurs microbiens a parfois été reliée à la dynamique de minéralisation des matières organiques (Setälä et McLean 2004; Wagg *et al.*, 2014; Maron *et al.*, 2018), et d'autres

fois ce lien n'a pas pu être établi (Griffith *et al.*, 2000, 2001; Setälä et McLean 2004; Wertz *et al.*, 2006).

Afin de comprendre pourquoi la diversité des organismes n'explique pas toujours la dynamique des matières organiques, certains auteurs suggèrent qu'il faudrait davantage prendre en compte les différentes facettes de la diversité des organismes, notamment la diversité verticale (complexité de la structure des réseaux trophiques en termes de niveaux et groupes trophiques, Gessner *et al.*, 2010) et horizontale (diversité au sein de chacun des niveaux trophiques). Par-delà la diversité taxonomique, la diversité des groupes écologiques de décomposeurs représentés dans un sol et leur complémentarité, ainsi que la diversité à l'intérieur de ces groupes, pourraient permettre de mieux expliquer ce qui détermine la minéralisation (One-Armed Bandit Hypothesis développé par Aubert et Bureau, 2018).

Un autre aspect qui pourrait expliquer la non-concordance entre la diversité des organismes du sol et la dynamique des matières organiques renvoie à la question de l'accessibilité des ressources aux consommateurs (Basile-Doelsch *et al.*, 2020). Pour que la transformation des matières organiques ait lieu, il faut une synchronisation et une synlocalisation : (i) des ressources trophiques (litières aériennes, endogés et rhizodépôts) et (ii) des consommateurs au sein de l'espace poral (habitat). De plus, les ressources trophiques doivent correspondre aux métabolismes des organismes présents, et les conditions abiotiques, déterminées par la structure physique du sol, doivent permettre cette activité métabolique (Ranjard et Richaume, 2001; Ekschmitt *et al.*, 2005). La décomposition potentielle<sup>6</sup> peut alors être définie par la combinaison entre la composition biochimique des apports et la diversité des consommateurs, (i) au regard des capacités métaboliques des consommateurs et (ii) en prenant en compte la similarité et la complémentarité des traits au sein du réseau trophique du sol pour expliquer le recyclage optimisé des matières organiques du sol (Aubert et Bureau, 2018). La décomposition réelle et la dynamique des matières organiques dépendent en plus des possibilités d'interactions physiques entre consommateurs et ressources qui sont définies par la structure du sol.

### La structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité sur la dynamique des matières organiques

Pour les consommateurs, l'accès aux ressources dépend des caractéristiques de l'espace poral, donc de la structure du sol. Si cette idée du rôle primordial de l'accessibilité a déjà été évoquée (Cheshire, 1977; Dungait, 2012), elle est restée étonnamment peu étudiée, et essentiellement limitée aux

5) Composés difficilement métabolisables du fait de leur composition chimique

6) Taux de décomposition dans des conditions où l'accessibilité des décomposeurs à la matière organique est libre et les conditions pour l'activité des décomposeurs optimales.

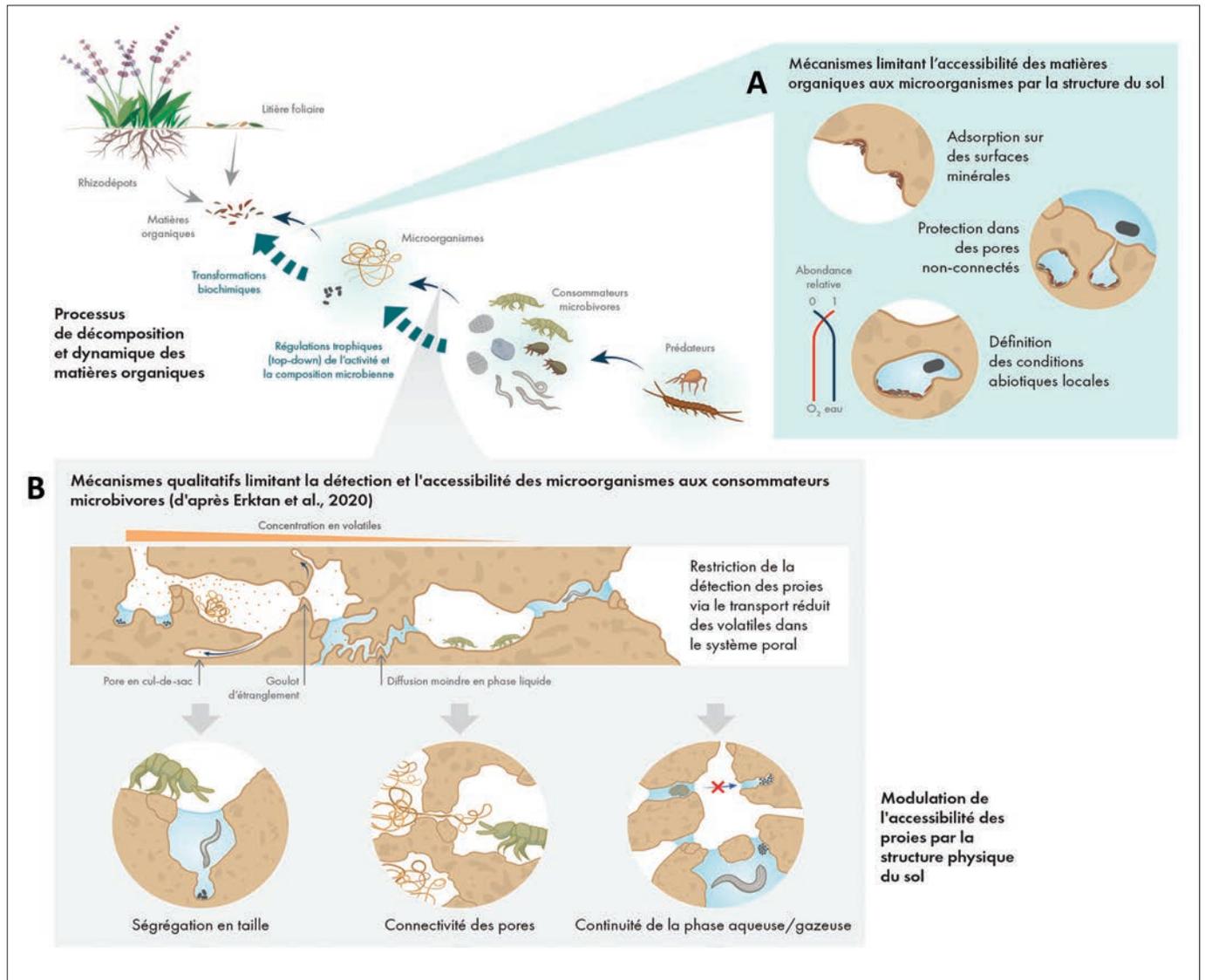
**Figure 2 :** La structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité du sol dans la dynamique des matières organiques

(A) : Aperçu des processus limitant l'accessibilité des microorganismes aux matières organiques.

(B) : Aperçu des processus limitant l'accessibilité des consommateurs de niveaux trophiques supérieurs aux ressources/proies, et intérêt pour la dynamique des matières organiques. Les flèches indiquent des relations trophiques. Elles partent du consommateur vers la proie/ressource.

**Figure 2:** The soil physical structure as a modulator of the effect of the soil biodiversity on soil organic matter dynamic.

Overview of the processes that limit the accessibility of (A) soil microorganisms to soil organic matter, and (B) higher trophic level consumers to their prey/resources and consequences for the soil organic matter dynamic. Arrows indicate trophic relations. Each arrow starts from the consumer to the prey/resource.



communautés microbiennes (Nunan *et al.*, 2017, 2020). Pour l'instant, seule une compréhension qualitative des processus physiques déterminant l'accès à la ressource a été atteinte (Figure 2A). Les processus centraux modulant l'accessibilité des microorganismes aux ressources sont : (i) l'adsorption des composés organiques sur des surfaces minérales (Chevallier *et al.*, 2003; Zimmerman *et al.*, 2004; Kleber *et al.*, 2007; Feller et Chenu, 2012; Barré *et al.*, 2014; Vogel *et al.*, 2014), qui limite l'action de leurs enzymes extracellulaires, (ii) la restriction de la mobilité des microorganismes dans l'espace poral (Juyal *et al.*, 2018, 2020; Nunan *et al.*, 2020), (iii) la limitation des flux de substrats jusqu'aux organismes (Chevallier *et al.*, 2010; Ruamps *et al.*, 2011) et (iv) la définition des conditions abiotiques des micro-habitats, telles que la teneur en dioxygène, l'humidité, la température, le pH (Tecon et Or, 2017). Ces conditions déterminent l'activité des microorganismes (Tecon et Or, 2017) et de leurs enzymes extracellulaires (Hoang *et al.*, 2016). L'importance relative des processus physiques déterminant l'accès à la ressource reste cependant peu connue et il est nécessaire d'améliorer leur compréhension par des approches quantitatives, qui devront être menées en partenariat avec des écologues microbiens du sol, des physiciens et des chimistes du sol (Baveye *et al.*, 2018).

Aux niveaux trophiques supérieurs (ie. protistes, nématodes et microarthropodes microbivores<sup>7</sup>), il existe un manque total de connaissances quantitatives sur l'accessibilité des ressources, et son influence sur la dynamique des matières organiques. Les microorganismes contribuent le plus en valeur absolue à la minéralisation des matières organiques du sol, mais ils n'en sont néanmoins pas les uniques acteurs. Les niveaux trophiques supérieurs exercent également une action déterminante dans ces processus, *via* divers mécanismes. Leur action passe notamment par plusieurs effets « top-down » sur les communautés microbiennes : (i) ils maintiennent les microorganismes dans un état métaboliquement actif (Griffiths, 1994), (ii) ils influencent l'abondance et la composition des communautés microbiennes (Rønn *et al.*, 2002; Coulibaly *et al.*, 2019; Thakur et Geisen, 2019) ainsi que leur activité, notamment la production d'enzymes (Djigal *et al.*, 2004), et (iii) ils redistribuent les microorganismes dans l'espace poral en leur servant de vecteur de transport (Gormsen *et al.*, 2004; Rubinstein *et al.*, 2015; García-Sánchez *et al.*, 2021). Parallèlement, les niveaux trophiques supérieurs peuvent également (iv) modifier la qualité de la matière organique, notamment le ratio C/N lié à des contraintes stœchiométriques (Griffiths et Bardgett, 1997; Cragg et Bardgett, 2001). Mais, pour que ces actions « top-down » aient effectivement lieu, il est nécessaire que les consommateurs accèdent physiquement à leurs proies microbiennes. Les contraintes d'accessibilité aux proies sont particulièrement

fortes pour les consommateurs microbivores (hors ingénieurs de l'écosystème) et apparaissent essentiellement déterminées par la structure du sol (Erktan *et al.*, 2020a; Figure 2, panneau inférieur). Trois processus centraux réduisant l'accessibilité des consommateurs de niveaux trophiques supérieurs à leurs proies sont en jeu : (i) la restriction de la détection olfactive des proies *via* le transport réduit des composés volatiles<sup>8</sup> au sein de l'espace poral, (ii) la localisation des proies microbiennes dans des pores plus petits et difficiles voire impossibles d'accès aux consommateurs microbivores de plus grosse taille (ségrégation en taille des proies/consommateurs), et (iii) le rôle de la connectivité des habitats, qui limite ou favorise les rencontres entre proies et consommateurs (Erktan *et al.*, 2020a). Plusieurs facteurs définissent la connectivité des habitats, notamment la connectivité des pores, mais aussi la continuité de la phase aqueuse, essentielle aux organismes semi-aquatiques, tels que les protistes ou les nématodes. Ces processus décrits qualitativement dans la littérature restent à étudier de manière quantitative par une approche spatialisée et interdisciplinaire, mêlant écologie et physique du sol.

## EFFET DE LA BIODIVERSITÉ ET DES INTERACTIONS TROPHIQUES SUR LA STRUCTURE PHYSIQUE DES SOLS

La structure physique des sols est influencée par des facteurs abiotiques et biotiques (Oades, 1993; Six, 2004). Les principaux facteurs abiotiques incluent la texture et la présence d'agents de liaisons inorganiques (i.e. oxydes, Oades *et al.*, 1989; et calcium, Myers, 1937) qui favorisent la (micro-)agrégation. Les caractéristiques du pédo-climat, par exemple les cycles d'humectation-dessiccation (Utomo et Dexter, 1982; Diel *et al.*, 2019) jouent également un rôle essentiel dans la formation des agrégats de sol (et leur dynamique). Enfin, la présence d'ions dispersants (sodium échangeable), au contraire, déstabilise les agrégats de sol. Dans cet article, l'accent est mis sur les effets liés à l'action des organismes du sol (facteurs biotiques), mais ceci ne remet pas en cause l'importance des facteurs abiotiques.

### Le concept d'ingénieur de l'écosystème comme cadre général d'étude

Le concept d'ingénieur de l'écosystème fait référence aux organismes qui, par leurs actions physiques sur l'environnement, modifient directement ou indirectement l'accessibilité à la ressource pour les autres organismes (Jones, 1994, 1997), et

7) *Consommateurs de microorganismes*

8) *Composés aux faibles poids moléculaires qui se vaporisent à température ambiante*

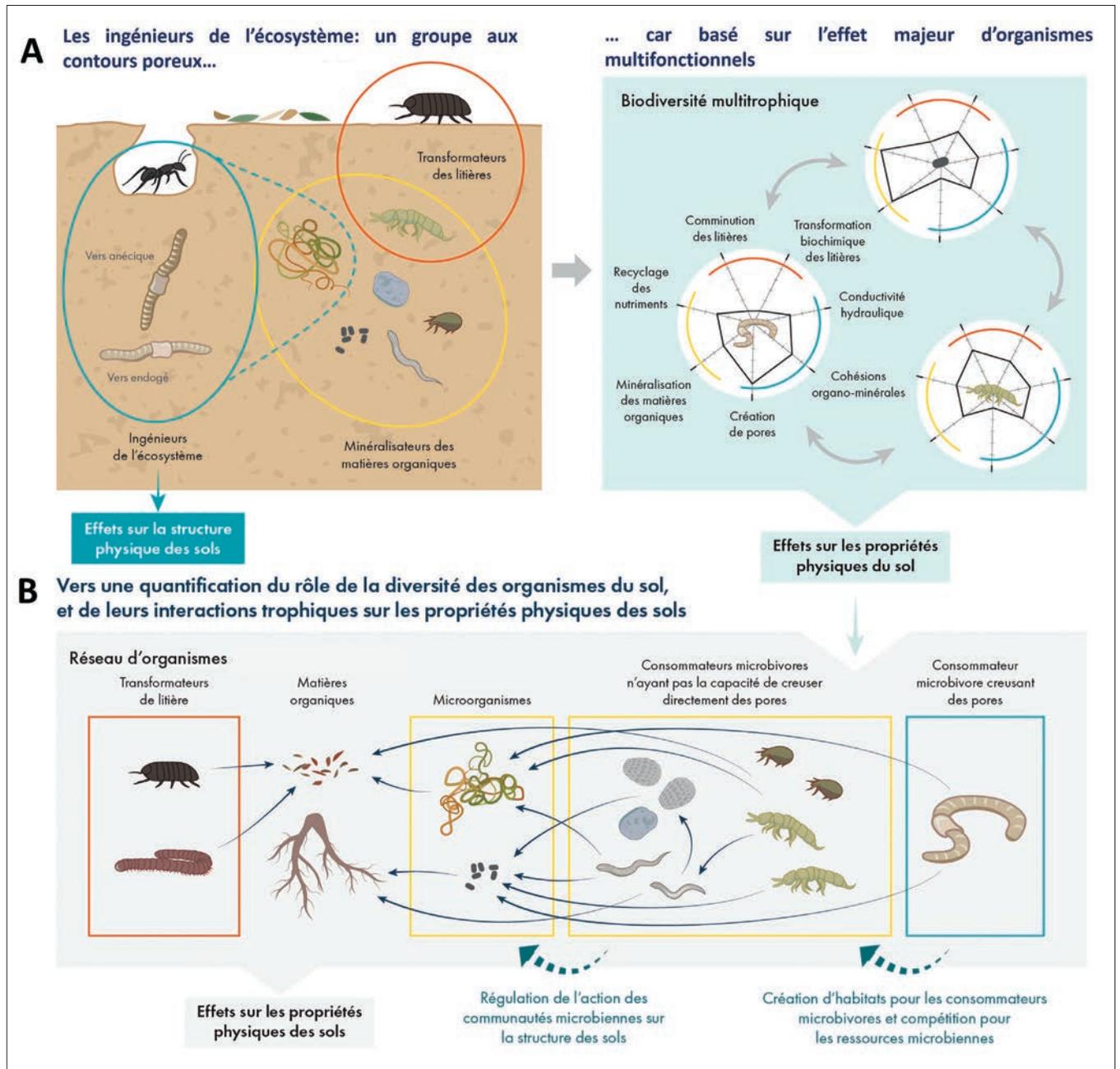
**Figure 3 :** Effet de la diversité des organismes du sol et leurs interactions trophiques sur la structure physique des sols  
 (A) : Schéma représentant la perméabilité du groupe des organismes ingénieurs de l'écosystème car celui-ci est basé sur des effets majeurs d'organismes multifonctionnels.

(B) : Proposition de la prise en compte de la diversité et des interactions trophiques comme déterminants de la structure du sol

**Figure 3:** Effect of the diversity of soil organisms and their trophic interactions on the soil physical structure.

(A) Scheme highlighting the permeability of the group of ecosystem engineers because it is based on the dominant effect of multifunctional organisms.

(B) Toward the integration of the diversity of soil organisms and their trophic interactions as biotic determinant of the soil physical structure.



concerne donc *a priori* un grand nombre d'organismes du sol (Rillig et Mummey, 2006; Toyota *et al.*, 2006; Cammeraat et Risch, 2008; Eisenhauer, 2010; Jouquet *et al.*, 2011).

Depuis leur définition initiale, les contours du groupe des ingénieurs de l'écosystème des sols ont largement évolué. Alors que Lavelle (1997a, b) incluait essentiellement la macrofaune, pointant notamment le rôle central des vers de terre, Brussaard (2012) inclut également les champignons, puis Lavelle *et al.* (2016) ouvrent plus largement aux microorganismes (bactéries et champignons). Cette modification dans la définition des groupes fonctionnels renvoie au changement de notre perception du rôle des organismes du sol. Classiquement considérés pour leur importance dans la minéralisation des matières organiques (Marumoto *et al.*, 1982; Molla *et al.*, 1984; Hassink, 1995; Scheu et Setälä, 2002), les microorganismes (bactéries et champignons) sont aussi des acteurs majeurs de la structuration des sols (Miller et Jastrow, 2000; Rillig et Mummey, 2006; Lehmann *et al.*, 2017; Costa *et al.*, 2018). La production de substances (polymériques) extracellulaires par les microorganismes modifie la cohésion et l'hydrophobicité (Linder *et al.*, 2005; Cosentino *et al.*, 2006) des particules minérales (Chenu, 1993; Daynes *et al.*, 2012), et en même temps augmente la viscosité de la solution de sol, ce qui, favorise la rétention en eau et module la conductivité hydraulique aux échelles élémentaires de structuration (Benard *et al.*, 2019). Dans le cas des champignons, la production d'hyphes fongiques constitue un maillage tridimensionnel assurant une plus grande cohésion de la matrice du sol (Tisdall *et al.*, 1997). Ces exemples montrent que la limite entre les organismes ingénieurs et non-ingénieurs est difficile à déterminer et a évolué depuis la définition initiale du groupe des ingénieurs de l'écosystème dans les sols. Vraisemblablement, le fait que nombre d'organismes du sol n'ont historiquement pas été classés dans le groupe des ingénieurs a contribué à limiter l'étude de leur rôle sur les propriétés physiques des sols. Par exemple, on connaît l'effet de certains groupes de la macrofaune, tels que les vers de terre et les termites (Jouquet *et al.*, 2011), mais peu l'effet de certains macroinvertébrés (FAO, 2020), tels que les myriapodes (Toyota *et al.*, 2006), isopodes et insectes (Bang *et al.*, 2005), notamment au stade larvaire (Badorreck *et al.*, 2012), sur la structure des sols. Il existe cependant quelques travaux montrant qu'ils peuvent, dans certains cas, modifier directement les propriétés physiques des sols en creusant des pores (Badenhorst *et al.*, 2018; Sagi *et al.*, 2019; Mele *et al.*, 2021) ou *via* le rejet de fèces (David, 2014; Joly *et al.*, 2020). Similairement, les microarthropodes (collembolles et acariens) ont fait l'objet de très peu d'études sur leurs effets « physiques » dans les sols (sauf Siddiky *et al.*, 2012; Erktan *et al.*, 2020b), alors qu'il existe des travaux suggérant leur influence sur la microstructure des sols, *via* le rejet de boulettes fécales notamment (Lee et Foster, 1991). L'importance de la mésofaune dans la structuration des horizons, si elle a fait l'objet de peu d'études quantitatives, est en revanche largement utilisée pour

l'identification des horizons, notamment les horizons organo-minéraux biomésostrucurés ou biomicrostructurés qui sont explicitement liés à l'activité d'arthropodes ou d'enchytréides (Jabiol *et al.*, 2008; Zanella, 2018). Enfin, le rôle des protistes dans la structuration des sols a également été très peu étudié alors qu'ils sont capables de modifier la stabilité des agrégats de sols (Erktan *et al.*, 2020b).

Pour limiter les biais liés au classement d'organismes dans le groupe des ingénieurs de l'écosystème, nous rappelons que d'après la théorie de la niche de Hutchinson (1957), tous les organismes sont multifonctionnels, et peuvent donc influencer simultanément, et à divers degrés, les différentes fonctions du sol (transformation des matières organiques, structure des sols, etc., *Figure 2A*). Les classifications proposées pour définir les ingénieurs de l'écosystème (Jones, 1997; Lavelle, 1997a, b) sont d'ailleurs basées sur l'effet « majeur » des organismes sur une fonction, sans occulter leur rôle dans d'autres fonctions (Wardle, 2002).

De plus, les effets des organismes sur la structure physique des sols sont multiples, et vont de la formation de pores à des changements plus fins des propriétés physiques et hydrauliques des sols (e.g. changement de conductivité hydraulique relatif à la viscosité de la solution du sol, etc., *Figure 3A*).

## Vers l'intégration de la structuration physique des sols dans le champ de recherche de la biodiversité comme déterminant du fonctionnement des écosystèmes

Une autre limite majeure dans l'étude de l'impact des organismes sur la structuration des sols est qu'elle est souvent basée sur le suivi de populations monospécifiques. Cette approche permet de décrire le rôle de certains vers de terre (Blouin *et al.*, 2013), bactéries (Costa *et al.*, 2018), et champignons (Rillig et Mummey, 2006) comme un tout uniforme et masque les différences entre espèces d'un même groupe taxonomique. Pourtant, même si les différences intergroupes semblent supérieures à celles intragroupes (Lavelle *et al.*, 1997b), des exceptions notables peuvent être signalées. Par exemple, l'effet des vers de terre sur la structure des sols dépend de l'espèce considérée (Blanchart *et al.*, 1999; Hallam et Hodson, 2020). Similairement, l'effet des champignons (Lehmann *et al.*, 2020) et bactéries (Caesar-TonThat *et al.*, 2007; Sandhya et Ali, 2014) sur l'agrégation des sols varie en fonction des espèces/souches. Il apparaît donc essentiel de prendre en compte ces variations intragroupes. De plus, l'approche par des études expérimentales ne manipulant qu'une espèce à la fois ne permet pas d'étudier le rôle de la diversité interspécifique, ni des interactions entre organismes. Pour cela, il faut considérer des communautés d'organismes plurispécifiques et des interactions trophiques (Davidson et Grieve, 2006), qui incluent également des ingénieurs de l'écosystème qui interagissent entre eux, et avec les réseaux

trophiques (Lavelle *et al.*, 2016). La difficulté de faire ce passage à l'échelle de la communauté est actuellement un verrou majeur pour une meilleure compréhension de l'impact des organismes sur la structure des sols.

Dans la suite de cet article, nous contribuons à combler cette lacune de connaissance en discutant de l'effet d'organismes peu étudiés (et de leurs interactions). En particulier, nous nous intéressons à la micro- et mésofaune, notamment les protistes, nématodes, et microarthropodes microbivores, et nous nous focalisons sur le rôle des interactions entre organismes à l'échelle de communautés qui présentent plusieurs niveaux trophiques (*Figure 3, panneau inférieur*). Deux types d'interactions impliquant les protistes, nématodes, et microarthropodes sont ciblées : (1) les interactions trophiques avec leurs proies microbiennes, et (2) les interactions avec des organismes ayant la capacité de créer directement des pores (galeries), classiquement définis comme ingénieurs de l'écosystème *sensu* Lavelle *et al.*, (1997b).

### **Interactions entre communautés microbiennes et consommateurs microbivores « non-ingénieurs » (protistes, nématodes, microarthropodes) comme déterminants de la structure du sol**

*A priori*, deux processus peuvent expliquer l'effet des interactions trophiques entre microbivores « non-ingénieurs » et microorganismes sur la structure physique du sol : (i) la régulation trophique des communautés microbiennes, en termes d'abondance, composition et activité et (ii) la redistribution spatiale des microorganismes et des matières organiques dans l'espace poral, redéfinissant ainsi les possibilités d'associations organo-minérales.

Les consommateurs microbivores modifient l'abondance et la composition des communautés microbienne *via* des effets « top-down » (Coulibaly *et al.*, 2019; Thakur et Geisen, 2019). Ces effets peuvent conduire à des variations du ratio entre bactéries et champignons, et aussi avoir des effets sur la composition des communautés bactériennes et fongiques, respectivement. Or, les microorganismes jouent un rôle prépondérant sur la (micro-)structure des sols (Lehmann *et al.*, 2017), et ce rôle diffère entre bactéries et champignons, et également entre souches microbiennes (Caesar-TonThat *et al.*, 2007; Lehmann *et al.*, 2020). De tels changements de composition microbienne dans des systèmes simplifiés impliquant des interactions entre microarthropodes et communautés microbiennes (essentiellement fongiques) ont été observés et ont abouti à des modifications de l'agrégation des sols (Siddiky *et al.*, 2012; Erktan *et al.*, 2020b). Un autre aspect important des régulations trophiques « top-down » est la modulation de l'activité microbienne. Par exemple, il a été montré que certains protistes stimulent la production de biofilm bactérien (Matz et Kjelleberg, 2005), qui joue un rôle important dans la cohésion des particules de sol (Costa *et al.*, 2018).

Les consommateurs des microorganismes (protistes, nématodes et microarthropodes) jouent également un rôle dans la translocation de matières organiques et le transport de microorganismes, à des échelles allant de quelques dizaines de microns (Gormsen *et al.*, 2004; Rubinstein *et al.*, 2015) à quelques centimètres, notamment *via* la production de fèces et de nécromasse dans le cas des microarthropodes (Maaß *et al.*, 2015). Cette redistribution spatiale modifie les possibilités d'associations entre les matières organiques et la matrice minérale du sol. Elle constitue un processus potentiel d'action indirecte des microarthropodes (Maaß *et al.*, 2015) et des autres consommateurs des microorganismes (protistes, nématodes) sur la structure du sol, mais n'a jamais été explicitement quantifiée.

### **Interactions entre consommateurs microbivores « non-ingénieurs » (protistes, nématodes, microarthropodes) et « ingénieurs » (vers de terre) comme déterminants de la structure du sol**

L'effet des organismes « ingénieurs » (i.e. vers de terre) comme régulateurs des populations des organismes « non ingénieurs » (collembolles, nématodes) est documenté par de nombreuses études (Loranger *et al.*, 1998; Salmon, 2004; Salmon *et al.*, 2005; Eisenhauer, 2010; Wurst, 2010). Il en ressort qu'il existe un équilibre entre (i) des effets positifs, *via* la création d'habitats par les vers de terre (Maraun *et al.*, 1999), ou la plus grande connectivité des pores permettant aux collembolles d'échapper aux prédateurs (Salmon *et al.*, 2005), (ii) des effets négatifs de compétition pour les ressources microbiennes entre vers de terre et collembolles (Gutiérrez *et al.*, 2008) (*Figure 3, panneau inférieur*) et (iii) des effets directs d'ingestion, notamment des nématodes par les vers de terre (Wurst, 2010). Ces travaux et d'autres de modélisation plus théoriques (Sanders *et al.*, 2014) montrent que les interactions entre ces groupes d'organismes sont en partie dues à des modifications de la structure de l'habitat par l'espèce capable de creuser directement des pores. Par contre, il n'existe que peu de travaux qui s'intéressent au rôle des interactions de ces organismes comme déterminants de la structure du sol (Siddiky *et al.*, 2013; Erktan *et al.*, 2020a, b). Nous proposons d'étudier la possible complémentarité (Hector *et al.*, 1998; Reiss *et al.*, 2009; Gagic *et al.*, 2015) des effets entre organismes capables de créer des pores et les organismes (protistes, nématodes, microarthropodes) dont la survie et l'action sur la structure du sol dépendent en partie des pores créés par les ingénieurs. Des recherches manipulant des interactions de plus en plus complexes entre organismes « ingénieurs » et non-ingénieurs permettront de mieux comprendre comment celles-ci modifient la structure du sol, et de tester de potentiels effets positifs liés à la dissimilarité fonctionnelle de ces organismes (Wurst, 2010). Par exemple, il serait intéressant de tester en quoi des changements de connectivités des pores dus à la création de galeries par des organismes ingénieurs (i.e. vers de terre) modifient (i) la mobilité de microbivores (i.e. nématodes) et leur

action « top-down » sur l'effet des microorganismes (i.e bactéries, champignons) comme modulateurs de la structure physique des sols, (ii) ainsi que la dispersion des microorganismes eux-mêmes *via* des changements de circulation de la solution du sol.

## CONCLUSION

Les interactions et rétroactions entre organismes et structure physique du sol influencent fortement l'ensemble du fonctionnement du sol. Ces interactions déterminent en partie les communautés qui y vivent et modulent l'expression des grandes fonctions du sol comme la minéralisation de la matière organique. La compréhension des interactions entre organismes et structure du sol est indispensable pour une gestion plus durable des sols, par exemple dans le cadre de l'agroécologie, mais elles restent encore trop peu étudiées, particulièrement en conditions de terrain et en prenant en compte les interactions entre organismes (ingénieurs et non-ingénieurs). Même si notre raisonnement repose sur de nombreuses expériences passées, décrire quantitativement les processus impliqués, la façon dont ils interagissent et prédire les conséquences à l'échelle du profil de sol reste un défi important. Comme toujours en écologie, ce défi ne pourra être relevé qu'en combinant (i) des expériences en conditions contrôlées y compris en utilisant des sols plus ou moins artificiels dont la texture et la structure sont contrôlées et simplifiées, (ii) des expériences plus réalistes en milieu moins contrôlé et impliquant des niveaux de biodiversité réalistes, (iii) des modèles mathématiques à même de fournir des hypothèses générales simples, et (iv) des modèles de simulation permettant de reproduire les résultats expérimentaux et d'approcher la complexité des interactions à des échelles spatiales variées.

## REMERCIEMENTS

Amandine Erktan a été financée par une bourse de la « Deutsche Forschungsgemeinschaft » (Référence du projet : GZ : ER 978/1-1 ; AOBJ : 677987).

Nous remercions Audrey Marville pour son aide dans la réalisation des figures.

## BIBLIOGRAPHIE

- Aubert M., Bureau F., 2018 - Forest humus forms as a playground for studying aboveground-belowground relationships: Part 1, theoretical backgrounds. *Applied Soil Ecol.*, 123, 391-397.
- Badenhorst J., Dabrowski J., Scholtz C.H., Truter W.F., 2018 - Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. *Applied Soil Ecol.*, 132, 53-59.
- Badorreck A., Gerke H.H., Hüttl R.F., 2012 - Effects of ground-dwelling beetle burrows on infiltration patterns and pore structure of initial soil surfaces. *Vadose Zone J.*, 11.
- Balesdent J., Chenu C., Balabane M., 2000 - Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Till. Res.*, 53, 215-230.
- Bang H.S., Lee J.-H., Kwon O.S., Na Y.E., Jang Y.S., Kim W.H., 2005 - Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecol.*, 29, 165-171.
- Barré P., Fernandez-Ugalde O., Virto I., Velde B., Chenu C., 2014 - Impact of phyllosilicate mineralogy on organic carbon stabilization in soils: incomplete knowledge and exciting prospects. *Geoderma*, 235-236, 382-395.
- Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S., 2020 - Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosci.*, 17, 5223-5242.
- Bardgett R.D., 2002 - Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zool.*, 105, 367-375.
- Baveye P.C., Otten W., Kravchenko A., Balseiro-Romero M., Beckers É., Chalhoub M., Darnault C., Eickhorst T., Garnier P., Hapca S., Kiranyaz S., Monga O., Mueller C.W., Nunan N., Pot V., Schlüter S., Schmidt H., Vogel H.-J., 2018 - Emergent properties of microbial activity in heterogeneous soil microenvironments: different research approaches are slowly converging, yet major challenges remain. *Frontiers in Microbiol.*, 9, 1929.
- Benard P., Zarebanadkoui M., Brax M., Kaltenbach R., Jerjen I., Marone F., Couradeau E., Vincent Felde J.M.N.L.V., Kaestner A., Carminati A., 2019 - Microhydrological niches in soils: How mucilage and EPS alter the biophysical properties of the rhizosphere and other biological hotspots. *Vadose Zone J.*, 18, 1-10.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., Le Bissonnais Y., Valentin C., 1997 - Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol. Biochem.*, 29, 431-439.
- Blanchart E., Albrecht A., Alegre J., Duboisset A., Pashanasi B., Lavelle P., Brussaard L., 1999 - Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *In: P. Lavelle, L. Brussaard, P. Hendrix (Eds.), Earthworm management in tropical agroecosystems*, CAB International, Wallingford, UK, 1999, pp. 139-162.
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussaard L., Butt K.R., Dai J., Dendooven L., Peres G., Tondoh J.E., Cluzeau D., Brun J.J., 2013 - A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *Europ. J. Soil Sci.*, 64, 161-182.
- Brussaard L., 1997 - Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*, 563-570.
- Brussaard L., De Ruiter P.C., Brown G.G., 2007a - Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agri., ecosys. Env.*, 121, 233-244.
- Brussaard L., Pulleman M.M., Ouédraogo É., Mando A., Six J., 2007b - Soil fauna and soil function in the fabric of the food web. *Pedobiol.*, 50, 447-462.
- Brussaard L., 2012) Ecosystem services provided by the soil biota. *In: Soil ecology and ecosystem services*, Wall et al., Oxford University Press, 45-58.
- Caesar-TonThat T.C., Caesar A.J., Gaskin J.F., Sainju U.M., Busscher W.J., 2007 - Taxonomic diversity of predominant culturable bacteria associated

- with microaggregates from two different agroecosystems and their ability to aggregate soil in vitro. *Appl. Soil Ecol.*, 36, 10-21.
- Calvet R., Chenu H., Houot S., 2011 - Les matières organiques des sols : rôles agronomiques et environnementaux, edited by: Agriprod., Ed. France Agri. 347 pp.
- Cammeraat E.L.H., Risch A.C., 2008 - The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *J. Applied Entomol.*, 132, 285-294.
- Capowiez Y., Samartino S., Cadoux S., Bouchant P., Richard G., Boizard H., 2012 - Role of earthworms in regenerating soil structure after compaction in reduced tillage systems. *Soil Biol. Biochem.*, 55, 93-103.
- Chenu C., 1993 - Clay-or sand-polysaccharide associations as models for the interface between microorganisms and soil: water related properties and microstructure. *Geoderma*, 56, 143-156.
- Cheshire M.V., 1977 - Origins and stability of soil polysaccharide. *J. Soil Sci.*, 28, 1-10.
- Chevallier T., Muchaonyerwa P., Chenu C., 2003 - Microbial utilisation of two proteins adsorbed to a vertisol clay fraction: toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *tenebrionis* and bovine serum albumin. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 1211-1218.
- Chevallier T., Woignier T., Toucet J., Blanchart E., 2010 - Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159, 182-188.
- Chimento C., Almagro M., Amaducci S., 2016 - Carbon sequestration potential in perennial bioenergy crops: the importance of organic matter inputs and its physical protection. *Gcb Bioenergy*, 8, 111-121.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D., 2013 - Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, 1615-1618.
- Coleman D.C., Crossley D.A., 1996 - Fundamentals of soil ecology. Academic Press, Univ: Minnesota, 205 p.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S. E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Quested H.M., Santiago L.S., Wardle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison S.D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T.V., Diaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vaieretti M.V., Westoby M., 2008 - Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. letters*, 11, 1065-1071.
- Cosentino D.J., Chenu C., Hallett P., Tessier D., Michel J.C., 2006 - Predicting Short-term Aggregate Stability Dynamics After the Addition of Maize Straw. The Role of Hydrophobicity. In *The 18th World Congress of Soil Science*.
- Costa O.Y., Raaijmakers J.M., Kuramae E.E., 2018 - Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. *Frontiers microbial.*, 9, 1636.
- Coulibaly S.F.M., Winck B.R., Akpa-Vinceslas M., Mignot L., Legras M., Forey E., Chauvat M., 2019 - Functional Assemblages of Collembola Determine Soil Microbial Communities and Associated Functions, *Front. Environ. Sci.*, 7, 52.
- Crowther T.W., Van den Hoogen J., Wan J., Mayes M.A., Keiser A.D., Mo L., Averill C., Maynard D.S., 2019 - The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365(6455), eaav0550.
- Cragg R.G., Bardgett R.D., 2001 - How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biol. Biochem.*, 33, 2073-2081
- Czarnes S., Hallett P.D., Bengough A.G., Young I.M., 2000 - Root-and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *Europ. J. Soil Sci.*, 51, 435-443.
- David J.F., 2014 - The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views. *Soil Biol. Biochem.*, 76, 109-118.
- Davidson D.A., Grieve I.C., 2006 - Relationships between biodiversity and soil structure and function: evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecol.*, 33, 176-185.
- Daynes C.N., Zhang N., Saleeba J.A., McGee P.A., 2012 - Soil aggregates formed in vitro by saprotrophic Trichocomaceae have transient water-stability, *Soil Biol. Biochem.*, 48, 151-161.
- De Graaff M.A., Adkins J., Kardol P., Throop H.L., 2015 - A meta-analysis of soil biodiversity impacts on the carbon cycle. *Soil*, 1, 257-271.
- Derrien D., Amelung W., 2011 - Computing the mean residence time of soil carbon fractions using stable isotopes: impacts of the model framework. *Europ. J. Soil Sci.*, 62, 237-252.
- Diel J., Vogel H.J., Schlüter S., 2019 - Impact of wetting and drying cycles on soil structure dynamics. *Geoderma*, 345, 63-71.
- Dignac M.F., Bahri H., Rumpel C. Rasse, D.P., Bardoux, G., Balesdent, J., Girardin, C., Chenu, C., Mariotti, A., 2005 - <sup>13</sup>C natural abundance as a tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: an appraisal at the Closeaux experimental field (France). *Geoderma*, 128, 3-17.
- Dindal D.L., 1990 - Soil Biology Guide. Wiley-Interscience, USA, p. 1376 p.
- Djigal D., Brauman A., Diop T.A., Chotte J.L., Villenave C., 2004 - Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth, *Soil Biol. Biochem.*, 36, 323-331.
- Dungait J.A., Hopkins D.W., Gregory A.S., Whitmore A.P., 2012 - Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Glob. Change Biol.*, 18, 1781-1796.
- Eisenhauer N., 2010 - The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiol.*, 53, 343-352.
- Eisenhauer N., Reich P.B., Isbell F., 2012 - Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93, 2227-2240.
- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A.D., Barry K.E., Bonn A., Brose U., Bruehlheide H., Buchmann N., Buscot F., Ebeling A., Ferlian O., Freschet G.T., Gilling D.P., Hättenschwiler S., Hillebrand H., Hines J., Isbell F., Koller-France E., König-Ries B., de Kroon H., Meyer S.T., Milcu A., Müller J., Nock C.A., Petermann J.S., Roscher C., Scherber C., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Schnitzer S.A., Schuldt A., Tschirntke T., Türke M., van Dam N.M., van der Plas F., Vogel A., Wagg C., Wardle D.A., Weigelt A., Weisser W.W., Wirth C., Jochum M., 2019 - A multitrophic perspective on biodiversity-ecosystem functioning research. In *Advances in ecological research* (Vol. 61, pp. 1-54) Academic Press.
- Ekschmitt K., Liu M., Vetter S., Fox O., Wolters V., 2005 - Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability—why is dead organic matter left over in the soil?. *Geoderma*, 128, 167-176.
- Elliott E.T., Coleman D.C., 1988 - Let the soil work for us. *Ecol. Bull.*, 39, 23-32.
- Erktan A., Or D., Scheu S., 2020a - The soil physical structure: Determinant and consequence of trophic interactions. *Soil Biol. Biochem.*, 148, 107876.
- Erktan A., Rillig M.C., Carminati A., Jousset A., Scheu S., 2020b - Protists and collembolans alter microbial community composition, C dynamics and soil aggregation in simplified consumer - prey systems. *Biogeosci.*, 17, 4961-4980
- Ettema C.H., Wardle D.A., 2002 - Spatial soil ecology. *Trends ecol. Evol.*, 17, 177-183.
- FAO, ITPS, GSBI, SCBD and EC., 2020 - State of knowledge of soil biodiversity - Status, challenges and potentialities, Report 2020. Rome, FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>

- Feller C., Chenu C., 2012 - Les inter-actions bio-organo-argileuses et la stabilisation du carbone dans les sols, *Aperçu historique. Etude et Gestion des Sols*, 19, 235-248.
- Frouz J., 2018 - Effects of soil macro-and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Geoderm.*, 332, 161-172.
- Gagic V., Bartomeus I., Jonsson T., Taylor A., Winqvist C., Fischer C., Slade E.M., Steffan-Dewenter I., Emmerson M., Potts S.G., Tscharntke T., Weisser W., Bommarco R., 2015 - Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 282, 20142620.
- García-Sánchez M., Souche M., Trives-Segura C., Plassard C., 2021 - The grazing activity of *Acroboloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *J. Nem.*, 53.
- Gessner M.O., Swan C.M., Dang C.K., McKie B.G., Bardgett R.D., Wall D.H., Hättenschwiler S., 2010 - Diversity meets decomposition. *Trends ecol. evol.*, 25, 372-380.
- Gleixner G., Czimczik C.J., Kramer C., Lühker B., Schmidt M.W., 2001 - Plant compounds and their turnover and stabilization as soil organic matter. In *Global biogeochemical cycles in the climate system* (pp. 201-215) Academic Press.
- Gormsen D., Olsson P.I.A., Hedlund K., 2004 - The influence of collembolans and earthworms on AM fungal mycelium. *Appl. Soil Ecol.*, 27, 211-220.
- Griffiths B.S., 1994 - Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: Their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant Soil*, 164, 25-33.
- Griffiths B.S., Ritz K., Bardgett R.D., Cook R., Christensen S., Ekelund F., Sørensen S.J., Bååth E., Bloem J., de Ruiter P.C., Dolfing J.K., Nicolardot B., 2000 - Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity ecosystem function relationship. *Oikos*, 90, 279-294.
- Griffiths B.S., Ritz K., Wheatley R., Kuan H.L., Boag B., Christensen S., Ekelund F., Sørensen S.J., Muller S., Bloem J., 2001 - An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biol. Biochem.*, 33, 1713-1722
- Griffiths B.S., Bardgett R.D., 1997 - Interactions between microbe-feeding invertebrates and soil microorganisms. In: *Modern soil microbiology*, edited by: Van Elsas J.D., Trevors J.T., Wellington E.M.H., Editions M. Dekker, New York, 165-182.
- Gutiérrez M., Jesús J.B., Trigo D., Novo M., Díaz D.J., 2008 - Is there food competition between *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) and soil microarthropods at El Molar (Madrid)? *Eur. J. Soil Biol.* 44, 207-212.
- Hallam J., Hodson M.E., 2020 - Impact of different earthworm ecotypes on water stable aggregates and soil water holding capacity. *Biol. Fertil. Soils*, 1-11.
- Hassink J., 1995 - Density fractions of soil macroorganic matter and microbial biomass as predictors of C and N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 1099-1108.
- Hättenschwiler S., Gasser P., 2005 - Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 1519-1524.
- Hector A., 1998 - The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 597-599.
- Hillel D., 2004 - *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press, San Diego, USA, p. 494 p.
- Hoang D.T., Pausch J., Razavi B.S., Kuzyakova I., Banfield C.C., Kuzyakov Y., 2016 - Hotspots of microbial activity induced by earthworm burrows, old root channels, and their combination in subsoil. *Biol. Fertil. Soils*, 52, 1105-1119.
- Hutchinson G.E., 1957 - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol.*, 22, 415-427.
- Jabiou B., Ponge J.-F., Brêthes A., Zanella A., Aubert M., Bureau F., 2008 - Typologie des formes d'humus forestières (forêts des climats tempérés). *Référentiel Pédologique 2008*, (Baize D., Girard M.C., Jabiol B., Rossignol J.P., Eimberck M., Beaudou A., eds.). AFES, Editions Quae, Paris,
- Joly F.X., Coq S., Coulis M., David J.F., Hättenschwiler S., Mueller C.W., Prater I., Subke J.A., 2020 - Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. *Comm. Biol.*, 3, 1-9.
- Jones F.G.W., Thomasson A.J., 1976 - Bulk density as an indicator of pore space in soils useable by nematodes. *Nematol.* 22, 133-137.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994 - Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1997 - Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecol.*, 78, 1946-1957.
- Jouquet P., Traoré S., Choosai C., Hartmann C., Bignell D., 2011 - Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *Europ. J. Soil Biol.*, 47, 215-222.
- Juyal A., Eickhorst T., Falconer R., Baveye P.C., Spiers A., Otten W., 2018) Control of pore geometry in soil microcosms and its effect on the growth and spread of *Pseudomonas* and *Bacillus* sp. *Frontiers Environ. Sci.*, 6, 73.
- Juyal A., Otten W., Baveye P.C., Eickhorst T., 2020) Influence of soil structure on the spread of *Pseudomonas fluorescens* in soil at microscale. *Europ. J. Soil Sci.*, DOI: 10.1111/ejss.12975.
- Kallenbach C.M., Grandy A.S., Frey S.D., Diefendorf A.F., 2015 - Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation. *Soil Biol. Biochem.*, 91, 279-290.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Phil. Trans. Royal Soc. London. Series B, Biol. sci.*, 363, 685-701.
- Kleber M., Sollins P., Sutton R., 2007 - A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochem.*, 85, 9-24.
- Lange M., Eisenhauer N., Sierra C.A., Bessler H., Engels C., Griffiths R.I., Mellado-Vásquez P.G., Malik A.A., Roy J., Scheu S., Steinbeiss S., Thomson B.C., Trumbore S.E., Gleixner G., 2015 - Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nat. Comm.*, 6, 1-8.
- Lavelle P., Bignell D.E., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S., 1997a - Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.*, 33, 159-193.
- Lavelle P., 1997b - Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. In *Advances in ecological research* (Vol. 27, pp. 93-132) Academic Press.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil ecology*. Springer Science & Business Media, 654 p.
- Lavelle P., 2002 - Functional domains in soils. *Ecol. Res.*, 17, 441-450
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A., 2016 - Ecosystem engineers in a self-organized soil: a review of concepts and future research questions. *Soil Sci.*, 181, 91-109.
- Lavelle P., Spain A., Fonte S., Bedano J.C., Blanchart E., Galindo V., Grimaldi M., Jimenez J.J., Velasquez E., Zangerlé A., 2020) Soil aggregation, ecosystem engineers and the C cycle. *Acta Oecologica*, 105, 103561.
- Le Bayon R.C., Moreau S., Gascuel-Odoux C., Binet F., 2002 - Annual variations in earthworm surface-casting activity and soil transport by water runoff under at temperate maize agroecosystem. *Geoderm.*, 106, 121-135.
- Le Bissonnais Y.L., 1996 - Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology. *Eur. J. Soil Sci.*, 47, 425-437.

- Lee K.E., Foster R.C., 1991 - Soil fauna and soil structure. *Soil Res.*, 29, 745-775.
- Lehmann J., Kleber M., 2015 - The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, 60-68.
- Lehmann A., Zheng W., Rillig M.C., 2017 - Soil biota contributions to soil aggregation. *Nat. Ecol. Evol.*, 1, 1828-1835.
- Lehmann A., Zheng W., Ryo M., Soutschek K., Roy J., Rongstock R., Maaß S., Rillig M.C., 2020 - Fungal Traits Important for Soil Aggregation, *Front. Microbiol.*, 10, 2904.
- Linder M.B., Szilvay G.R., Nakari-Setälä T., Penttilä M.E., 2005 - Hydrophobins: the protein-amphiphiles of filamentous fungi. *FEMS Microbiol. Rev.*, 29, 877-896.
- Loranger G., Ponge J.F., Blanchart É., Lavelle P., 1998 - Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biol. Fertil. Soils*, 27, 21-26.
- Lucas M., Schlüter S., Vogel H.J., Vetterlein D., 2019 - Soil structure formation along an agricultural chronosequence. *Geoderm.*, 350, 61-72.
- Maaß S., Caruso T., Rillig M.C., 2015) Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiol.*, 58, 59-63.
- Maire V., Alvarez G., Colombet J., Comby A., Despinasse R., Dubreucq E., Joly M., Lehours A.-C., Perrier V., Shahzad T., Fontaine S., 2013 - An unknown oxidative metabolism substantially contributes to soil CO<sub>2</sub> emissions. *Biogeosci.*, 10, 1155-1167.
- Malik A.A., Martiny J.B.H., Brodie E.L., Martiny A.C., Treseder K.K., Allison S.D., 2019 - Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J.*, 14, 1-9.
- Maraun M., Alphej J., Bonkowski M., Buryr R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S., 1999 - Middens of the earthworm *L. terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and Mesofauna in forest soil. *Pedobiol.*, 43, 276-287.
- Marumoto T., Anderson J.P.E., Domsch K.H., 1982 - Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 14, 469-475.
- Maron P.A., Amadou S., Kaisermann A., Lévêque J., Mathieu O., Guigüe J., Karimi B., Bernard L., Dequiedt S., Terrat S., Chabbi A., Ranjard L., 2018 - High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning. *Applied Environ. Microbiol.*, 84, e02738-17.
- Matz C., Kjelleberg S., 2005 - Off the hook-how bacteria survive protozoan grazing. *Trends in Microbiol.*, 13, 302-307.
- Mele G., Buscemi G., Gargiulo L., Terribile F., 2021 - Soil burrow characterization by 3D image analysis: Prediction of macroinvertebrate groups from biopore size distribution parameters. *Geoderma*, 404, 115292.
- Miller R.M., Jastrow J.D., 2000 - Mycorrhizal Fungi Influence Soil Structure. *In: Y. Kapulnik, & D. D. Douds, Eds., Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, 3-18. Dordrecht: Kluwer Academic. [http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-0776-3\\_1](http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-0776-3_1)
- Molla M.A.Z., Chowdhury A.A., Islam A., Hoque S., 1984 - Microbial mineralization of organic phosphate in soil. *Plant Soil*, 78, 393-399.
- Moldrup P., Olesen T., Komatsu T., Schjønning P., Rolston D.E., 2001 - Tortuosity, diffusivity, and permeability in the soil liquid and gaseous phases. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 65, 613-623.
- Moldrup P., Olesen T., Schjønning P., Yamaguchi T., Rolston D., 2000 - Predicting the gas diffusion coefficient in undisturbed soil from soil water characteristics. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 64, 94-100.
- 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., Duyts H., Geisen S., Girlanda M., Griffiths R.I., Jørgensen H.-B., Jensen J., Plassart P., Redecker D., Schmelz R.M., Schmidt O., Thomson B.C., Tisserant E., Uroz S., Winding A., Bailey M.J., Bonkowski M., Faber J.H., Martin F., Lemanceau P., de Boer W., van Veen J.A., van der Putten W.H., 2017 - Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nat. Comm.*, 8, 1-10
- Myers H.E., 1937 - Physicochemical reactions between organic and inorganic soil colloids as related to aggregate formation. *Soil Sci.* 44, 331-359.
- 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. *Europ. J. Soil Sci.*, 62, 105-116.
- Nunan N., 2017 - The microbial habitat in soil: Scale, heterogeneity and functional consequences. *J. Plant Nut. Soil Sci.*, 180, 425-429.
- Nunan N., Leloup J., Ruamps L.S., Pouteau V., Chenu C., 2017 - Effects of habitat constraints on soil microbial community function. *Sci. reports*, 7, 1-10.
- Nunan N., Schmidt H., Raynaud X., 2020 - The ecology of heterogeneity: soil bacterial communities and C dynamics. *Phil. Trans. Royal Soc. London Series B Biol. Sci.*, 375, 20190249.
- Oades J.M., 1993 - The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *In Soil Structure/soil biota interrelationships* (pp. 377-400 - Elsevier.
- Oades J.M., Gillman G.P., Uehara G., 1989 - Interactions of soil organic matter and variable-charge clays. *In: Coleman, D.C., Oades, J.M., Uehara, G. (Eds.), Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. Hawaii Press, Honolulu, pp. 69-95.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J.-L., De Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandeler E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Miko L., Montanarella L., Moreira F.M.S., Ramirez K.S., Scheu S., Singh B.K., Six J., van der Putten W.H., Wall D.H. (Eds.), 2016 - Global Soil Biodiversity Atlas. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp.
- Philippot L., Spor A., Hénault C., Bru D., Bizouard F., Jones C.M., Sarr, A., Maron P.A., 2013 - Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME J.*, 7, 1609.
- Queena K., Derenne S., Largeau C., Rumpel C., Mariotti A., 2005 - Spectroscopic and pyrolytic features and abundance of the macromolecular refractory fraction in a sandy acid forest soil (Landes de Gascogne, France). *Organ. Geochem.*, 36, 349-362.
- Rabot E., Wiesmeier M., Schlüter S., Vogel H.J., 2018 - Soil structure as an indicator of soil functions: a review. *Geoderm.*, 314, 122-137.
- Ranjard L., Richaume A., 2001 - Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. *Res. microbiol.*, 152, 707-716.
- Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.A., Ranjard L., Chemidlin N., Lelièvre M., Dequiedt S., Ramaroso V.H., Marsden C., Becquer T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018 - Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *The ISME J.*, 12, 451-462.
- Reiss J., Bridle J.R., Montoya J.M., Woodward G., 2009 - Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol. Evol.*, 24, 505-514.
- Rillig M.C., Mummey D.L., 2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.*, 171, 41-53.
- Rønn R., McCaig A.E., Griffiths B.S., Prosser J.I., 2002 - Impact of protozoan grazing on bacterial community structure in soil microcosms, *Appl. Environ. Microb.*, 68, 6094-6105.
- Ruamps L., Nunan N., Chenu C., 2011 - Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biol. Biochem.*, 43, 280-286.
- Rubinstein R.L., Kadlak A.L., Cousens V.C., Gage D.J., Shor L.M., 2015 - Protist-facilitated particle transport using emulated soil micromodels. *Environ. Sci. technol.*, 49, 1384-1391.
- Sagi N., Grünzweig J.M., Hawlena D., 2019 - Burrowing detritivores regulate nutrient cycling in a desert ecosystem. *Proc R Soc B*, 286(1914)
- Salmon S., 2004 - The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of food resources or of habitat? *Biol. Fertil. soil*, 40, 323-333.

- Salmon S., Geoffroy J.J., Ponge J.F., 2005 - Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms. *Soil Biol. Biochem.*, 37, 487-495.
- Sanders D., Jones C.G., Thébaut E., Bouma T., van der Heide T., van Belzen J., Barot S., 2014 - Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos* 123, 513-524.
- Scheu S., 2002 - The soil food web: structure and perspectives. *Europ. J. soil biol.*, 38, 11-20.
- Scheu S., Setälä H., 2002 - Multitrophic interactions in decomposer food. *In: Multitrophic level interactions*, edited by Tschamtko, T., Hawkins, B. A. Cambridge University Press, 223 p.
- Schimel J.P., Schaeffer S.M., 2012 - Microbial control over carbon cycling in soil. *Front Microbiol.* 3, 1-11.
- Schlüter S., Zawallich J., Vogel H.J., Dörsch P., 2019 - Physical constraints for respiration in microbial hotspots in soil and their importance for denitrification. *Biogeosci.*, 16, 3665-3678.
- Semchenko M., Leff J.W., Lozano Y.M., Saar S., Davison J., Wilkinson A., Jackson B.G., Pritchard W.J., De Long J.R., Oakley S., Mason K.E., Ostle N.J., Baggs E.M., Johnson D., Fierer N., Bardgett R.D., 2018 - Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland. *Sci. Adv.*, 4, eaau4578.
- Setälä H., McLean M.A., 2004 - Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia*, 139, 98-107.
- Siddiky M.R.K., Schaller J., Caruso T., Rillig M.C., 2012 - Arbuscular mycorrhizal fungi and collembola non-additively increase soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 47, 93-99.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K., 2004 - A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Till. Res.*, 79, 7-31.
- Smith V.C., Bradford M.A., 2003 - Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *App. Soil Ecol.*, 24, 197-203.
- Sandhya V., Ali S., 2014 - Exopolysaccharide production by drought tolerant *Bacillus* spp. and effect on soil aggregation under drought stress. *J. Microbiol. Biotech. Food Sci.*, 4, 51-57.
- Tecon R., Or D., 2016 - Bacterial flagellar motility on hydrated rough surfaces controlled by aqueous film thickness and connectedness. *Sci. Rep.*, 6, 1-11.
- Tecon R., Or D., 2017 - Biophysical processes supporting the diversity of microbial life in soil. *FEMS Microbiol. Rev.* 41, 599-623.
- Thakur M.P., Geisen S., 2019 - Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends microbiol.*, 27, 771-780.
- Toyota A., Kaneko N., Ito M.T., 2006 - Soil ecosystem engineering by the train millipede *Parafontaria laminata* in a Japanese larch forest. *Soil Biol. Biochem.*, 38, 1840-1850.
- Tisdall J.M., Smith S.E., Rengasamy P., 1997 - Aggregation of soil by fungal hyphae. *Soil Res.*, 35, 55-60.
- Utomo W.H., Dexter A.R., 1982 - Changes in soil aggregate water stability induced by wetting and drying cycles in non-saturated soil. *J. Soil Sci.* 33, 623-637.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E., 2007 - Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Vogel C., Mueller C., Höschel C., Buegger F., Heister K., Schulz S., Schlöter M., Kögel-Knabner I., 2014 - Submicron structures provide preferential spots for carbon and nitrogen sequestration in soils. *Nat Commun*, 5, 10.1038/ncomms3947.
- Wagg C., Bender S.F., Widmer F., van der Heijden M.G., 2014 - Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 111, 5266-5270.
- Wagg C., Schlaeppi K., Banerjee S., Kuramae E.E., van der Heijden M.G.A., 2019 - Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat. Comm.*, 10, 4841.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Nicholson K.S., 1997 - Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, 79, 247-258.
- Wardle D.A., 2002 - *Communities and ecosystems: Linking aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Wardle D.A., Yeates G.W., Barker G.M., Bonner K.I., 2006 - The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol. Biochem.*, 38, 1052-1062
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Freitag T., Guillaumaud N., Le Roux X., 2006 - Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environ. Microbiol.*, 8, 2162-2169.
- Wolters V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *Europ. J. Soil Biol.*, 37, 221-227.
- Wurst S. (2010). Effects of earthworms on above-and belowground herbivores. *Applied Soil Ecol.*, 45, 123-130.
- Yudina A., Kuzyakov Y. (2019). Saving the face of soil aggregates. *Glob. Change Biol.*, 25, 3574-3577.
- Zimmerman A.R., Chorover J., Goynes K.W., Brantley S.L. (2004). Protection of mesopore-adsorbed organic matter from enzymatic degradation. *Environ. Sci. Technol.*, 38, 4542-4548.
- Zanella A., Ponge J.-F., Jabiol B., Sartori G., Kolb E., Gobat J.-M., Le Bayon R.-C., Aubert M., De Waal R., Van Delft B., Vacca A., Serre G., Chersich S., Andreetta A., Cools N., Englisch M., Hager H., Katzensteiner K., Brêthes A., De Nicola C., Testi A., Bernier N., Graefe U., Juilleret J., Banas D., Garlato A., Obber S., Galvan P., Zampedri R., Frizzera L., Tomasi M., Menardi R., Fontanella F., Filoso C., Raffaella D., Bolzonella C., Pizzeghello D., Carletti P., Langohr R., Cattaneo D., Nardi S., Nicolini G., Viola F. (2018) Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms—Specific terms and diagnostic horizons. *Applied Soil Ecol.*, 122, 56-74.



# Apprentissage par la recherche à l'Université de Montpellier :

## Etude de la biodiversité microbienne du sol de la réserve naturelle du Lunaret

M. Barbier<sup>(1X)</sup>, J. Jeanjean<sup>(1X)</sup>, E. Labadie-Lafforgue<sup>(1X)</sup>, A. Loechleiter<sup>(1X)</sup>, L. Plumet<sup>(1X)</sup>,  
F. Schatt<sup>(1X)</sup>, Z. Abdelli<sup>(1)</sup>, S. Alary<sup>(1)</sup>, H. Benzouaoui<sup>(1)</sup>, D. Casi<sup>(1)</sup>, S. Cornélie<sup>(1)</sup>,  
M. Monie-Ibanes<sup>(1)</sup>, M. Pierre<sup>(1)</sup>, L. Pirou<sup>(1)</sup>, B. Reggiardo<sup>(1)</sup>, I. Surage<sup>(1)</sup>, C. Teyssier<sup>(2,\*)</sup> et  
A. Carré-Mlouka<sup>(3,\*)</sup>

- 1) Université de Montpellier, Master Biologie-Agrosciences, parcours Interactions Microorganismes-Hôtes-Environnements (IMHE), Faculté des Sciences de Montpellier, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier, France
- 2) Faculté de Pharmacie, UMR 95 QualiSud, Université de Montpellier, Cirad, Avignon Université, Institut Agro, IRD, Université de La Réunion, 34398 Montpellier Cedex 5, France
- 3) Faculté des Sciences, Laboratoire DGIMI, Diversité, Génomes & Interactions Microorganismes-Insectes, Université de Montpellier, UMR INRAE 1333, CC54, 34095 Montpellier Cedex 5, France

× Ces auteurs ont contribué de manière égale à la rédaction de cet article

\* Auteurs correspondants : [alyssa.carre-mlouka@umontpellier.fr](mailto:alyssa.carre-mlouka@umontpellier.fr) et [corinne.teyssier@umontpellier.fr](mailto:corinne.teyssier@umontpellier.fr)

### Comment citer cet article :

Barbier M., Jeanjean J., Labadie-Lafforgue E., Loechleiter A., Plumet L., Schatt F., Abdelli Z., Alary S., Benzouaoui H., Casi D., Cornélie S., Monie-Ibanes M., Pierre M., Pirou L., Reggiardo B., Surage I., Teyssier C. et Carré-Mlouka A., 2022 - Apprentissage par la recherche à l'Université de Montpellier : Etude de la biodiversité microbienne du sol de la réserve naturelle du Lunaret *Étude et Gestion des Sols*, 29, 185-197

### 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/>

## RÉSUMÉ

Le sol constitue un écosystème extrêmement riche et abondant en termes d'organismes microscopiques jouant un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques. De nombreux facteurs peuvent perturber la composition de ces écosystèmes, entraînant des conséquences sur l'environnement, voire sur la santé humaine et animale. Cet article présente le travail réalisé par des étudiants du master Interactions Microorganismes Hôtes Environnement (IMHE) de l'Université de Montpellier, dans le cadre d'une approche de formation par la recherche encadrée par leurs enseignantes. Le sol de la réserve naturelle du Lunaret à Montpellier, susceptible d'être soumis à des perturbations anthropiques, a été choisi pour en étudier la diversité microbienne par une approche culturale complétée d'une approche moléculaire. Les étudiants ont participé à l'ensemble des étapes du projet, depuis l'échantillonnage jusqu'à la rédaction de l'article, en passant par les manipulations pratiques et l'analyse des résultats.

### Mots-clés

Communauté bactérienne, biodiversité, apprentissage par la recherche, approche culturale, approche moléculaire.

## SUMMARY

### RESEARCH-BASED LEARNING AT THE UNIVERSITY OF MONTPELLIER:

#### Study of microbial biodiversity in the soil of the Lunaret reserve

Soil is an extremely rich and abundant ecosystem in terms of microscopic organisms playing a major role in biogeochemical cycles. Many factors can disturb the composition of these ecosystems, with consequences on the environment and even on human and animal health. This article presents the work carried out by students of the Master's degree Microorganism-Host-Environment Interactions (IMHE) at the University of Montpellier, as part of a research-based learning approach supervised by their teachers. The soil of the Lunaret nature reserve in Montpellier, which is likely to be subjected to anthropogenic disturbances, was chosen to study its microbial diversity using a cultural approach complemented by a molecular approach. The students participated in all stages of the project, from sampling to the writing of the article, including practical manipulations and analysis of the results.

### Key-words

Bacterial community, biodiversity, learning-based research, cultural approach, molecular approach

## RESUMEN

### APRENDIZAJE A TRAVÉS DE LA INVESTIGACIÓN EN LA UNIVERSIDAD DE MONTPELLIER:

#### Estudio de la biodiversidad microbiana del suelo en la reserva de Lunaret

El suelo es un ecosistema extremadamente rico y abundante en organismos microscópicos, que desempeña un papel importante en los ciclos biogeoquímicos. Muchos factores pueden alterar la composición de estos ecosistemas, con consecuencias para el medio ambiente e incluso para la salud humana y animal. Este artículo presenta el trabajo realizado por los estudiantes del Máster en Interacciones Microorganismo-Huésped-Medio Ambiente (IMHE) de la Universidad de Montpellier, en el marco de un enfoque de formación a través de la investigación supervisada por sus profesores. El suelo de la reserva natural de Lunaret, en Montpellier, probablemente sometido a perturbaciones antropogénicas, fue elegido para estudiar su diversidad microbiana mediante un enfoque cultural complementado con un enfoque molecular. Los estudiantes participaron en todas las fases del proyecto, desde la toma de muestras hasta la redacción del artículo, pasando por las manipulaciones prácticas y el análisis de los resultados.

### Palabras clave

Comunidad bacteriana, biodiversidad, aprendizaje a través de la investigación, enfoque cultural, enfoque molecular

## AVANT-PROPOS

L'article suivant a été rédigé par les étudiants de la promotion 2022 du parcours *Interactions Microorganismes - Hôtes - Environnements* (IMHE) du Master de la mention Biologie-Agrosciences de l'Université de Montpellier.

Le parcours IMHE est divisé en deux profils, le profil "Recherche fondamentale" et le profil "Recherche et développement". Le parcours offre aux étudiants une approche intégrative des interactions entre les bactéries, virus, archées et champignons avec leur environnement et leurs hôtes animaux ou végétaux. Ces enseignements sont plus approfondis dans le profil "Recherche fondamentale" qui a pour but de guider ses étudiants jusqu'à la thèse pour l'obtention d'un poste de cadre (chercheur, enseignant-chercheur, ingénieur) dans un laboratoire de recherche publique ou privée. Le profil « Recherche et développement », quant à lui, amène les étudiants à se spécialiser dans la valorisation des microorganismes et leur application en biotechnologies.

Le parcours IMHE favorise un apprentissage par la recherche. C'est dans ce cadre que se sont déroulés les travaux pratiques de l'Unité d'Enseignement « Écologie microbienne » qui ont servi de support pour la rédaction de cet article. Ces TP consistaient en des prélèvements de terre dans une réserve naturelle montpelliéraine afin d'y caractériser la biodiversité bactérienne résidente. Ces travaux ont été menés sur deux années consécutives par les promotions 2021 et 2022. Ils s'inscrivent dans le projet Bioinformatics Learning Lab (BILL) qui prône l'interdisciplinarité au service de l'écologie microbienne et qui est financé par l'Unité Montpellier Université d'Excellence (MUSE).

## INTRODUCTION

Le sol est la composante majeure des écosystèmes terrestres comme les prairies, les forêts ou encore les surfaces cultivées. Les sols seraient parmi les habitats les plus peuplés en organismes vivants. On estime ainsi notamment qu'un gramme de sol contient près d'un milliard de bactéries et jusqu'à 200 mètres d'hyphes fongiques (Wagg *et al.*, 2014). Le sol constitue un biotope complexe dans lequel de nombreuses conditions peuvent varier, avec des conséquences sur les différents organismes qui y vivent. Il s'agirait d'un des écosystèmes les plus diversifiés sur Terre (Thakur *et al.*, 2020). Une grande variété de macroorganismes y résident, comme les insectes ou encore les oligochètes, ainsi qu'une immense diversité de microorganismes tels que les nématodes, champignons et bactéries (estimée à  $10^{11}$ - $10^{12}$  espèces microbiennes, Bodor *et al.*, 2020). Mais cette diversité microbienne est très probablement sous-estimée, car une grande partie des microorganismes du sol sont considérés comme non cultivables (Bodor *et al.*, 2020).

Les sols abritent une communauté fongique très abondante, notamment en association symbiotique avec le système racinaire des végétaux : on les appelle endo- ou ecto-mycorhizes suivant les espèces végétales colonisées. Parmi les bactéries les plus abondantes dans les sols, on trouve le phylum *Actinobacteria* qui comprend plusieurs genres présentant des attributs écologiques particuliers, comme par exemple *Streptomyces*, un genre de bactérie filamenteuse reconnue comme productrice d'une large diversité d'antibiotiques utilisés dans la lutte contre les compétiteurs, et pouvant être exploités en santé humaine. On trouve également dans les sols de nombreuses bactéries se développant en anaérobiose, en réalisant des métabolismes particuliers comme la sulfato-réduction ou les fermentations, et/ou capables de former des spores, c'est-à-dire des structures dormantes très résistantes.

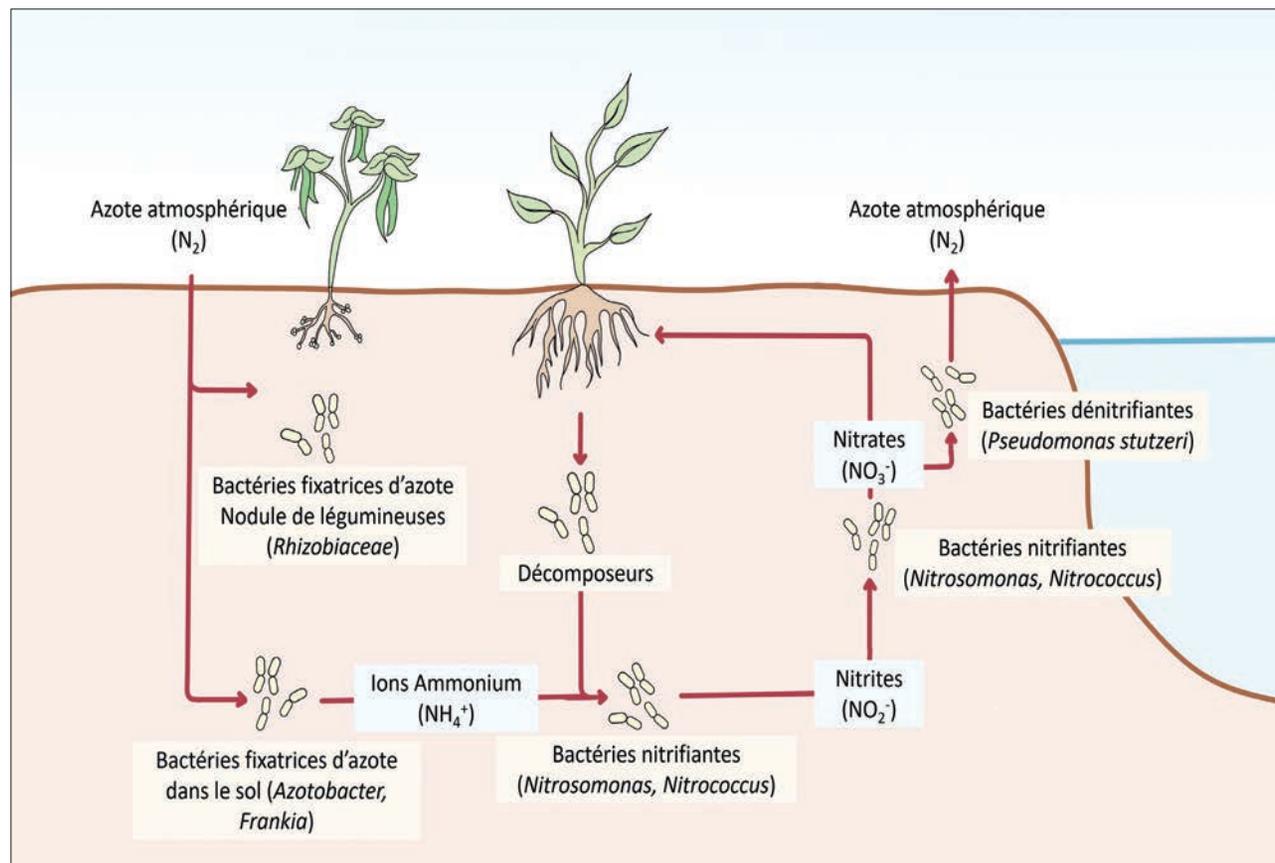
Les microorganismes occupent une place importante dans l'écosystème du sol. Ils interviennent notamment dans les cycles biogéochimiques comme le cycle de l'azote (Figure 1). Des bactéries libres comme la gamma-proteobactérie *Azotobacter* ou l'actinobactérie *Frankia* sont capables de fixer l'azote atmosphérique  $N_2$  pour l'incorporer dans leurs acides aminés ; on les appelle diazotrophes. Certains microorganismes diazotrophes (*Rhizobiaceae*) sont également capables de développer une relation symbiotique et mutualiste directe avec les Fabacées afin de leur fournir une source d'azote au sein de protubérences racinaires appelées nodules (Goyal *et al.*, 2021). Les bactéries nitrifiantes (*Nitrosomonas*, *Nitrococcus*) convertissent les ions ammonium  $NH_4^+$  provenant de la décomposition de la matière organique en nitrates  $NO_3^-$ , absorbés par les plantes (Figure 1) ou convertis en gaz  $N_2O$  puis  $N_2$  par les bactéries dénitrifiantes comme la gamma-protéobactérie *Pseudomonas stutzeri* (Cellier *et al.*, 2013).

Hormis l'apport d'azote, de nombreuses gamma-protéobactéries comme *Pseudomonas putida* ou *Burkholderia gladii* sont définies comme étant des Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) permettant d'influencer positivement la croissance des plantes de manière directe (conversion de molécules précurseurs en hormones de croissance) ou indirecte (disponibilité de minéraux essentiels, réduction du stress). Elles sont donc particulièrement utiles pour l'amélioration de la croissance et le rendement des plantes lors de stress abiotiques comme la mauvaise biodisponibilité des éléments nutritifs, la sécheresse, l'excès de rayons ultraviolets. De plus, les PGPR peuvent également protéger les cultures des agents phytopathogènes, de manière directe (production de molécules antimicrobiennes) ou indirectes par des phénomènes de compétition (Jiao *et al.*, 2021). Ainsi, la biodiversité microbienne du sol influe sur les plantes environnantes (Kumar et Verma, 2018).

La diversité microbienne des sols n'est pas figée dans le temps. Il a été rapporté dans certaines études qu'elle est notamment impactée par les changements de saisons ou les

**Figure 1** : Cycle biogéochimique simplifié de l'azote dans le sol. L'azote atmosphérique est fixé et converti en ammonium par les bactéries diazotrophes du sol. Les bactéries nitrifiantes convertissent l'ammonium en nitrites et/ou en nitrates qui sont une source azotée assimilable par les plantes.

**Figure 1**: Simplified biogeochemical nitrogen cycle in the soil. Atmospheric nitrogen is fixed and converted to ammonium by diazotrophic soil bacteria. Nitrifying bacteria convert ammonium into nitrite and/or nitrate, which are a plant-available nitrogen source.



conditions climatiques. Par exemple, en Chine, dans des vergers, la quantité de microorganismes présents dans le sol est plus élevée en été qu'en automne et au printemps, dû notamment à une chaleur et une humidité plus importantes (Luo *et al.*, 2019). Une autre étude menée dans les forêts tempérées du Japon a montré que la diversité en champignons et bactéries est plus élevée en avril et moins élevée en octobre (Shigyo *et al.*, 2019). Ces variations de diversité et d'abondance des microorganismes du sol peuvent être expliquées entre autres par des variations de température et de pH, de quantité de nutriments et de matière organique, par l'évolution du couvert végétal (Aksoy *et al.*, 2017; Siles et Margesin, 2017). Notamment, une diversité plus importante des communautés microbiennes telluriques de forêts en automne a pu être mise en relation avec une quantité accrue de nutriments et de matière organique due à la chute des feuilles des arbres (Siles et Margesin, 2017). Au vu de la grande diversité de sols et des facteurs physico-chimiques pouvant y varier, il reste toutefois souvent difficile d'établir clairement un

lien entre ces paramètres et la diversité et l'abondance de son biotope (Aksoy *et al.*, 2017).

D'autres facteurs peuvent impacter la biodiversité microbienne du sol, notamment certaines pratiques agricoles comme la viticulture, via l'introduction de pesticides, de métaux lourds, ou de nouvelles espèces dans le biotope (Tang *et al.*, 2019; Jacobsen et Hjelmsø, 2014; Aksoy *et al.*, 2017). La déforestation, l'érosion, ou encore la salinisation des sols peuvent également induire des changements dans la biodiversité du sol (Tibbett *et al.*, 2020). Par exemple, une étude menée en Chine démontre que l'érosion des sols peut entraîner un appauvrissement de la biodiversité (Qiu *et al.*, 2021). Une perte de diversité peut impacter des fonctions écologiques importantes, pouvant notamment influencer sur la croissance des plantes et avoir des répercussions sur la production agricole et par conséquent sur la sécurité alimentaire (Wall *et al.*, 2015). L'étude de la diversité microbienne du sol s'inscrit dans le concept "One Health" ou "Santé Globale", qui propose une approche transdisciplinaire

considérant que la santé humaine est intimement liée à la santé animale et environnementale (Destoumieux-Garzón *et al.*, 2018).

Une étude régulière du microbiote du sol nous offre un indicateur de qualité et de santé du sol. En effet, un suivi régulier des communautés microbiennes du sol permet de remarquer de façon précoce de potentielles modifications, pouvant être révélatrices de variations de paramètres abiotiques environnants. Le suivi du microbiote peut offrir la possibilité de corriger d'éventuelles modifications de l'environnement, et ainsi assurer sa préservation (Tang *et al.*, 2019).

Afin d'analyser la biodiversité microbienne, deux approches complémentaires, l'approche culture-dépendante et l'approche culture-indépendante, peuvent être menées.

L'approche culture-dépendante est basée sur la mise en suspension d'échantillons de sol puis l'étalement sur différents milieux de culture. Ceux-ci peuvent être spécifiques à certains taxons, tandis que d'autres permettent de mettre en évidence des caractéristiques métaboliques de certaines bactéries. Cette approche permet de démontrer la présence de microorganismes ciblés et de les dénombrer. Malgré la spécificité de certains milieux, l'identification ne peut pas toujours être réalisée au niveau de l'espèce. De plus, une fraction majeure des microorganismes n'est pas cultivable en laboratoire (Bodor *et al.*, 2020). Cette approche n'offre donc qu'un aperçu restreint de la biodiversité microbienne présente dans un échantillon.

L'approche culture-indépendante repose sur des techniques moléculaires dont le metabarcoding, qui consiste en un séquençage haut débit d'un gène préalablement amplifié par PCR (*polymerase chain reaction*). Un gène conservé et des amorces universelles sont généralement choisis pour identifier le maximum de microorganismes. Les séquences ainsi obtenues sont ensuite comparées à celles des bases de données internationales. Pour l'analyse des communautés bactériennes, le gène codant l'ARN de la petite sous-unité ribosomique (ARNr 16S), présent chez tous les procaryotes, est souvent utilisé. Il présente des régions très conservées qui encadrent des régions plus polymorphes. Cette approche de metabarcoding présente des biais : en fonction des types de sol, l'extraction de la totalité de l'ADN d'un échantillon est parfois difficile ; les amorces universelles ne sont pas optimisées pour tous les microorganismes (Orgiazzi *et al.*, 2015). De plus, le metabarcoding ne permet pas systématiquement des identifications fines allant au niveau de l'espèce étant donné l'amplification très partielle du gène, les résultats sont donc exprimés en OTU (Operational Taxonomic Unit, Unité Taxonomique Opérationnelle), et peuvent se situer au rang taxonomique de la famille ou du genre.

Le but de cette étude est d'analyser le microbiote tellurique d'une zone de la réserve du Lunaret en utilisant différents indicateurs microbiens de la qualité du sol, dans une approche d'apprentissage des techniques de microbiologie et de biologie moléculaire par les étudiants du master IMHE de l'Université

de Montpellier. La réserve du Lunaret, située en bordure de rivière, est un espace vert de l'agglomération montpelliéraine de 20 hectares, classé réserve naturelle volontaire depuis le 9 octobre 2000 (<https://zoo.montpellier.fr/la-reserve-naturelle>, <https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR9101392/>). Cette réserve, accolée au parc zoologique est bordée à l'Est par le Lez, un fleuve côtier long de 30 km prenant sa source au nord de la commune de Saint-Clément-de-Rivière (Hérault). Ce fleuve est classé Natura 2000 depuis le 28 février 2001. Ce site comprend une partie du fleuve et ses bordures, dont la réserve du Lunaret (<http://www.syble.fr/>). Cette proximité du Lez pourrait impacter la biodiversité microbienne du sol de la réserve. En effet, des événements météorologiques violents et réguliers, tels que les épisodes cévenols, fréquents en Occitanie à la fin de l'été et en automne, entraînent des pluies diluviennes ainsi que des crues importantes. L'écoulement de l'eau de pluie sur la terre impacte les bactéries suite au lessivage des sols, entraînés dans l'eau des fleuves (Hermans *et al.*, 2020). De même, les crues du fleuve peuvent avoir des effets sur la flore microbienne environnante et favoriser la colonisation des sols en bordures par des espèces microbiennes apportées par les eaux (Uchida *et al.*, 2014 ; Furtak *et al.*, 2020). L'ensemble de ces perturbations peuvent modifier la diversité microbienne du sol (Faure *et al.*, 2015 ; Reese *et al.*, 2016 ; McCall *et al.*, 2020).

Pour tester cette hypothèse, des analyses quantitatives et qualitatives des communautés bactériennes ont été réalisées à partir d'échantillons de sol prélevés sur la réserve.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Échantillonnage

Trois échantillonnages ont été réalisés : septembre et novembre 2019, octobre 2020 (8 échantillons/date d'échantillonnage) dans la réserve naturelle du Lunaret (*Figure 2*) sur le bord du Lez (Coordonnées GPS : 43.643239, 3.889901). Cette zone de bordure de fleuve est constituée d'un fluviosol alluvial calcaire, de structure fine et sableuse (<https://www.geoportail.gouv.fr/donnees/carte-des-sols>, <https://www.openig.org/>) situé en ripisylve. Il s'agit d'un espace sylvicole de forêts-galeries (aulnes et frênes) avec sous-bois hygrophile (Document d'objectifs site d'importance communautaire "Le Lez" - FR 9101392, charte Natura 2000). Aux trois dates d'échantillonnage, le couvert végétal était dense (peu de feuilles mortes à terre). Les données de température, de pluviométrie (précipitations mensuelles), et de débit du Lez à la station Lavalette-Montferrier sur Lez (situé juste en amont du site d'échantillonnage) étaient : septembre 2019 : 22 °C, 60 mm, 220 L/s ; novembre 2019 : 13 °C, 81 mm, 1 140 L/s ; octobre 2020 : 16 °C, 34 mm, 578 L/s (<https://www.historique-meteo.net/france/languedoc-roussillon/montpellier/>, <https://www.hydro.eaufrance.fr/>). La terre a été

prélevée sur une profondeur maximale de 5 cm (horizon O), dans la zone d'échantillonnage définie par le cercle rouge sur la *figure 2*, à l'aide d'une spatule préalablement désinfectée à l'éthanol 70 %. Les échantillons de terre ont été conservés en tube stérile à 4 °C jusqu'à leur analyse.

## Analyses des communautés microbiennes par approche culturale

La flore aérobie mésophile cultivable totale a d'abord été quantifiée par des étalements sur milieu Tryptone Caséine Soja (TCS) (*Tableau 1*). Pour chaque échantillon, un gramme de terre a été suspendu dans 9 mL d'eau distillée stérile (suspension-mère). Une dilution en cascade au dixième a été effectuée.

Cent microlitres de chacune de ces dilutions ont ensuite été étalés sur milieu TCS. Après incubation des milieux à 20 °C, les microorganismes ont été dénombrés.

Une analyse qualitative permettant la détection de microorganismes précis a également été réalisée après enrichissement en milieu liquide TCS. En utilisant des milieux de culture spécifiques de certains groupes bactériens (milieu gélosé Sabouraud et Actinobactéries, bouillon "Azotobacter" et tube gélosé "Desulfovibrio") (*Tableau 1*). La durée d'incubation pour l'ensemble des milieux est de 8 jours. La température d'incubation dépend des microorganismes recherchés.

**Figure 2 :** La réserve naturelle du Lunaret. A) Localisation de la zone d'échantillonnage (cercle rouge) sur la carte de Montpellier (Google Maps). B) Photographie de la zone d'échantillonnage en octobre 2020.

**Figure 2:** Lunaret Nature Reserve. A) Location of the sampling area (red circle) on the map of Montpellier (Google Maps). B) Photograph of the sampling area in October 2020.



**Tableau 1 :** Récapitulatif des milieux de culture utilisés pour la mise en évidence des différents microorganismes.

**Table 1:** Summary of the culture media used for the detection of the different microorganisms.

Milieux / Bouillons	Analyses quantitative et/ou qualitative			Analyse qualitative	
	Gélose Tryptone Caséine Soja	Gélose Sabouraud	Gélose Actinobactéries	Milieu liquide "Azotobacter"	Tube gélosé "Desulfovibrio"
Particularités du milieu	Nutritif non sélectif	Chloramphénicol* + pH acide (5,6)	Propionate de sodium (fongicide)	Ne contient pas d'azote	Sel de Mohr (contient du sulfate)
Microorganismes cultivés	Bactéries peu exigeantes	Moisissures et levures	Actinobactéries	Bactéries fixatrices d'azote atmosphérique	Bactéries sulfato-réductrices
Observations macroscopiques	Multiple : reflet de la flore microbienne	Bords irréguliers, colonies jaunes et noires	Colonies grises et brunes	Présence trouble	Précipité noir
Températures d'incubation	20 °C	30 °C	30 °C	20 °C	20 °C

\*Antibiotique inhibant la croissance de certaines bactéries

## Analyses des communautés microbiennes par approche moléculaire

Deux échantillons de terre, prélevés en octobre 2020, et présentant des aspects visuels différents, ont été plus particulièrement analysés par l'approche moléculaire. Un échantillon a été prélevé sur la berge du Lez et le second au pied du sporophore d'un champignon macroscopique. Cent microlitres de la suspension de terre précédente diluée au dixième ont servi à inoculer 5 mL de bouillon d'enrichissement TCS, ensuite incubé 8 jours à 20 °C. Une extraction d'ADN a ensuite été réalisée à partir de 0,25 g de sol brut et/ou à partir de 200 µL du bouillon d'enrichissement TCS en utilisant le kit DNeasy® PowerSoil® (Qiagen) en suivant les recommandations du fabricant.

La quantité et la pureté de l'ADN ont été évaluées par dosage au Nanodrop (ThermoFischer). Une amplification par PCR de la région V3/V4 du gène codant l'ARNr 16S (gène spécifique des procaryotes, bactéries et archées) a ensuite été réalisée avec 25 µL de mélange réactionnel composé de 19 µL d'eau moléculaire à 0,26 nmol/µL de dNTP; 2,6 nmol/µL de MgCl<sub>2</sub>; 0,06 U/µL de Taq polymérase et complété avec 2,5 µL de tampon pour la Taq Polymérase 10X, 0,5 µL des amorces Forward (Tableau 2), 0,5 µL des amorces Reverse (Tableau 2) et 2,5 µL de solution d'ADN extrait. L'amplification débute avec 2 minutes de dénaturation à 95 °C, suivie de 30 cycles de 30 secondes de dénaturation à 95 °C; de 40 secondes d'hybridation à 46,5 °C; de 30 secondes d'élongation à 72 °C, et finit avec une étape de 10 minutes d'élongation à 72 °C (Francioli *et al.*, 2021).

## Analyse bioinformatique

Le séquençage haut débit a été réalisé à la plateforme GenSeq de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Université de Montpellier) sur l'appareil MiSeq (Illumina). Une analyse bioinformatique automatique d'amplicon 16S bactérien a été réalisée avec les logiciels fournis avec le

séquenceur (basée sur le pipeline RDP et la base de séquences GreenGenes ou UNITE) et a permis une évaluation de la qualité de l'expérimentation et une identification des groupes taxonomiques présents dans les échantillons, sous forme d'OTUs (Operational Taxonomic Units).

## Analyses statistiques

Le nombre d'échantillons étant peu élevé, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été choisi, afin de comparer le nombre d'UFC (Unité Formant Colonie) médian calculé après étalement des différentes dilutions obtenues pour chaque échantillon. Le test de Kruskal-Wallis a été réalisé à l'aide du logiciel R.

## RÉSULTATS

### Evolution de la densité bactérienne dans le sol entre 2019 et 2020

Le milieu TCS, qui est un milieu riche en nutriments et non sélectif, permet le développement d'une grande diversité de microorganismes cultivables. Le milieu TCS est donc adapté pour évaluer la concentration bactérienne cultivable dans chaque échantillon.

La concentration bactérienne du sol est la plus élevée en septembre 2019 avec une concentration moyenne de 1,2.10<sup>8</sup> UFC/g (Unité Formant Colonie/g de terre) et est la moins élevée en novembre 2019 avec une concentration moyenne de 6,1.10<sup>7</sup> UFC/g (Figure 3). Le test statistique (Kruskal-Wallis) ne montre aucune différence significative d'abondance bactérienne en fonction de la date d'échantillonnage (P = 0,4938).

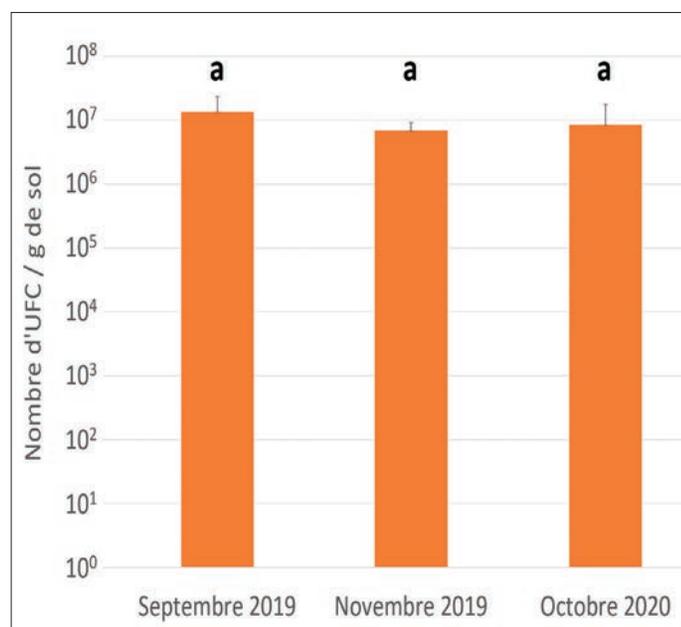
**Tableau 2 :** Amorces utilisées pour l'amplification de la région V3/V4 du gène codant l'ARNr 16S.

**Table 2:** Primers used for the amplification of the V3/V4 region of the 16S rRNA gene.

Oligonucléotide	Séquence (5'-3')
341F 1N	TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGGTATAAGAGACAGNCCTACGGGNGGCWGCAG
341F 2N	TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGGTATAAGAGACAGNNCCTACGGGNGGCWGCAG
341F 3N	TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGGTATAAGAGACAGNNNCCTACGGGNGGCWGCAG
785R 1N	GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGNGACTACHVGGGGTATCTAATCC
785R 2N	GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGNNGACTACHVGGGGTATCTAATCC
78R5 3N	GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGNNNGACTACHVGGGGTATCTAATCC

**Figure 3** : Densité des communautés bactériennes cultivables pour les différents échantillonnages. À partir des échantillons de sol brut, la flore cultivable a été énumérée sur milieu Tryptone Caséine Soja (TCS). Les données représentent la moyenne des densités bactériennes et l'écart-type de 4 échantillons indépendants pour septembre 2019, et 5 pour novembre 2019 et octobre 2020 ( $P > 0,05$  non significatif, Test Kruskal-Wallis).

**Figure 3:** Culturable bacterial density for the different samplings. From the raw soil samples, the cultivable flora was determined on Tryptone Casein Soy (TCS) medium. The data represent the mean of the bacterial density and standard deviation of 4 independent samples from September 2019, and 5 from November 2019 and October 2020 ( $P > 0.05$  not significant, Kruskal-Wallis test).



## Diversité microbienne

### Approche culturale

La diversité microbienne dans les échantillons de sol est d'abord observée macroscopiquement grâce à des étalements sur milieu de culture. Ainsi, on observe sur milieu TCS des colonies avec des caractéristiques morphologiques variées, ce qui reflète la diversité de la flore aérobie totale cultivable (Figure 4A).

Les milieux sélectifs permettent d'orienter l'identification de ces colonies à certains taxons. Le milieu Sabouraud favorisant la culture des mycètes a permis de détecter ces microorganismes dans chaque échantillon (Figure 4B). Il en est de même pour le milieu "Actinobactéries" qui permet la culture préférentielle de bactéries filamenteuses du sol affiliées au phylum *Actinobacteria*.

Des milieux peuvent aussi mettre en évidence la présence de microorganismes présentant des métabolismes particuliers. En effet, la présence de bactéries fixatrices d'azote atmosphérique (diazotrophes) et de bactéries sulfato-réductrices a été révélée respectivement grâce au bouillon "Azotobacter" et au milieu "Desulfovibrio" (Figure 4C).

### Approche moléculaire

Deux échantillons de terre ont été plus particulièrement analysés par l'approche moléculaire. Les résultats préliminaires de l'analyse des séquences obtenues sont présentés dans la figure 5 (ADN extrait d'enrichissements en milieu liquide) et la figure 6 (ADN extrait de terre brute).

Pour l'ADN extrait après enrichissement en milieu liquide, la majorité des séquences obtenues ont pu être affiliées, c'est-à-dire associées à des séquences d'organismes représentées dans les bases de données internationales. Parmi les OTUs, on observe une forte prédominance de gamma-protéobactéries de la famille *Pseudomonadaceae* et de la famille *Enterobacteriaceae*, (Figure 5). Les deux échantillons analysés présentent une diversité taxonomique similaire, avec des familles bactériennes affiliées essentiellement aux gamma-protéobactéries (*Shewanellaceae*, *Aeromonadaceae*), mais aussi des bactéries anaérobies (*Clostridiaceae*, *Paenibacillaceae*) typiquement retrouvées dans les sols et capables de produire des endospores, des formes dormantes extrêmement résistantes.

Concernant l'analyse de la diversité bactérienne des échantillons de terre brute, une forte proportion de séquences n'a pas pu être affiliée au rang taxonomique de la famille (Figure 6). Les OTUs sont beaucoup plus diverses que celles retrouvées après enrichissement en milieu liquide, et les communautés microbiennes des deux échantillons analysés ne sont pas similaires. L'échantillon prélevé proche de la berge révèle essentiellement des familles bactériennes affiliées aux alpha- (*Rhodospirillaceae*), beta- (*Rhodocyclaceae*), delta- (*Polyangiaceae*) ou gamma-protéobactéries (*Sinobacteraceae*, *Chromaciaceae*). L'échantillon prélevé au pied d'un champignon macroscopique révèle quant à lui, non seulement la présence d'alpha-protéobactéries (*Rhodospirillaceae*, *Sphingomonadaceae*, *Hyphomicrobiaceae*), mais également de bactéries filamenteuses typiques du sol du phylum des actinobactéries (*Nocardiaceae*, *Pseudonocardiaceae*). Seules les familles *Flexibacteraceae* et *Rhodospirillaceae* se retrouvent en proportions similaires dans les deux échantillons.

**Figure 4 :** Observation de colonies bactériennes sur milieux gélosés. A) Photographie de colonies sur milieu Tryptone Caséine Soja (TCS), à partir de l'étalement d'une suspension de sol diluée au millième d'un échantillon. B) Photographie de mycètes sur milieu Sabouraud, étalement d'une suspension diluée au millième d'un échantillon. C) Photographie de colonies sulfato-réductrices, le précipité noir indique la présence d'une réduction du sulfate, ensemencement à partir d'une suspension diluée au dixième d'un échantillon.

**Figure 4:** Observation of colonies on agar media. A) Photograph of bacterial colonies on Tryptone Casein Soy (TCS) medium, spread from a soil suspension diluted to one thousandth of a sample. B) Photograph of fungi on Sabouraud medium, spread from a suspension diluted to one thousandth of a sample. C) Photograph of sulphate-reducing colonies, the black precipitate indicates the presence of sulphate reduction, plating from a suspension diluted to one tenth of a sample.



## DISCUSSION

Le projet BILL, financé par l'1-Site Montpellier Université d'Excellence, a pour objectif de former les étudiants à une démarche scientifique *via* un apprentissage par la recherche. Il a permis la mise en place de plusieurs projets, dont notamment l'étude de l'évolution du génome d'un herpesvirus pathogène de poisson, travaux valorisés par une publication scientifique (Klafack *et al.*, 2019) ; et la publication d'un article grand public sur le saut d'espèce hôte pour les virus (Avarre et Gosselin-Grenet, 2020). C'est dans ce cadre qu'a été menée pendant deux ans, lors de travaux pratiques, de sorties terrain, et de séances de travaux dirigés pour le travail rédactionnel par les étudiants accompagnés de leurs enseignantes, l'étude sur la biodiversité microbienne du sol de la réserve du Lunaret. Les étudiants ont ainsi participé, de l'échantillonnage sur le terrain et de la manipulation en salle de TP, jusqu'à l'exploitation des résultats et leur valorisation par le biais de la rédaction de cet article. Deux approches complémentaires ont permis d'étudier la biodiversité microbienne d'une zone du sol du Lunaret : l'approche culture-dépendante et l'approche moléculaire par metabarcoding du gène codant l'ARNr 16S.

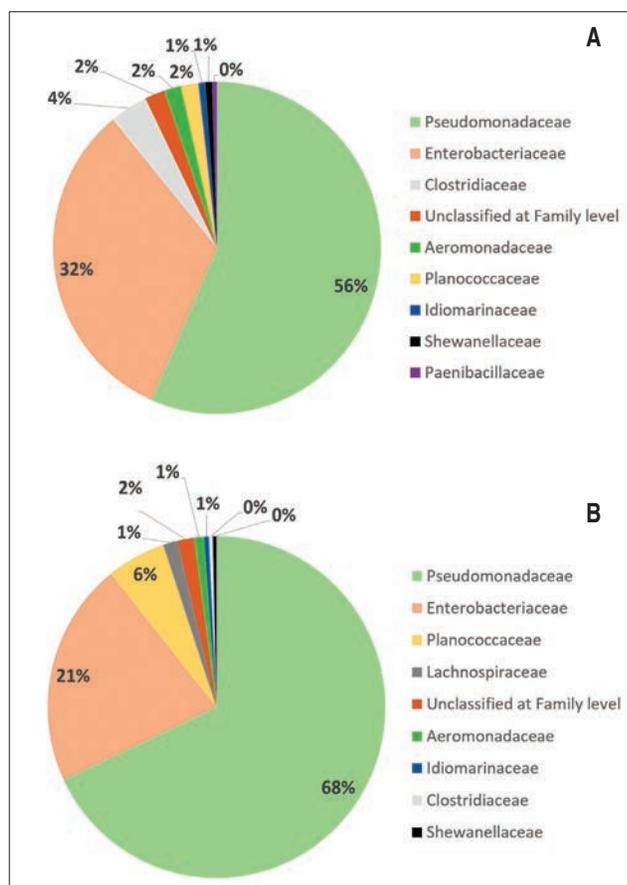
Les étalements sur milieu TCS apportent une évaluation de la concentration en bactéries cultivables présentes dans le sol

du Lunaret (Figure 3). Les tests statistiques indiquent que les variations de densité bactérienne observées entre les différentes dates d'échantillonnage ne sont pas significatives. Néanmoins, ces résultats auraient pu être confirmés en multipliant les points d'échantillonnage et en réalisant plus de réplicats. Pour tous les échantillons, des microorganismes filamenteux (actinobactéries et mycètes) d'aspects macroscopiques ont été détectés. L'utilisation de milieux sélectifs ne permet pas une évaluation précise de la diversité microbienne de l'échantillon, car plusieurs espèces peuvent former des colonies d'aspects morphologiques identiques (Figure 4). De plus, seuls les microorganismes cultivables peuvent être pris en compte. Afin que l'évaluation de la diversité des communautés microbiennes soit plus robuste, il est donc nécessaire de se tourner vers des approches moléculaires basées sur le séquençage haut débit du gène de l'ARNr 16S.

Deux échantillons ont pu être analysés par cette approche, à partir de terre brute ou de culture d'enrichissement en milieu TCS. Ces deux échantillons ont été prélevés la même année et l'analyse ne permet donc pas d'appréhender la dynamique de la diversité des communautés bactériennes. En revanche, elle aide à visualiser les différences importantes de diversité bactérienne entre des sols aux caractéristiques différentes en

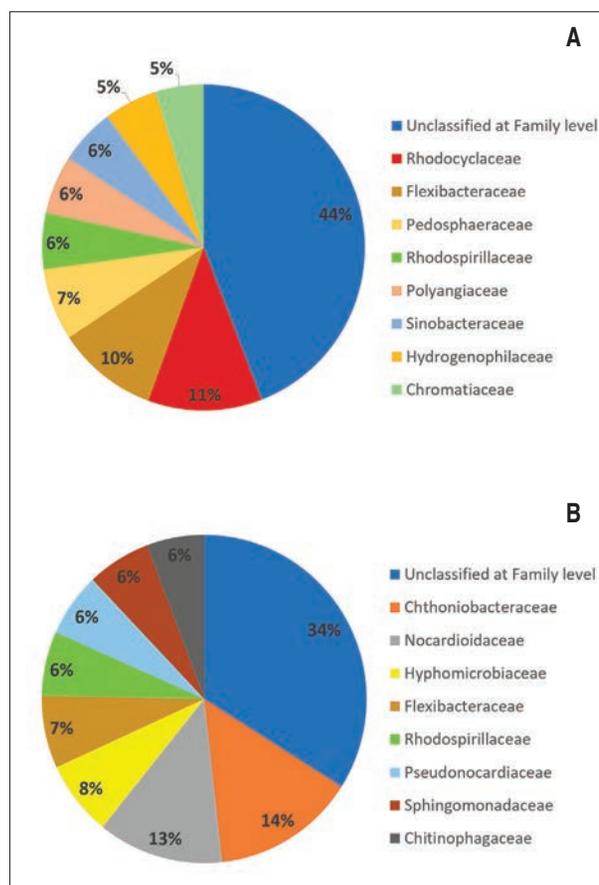
**Figure 5 :** Diagrammes représentant le pourcentage d'OTUs au rang taxonomique de la famille, obtenues à partir de l'ADN extrait des enrichissements en bouillon TCS. (A) terre prélevée sur le bord de la berge. (B) terre prélevée au pied d'un champignon macroscopique.

**Figure 5:** Diagrams showing the percentage of OTUs among DNA extracted from enrichment cultures in TCS. (A) soil collected from the bank edge. (B) soil collected near macroscopic fungus.



**Figure 6 :** Diagrammes représentant le pourcentage d'OTUs au rang taxonomique de la famille, obtenues à partir de l'ADN extrait de terre brute. (A) terre prélevée sur le bord de la berge. (B) terre prélevée au pied d'un champignon macroscopique.

**Figure 6:** Diagrams showing the percentage of OTUs among DNA extracted directly from soil. (A) soil collected from the bank edge. (B) soil collected near fungus.



termes de couvert végétal, de propriétés physicochimiques, d'exposition à des modifications environnementales... La diversité microbienne s'est révélée très différente entre les deux échantillons de sol brut (Figure 6). Seulement deux familles sont communes, la famille des *Flexibacteraceae* et celle des *Rhodospirillaceae*. Tandis que l'échantillon provenant de la berge incluait des OTUs de familles bactériennes ubiquitaires appartenant à plusieurs classes de protéobactéries, le deuxième échantillon (prélevé au pied d'un champignon macroscopique) révèle quant à lui, en plus de ces familles ubiquitaires, d'autres taxons typiques du sol tels des bactéries filamenteuses du phylum des actinobactéries. Il est possible que la proximité de la berge du premier échantillon ait pu influencer sur la communauté

bactérienne suite à des lessivages de ces sols ayant défavorisé le développement des actinobactéries. Effectivement, la pluviométrie avait été importante dans les quelques jours précédant l'échantillonnage : une crue du Lez avait eu lieu le 19 septembre 2020, quelques jours avant l'échantillonnage (débit à la station Lavalette-Montferrier de 21 300 L/s contre 578 L/s à la date d'échantillonnage, <https://www.hydro.eaufrance.fr/>). Cela pourrait être également dû aux différents paramètres physico-chimiques des deux terres échantillonnées pouvant influencer les communautés bactériennes d'un sol (Hermans *et al.*, 2020), ou au voisinage avec un champignon (de Boer *et al.*, 2005).

Après enrichissement en milieu TCS, la diversité microbienne des deux échantillons semble très similaire

(Figure 5). L'analyse des séquences obtenues après enrichissement en milieu TCS a révélé une majorité d'OTUs (56-68 %) de la famille *Pseudomonadaceae*. Il s'agit d'une famille bactérienne très décrite, beaucoup de ses membres sont abondants et ubiquitaires dans l'environnement. De nombreuses espèces se trouvent être des PGPR, couramment retrouvées en association avec la rhizosphère des plantes (David *et al.*, 2018). Chez les *Pseudomonadaceae*, le genre le plus abondant est le genre *Pseudomonas*. Le genre *Azotobacter* est connu pour sa capacité à fixer l'azote atmosphérique (Jnawali *et al.*, 2015); la présence de ces bactéries diazotrophes avait d'ailleurs été mise en évidence au cours de l'approche culturale en milieu "Azotobacter". La seconde famille pour laquelle un nombre important d'OTUs (21-32 %) a été mis en évidence, est celle des *Enterobacteriaceae*, dont certains genres comme *Serratia* ou *Proteus* vivent dans les sols (Krithika et Geetha Ramani, 2013). Le séquençage a également permis la détection de bactéries anaérobies sporulantes de la famille des *Clostridiaceae* (1-4 % des OTUs), généralement abondantes dans les sols et capables de voies métaboliques de sulfato-réduction (Palmer *et al.*, 2019), par ailleurs détectées (Figure 4) dans les milieux "Desulfovibrio" par l'approche culturale (Doyle *et al.*, 2018). Les familles *Enterobacteriaceae* et *Pseudomonadaceae* contiennent un nombre important de bactéries peu exigeantes et à croissance rapide. Il est généralement admis que seuls 5 à 10 % des bactéries environnementales sont cultivables. L'enrichissement en bouillon TCS a probablement introduit un biais, favorisant la croissance de bactéries compétitives comme les membres des *Enterobacteriaceae* et *Pseudomonadaceae* au détriment d'autres familles bactériennes. Cela permettrait d'expliquer la similarité de la diversité bactérienne après enrichissement, alors que les échantillons bruts semblaient contenir des taxons assez différents. De plus, l'ADN de certains groupes bactériens est plus difficile à extraire que d'autres, et les amorces utilisées pour l'amplification PCR ne sont pas adaptées à toutes les espèces (Orgiazzi *et al.*, 2015). Certaines familles sont certainement sous-évaluées du fait de ces biais supplémentaires.

## CONCLUSION

Ces travaux ont permis aux étudiants d'aborder l'étude de la diversité microbienne du sol, mais également d'illustrer la complémentarité des approches culturales et moléculaires. Cette approche a été très appréciée par l'ensemble des étudiants des deux promotions 2021 et 2022. Elle les a familiarisés avec la méthode scientifique, le contexte de recherche et les manipulations relatives à l'amplification génétique et l'analyse des séquences. Plus particulièrement, la réalisation des prélèvements dans la réserve naturelle du Lunaret leur a fait découvrir un aspect concret de la recherche en écologie microbienne, qu'ils n'avaient pas pratiqué auparavant. Le fait de

ne pas savoir quels microorganismes seraient présents dans leurs échantillons les a entraînés à développer leurs capacités de réflexion et leur autonomie au laboratoire. Ces travaux les ont également sensibilisés aux problématiques écologiques que sont les équilibres des écosystèmes et la notion de Santé Globale (One Health). Enfin, le travail de rédaction effectué a été une opportunité de leur faire découvrir l'univers de la publication scientifique, avec sa rigueur et ses conventions d'écriture. Cette approche pédagogique, globalement positive pour les étudiants comme pour les enseignantes, s'est toutefois parfois heurtée à certains écueils : difficulté d'articuler le temps consacré à cette étude avec les contraintes d'examen et de travail personnel des étudiants d'une part, de recherche et d'enseignement des enseignantes d'autre part ; thématique en pointillé tout au long du master, avec parfois des difficultés de transmission d'informations d'une promotion à l'autre ; limitation des moyens financiers, matériels, humains pour des travaux pratiques ; acquisition de données parfois incomplètes (par exemple, il aurait été intéressant ici de pouvoir disposer de paramètres physico-chimiques des sols au cours des échantillonnages). Des leviers pouvant permettre d'améliorer ces points pourraient être d'une part d'obtenir des financements permettant d'accoler ce travail avec un projet de recherche développé par un doctorant dans un laboratoire, et d'autre part de s'associer avec des étudiants d'autres formations s'intéressant à des aspects complémentaires afin d'enrichir l'étude (par exemple, des étudiants en géoscience ou chimie pourraient participer pour l'analyse des paramètres physico-chimiques des sols).

L'ensemble de ces travaux, tout en créant une interaction appréciable entre les enseignantes et les étudiants, a contribué à leur formation par la recherche en constituant un fil rouge tout au long de leurs deux années de master, à travers ce projet mené du début à la fin par les deux promotions 2021 et 2022.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'Université de Montpellier et MUSE qui ont financé le projet innovant BILL (Bio-Informatic Learning Lab) et ces enseignements qui ont permis la réalisation de ces travaux. Nous remercions également Anne-Sophie Gosselin, pour avoir mis en place les agencements nécessaires à la bonne réalisation de ces travaux. Merci à Christine Laroui pour avoir préparé les différents milieux de culture utilisés. Enfin, merci à la plate-forme GenSeq pour avoir séquencé nos échantillons avec le support de LabEx CeMEB, un programme de l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) « Investissements d'avenir » (ANR-10-LABX-04-01).

Nous remercions la promotion 2021 du Master IMHE qui a réalisé les prélèvements en 2019 lors des premiers travaux pratiques (Margaux Alibert, Amélie Blanchot, Louis Boudes, Fauve Callert, Sébastien Delaforest-Divonne, Fabien Gourc, Jordan Quellec, Maude Laffitte, Vincent Lasserre, Margaux

Legrain, Noun Magdy.I.Fouad, Solène Poulalion, Florian Rachenne, Jeanne Rochefort, Bruno Sanchez et Juliette Tridon). Nous remercions Maud Dupuis pour la participation à la traduction du résumé en espagnol.

## BIBLIOGRAPHIE

- Aksoy E., Louwagie G., Gardi C., Gregor M., Schröder C., Löhnertz, M., 2017 - Assessing soil biodiversity potentials in Europe. *Science of The Total Environment*, 589, 236-249. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.02.173>
- Avarre J.-C., Gosselin-Grenet A.-S., 2020 - Le Saut d'espèce : Quand Un Virus Animal Engendre l'émergence d'une Maladie Humaine. *The Conversation*, 4 novembre 202. <http://theconversation.com/le-saut-despece-quand-un-virus-animal-engendre-lemergence-dune-maladie-humaine-136204>.
- Bodor A., Bounedjoum N., Vincze G. E., Erdeiné Kis Á., Laczi K., Bende G., Szilágyi Á., Kovács T., Perei K., Rákhely G., 2020 - Challenges of unculturable bacteria: Environmental perspectives. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 19(1), 1-22. <https://doi.org/10.1007/s11157-020-09522-4>.
- Cellier P., Rochette P., Hénault C., Générumont S., Laville P., Loubet B., 2013 - Les émissions gazeuses dans le cycle de l'azote à différentes échelles du territoire : Une revue. *Cahiers Agriculture CIRAD*, 22(4), 258-271, <https://doi.org/10.1684/agr.2013.0641>.
- David B.V., Chandrasehar G., Selvam P.N., 2018 - Chapter 10 - *Pseudomonas fluorescens* : A Plant-Growth-Promoting Rhizobacterium (PGPR) With Potential Role in Biocontrol of Pests of Crops. In R. Prasad, S. S. Gill, N. Tuteja (Éds.), *Crop Improvement Through Microbial Biotechnology* (p. 221-243) Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63987-5.00010-4>.
- de Boer W., Folman L.B., Summerbell R.C., Boddy L., 2005 - Living in a fungal world : Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, 29(4), 795-811. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005>.
- Destoumieux-Garzón D., Mavingui P., Boetsch G., Boissier J., Darriet F., Duboz P., Fritsch C., Giraudoux P., Le Roux F., Morand S., Paillard C., Pontier D., Sueur C., Voituron Y., 2018 - The One Health Concept : 10 Years Old and a Long Road Ahead. *Frontiers in Veterinary Science*, 5 (14), 1-13. <https://doi.org/10.3389/fvets.2018.00014>.
- Doyle C.J., O'Toole P.W., Cotter P.D., 2018 - Genomic Characterization of Sulphite Reducing Bacteria Isolated From the Dairy Production Chain. *Frontiers in Microbiology*, 9 (1507), 1-9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01507>.
- Faure D., Bonin P., Duran R., Microbial Ecology EC2CO consortium., 2015 - Environmental microbiology as a mosaic of explored ecosystems and issues. *Environmental Science and Pollution Research International*, 22(18), 13577-13598. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5164-5>.
- Francioli D., Lentendu G., Lewin S., Kolb S., 2021 - DNA Metabarcoding for the Characterization of Terrestrial Microbiota—Pitfalls and Solutions *Microorganisms*, 9, 361. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020361>.
- Furtak K., Grządziel J., Gałązka A., Niedźwiecki J., 2020 - Prevalence of unclassified bacteria in the soil bacterial community from floodplain meadows (fluvisols) under simulated flood conditions revealed by a metataxonomic approach. *Catena*, 188 (104448), 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104448>.
- Goyal R.K., Mattoo A.K., Schmidt M.A., 2021 - Rhizobial—Host Interactions and Symbiotic Nitrogen Fixation in Legume Crops Toward Agriculture Sustainability. *Frontiers in Microbiology*, 12, 1290. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.669404>.
- Hermans S.M., Buckley H.L., Case B.S., Lear G., 2020 - Connecting through space and time : Catchment-scale distributions of bacteria in soil, stream water and sediment. *Environmental Microbiology*, 22(3), 1000-1010.
- Jacobsen C.S., Hjelmsø M.H. Agricultural soils, pesticides and microbial diversity, 2014 - *Current Opinion Biotechnology*, 27:15-20. [doi:10.1016/j.copbio.2013.09.003](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.003).
- Jiao X., Takishita Y., Zhou G., Smith D.L., 2021 - Plant Associated Rhizobacteria for Biocontrol and Plant Growth Enhancement. *Frontiers in Plant Science*, 12, 420. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634796>.
- Jnawali A.D., Ojha R.B., Marahatta S., 2015 - Role of Azotobacter in soil fertility and sustainability—a review. *Advances in Plants & Agriculture Research*, 2 (6 - 250-253. <https://doi.org/10.15406/apar.2015.02.00069>.
- Klafack S., Fiston-Lavier A.-S., Bergmann S., Hammoui S., Schroder L., Fuchs W., Lusiasuti A., Lee P.-Y., Heredia S., Gosselin-Grenet A.-S., Avarre J.-C., 2019) Cyprinid herpesvirus 3 Evolves In Vitro through an Assemblage of Haplotypes that Alternatively Become Dominant or Under-Represented. *Viruses*, 11 (754), 1-12. <https://doi.org/10.3390/v11080754>.
- Krithika K., Geetha Ramani D., 2013 - Screening of *Serratia marcescens* isolated from soil for secondary metabolites of therapeutic importance. *International Journal of Bioassays*, 2 (8), 1162-1165.
- Kumar A., Verma J.P., 2018 - Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants : A review? *Microbiological Research*, 207, 41-52. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.11.004>.
- Luo X., Wang M.K., Hu G., Weng B., 2019 - Seasonal Change in Microbial Diversity and Its Relationship with Soil Chemical Properties in an Orchard. *PLOS One*, 14(12), e0215556. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215556>.
- McCall L.-I., Callewaert C., Zhu Q., Song S.J., Bouslimani A., Minich J.J., Ernst M., Ruiz-Calderon J.F., Cavallin H., Pereira H.S., Novoselac A., Hernandez J., Rios R., Branch O.H., Blaser M.J., Paulino L.C., Dorrestein P.C., Knight R., Dominguez-Bello M.G., 2020 - Home chemical and microbial transitions across urbanization. *Nature Microbiology*, 5(1), 108-115. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0593-4>.
- Orgiazzi A., Dunbar M.B., Panagos P., De Groot G.A., Lemanceau P., 2015 - Soil biodiversity and DNA barcodes : Opportunities and challenges. *Soil Biology and Biochemistry*, 80, 244-250. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.014>.
- Palmer J.S., Hough R.L., West H.M., Avery L.M., 2019 - A review of the abundance, behaviour and detection of clostridial pathogens in agricultural soils. *European Journal of Soil Science*, 70(4):911-929. [doi:10.1111/ejss.12847](https://doi.org/10.1111/ejss.12847).
- Qiu L., Zhang Q., Zhu H., Reich P.B., Banerjee S., Van der Heijden M.G.A., Sadowsky M.J., Ishii S., Jia X., Shao M., Liu B., Jiao H., Li H., Wei X., 2021 - Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality. *The ISME Journal*, 15(8), 2474-2489. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00913-1>.
- Reese A.T., Savage A., Youngsteadt E., McGuire K.L., Kolling A., Watkins O., Frank S.D., Dunn R.R., 2016 - Urban stress is associated with variation in microbial species composition—But not richness—In Manhattan. *The ISME Journal*, 10(3), 751-760. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.152>.
- Shigyo N., Umeki K., Hirao T., 2019 - Seasonal Dynamics of Soil Fungal and Bacterial Communities in Cool-Temperate Montane Forests. *Frontiers in Microbiology*, 10 (1944), 1-14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01944>.
- Siles J.A., Margesin R., 2017 - Seasonal soil microbial responses are limited to changes in functionality at two Alpine forest sites differing in altitude and vegetation. *Scientific Reports*, 7 (2204), 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02363-2>.

- Tang J., Zhang J., Ren L., Zhou Y., Gao J., Luo L., Yang Y., Peng Q., Huang H., Chen A., 2019 - Diagnosis of soil contamination using microbiological indices: A review on heavy metal pollution. *Journal of Environmental Management*, 242, 121-130. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.04.061>.
- 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., Cameron E.K., 2020 - Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biological Reviews*, 95(2), 350-364. <https://doi.org/10.1111/brv.12567>.
- Tibbett M., Fraser T.D., Duddigan S., 2020 - Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ*, 8 (e9271), 1-29. <https://doi.org/10.7717/peerj.9271>.
- Uchida Y., Wang Y., Akiyama H., Nakajima Y., Hayatsu M., 2014 - Expression of denitrification genes in response to a waterlogging event in a Fluvisol and its relationship with large nitrous oxide pulses. *FEMS Microbiology Ecology*, 88 (2), 407-423. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12309>.
- Wagg C., Bender S. F., Widmer F., van der Heijden M.G.A., 2014 - Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(14), 5266-5270. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>.
- Wall D.H., Nielsen U.N., Six J., 2015 - Soil biodiversity and human health. *Nature*, 528(7580), 69-76. <https://doi.org/10.1038/nature15744>.

<https://www.geoportail.gouv.fr/donnees/carte-des-sols>

<https://www.openig.org/>

<https://zoo.montpellier.fr/la-reserve-naturelle>, consulté le 27 septembre 2021

<http://www.syble.fr/>, consulté le 27 septembre 2021

<https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR9101392/>, consulté le 23 septembre 2021



# La biodiversité du sol au cœur d'un projet pédagogique sur le campus de l'Université de Poitiers, France :

## Entre formation, gestion et conservation

J. Clause<sup>(\*)</sup>, D. Leblanc et N. Deguines

Université de Poitiers, Laboratoire Écologie et Biologie des Interactions - UMR CNRS 7267,  
Équipe Écologie Évolution Symbiose, 3 rue Jacques Fort, TSA, 51106, 86073, Poitiers Cedex 9, France

\* Auteur correspondant : [julia.clause@univ-poitiers.fr](mailto:julia.clause@univ-poitiers.fr)

### RÉSUMÉ

La gestion durable du sol est au cœur d'enjeux climatiques, alimentaires et sanitaires, et il ne peut plus être considéré comme un substrat inerte. Il est un composant dynamique des écosystèmes, dont le fonctionnement dépend de la pédofaune *via* ses activités de décomposition, de prédation ou encore de transport de matière. Le développement de cette pédofaune dépend de la végétation et des propriétés du sol, et donc de la gestion des milieux. Depuis plusieurs années, l'Université de Poitiers (UP) met en place des mesures de gestion de ses espaces verts destinées à favoriser la biodiversité. Parallèlement, trois de ses parcours de Licence et Master forment de futurs gestionnaires et chargés de mission en environnement. C'est dans ce contexte qu'a été mis en place un travail de terrain permettant à la fois de former les étudiants à l'écologie du sol, de réaliser un inventaire de biodiversité du sol et d'évaluer les pratiques de gestion des espaces verts de l'UP. 36 pièges Barber ont été posés en mars 2021 dans six milieux de deux sites gérés par le service des espaces verts de l'UP : pâturage, prairie (x2), friche, forêt, verger. Les premiers résultats exploitables montrent la présence de 84 morpho-espèces différentes sur l'ensemble des six habitats, et l'influence de l'habitat sur la diversité et la composition des morpho-espèces. La zone pâturée et le verger présentent les plus fortes valeurs de richesses spécifiques et diversités, et la forêt les plus faibles. La composition des communautés montre des différences entre les milieux avec, sur le Jardin Botanique Universitaire, des espèces forestières marquées et quelques espèces dominantes d'araignées en prairie vs. une plus grande diversité mais plus faible abondance d'araignées et de coléoptères sur le Campus. Malgré un

Comment citer cet article :

Clause J., Leblanc D. et Deguines N., 2022 - La biodiversité du sol au cœur d'un projet pédagogique sur le campus de l'Université de Poitiers, France : entre formation, gestion et conservation. *Étude et Gestion des Sols*, 29, 223-238

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/>

échantillonnage précoce lié au calendrier universitaire, ces résultats montrent que l'éco-pâturage sur le campus favorise la diversité des organismes dès la première année, et que les différents habitats permettent le développement d'une faune spécifique et diversifiée. La collecte annuelle d'organismes par les étudiants contribuera à court terme à l'amélioration du protocole participatif universitaire et à plus long terme à l'évaluation environnementale des pratiques de gestion des espaces verts de l'UP. Les difficultés et les limites scientifiques associées à un travail étudiant d'initiation sont également discutées.

### Mots-clés

Pédagogie, éco-campus, écologie, interdisciplinarité, travaux pratiques, pièges Barber, diversité fonctionnelle, interactions biotiques et abiotiques.

### SUMMARY

#### **SOIL BIODIVERSITY AT THE CENTER OF AN UNDERGRADUATE PROJECT FOR THE STUDY OF ECOSYSTEMS, BETWEEN CONSERVATION AND MANAGEMENT AT THE UNIVERSITY OF POITIERS, FRANCE**

*The sustainable management of soils is at the center of climatic, food and sanitary challenges, and it can no longer be considered as an inert substrate. It is a dynamic component of ecosystems, which functioning depends on soil organisms through their activities of decomposition, predation, or matter transport. Their development depends on vegetation and soil properties, and so on habitat management. For several years, the University of Poitiers (UP ; France) has adopted management measures on its green spaces to favor biodiversity. At the same time, three study programs at the Bachelor and Master levels train future environmental managers. In that context, a field work was organized to train students on soil ecology, to make an inventory of soil biodiversity, and to assess management practices on green spaces by the University. 36 pitfall traps were placed in March 2021 in six habitats of two sites managed by the University services: pasture, grassland (x2), fallow, forest, and orchard. The first exploitable results showed the presence of 84 different morphospecies on all six habitats, and the influence of habitat type on morphospecies diversity and composition. The grazed area and the orchard showed the highest diversity and species richness, while the forest showed the lowest. The community composition showed differences among habitats with marked forest species, and numerous individuals of a few spider species on the grassland at the University Botanical Garden. On Campus, a few individuals of a higher number of spider species and beetles were found. Despite an early sampling constrained by the university calendar, these results showed that grazing on campus favors the diversity of organisms after a single year, and that different habitats allow the development of a specific and diversified fauna. In the short term, the annual sampling by students will allow to improve the participative protocol, as well as to assess environmental performances of management practices of green spaces at the University.*

### Key-words

*Pedagogy, eco-campus, ecology, functional diversity, interdisciplinary, pitfall traps, biotic and abiotic interactions.*

### RESUMEN

#### **LA BIODIVERSIDAD DEL SUELO EN EL CORAZÓN DE UN PROYECTO PEDAGÓGICO EN EL CAMPUS DE LA UNIVERSIDAD DE POITIERS, FRANCIA: entre formación, gestión y conservación**

*La gestión sostenible del suelo está en el corazón de los desafíos climáticos, alimentarios y sanitarios, y ya el suelo no puede considerarse como un sustrato inerte. Es un componente dinámico de los ecosistemas, cuyo funcionamiento depende de la edafofauna a través de sus actividades de descomposición, de depredación o de transporte de materia. Su desarrollo depende de la vegetación y de las propiedades del suelo, y por lo tanto de la gestión de los medios. Desde hace varios años, la Universidad de Poitiers (UP) aplica medidas de gestión de sus espacios verdes destinadas a favorecer la biodiversidad. Paralelamente, tres de sus cursos de Licenciatura y Máster forman futuros gestores y encargados de misión en medio ambiente. En este contexto se ha puesto en marcha un trabajo de campo que permite a la vez formar a los estudiantes en ecología del suelo, realizar un inventario de biodiversidad del suelo y evaluar las prácticas de gestión de los espacios verdes de la UP. En marzo de 2021 se colocaron 36 trampas Barber en seis medios de dos zonas gestionadas por el servicio de espacios verdes de la UP: pasto, pradera (x2), barbecho, bosque, huerto. Los primeros resultados explotables muestran la presencia de 84 morpho-especies diferentes en el conjunto de los seis hábitats, y la influencia del hábitat sobre la diversidad y la composición de las morpho-especies. La zona de pastoreo y el huerto presentan los mayores valores de riqueza específicos y diversidades, y el bosque los más bajos. La composición de las comunidades muestra diferencias entre los medios con, en el Jardín Botánico Universitario, especies forestales marcadas y algunas especies dominantes de arañas en praderas vs. una mayor diversidad pero menor abundancia de arañas y coleópteros en el campus. A pesar de un muestreo temprano relacionado con el calendario universitario, estos resultados muestran que el eco-pastoreo en el campus favorece la diversidad de los organismos desde el primer año, y que los diferentes hábitats permiten*

el desarrollo de una fauna específica y diversificada. La colecta anual de organismos por parte de los estudiantes permitirá a corto plazo mejorar el protocolo participativo universitario y contribuirá a más largo plazo a la evaluación ambiental de las prácticas de gestión de los espacios verdes de la UP. También se discuten las dificultades y limitaciones científicas asociadas con el trabajo de iniciación de los estudiantes.

### Palabras clave

Pedagogía, eco-campus, ecología, interdisciplinariedad, trabajos prácticos, trampas Barber, diversidad funcional, interacciones bióticas y abióticas.

## INTRODUCTION

L'Université de Poitiers a fait de la conservation de la biodiversité et de sa valorisation un enjeu important, qui passe par la préservation des espaces naturels (Université de Poitiers, 2021). La gestion des espaces verts a été réfléchi pour associer les usages de déplacement des personnels et étudiants et le développement d'une faune et d'une flore riches, notamment sur le campus Est (40 ha ; ci-après 'Campus') et sur le Jardin Botanique Universitaire du Deffend (33 ha ; ci-après le 'Deffend'). Depuis quelques années, certaines zones des pelouses du campus sont laissées en friche ou soumises à une fauche tardive ; des arbres d'espèces diverses, locales et résistantes sont plantés ; et des zones enherbées sont préférées aux zones goudronnées, agissant également sur l'infiltration de l'eau. Les zones en friche, ici des espaces urbains dont l'exploitation est abandonnée (Muratet *et al.*, 2021), ont pour but de rétablir une végétation basse et une continuité écologique entre différentes zones du campus. En 2020, un partenariat a été mis en place avec une entreprise privée pour gérer plusieurs zones du campus en éco-pâturage. Le troupeau de 15 à 25 brebis rustiques Landes de Bretagne est ainsi déplacé en rotation sur trois zones : deux sur le Campus et une sur le Deffend (Figure 1).

Afin d'évaluer la réponse des organismes aux pratiques de gestion passées et actuelles, et de programmer des aménagements plus respectueux de l'environnement, plusieurs suivis ou inventaires de faune et flore ont été effectués de 2019 à 2021. Le suivi de la biodiversité aviaire effectué depuis 2014 par des étudiants de Licence dans le cadre de la formation a permis d'identifier des types de végétation à favoriser (haies, arboretum) et des zones où replanter sur les différents secteurs du campus (Berthelom *et al.*, 2015). En 2020, l'association Vienne Nature a réalisé un inventaire de la végétation, des Odonates et Hyménoptères. Cependant, aucun inventaire de la pédofaune n'avait été entrepris, alors qu'elle représente un outil d'évaluation de la qualité des sols et des écosystèmes (Cluzeau *et al.*, 2009 ; Hedde, 2018 ; Menta et Remelli, 2020).

La qualité des sols peut être définie comme l'ensemble des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol,

interdépendantes et dynamiques, qui assurent le maintien de différentes fonctions écologiques, et correspondent à sa « capacité à fournir des services écosystémiques » (voir Rabot *et al.*, 2017). Les fonctions écologiques assurées par la faune du sol sont par exemple le recyclage des éléments nutritifs et de l'eau, l'érosion des roches, le transport des particules minérales, la formation des sols ou encore le maintien de la biodiversité et des interactions biotiques, incluant notamment leurs capacités d'adaptation évolutive. Les services qui en découlent sont par exemple le recyclage de la matière organique, la régulation du cycle de l'eau et le contrôle de l'érosion du sol, la régulation du climat, la régulation des ravageurs et maladies, la production d'aliments et de fibres, ou encore la conservation de la biodiversité (Kibblewhite *et al.*, 2008). Ainsi, le sol est au cœur d'enjeux climatiques, alimentaires et sanitaires. Cependant, comme souligné par Drobnik *et al.* (2018), les sols sont encore peu considérés dans les rapports internationaux de protection de l'environnement.

Les Masters présentant la Mention Biologie, Écologie, Évolution (BEE) tels que ceux proposés par l'Université de Poitiers (Génie Écologique ; Écologie, Évolution) forment de futurs ingénieurs écologues, chargés de missions ou encore agents territoriaux. Il est donc essentiel de les former dès à présent aux enjeux de la gestion des sols comme composants à part entière des écosystèmes, tout comme « connecter la science des sols et la société est un enjeu majeur » (Richer-de-Forges *et al.*, 2020). Cela passe par l'acquisition des compétences et des outils de terrain pour leur étude. A l'Université de Poitiers, l'écologie est abordée de manière théorique en L1 puis avec des exercices en L2. La pratique par le terrain n'intervient qu'en L3, année charnière de spécialisation en écologie dans le parcours « Écologie et Biologie des Organismes » (EBO). C'est dans ce contexte qu'a été mis en place en 2019 un travail pratique (TP) ayant pour objectif principal la comparaison des relations entre faune du sol, végétation et sol dans deux milieux différents. Ce TP a également l'objectif pédagogique d'intégrer les concepts associés à plusieurs disciplines pour appréhender la complexité d'un travail de recherche en écologie. Ainsi,

les notions d'écologie sont couplées à une présentation du sujet et à la restitution des résultats sous forme de poster en anglais avec la collaboration des enseignants d'anglais. La comparaison des milieux mobilise les compétences en statistiques acquises au semestre précédent. Le nombre d'heures allouées à ce travail et l'effectif étudiant (110 étudiants en 2021) ne permettent néanmoins pas de capturer l'intégralité de la démarche scientifique en amont du TP, du questionnement au montage de protocole. En revanche, à partir de leurs observations de terrain et de leurs intérêts, les étudiants sont libres de choisir les organismes sur lesquels ils souhaitent focaliser leurs analyses (collemboles, végétation ; etc.), l'approche (fonctionnelle ou taxonomique), ainsi que la question à laquelle ces analyses répondront (ex : « Grassland or fallow, what is the most favorable habitat for detritivores? »). Une attention particulière est apportée à leur définition des termes utilisés.

Par ailleurs, au-delà de l'objectif de formation, le TP a également permis de constituer une première collection et base de données participative sur la faune du sol du campus et du Jardin Botanique Universitaire du Deffend et d'évaluer la réponse des arthropodes du sol aux pratiques de gestion des espaces verts sur ces mêmes zones. Cet article présente les premiers résultats des inventaires de pédofaune et met en avant les éléments pédagogiques qui y sont associés, incluant les difficultés et les limites scientifiques associées à un travail étudiant d'initiation.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

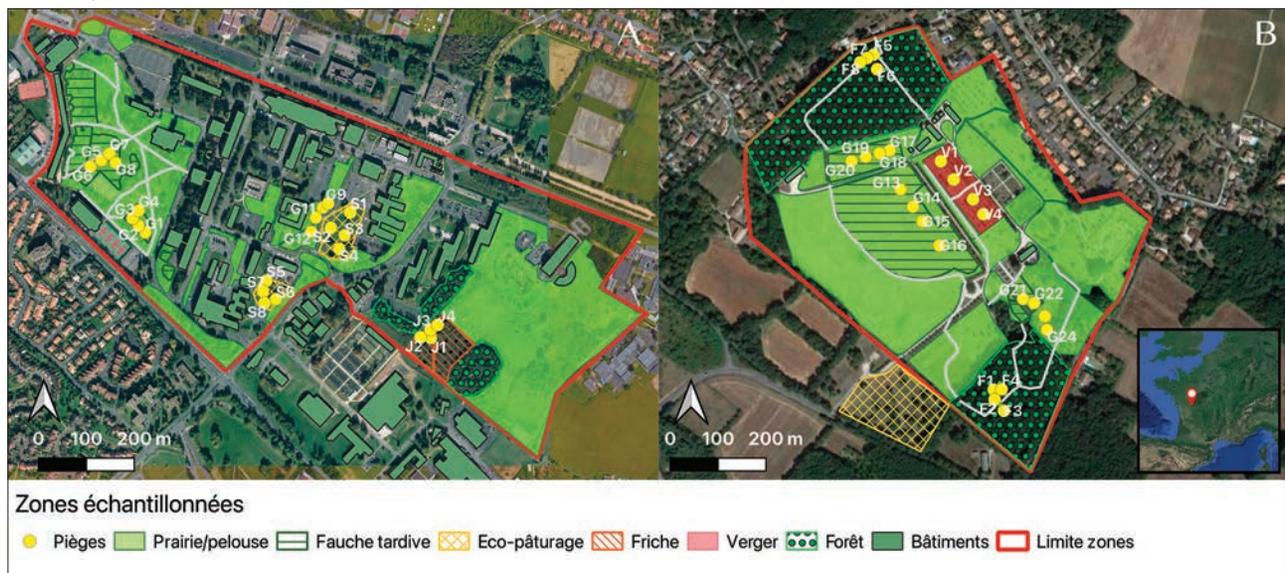
### Sites d'études

Les deux sites d'études appartiennent au domaine universitaire de Poitiers et sont situés à l'Est de Poitiers, dans le département de la Vienne. Le premier site est la zone B du Campus Est de l'Université, fréquentée quotidiennement par les étudiants et personnels de l'UFR Sciences Fondamentales et Appliquées (SFA). Le deuxième site, moins fréquenté, est le Jardin Botanique Universitaire du Deffend. Il a pour rôle la valorisation scientifique et la conservation du patrimoine. L'utilisation de ces deux sites séparés d'environ 2,5 km permet à la fois la proximité des étudiants avec leur lieu d'étude (Campus), la découverte du patrimoine de l'Université (Deffend), et la multiplication des milieux à étudier, gérés de manières différentes par le service des Espaces Verts de l'Université. En effet, le Campus Est est composé d'un mélange de bâtiments, pelouses et arbres épars, alors que le Deffend comprend une grande surface de prairie, un verger, un potager, deux bois et une chênaie d'essences locales et non-locales (Figure 1).

Sur le campus Est, six parcelles ont été définies, permettant à trois groupes TP d'échantillonner et de comparer deux milieux différents : la prairie (G1-G4 ; G5-G8 ; G9-12), la zone d'éco-pâturage (S1-S4 ; S5-S8) et la friche (J1-J4) (Figure 1A). Au Jardin Botanique, six autres zones ont été définies pour trois autres groupes : la prairie (G13-G16 ; G17-G20 ; G21-

**Figure 1** : Zones d'échantillonnage de la pédofaune par piège Barber (n=36) sur le Campus Est (A) et le Jardin Botanique du Deffend (B), Université de Poitiers, France.

**Figure 1:** Sampling zones of soil fauna with pitfall traps (n=36) on the eastern campus (A) and at the Deffend Botanical Garden (B), University of Poitiers, France.



G24), la forêt (F1-F4; F5-F8) et le verger de pommiers (V1-V4) (Figure 1B). Chaque groupe TP de 12 à 20 étudiants est composé de trois sous-groupes, dont un sous-groupe de cinq à sept étudiants dédié à l'échantillonnage et à l'identification de la pédofaune. Le milieu « prairie » peut varier en fonction de la gestion qui en est faite. Ainsi, la végétation de certaines zones tondues fréquemment correspond à une pelouse et est dominée par les graminées (*Lolium* sp., *Deschampsia* sp., *Festuca* sp.), *Trifolium* sp., *Geranium* spp. et *Potentilla repens*, alors que d'autres font l'objet de fauches tardives depuis quelques années et sont dominées par les graminées (*Deschampsia* sp., *Poa* sp., *Avena* sp.), *Geranium* sp., *Trifolium* sp. et *Picris* sp. (Figure 1). La zone pâturée est occupée depuis 2020 par un cheptel de six à neuf brebis en enclos, du printemps à l'automne. Avant 2020, elle était gérée comme le reste des prairies du campus. La friche est une zone non gérée à l'exception d'un passage pour les étudiants. Elle est dominée par les ronces autour des zones de piégeage. Le milieu Forêt est composé d'essences mixtes locales (chênes, châtaigniers, noisetiers, robiniers faux-acacias, ormes), avec un sous-bois principalement composé de chèvrefeuilles, ronces, lierre, ou encore fougères en F1-F4, tapissé de litière de chêne. Le verger ne subit aucun traitement avec de la chimie de synthèse.

## Échantillonnage

L'échantillonnage est contraint par le calendrier universitaire et a eu lieu entre le 10 et le 12 mars 2021. Le climat nuageux à ensoleillé avec des matins froids était relativement homogène pendant la période de prélèvement, avec une température et une humidité relatives de l'air et une température du sol de 9,7°C, 69,2 % et 8,7°C en moyenne respectivement. L'humidité du sol était hétérogène et variait de 11,28 % sur un des sites forestiers (F1-F4) à 55,3 % sur une des zones pâturées (S1-S4). Chaque groupe TP a échantillonné quatre points correspondant aux deux milieux qui lui sont attribués, soit huit points au total. La pédofaune épigée a été échantillonnée à l'aide de pièges Barber placés par un enseignant 7 jours en amont. Ces pièges d'interception (verre; diam.: 4 cm, hauteur: 8 cm) sont remplis à moitié d'eau saturée en sel, à laquelle a été ajoutée une goutte de savon incolore et inodore. Ils piègent la faune épigée mobile tels que les coléoptères Carabidés, isopodes, fourmis, myriapodes, araignées et opilions, mollusques, collembolles, mais aussi certains hémiptères, diptères et hyménoptères, bien que la méthode des pots-pièges ne soit pas adaptée à l'échantillonnage des organismes aériens. C'est donc un piège non sélectif, et les prises dépendent de l'activité et de la densité des organismes. Le terme d'activité-densité est ainsi utilisé pour exprimer l'abondance des individus. La distance entre deux pièges est supérieure à 10 m pour éviter la superposition des zones de dispersion (en se basant sur celle des Carabidés) et pour augmenter la représentativité des

milieux (Hobheijn et Conway, 2018). Le choix d'utiliser de l'eau salée et savonneuse par rapport à d'autres liquides de collecte (vinaigre, éthylène-glycol, ...) a été motivé par le possible pouvoir attractif de certains liquides (Hobheijn et Conway, 2018), par le fait qu'un fort pouvoir de conservation n'est pas essentiel dans les conditions climatiques de Poitiers en mars, et par les conditions d'études d'un travail pratique obligatoire de Licence. En effet, s'il est reconnu que la saumure est moins efficace que l'éthylène-glycol ou le vinaigre pour la capture de carabidés (Koivula *et al.*, 2003; McCravy et Willand, 2007), elle présente les avantages d'être inodore et de capturer un nombre et une diversité d'individus suffisants pour un tri, une identification et un dénombrement en 4 h.

## Identification

Les échantillons contenant les invertébrés du sol ont été rincés, et les individus séparés par Ordre. Chaque Ordre est réparti dans une boîte de Pétri, dans laquelle les individus sont regroupés par point d'échantillonnage puis par morpho-espèce (Fig. 2). Les individus ont été décrits et assignés à différentes morpho-espèces en utilisant la méthode RBA (*Rapid-Biodiversity Assessment*), se basant sur leur taille, leur couleur et leur morphologie. Un code a été attribué à chaque morpho-espèces, commençant par les premières lettres de l'Ordre (ex: IS.01 pour Isopoda n° 1). Des niveaux taxonomiques plus précis ont pu être identifiés (famille, genre, espèce) et attribués à certains individus (*annexe I*). À l'inverse, plusieurs individus mal conservés post-échantillonnage n'ont pas pu être identifiés mais ont été comptabilisés. Jusqu'en 2021, et avant l'homogénéisation des données présentées ici, les codes attribués à chaque morpho-espèce dépendaient du groupe TP comparant deux milieux. Ainsi, une même morpho-espèce pouvait se voir attribuer des codes différents pour chaque groupe, ce qui n'a pas gêné l'analyse intra-groupe TP. Par ailleurs, le protocole encourage l'attribution d'un taxon à un même observateur qui attribue le code, décrit et identifie la morpho-espèce pour éviter des erreurs de comptage. Lors du TP, les identifications ont été vérifiées partiellement par l'enseignant.e, et la compilation, la vérification et l'approfondissement des identifications et du comptage des morpho-espèces ont fait l'objet d'un stage de Licence 3, lors duquel les clés suivantes ont été utilisées. Les isopodes ont été identifiés à l'aide de la clé de Noël et Séchet (2007). Les coléoptères ont été identifiés à l'aide de la clé de Hubble (2012), Noël et Séchet (2007) et Mike's insect keys en ligne (Hackston, 2021). Les arachnides ont été identifiés à l'aide des clés suivantes pour les Araneae: Martinez Vilalpando (2019), Roberts (2014) et Bellmann (2014). Les myriapodes ont été identifiés à l'aide de la clé « MILLI-PEET » du Field Museum (Sierwald, 2007). Les hémiptères et hyménoptères ont été identifiés à l'aide des clés de Mike Hackston (Hackston, 2021).

Des photos de chaque morphotype ont été prises, répertoriées et postées sur le site participatif iNaturalist afin d'obtenir un avis de spécialistes et amateurs et de mettre à jour la base de données. Par erreur de manipulation, les individus du site F8 n'ont pas été conservés et n'ont pas été pris en compte par la suite. De la même manière, la conservation aléatoire des collemboles, des mollusques (limaces) et acariens par les étudiants n'a pas permis de les inclure dans les analyses.

## Analyses

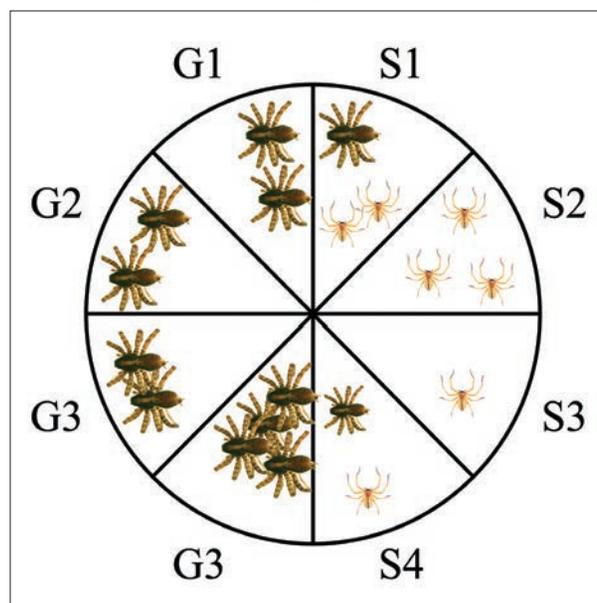
Dans le cadre pédagogique, les analyses statistiques comparant les richesses et abondances de la pédofaune de deux habitats sur des données non-corrigées et en utilisant le logiciel R (R Core Team, 2020) sont obligatoires. Le calcul de l'indice de Shannon et l'utilisation du même logiciel pour la réalisation des graphiques sont optionnels.

Après compilation et vérification, les données corrigées de l'ensemble des groupes TP de la promotion 2020-2021 ont été traitées par les responsables du TP et du stage de Licence associé à l'aide du logiciel R version 4.0.2, et les différences de composition des communautés de faune du sol entre les différents habitats étudiés ont été évaluées. Le piégeage par pots Barber n'étant pas adapté aux diptères et hyménoptères hors fourmis, ils ont été retirés des analyses de communauté. Les indices de diversité de Shannon et Simpson ont été calculés pour évaluer la diversité alpha des milieux. L'influence de chaque habitat sur ces indices a été testée. Les milieux prairiaux du Campus et du Deffend ont été considérés comme des milieux *a priori* différents et analysés séparément.

Si le niveau Licence ne permet que de faire des comparaisons deux à deux voire une comparaison multiple des moyennes avec le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, les données ont ici été analysées à l'aide de Modèles Linéaires Mixtes (LMM; variables réponses diversités de Shannon et Simpson) ou LMM généralisés (GLMM; variables réponses Richesse et Abondance avec une distribution Conway-Maxwell et binomiale négative respectivement). En effet, les 36 relevés ont été effectués sur 12 parcelles et présentaient ainsi une dépendance; la « parcelle » a donc été incluse comme variable aléatoire dans les modèles. La normalité et l'homoscédasticité des résidus des modèles ont été vérifiées. Pour le modèle de la diversité de Simpson, l'homoscédasticité a été obtenue après inclusion d'une structure de la variance dépendante de la variable explicative Milieux. Une analyse de variances (ANOVA) a ensuite été effectuée sur chaque modèle. Lorsque des différences significatives ont été trouvées, des comparaisons de moyennes ont été effectuées avec le test de Tukey, auquel a été appliquée une correction de Bonferroni. La réalisation des modèles mixtes, leur validation, et les tests de Tukey ont été effectués avec les packages 'glmmTMB' (Brooks

**Figure 2 :** Tri des individus par Ordre, point d'échantillonnage puis morpho-espèce pour faciliter l'attribution de codes et leur identification. Ex pour deux morpho-espèces d'Arachnides. G1-S4 : Numéros des points d'échantillonnage.

**Figure 2:** Sorting of individuals by Order, sampling point then morphospecies to facilitate the code attribution and their identification. Ex for two Arachnida morphospecies. G1-S4: Code number of sampling points.



*et al.*, 2017), 'DHARMA' (Hartig, 2022), et 'multcomp' (Hothorn *et al.*, 2008) respectivement.

Une analyse de positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) basé sur des distances de Jaccard a été effectuée afin d'évaluer et visualiser les différences de composition morpho-spécifique entre les différents milieux. Pour cette analyse et afin de mettre en avant les espèces les plus représentées et représentatives, les morpho-espèces apparaissant dans moins de 5 % des sites ont été retirées. 30 morpho-espèces sont ainsi représentées. Cela a également amené à la suppression du site J4. Cette NMDS a été complétée par une PERMANOVA pour tester l'influence de l'habitat sur cette composition. Le package 'vegan' a été utilisé (Oksanen *et al.*, 2020).

## Vérification des acquis et sensibilisation

L'acquisition des connaissances relatives à la pédofaune et aux interactions faune-sol-végétation est évaluée à l'oral lors de la présentation des posters selon un barème de fond et de forme. Le travail collectif représente 85 % de la note (17/20), et l'implication et les connaissances individuelles représentent 15 % de la note (3/20), évaluée lors des réponses aux questions des membres du jury. Les critères de fond incluent

**Tableau 1** : Indices de diversité taxonomique (moyenne  $\pm$  écart-type) de la pédofaune épigée échantillonnée dans six habitats du Campus et du Jardin Botanique Universitaire du Deffend, Université de Poitiers.

**Table 1**: Taxonomic diversity indices (mean  $\pm$  standard error) of the epigeic pedofauna sampled in six habitats on the eastern campus and Deffend Botanical Garden, University of Poitiers.

	Pâture	Friche	Prairie Campus	Prairie Deffend	Forêt	Verger	Statistique†
	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 12	<i>n</i> = 12	<i>n</i> = 7	<i>n</i> = 4	
Richesse morpho-spécifique totale	7.5 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	3.25 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	5.1 $\pm$ 1.1 <sup>ab</sup>	5.3 $\pm$ 2.2 <sup>ab</sup>	4.1 $\pm$ 2.5 <sup>a</sup>	7.3 $\pm$ 1.7 <sup>ab</sup>	GLMM, X <sup>2</sup> (5) = 15.48, P = 0.008**
Activité-densité totale	16.0 $\pm$ 5.8 <sup>bc</sup>	3.3 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	11.8 $\pm$ 5.2 <sup>b</sup>	17.9 $\pm$ 9.0 <sup>bc</sup>	27.0 $\pm$ 12.4 <sup>c</sup>	18.5 $\pm$ 10.7 <sup>bc</sup>	GLMM, X <sup>2</sup> (5) = 33.69, P < 0.001***
Indice de diversité de Shannon	1.7 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup>	1.0 $\pm$ 0.6 <sup>ab</sup>	1.3 $\pm$ 0.3 <sup>ac</sup>	1.2 $\pm$ 0.3 <sup>ac</sup>	0.8 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	1.7 $\pm$ 0.2 <sup>bc</sup>	LMM, X <sup>2</sup> (5) = 26.98, P < 0.001***
Indice de diversité de Simpson	0.9 $\pm$ 0.1 <sup>bc</sup>	0.6 $\pm$ 0.2 <sup>ab</sup>	0.7 $\pm$ 0.1 <sup>ac</sup>	0.6 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	0.4 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	0.8 $\pm$ 0.0 <sup>b</sup>	LMM, X <sup>2</sup> (5) = 38.64, P < 0.001***
Richesse morpho-spécifique par taxon							
Araneae	2.8 $\pm$ 1.4	0.3 $\pm$ 0.5	1.6 $\pm$ 0.9	3.2 $\pm$ 1.2	1.0 $\pm$ 0.8	1.8 $\pm$ 1.0	-
Opiliones	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.4	1.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	-
Hymenoptera	0.8 $\pm$ 0.7	0.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.5	1.3 $\pm$ 1.3	0.9 $\pm$ 1.2	2.0 $\pm$ 1.4	-
Isopoda	1.1 $\pm$ 0.6	0.0 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.7	0.4 $\pm$ 0.5	0.4 $\pm$ 0.8	0.6 $\pm$ 0.5	-
Myriapoda	0.8 $\pm$ 0.5	1.0 $\pm$ 0.8	0.8 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.5	1.0 $\pm$ 0.0	-
Coleoptera	2.0 $\pm$ 1.1	1.8 $\pm$ 1.0	1.3 $\pm$ 1.2	0.0 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 1.1	1.8 $\pm$ 1.3	-
Hemiptera	0.4 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.5	0.2 $\pm$ 0.4	0.1 $\pm$ 0.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.5	-
Orthoptera	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.4	0.0 $\pm$ 0.0	-
Diptera	1.0 $\pm$ 0.9	1.0 $\pm$ 2.0	0.9 $\pm$ 1.0	0.5 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.5	-
Activité-densité par taxon							
Araneae	4.0 $\pm$ 3.0	0.3 $\pm$ 0.5	2.7 $\pm$ 2.0	8.3 $\pm$ 4.2	1.6 $\pm$ 1.8	2.0 $\pm$ 0.8	-
Opiliones	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.50 $\pm$ 1.5	21.0 $\pm$ 15.7	0.0 $\pm$ 0.0	-
Hymenoptera	1.5 $\pm$ 1.93	0.0 $\pm$ 0.0	2.7 $\pm$ 3.6	5.92 $\pm$ 7.9	1.9 $\pm$ 2.6	6.8 $\pm$ 7.8	-
Isopoda	3.5 $\pm$ 2.5	0.0 $\pm$ 0.0	1.6 $\pm$ 2.2	2.5 $\pm$ 5.5	1.4 $\pm$ 2.5	4.0 $\pm$ 3.7	-
Myriapoda	3.5 $\pm$ 3.9	1.0 $\pm$ 0.8	2.9 $\pm$ 4.0	0.7 $\pm$ 1.1	0.3 $\pm$ 0.5	1.5 $\pm$ 1.0	-
Coleoptera	3.0 $\pm$ 1.7	1.8 $\pm$ 1.0	1.8 $\pm$ 2.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.9	4.3 $\pm$ 3.8	-
Hemiptera	0.5 $\pm$ 0.8	0.3 $\pm$ 0.5	0.2 $\pm$ 0.4	0.1 $\pm$ 0.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.5	-
Orthoptera	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.4	0.0 $\pm$ 0.0	-
Diptera	2.1 $\pm$ 2.5	1.0 $\pm$ 2.0	1.6 $\pm$ 1.7	0.8 $\pm$ 1.6	0.4 $\pm$ 0.8	0.3 $\pm$ 0.5	-

†LMM, GLMM : Modèles linéaires mixte et modèle linéaire mixtes généralisés, avec alpha = 0.05.

Les astérisques indiquent le niveau de significativité : \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001.

Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre habitats.

la réponse à la problématique, la mobilisation pertinente des concepts et termes liés à l'écologie, la capacité à relier les trois composants des écosystèmes étudiés (faune, végétation, sol), la pertinence des analyses statistiques pour répondre au questionnement, l'interprétation et la discussion des résultats en lien avec les hypothèses formulées. Les critères de forme incluent la structuration du poster, la présence et justification d'une problématique et l'explicitation des hypothèses de travail, le choix et la clarté de l'explication des figures et tableaux et la pertinence de la charte graphique. Ces critères de fond et de forme ont été discutés préalablement avec les étudiants

en cours d'anglais. Cette évaluation et le retour qualitatif des étudiants nous permettent de vérifier les acquis et donc la sensibilisation à la thématique, ainsi que d'adapter le TP d'une année à l'autre. Par ailleurs, les résultats des suivis ont été communiqués aux partenaires universitaires.

## RÉSULTATS

### Une pédofaune représentative des milieux

Un total de 816 individus de 84 morpho-espèces (MS) différentes a été inventorié sur l'ensemble des six habitats : 184 araignées (AR; 32 MS), 153 opilions (2 MS), 154 hyménoptères (5 MS), 103 isopodes (ISO; 7 MS), 83 myriapodes (3 MS), 75 coléoptères (CP; 23 MS), 54 diptères (9 MS), 9 hémiptères (5 MS) et 1 orthoptère (1 MS). La liste des morpho-espèces et leur identification actuelle sont indiquées en annexe 1. La richesse morpho-spécifique varie en fonction des milieux (GLMM,  $df = 5$ ,  $X^2 = 15.48$ ,  $P = 0.008$ ), avec les richesses les plus élevées dans le milieu pâturé et le verger, et les plus faibles dans la friche et la forêt (Tableau 1).

La forêt présente l'activité-densité la plus élevée, avec une forte hétérogénéité, et des valeurs significativement plus faibles ont été trouvées successivement dans la prairie du campus et dans la friche (Tableau 1; GLMM,  $df = 5$ ,  $X^2 = 33.69$ ,  $P < 0.001$ ). Les indices de diversité de Shannon et Simpson montrent les plus fortes diversités de pédofaune dans la zone pâturée et le verger, suivies des prairies, puis de la friche et de la forêt (Tableau 1; Figure 3;  $P < 0.001$ ).

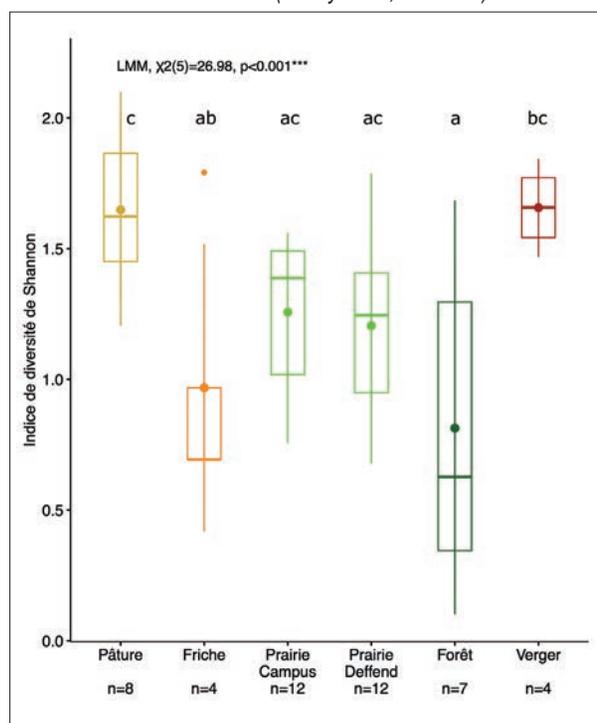
Le plan factoriel de la NMDS montre une différence significative entre les six habitats, particulièrement le long de l'axe 1 (Figure 3; PERMANOVA,  $df = 5$ ,  $F = 3.18$ ,  $R^2 = 0.28$ ,  $P < 0.001$ ). Celui-ci correspond à un gradient de gestion et de site, de la prairie du campus (valeurs négatives) à la forêt du Deffend (valeurs positives). Dans la forêt, les espèces les plus représentées sont l'isopode *Philoscia muscorum* (IS.05) et l'opilion *Rilaena triangularis* (OP.01). Sur le même site, la prairie présente quelques morpho-espèces d'araignées en plus grand nombre (*Pardosa agrestis* (AR.03); *Pachygnatha degeeri* (AR.30); ~3 par piège) et de fourmis (*Lasius* spp.; HY.03, HY.04). Sur le campus, 21 et 18 morpho-espèces d'araignées et de coléoptères ont été identifiées respectivement, mais toutes avec de petits effectifs. La pâture et le verger présentent des communautés diverses, marquées notamment par la présence de *Longitarsus* spp. (CP.10, CP.11) et *Ptomaphagus subvillosus* (CP.18), et des espèces bien représentées sur les deux sites : l'isopode *Armadillidium vulgare* (IS.01), la fourmi *Lasius niger* (HY.03) et le diplopode *Callipus foetidissimus* (MY.01). La friche est peu représentée à cause de son faible nombre de morpho-espèces uniques telles qu'une cicadelle (HE.03) et un Leiodidae (CP.16) (non montré).

### Vérification des acquis et sensibilisation

La moyenne des notes obtenues par les 110 étudiants de la promotion 2020-2021 est de  $13,9/20 \pm 1,2$ , dont  $11,0 \pm 1,1$  pour la partie collective de forme et fond, notée sur 17. Les étudiants remobilisent correctement les concepts et

**Figure 3** : Influence de l'habitat sur l'indice de diversité Shannon de la pédofaune épigée. Les habitats étudiés sont la pâture (jaune), la friche (orange), les prairies sur le campus et au Deffend (vert clair), la forêt (vert foncé) et le verger (rouge). Modèle linéaire mixte (LMM,  $\alpha = 0.05$ ). Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes (Tukey HSD,  $\alpha = 0.05$ ).

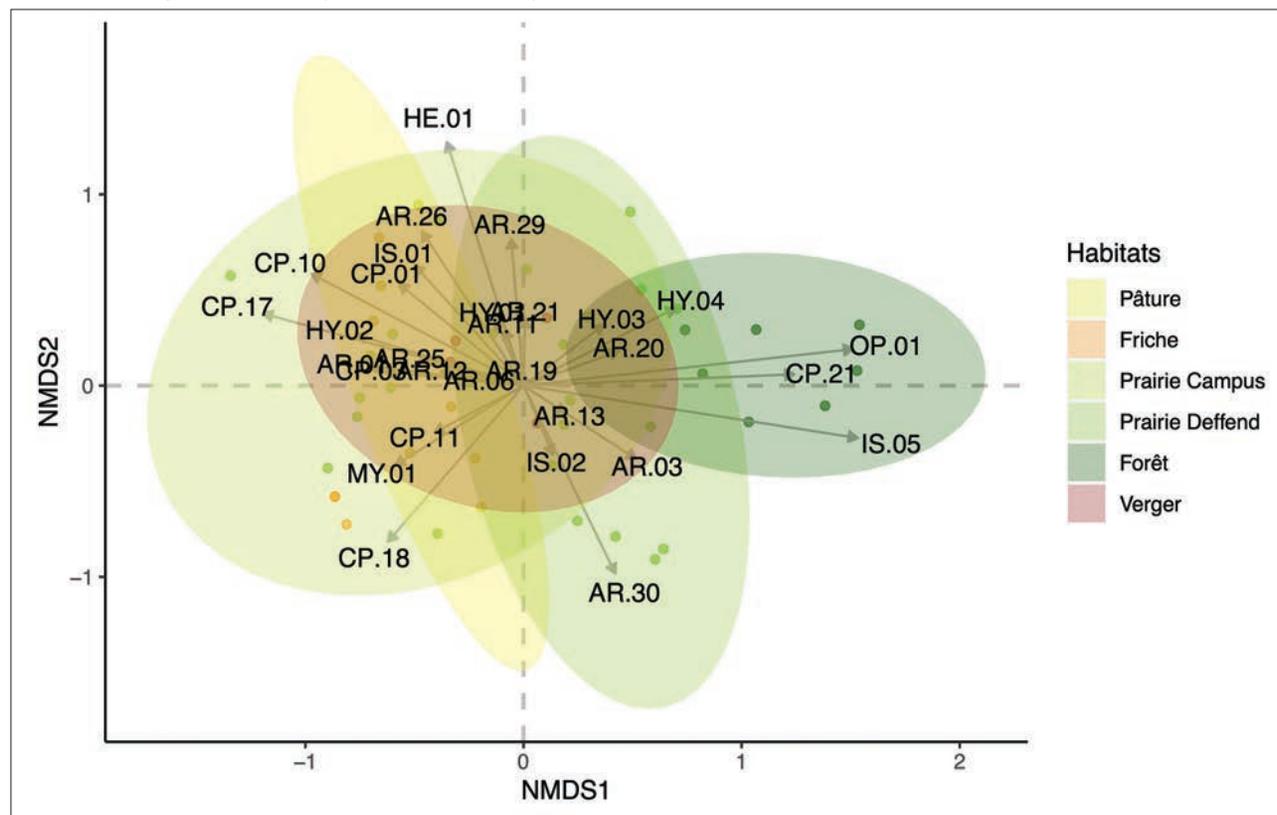
**Figure 3**: Influence of habitat on the Shannon diversity index of epigeic pedofauna. Studied habitats are the pasture (yellow), fallow (orange), grasslands on campus and at the Deffend (light green), forest (dark green) and orchard (red). Linear mixed models (LMM,  $\alpha = 0.05$ ). Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD,  $\alpha = 0.05$ ).



le vocabulaire associés à la thématique de l'écologie des sols, mais présentent des difficultés à clairement expliquer les interactions directes ou indirectes entre sol, végétation et faune. L'acquisition de la démarche scientifique du questionnement au choix des variables et tests statistiques pour répondre à une problématique est hétérogène et ne dépend pas du TP mais du niveau général des étudiants. Ces derniers sont dans l'ensemble motivés et reconnaissent l'intérêt du TP, ce qui se traduit par une forte implication, visible sur les posters produits (Figure 5). Ils ressentent aussi une frustration devant la quantité des tâches à effectuer pour obtenir leurs données dans un temps très restreint, et se rendent compte de l'approximation de certaines données qui ne peuvent être vérifiées que partiellement dans le cadre du TP. L'intérêt des étudiants pour ce TP intégré est souligné depuis 2020 par les

**Figure 4** : Graphique des deux premiers axes de l'analyse de positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) réalisé à partir de la composition morpho-spécifique de la pédofaune (32 morpho-espèces sur 84, représentées par les flèches). Les ellipses incluent les 'n' pièges de chaque habitat, à l'exception de la friche, au nombre de points insuffisants (niveau de confiance : 0.95). Stress: 0.18.

**Figure 4:** Graphic display of the first axes of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) on the morphospecific composition of the pedofauna (32 morphospecies over 84, illustrated by arrows). Ellipses include the 'n' traps of each habitat, except for the fallow in which the number of replicas is too low (confidence level: 0.95). Stress: 0.18.



délégués lors des conseils de perfectionnement de fin d'année, dont l'objectif est d'améliorer la formation.

Le temps alloué par les enseignants pour vérifier les identifications dans les 4 heures de séance est estimé à 30 minutes. Ils sont sollicités par d'autres aspects du TP comme la coordination, l'homogénéisation des données, et les protocoles associés au reste du TP tels que l'identification végétale et les propriétés physico-chimiques du sol. Cette identification partielle a justifié le stage associé au TP pour la vérification des identifications et des comptages.

## DISCUSSION

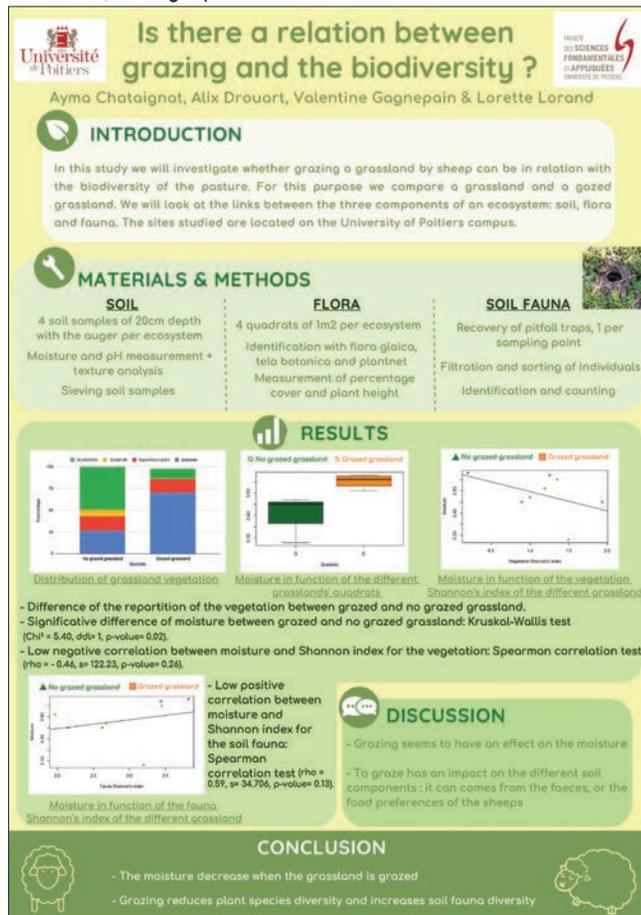
### Un objet pédagogique collaboratif et évolutif

L'étude de la biodiversité du sol sur le campus a comme but premier de développer les connaissances et compétences des étudiants sur la thématique de l'écologie du sol.

La comparaison de la faune du sol, mais également de la végétation et des propriétés du sol (non présentés ici) dans deux habitats les amène à réfléchir sur les interactions biotiques et abiotiques qui régissent le fonctionnement des écosystèmes. Ce projet intégratif les confronte à l'intégralité de la démarche expérimentale jusqu'à la présentation des résultats à partir de données d'un site qu'ils côtoient tous les jours et qui est soumis à des contraintes sociales (ex : perception de la nature, sécurité ; Muratet *et al.*, 2015). L'utilisation des pots-pièges, qui est une méthode largement utilisée pour l'échantillonnage de la faune épigée du sol, permet également une discussion sur la place du chercheur dans le cadre de la protection de la nature. En effet, cette méthode est destructive et peut sembler contradictoire avec un objectif de conservation et de protection de la nature désirée par les écologues (Drinkwater *et al.*, 2019). Des protocoles dits « éthiques » non létaux sont développés pour mettre fin à cette contradiction, tels que les dalles de béton ou planches de bois associées à la méthode RDA basée sur

**Figure 5** : Exemple de poster scientifique en anglais produit par quatre étudiantes de Licence 3, Promotion 2020-2021. Credits: A. Châtaignat, A. Drouart, V. Gagnepain et L. Lorand.

**Figure 5:** Example of a scientific poster in English produced by four BSc students, Year 2020-2021. Credits: A. Châtaignat, A. Drouart, V. Gagnepain et L. Lorand.



des observations et photographies (Lecq *et al.*, 2015), ou la technique du coton humide au fond du pot-piège dans le cadre du protocole Jardibiodiv (Auclerc *et al.*, 2019). Ces solutions ont été évoquées pendant la séance et sont envisagées dans le futur. Ici cependant, la méthode du pot-piège létal a présenté les avantages majeurs de faciliter la gestion des échantillons et la manipulation des organismes pour des étudiants néophytes, ainsi que de permettre la mise en place d'une collection d'organismes et de photographies. En effet, un des objectifs principaux est de développer les compétences des étudiants en identification taxonomique, la plupart d'entre eux n'ayant jamais observé d'insectes ni utilisé de clés dichotomiques d'identification, malgré un choix de parcours associé à la nature. Par ailleurs, la période et la fréquence d'échantillonnage, l'espacement entre les pièges et le nombre de pièges par rapport à la surface de chaque

site présentent un risque négligeable d'appauvrissement des communautés occupant les sites.

Si les étudiants sont enthousiastes à l'idée de développer les compétences mentionnées ci-dessus, ils ont également été nombreux à se sentir frustrés à différents niveaux. Premièrement, la durée allouée à ce projet est aujourd'hui de 2 heures de présentation des concepts et du protocole en anglais, 8 heures de terrain incluant l'échantillonnage et l'identification, suivie de 2 heures d'analyse des données et 20 minutes de restitution par groupe sous forme de poster. La méconnaissance, et donc la découverte, des critères d'identification des taxons, en commençant par l'Ordre et la Famille (ex: Insecta: 6 pattes - Hymenoptera: 4 paires d'ailes vs. Hemiptera: rostre) les ralentit dans leur démarche, malgré un protocole simplifié d'une identification à la morpho-espèce. Ces critères sont intégrés dans leur formation dès la Licence 1, mais ce TP les confronte à leur capacité d'observation « réelle », peu sollicitée sur la diversité du vivant. L'identification en regroupant les individus par taille, forme, couleur et autres critères morphologiques est aujourd'hui de plus en plus utilisée. En effet, elle permet un gain de temps considérable d'identification, peut être effectuée par des non-spécialistes, et est un bon estimateur de la diversité biologique réelle (Obrist et Duelli, 2010). Ainsi, l'approche par morpho-espèce, à l'échelle de l'espèce ou groupe d'espèces, est utilisée par plusieurs projets de sciences participatives tels que le Suivi photographique des insectes pollinisateurs ([www.spipoll.org](http://www.spipoll.org); Deguines *et al.*, 2012), l'Observatoire Participatif des Vers de Terre (OPVT; [https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT\\_accueil.php](https://ecobiosoil.univ-rennes1.fr/OPVT_accueil.php)) <http://www.spipoll.org/> ou encore Lichens Go! (<http://www.particitea.upmc.fr/fr/suivez-les-lichens.html>). Dans le cadre pédagogique et sur un temps restreint, elle est néanmoins vécue par les étudiants comme trop abstraite. La contrainte du calendrier universitaire représente à la fois un inconvénient et un atout. C'est un inconvénient dans le cadre d'un inventaire exhaustif, car la période optimale de l'échantillonnage de la pédofaune épigée par pot Barber dans le climat où se trouve l'Université est entre mi-avril à août (Guenser, 2008; Saska *et al.*, 2013). Ainsi, les échantillons ne sont pas représentatifs de la diversité réelle sur le campus. Dans un contexte pédagogique, un inventaire en mars est néanmoins aussi un atout puisqu'il permet d'obtenir une quantité et une diversité suffisante d'individus dont le tri et l'identification à différents niveaux taxonomiques sont réalisables par quelques étudiants (5-7 étudiants) dans le temps imparti. Pour pallier le manque de connaissances en identification, qui est le frein principal au déroulé du TP, des individus de référence représentatifs de chaque morpho-espèce ont été photographiés, et des « fiches morpho-espèces » ont été créées lors d'un stage suivant la session d'échantillonnage de 2021. Ces fiches présentent la classification, les critères principaux d'identification ou de différenciation, une

photographie générale et des photographies des critères spécifiques (ex : IS.01 en *Annexe 2*). Ces fiches seront utilisées en séance, mais également dans le cadre d'auto-formation sur la plateforme pédagogique en ligne de l'Université de Poitiers (UPdago ; <https://updago.univ-poitiers.fr/>). Les étudiants devront ainsi dès 2022 se familiariser avec les organismes qu'ils vont et sont censés observer, et répondront à des quizz sur les taxons et critères d'identification.

## Une étude participative au service de la gestion

Malgré la précocité et la non-exhaustivité de l'échantillonnage, une diversité des communautés d'arthropodes du sol a pu être observée, ainsi qu'une influence de l'habitat sur cette diversité. Chaque habitat est caractérisé par une végétation et des propriétés abiotiques particulières fournissant des conditions, un abri ou des ressources alimentaires directes ou indirectes aux arthropodes. Ainsi, *Philoscia muscorum* (IS.01) est décrite comme étant sylvicole (Vandel, 1960) et *Rilaena triangularis* (OP.01) est observée dans les milieux boisés ouverts et semi-ouverts (Sankey, 1988 ; Menta et Remelli, 2020). Similairement, les fourmis, le diplopode *Callipus foetidissimus* (MY.01) et les isopodes du genre *Armadillium* sont présents dans tous les habitats, et notamment les prairies (Menta et Remelli, 2020). La présence plus importante de coléoptères dans les milieux herbacés de prairies, verger et pâture n'est pas surprenante. En effet, les familles les plus représentées sont les Chrysomelidae, organismes herbivores et favorisés par un milieu herbacé même perturbé (Menta et Remelli, 2020), et les Staphylinidae, prédateurs familiers des milieux prairiaux plus ou moins perturbés (Good and Dorman, 2020). La faible abondance des Carabidae peut s'expliquer par la précocité de l'échantillonnage, hors de leur période de développement ainsi que la taille du piège, située dans la gamme étroite des pots-pièges (Lange *et al.*, 2011). Le faible niveau d'identification des autres taxons ne permet pas de conclure sur leurs préférences de vie, à l'exception de *Pardosa agrestis* (AR.03) et *Pachygnatha degeeri* (AR.30), qui dominent la communauté d'arthropodes dans les deux parcelles du Deffend à la végétation la plus haute. Malgré leur large utilisation, les pots-pièges sont connus pour présenter des biais liés à leur taille, leur complexité, l'espacement, le type de liquide de piégeage utilisé, le couvert végétal ou encore la température de capture affectant la mobilité des organismes (Ward *et al.*, 2001 ; Koivula *et al.*, 2003 ; Woodcock, 2005 ; Saska *et al.*, 2013). Ces facteurs peuvent notamment avoir une incidence sur la représentativité de la diversité réelle en favorisant les plus gros individus (Lang, 2000 ; Ward *et al.*, 2001 ; Stašiov *et al.*, 2021) ou des espèces plus sensibles. Ainsi, les plus faibles richesses spécifiques

et indices de diversité moyens trouvés en forêt peuvent être partiellement expliqués par le type de couvert (feuilles mortes) et le microclimat, plus froid, dans l'intérieur des bois (Magura *et al.*, 2001). Ces points sont soulevés lors de l'explication du protocole et de la discussion des résultats, et la méthodologie est amenée à évoluer pour gagner en précision. Des échantillonnages complémentaires à une saison plus adaptée et hors du cadre du TP sont également envisagés.

Chacun de ces habitats est le résultat des interventions de la part du pôle Espaces Verts de la Direction de la Logistique et du Patrimoine Immobilier (DLPI) de l'Université. Historiquement, les zones herbacées du campus-Est sont tondues 9 à 10 fois par an et le verger 6 à 7 fois par an, à l'exception d'une bande au pied des fruitiers, alors que celles du Deffend sont fauchées de 1 à 5 fois par an selon le zonage (Alexandra Carlier, Responsable des espaces verts, communication personnelle). Parallèlement, la friche ne subit plus d'interventions depuis plusieurs années à l'exception d'un broyage des bordures pour assurer le passage des étudiants. Et si l'usage des pesticides est interdit sur le campus depuis 15 ans, ce n'est que récemment (~5 ans) que l'Université s'est engagée dans une démarche de gestion encore plus durable de ses espaces verts pour favoriser la biodiversité. Certaines zones tondues sont aujourd'hui gérées en fauche tardive, alors que d'autres sont pâturées. L'utilisation des données ne permet pas de distinguer les zones tondues des zones fauchées mais celles-ci pourraient en partie expliquer la variabilité au sein de l'habitat « Prairie Campus ». À l'inverse, la distinction des zones pâturées et non pâturées montre des différences de communautés d'arthropodes, après un an seulement de pâturage. Ces résultats sont particulièrement attendus à la fois par la DLPI et par la bergère, Maud Régnier, pour justifier le changement de pratiques et les adapter. En fonction des effets observés, elle souhaite en effet adapter la pression de pâturage, c'est-à-dire le nombre d'ovins présents dans l'enclos (M. Régnier, Bergère, communication personnelle). La réalisation de cet inventaire et de cette étude répond donc aussi à un enjeu de gestion au sein de l'Université et permet de valoriser l'activité de ses différents usagers : étudiants, personnels enseignants, personnels logistiques, prestataire extérieur).

## Évolution de l'inventaire et valorisation pour la conservation

Grâce au travail des étudiants, une collection de référence a pu être mise en place, facilitant la comparabilité des identifications entre échantillons traités par différents groupes d'étudiants. La base de données constituée en 2021, décrivant les morpho-espèces utilisées et associée à l'annexe photographique, sera non seulement utilisée dans le cadre des futurs TP de L3, mais servira aussi à renforcer chaque année le jeu de données. Une

fois que l'identification des morpho-espèces sera stabilisée, la collection de référence sera intégrée aux Collections Scientifiques de l'Université de Poitiers (CVCU) et sera le témoin des évolutions du vivant sur le site de l'Université.

## CONCLUSION

Utiliser la pédofaune pour comprendre les relations écosystémiques à des fins pédagogiques s'est transformé en un projet multidimensionnel. Le travail pratique à destination des étudiants de Licence 3 visait initialement à apporter et à intégrer les connaissances et compétences de terrain nécessaires à la formation de futurs gestionnaires de l'environnement. Au fur et à mesure des discussions et rencontres, une dimension plus appliquée du projet s'est ajoutée à la dimension pédagogique : les échantillonnages réalisés par les étudiants constitueront un inventaire de la biodiversité du sol sur deux sites de l'Université de Poitiers et contribueront à l'évaluation environnementale des pratiques de gestion des espaces verts. Les premiers résultats montrent que même avec un inventaire précoce contraint par le calendrier universitaire, les communautés d'arthropodes sont influencées par les différents habitats et leur gestion. Ce bilan encourageant ouvre de nombreuses perspectives à court et long termes. En particulier, l'affinage des données permettra d'étudier plus précisément les régimes alimentaires des communautés, ainsi que d'en extraire des traits fonctionnels (ex : taille du corps, types de pièces buccales), ajoutant une dimension fonctionnelle actuellement peu développée avec les étudiants. Ces résultats apporteront également un éclairage sur la spécialisation des communautés en fonction des pratiques telles le pâturage.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les 110 étudiants de la L3 Écologie et Biologie des Organismes (EBO) et Sciences et Valorisation du Végétal (SVV) promotion 2020-2021 de l'Université de Poitiers pour leur implication dans le Travail Pratique, et plus particulièrement la quarantaine d'étudiants impliqués dans la collecte des organismes sur le terrain, et A. Châtaignat, A. Drouart, V. Gagnepain et L. Lorand, pour leur autorisation à utiliser leur poster. Ils remercient également Alexandra Carlier (DLPI, Université de Poitiers) pour son suivi et la mise à disposition des parcelles, Maud Régnier (entreprise Le Champ des Possibles) pour l'accès aux zones de pâturage, Benjamin Macchi pour son aide dans la mise à jour des données, et les enseignants d'anglais Alexis Defaye et Isabelle Lucet pour leur collaboration.

## BIBLIOGRAPHIE

- Auclerc A., Blanchart A., Vincent Q., 2019 - Jardibiodiv, un outil de sciences participatives sur la biodiversité des sols urbains. *Étude et gestion des sols*, 26, pp. 195-209.
- Bellmann H., 2014 - Guide photo des araignées et arachnides d'Europe. Paris, France, Delachaux et Niestlé SA, 429 p.
- Berthelom A., Brosse A., Loiseau V., Baron-Bouchon J., Raimond R., Bouchon D., Bech N., 2015 - Évaluation et valorisation du potentiel écologique sur le campus de l'Université de Poitiers : étude de la biodiversité aviaire. *L'Outarde*, 51, pp. 5-11.
- Brooks M.E., Kristensen K., van Benthem K.J., Magnusson A., Berg C.W., Nielsen A., Skaug H.J., Maechler M., Bolker B.M., 2017 - "glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling." *The R Journal*, 9, 2, pp. 378-400. <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html>.
- Cluzeau D., Pérès G., Guernion M., Chaussod R., Cortet J., Fargette M., Martin-Laurent F., Manteau T., Pernin C., Ponge J-F., Ruiz-Camacho N., Villenave C., Rougé L., Mercier V., Bellido A., Cannavacciuolo M., Piron D., Arrouays D., Boulonne L., Jolivet C., Lavelle P., Velasquez E., Plantard O., Walter C., Lemercier B., Tico S., Giteau J-L., Bispo A., 2009 - Intégration de la biodiversité des sols dans les réseaux de surveillance de la qualité des sols : exemple du programme pilote à l'échelle régionale, le RMQS BioDiv. *Étude et gestion des sols*, 16, 3-4, pp. 187-201.
- Deguines N., Julliard R., de Flores M., Fontaine C., 2012 - The whereabouts of flower visitors: contrasting land-use preferences revealed by a country-wide survey based on citizen science. *Plos One*, 7, 9, e45822.
- Drinkwater E., Robinson E.J.H., Hart A.G., 2019 - Keeping invertebrate research ethical in a landscape of shifting public opinion. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 8, pp. 1265-1273.
- Drobnik T., Greiner L., Keller A., Grêt-Regamey A., 2018 - Soil quality indicators—From soil functions to ecosystem services. *Ecological indicators*, 94, pp. 151-169.
- Good J.A., Dorman J.A., 2020 - Relative abundance of rove-beetles (Coleoptera: Staphylinidae) from grasslands and pastures in Ireland and Galicia, Spain. *Bulletin of the Irish Biogeographical Society*, 44, pp. 205-235.
- Guenser J., 2008 - Test d'une méthode simplifiée d'évaluation de la biodiversité des arthropodes dans les parcelles viticoles à l'échelle du paysage. *Diplôme d'agronomie approfondie, INPEnsa Toulouse*, pp. 53.
- Hartig F., 2022 - DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>
- Hedde M., 2018 - Indicateurs basés sur la faune des sols : des outils pour l'agriculture innovante ? *Innovations Agronomiques, INRAE*, 2018, 69, pp.15-26. [ff10.15454/J1HFArff.fhal-02002765f](https://doi.org/10.15454/J1HFArff.fhal-02002765f)
- Hohbein R.R., Conway C.J., 2018 - Pitfall traps: A review of methods for estimating arthropod abundance. *Wildlife Society Bulletin*, 42, 4, pp. 597-606.
- Hubble D., 2012 - Keys to the adults of seed and leaf beetles of Britain and Ireland, Telford, Royaume-uni, FSC, 136p.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1492, pp. 685-701.
- Hackston M., 2021 - Mike's insects keys for the Identification of British Beetles (Coleoptera), [02/05/21], <https://sites.google.com/view/mikes-insect-keys/mikes-insect-keys/keys-for-the-identification-of-british-beetles-coleoptera>
- Hothorn T., Bretz F., Westfall P., 2008 - Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50, 3, pp. 346-363.
- Koivula M., Kotze J., Hiisivuori L., Rita H., 2003 - Pitfall trap efficiency: do trap size, collecting fluid and vegetation structure matter? *Entomologica Fennica*, 14, 1, pp. 1-14.

- Lang A., 2000 - The pitfalls of pitfalls: a comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in arable land. *Journal of pest science*, 73, 4, pp. 99-106.
- Lange M., Gossner M.M., Weisser W.W., 2011 - Effect of pitfall trap type and diameter on vertebrate by-catches and ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) sampling. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 2, pp. 185-190.
- Lecq S., Loisel A., Bonnet X., 2015 - Non-lethal rapid biodiversity assessment. *Ecological Indicators*, 58, pp. 216-224.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T., 2001 - Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity & Conservation*, 10, 2, pp. 287-300.
- Martinez Vilalpando S., 2019 - Spider identification by eyes arrangement, [05/05/21], <https://www.thebiologistapprentice.com/blog-archives/spider-identification-by-eye-arrangement>
- McCraay K.W., Willand J.E., 2007 - Effects of pitfall trap preservative on collections of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae - The Great Lakes *Entomologist*, 40, 3 et 4, p. 6.
- Menta C., Remelli S., 2020 - Soil health and arthropods: From complex system to worthwhile investigation. *Insects*, 11, 1, pp. 1-21.
- Muratet A., Muratet M., Pellaton M., Brun M., Baude M., Shwartz A., Fontaine C., 2021 - Wasteland, a refuge for biodiversity, for humanity, in: Di Pietro, F., Robert, A. (Eds.), *Urban Wastelands*. Springer, Cham, pp. 87–112. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-74882-1\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-74882-1_5)
- Muratet A., Pellegrini P., Dufour A.-B., Arrif T., Chiron F., 2015 - Perception and knowledge of plant diversity among urban park users. *Landscape and Urban Planning*, 137, pp. 95--106.
- Noël F., Séchet E., 2007 - Invertébrés Armoricaïns – Les cahiers du gretia, Rennes, France, GRECIA, 50p.
- Obrist M.K., Duelli P., 2010 - Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 19, 8, pp. 2201--2220.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H., 2020 - *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- R Core Team (2020 - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rabot E., Keller C., Ambrosi J.P., Robert S., 2017 - Revue des méthodes multiparamétriques pour l'estimation de la qualité des sols dans le cadre de l'aménagement du territoire. *Étude et Gestion des Sols*, 24, pp. 59-72.
- Richer-de-Forges A.C., Chevallier T., Eglin T., 2020 - Éditorial du numéro spécial - Communiquer et sensibiliser le grand public aux sols. In: *Communiquer et sensibiliser le grand public aux sols*. *Étude et Gestion des Sols*, 26, 1, p.3. ISSN 1252-6851.
- Roberts M.J., 2014 - *Araignées de France et d'Europe*, Paris, France, Delachaux et Niestlé SA, 383p.
- Sankey J.H., 1988 - Provisional atlas of the harvest-spiders (Arachnida: Opiliones) of the British Isles. Biological Records Centre Institute of Terrestrial Ecology. NERC, Huntingdon. 36 p.
- Saska P., van der Werf W., Hemerik L., Luff M.L., Hatten T.D., Honek A., 2013 - Temperature effects on pitfall catches of epigeal arthropods: a model and method for bias correction. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1, pp. 181-189.
- Sierwald P., 2007 - "Milli-PEET: Millipedes Made Easy." Illustrated Key to Order. Chicago: The Field Museum, [21/05/21] <https://www.fieldmuseum.org/science/special-projects/milli-peat-class-diplopoda/milli-peat-millipedes-made-easy/milli-peat-key>
- Université de Poitiers, 2021 - La biodiversité sur les campus, [20/09/21], <https://www.univ-poitiers.fr/vivre-les-campus/qualite-de-vie/biodiversite/la-biodiversite-sur-les-campus/>
- Stašiov S., Čiliak M., Wieszik M., Svitok M., Wiesziková A., Diviaková A., 2021 - Pitfall trap design affects the capture efficiency of harvestmen (Opiliones) and millipedes (Diplopoda) *Ecology and Evolution*, 11, 14, pp. 9864-9875.
- Vandel A. (1960 - *Faune de France, Vol 64: les Isopodes terrestres, première partie*. Lechevallier, Paris.
- Ward D.F., New T.R., Yen A.L., 2001 - Effects of pitfall trap spacing on the abundance, richness and composition of invertebrate catches. *Journal of Insect Conservation*, 5, 1, pp. 47-53.
- Woodcock, B.A., 2005 - Pitfall trapping in ecological studies. Dans: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*; Blackwell Publishing: Malden, MA.

**Annexe 1** : Tableau des morpho-espèces identifiées au niveau taxonomique le plus fin sur le Campus Est et Jardin Botanique Universitaire du Deffend (Université de Poitiers, France).

**Appendix 1**: Table of the morphospecies identified at the finest taxonomic level on the eastern campus and Deffend Botanical Garden (University of Poitiers, France).

Code morpho-espèce	Classe	Ordre	Sous-Ordre	Famille	Genres ou espèces identifiés
IS.01	Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i>
IS.02	Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	Armadillidiidae	<i>Armadillidium nasatum</i>
IS.03	Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	Porcellionidae	<i>Porcellionides pruinosus</i>
IS.04	Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	Philosciidae	<i>Chaetophiloscia elongata</i>
IS.05	Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	Philosciidae	<i>Philoscia muscorum</i>
CP.01	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Philonthus splendens</i>
CP.02	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Habrocerus</i> sp. 1
CP.03	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Gymnusa</i> sp. 1
CP.04	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	-
CP.05	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Sepedophilus</i> sp. 1
CP.06	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Paederus littoralis</i>
CP.07	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	-
CP.08	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Gymnusa</i> sp. 1
CP.09	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Habrocerus capillaricornis</i>
CP.10	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Longitarsus</i> sp. 1
CP.11	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Longitarsus melanocephalus</i>
CP.12	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	-
CP.13	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	-
CP.14	Insecta	Coleoptera	Adephaga	Carabidae	<i>Metallina properans</i>
CP.15	Insecta	Coleoptera	Adephaga	Carabidae	<i>Carabus nemoralis</i>
CP.16	Insecta	Coleoptera	Adephaga	Leiodidae	-
CP.17	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Leiodidae	-
CP.18	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Leiodidae	<i>Ptomaphagus subvillosus</i>
CP.19	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Curculionidae	-
CP.20	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Salpingidae	-
CP.21	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Scarabaeidae	-
CP.23	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Eucinetidae	<i>Nycteus</i> sp. 1
CP.24	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Chrysomelidae	<i>Longitarsus dorsalis</i>
CP.25	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Quedius molochinus</i>
CP.26	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	<i>Othius punctulatus</i>
CP.27	Insecta	Coleoptera	Polyphaga	Carabidae	<i>Notiophilus substriatus</i>
AR.01	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	<i>Pardosa monticola</i>
AR.02	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	-
AR.03	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	<i>Pardosa agrestis</i>
AR.04	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	<i>Pardosa</i> sp. 1
AR.05	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	<i>Pardosa</i> sp. 2
AR.06	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp. 1
AR.07	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Thomisidae	<i>Ozyptila atomaria</i>
AR.09	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Thomisidae	<i>Philodromus</i> sp. 1

Annexe 1 (suite)					
Code morpho-espèce	Classe	Ordre	Sous-Ordre	Famille	Genres ou espèces identifiés
AR.10	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Agroea</i> sp. 1
AR.11	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina palliardii</i>
AR.12	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	-
AR.13	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	-
AR.14	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	-
AR.15	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Agroeca</i> sp. 2
AR.16	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Agroeca brunnea</i>
AR.17	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 1
AR.18	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Agroeca cuprea</i>
AR.19	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 2
AR.20	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Apostenus fuscus</i>
AR.21	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 3
AR.22	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	-
AR.23	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 4
AR.24	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 5
AR.25	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Clubionidae	<i>Clubiona</i> sp. 1
AR.26	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Dysderidae	<i>Harpactea hombergi</i>
AR.27	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Theridiidae	-
AR.28	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Agelenidae	-
AR.29	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Agelenidae	-
AR.30	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha degeeri</i>
AR.31	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Gnaphosidae	<i>Drassodes cupreus</i>
AR.32	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Theriidae	-
AR.33	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Liocranidae	<i>Scotina</i> sp. 5
AR.34	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Dysderidae	<i>Dysdera erythrina</i>
AR.35	Arachnida	Araneae	Araneomorphae	Lycosidae	-
OP.01	Arachnida	Opiliones	Eupnoi	Phalangidae	<i>Rilaena triangularis</i>
OP.02	Arachnida	Opiliones	Eupnoi	Phalangidae	-
MY.01	Diplopoda	Callipodida	-	Callipodidae	<i>Callipus foetidissimus</i>
MY.02	Diplopoda	Geophilomorpha	-	Geophilidae	<i>Geophilus</i> sp.
MY.03	Diplopoda	Polyzoniida	-	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>
HY.01	Insecta	Hymenoptera	Apocrita	Formicidae	<i>Myrmica rubra</i>
HY.02	Insecta	Hymenoptera	Apocrita	Formicidae	<i>Lasius (Cauloladius) flavus</i>
HY.03	Insecta	Hymenoptera	Apocrita	Formicidae	<i>Lasius (Lasius) niger</i>
HY.04	Insecta	Hymenoptera	Apocrita	Formicidae	<i>Lasius (Lasius) brunneus</i>
HE.01	Insecta	Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadellidae	<i>Stroggylocephalus</i> sp. 1
HE.02	Insecta	Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadellidae	<i>Stroggylocephalus</i> sp. 2
HE.03	Insecta	Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadellidae	-
HE.04	Insecta	Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadellidae	<i>Stirellus</i> sp.
HE.05	Insecta	Hemiptera	Heteroptera	Pentatomidae	<i>Podops inunctus</i>
OR.01	Insecta	Orthoptera	Ensifera	Gryllidae	-

**Annexe 2 :** Exemple de « fiche morpho-espèce ».

**Appendix 2:** Example of a “morphospecies index card”.

Ordre : Isopoda

IS.01- Famille : Armadillidiidae

Espèce : *Armadillidium vulgare*

Nom commun : Cloporte commun

Taille : 0,8 cm

Couleur : teinte marbrée chez la femelle

Uropodes larges, plus courts que le telson et donc saillants

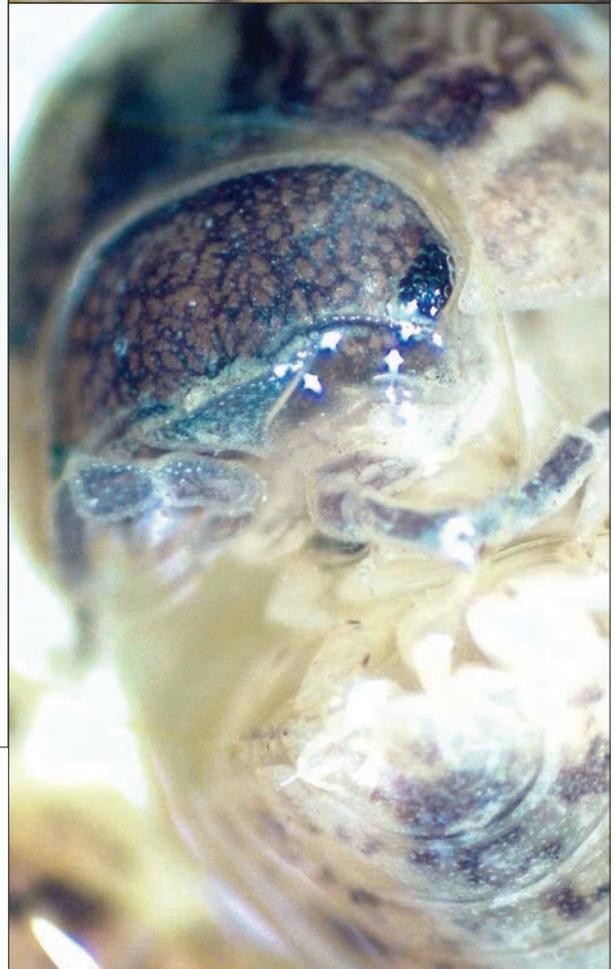
Œil composé de plusieurs ommatidies

Capable de se rouler en boule parfaite

Habitat : sols calcaires, prairies, champs, forêts

Régime alimentaire : litière en décomposition, herbes, lichens

Fonction : fragmentation de la matière organique



# Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols

Patrick Lavelle

Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement (IEES, université Paris Sorbonne)

\* Auteur correspondant : plavelle48@gmail.com

## RÉSUMÉ

Un modèle global, simple et consensuel, expliquant le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des sols fait encore défaut, malgré une production scientifique en forte croissance dédiée à ce thème. C'est un problème important car cette base est nécessaire pour imaginer et mettre en œuvre les modes de gestion durables du sol de demain, et les communiquer. Les sept questions posées ici ont pour objet de faire avancer la réflexion. Elles concernent des processus encore mal définis, de l'environnement microbien à celui des ingénieurs de l'écosystème et au paysage agricole. Elles nous incitent à réfléchir aux processus et aux pratiques qui nous permettront d'être plus pédagogiques et efficaces dans le conseil et la mise en pratique de modes de gestion des sols différents.

1. L'auto-organisation est-elle un processus à petite échelle en réaction à la suite de déterminants hiérarchisés top down des processus du sol ?
2. Les microbes sont-ils vraiment inactifs dans le sol en dehors des hot spots ?
3. Que se passe-t-il quand un ver de terre mange le réseau trophique ?
4. Les invertébrés ingénieurs du sol coopèrent-ils avec les racines dans la construction de la structure du sol ? Et dans quelles conditions ?
5. Espèces rares: pourquoi y en a-t-il autant ?
6. Le sol moyen ("bulk soil") existe-t-il ?
7. Savoirs scientifiques et savoirs paysans, rationalité et politiques publiques.

## Mots-clés

Gestion des sols, auto-organisation, microsite, réseau trophique, ingénieur de l'écosystème du sol, activité microbienne.

### Comment citer cet article :

Lavelle P., 2022 - Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols  
*Étude et Gestion des Sols*, 29, 211-221

### 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****SEVEN QUESTIONS ABOUT BIODIVERSITY AND SOIL MANAGEMENT**

A global, simple and consensual model explaining the link between biodiversity and soil functioning is still lacking, despite a strong growth in scientific production dedicated to this theme. This is an important problem because this basis is necessary to imagine and implement the sustainable soil management methods of tomorrow, and to communicate them. The seven questions proposed here are intended to move the thinking forward. They concern processes that are still poorly defined, from the microbial environment to that of ecosystem engineers and the agricultural landscape. They aim at stimulating our reflection on the processes and practices that will allow us to be more pedagogical and efficient in advising and putting into practice different methods of soil management.

1. Is self-organization a small-scale process in response to top down hierarchical determinants of soil processes?
2. Are microbes really inactive in soil outside of hot spots?
3. What happens when an earthworm eats the food web?
4. Do ecosystem-engineer invertebrates cooperate with roots in building soil structure? And under what conditions?
5. Rare species: why are there so many?
6. Does "bulk soil" exist?
7. Scientific knowledge and peasant knowledge, rationality and public policies.

**Key-words**

Soil management, self organization, microsite, soil ecosystem engineers, microbial activity.

**RESUMEN****SIETE PREGUNTAS SOBRE LA BIODIVERSIDAD Y LA GESTIÓN DEL SUELO**

Todavía falta un modelo global, simple y consensuado que explique el vínculo entre la biodiversidad y el funcionamiento del suelo, a pesar del fuerte crecimiento de la producción científica dedicada a este tema. Este es un problema importante porque esta base es necesaria para imaginar e implementar los métodos de gestión sostenible del suelo del futuro y comunicarlos. Las siete preguntas planteadas aquí tienen por objeto hacer avanzar el pensamiento. Se refieren a procesos que todavía están mal definidos, desde el entorno microbiano hasta el de los ingenieros de los ecosistemas y el paisaje agrícola. Nos animan a pensar en los procesos y prácticas que nos permitirán ser más pedagógicos y eficientes en el asesoramiento y puesta en práctica de diferentes métodos de manejo del suelo.

1. ¿Es la auto-organización un proceso de pequeña escala en respuesta a determinantes jerárquicos de arriba hacia abajo de los procesos del suelo?
2. ¿Los microorganismos están realmente inactivos en el suelo fuera de los micrositos de alta actividad?
3. ¿Qué sucede cuando una lombriz se come la micro red alimentaria del suelo?
4. ¿Los invertebrados ingenieros del suelo cooperan con las raíces en la construcción de la estructura del suelo? ¿Y en qué condiciones?
5. ¿Especies raras: porque hay tantas?
6. ¿Existe el suelo promedio ("bulk soil")?
7. Saber científico y saber campesino, racionalidad y políticas públicas.

**Palabras clave**

Manejo del suelo, auto-organización, micrositos, ingenieros del ecosistema del suelo, actividad microbiana.

Nous voilà donc, nous les humains, à un tournant de notre histoire. Ou bien sommes-nous carrément à la fin de celle-ci ? Au bord d'un trou noir sans futur ? Bien entrés dans l'Anthropocène, monstrueux télescopage entre la dynamique d'une espèce, l'*Homo*, auto déclaré *sapiens*, espèce si récente qu'on pourrait la considérer comme à peine adolescente, et l'histoire géologique de la terre qui inaugure en son nom une ère nouvelle. Chacun d'entre nous, par la répétition de gestes sans conséquences dans l'instant, ouvrir un robinet, démarrer une voiture, allumer la lumière, se protéger d'un insecte, mais amplifiés par notre propre explosion démographique et technologique, se retrouve en même temps le complice, impuissant et conscient, et la victime d'un écocide planétaire (Morton, 2016). La rationalité héritée de la dynamique moderniste du Siècle des Lumières, en épurant la connaissance de ses éléments subjectifs, pour tout dire spirituels et philosophiques (Goswani *et al.*, 1995), a permis un essor de la technologie qui nous a progressivement affranchis de la faim, des aléas climatiques, de la mort prématurée et nous a éloignés (pour le meilleur ou pour le pire ?) de l'emprise des mythes religieux, pour nous envoûter avec d'autres mythes (Harari, 2015). Cet abandon de toute une partie de nous-mêmes nous a laissés désespérés et sans inspiration quand le moment de changer de modèle est arrivé. Il est encore bien tôt pour savoir ce que sera ce modèle et sans doute sa conception doit commencer par un inventaire précis de l'état actuel de la planète, des sociétés humaines, de notre relation avec les autres habitants de cette planète... et des sols (Descola, 2005).

Le sol et ses usages, la diversité de la vie qui l'anime et des fonctions qu'il remplit, sont emblématiques de nos contradictions et au cœur de celles-ci. À ignorer sa complexité, en forçant l'usage de modèles simplistes mieux adaptés à notre structure mentale, nous avons mis le sol en péril. Certes, les causes de ces maux et les remèdes à apporter sont globalement connus. De multiples rapports écrits par les plus compétents d'entre nous apportent un éclairage précis et rigoureux (MEA, 2005 ; FAO, 2020 ; IPCC, 2022). Mais sommes-nous prêts à les formuler, à les concevoir et à les appliquer, dans nos démarches scientifiques et leurs traductions techniques et politiques ?

Les sept questions proposées, inspirées de la vision auto organisée du sol (Perry, 1995 ; Lavelle *et al.*, 2016), adressent des domaines encore peu explorés de la connaissance des sols et de leurs usages. Peut-être existe-t-il des « verrous de connaissance » dont la levée nous ouvrira de vastes champs ou progresser, peut-être pas. Ces questions n'ont pas non plus la prétention d'être les plus importantes car chacun au fil de son parcours scientifique peut les rencontrer différemment. Qu'elles nous incitent simplement, si nous ne les reconnaissons pas comme importantes, à les substituer par d'autres dont la résolution nous accompagnera dans la redéfinition de notre relation au sol et à ses usages. C'est une tâche urgente.

Ces questions de recherche concernent des éléments encore mal connus des processus à l'œuvre, de l'échelle microbienne, la plus petite, à la plus large d'entre elles, qui concerne l'interface entre le sol et les sphères sociales et institutionnelles.

## LE SOL AUTO ORGANISÉ

L'auto-organisation un processus à petite échelle, « *bottom-up* », en réaction à l'effet « *top down* », organisé hiérarchiquement, des déterminants climatiques, édaphiques et biologiques sur les processus du sol ?

La théorie de l'auto-organisation, telle que traduite en mots simples par Perry (1995), permet de mettre dans un seul modèle conceptuel toute l'originalité et la complexité du sol : la diversité de ses composants biotiques et abiotiques, leurs interactions qui produisent des structures dont l'accumulation donne au sol des propriétés émergentes favorables à la vie, sa structure hiérarchisée et la fragilité « *on the edge of chaos* » d'un système en équilibre dynamique, donc instable (Lavelle *et al.*, 2016). Ce modèle ajoute à la vision d'un déterminisme « *top-down* » des processus du sol -par une hiérarchie de déterminants dans l'ordre climat-sol-qualité de la matière organique produite et enfin, organismes (Lavelle *et al.*, 1993) - une réaction « *bottom-up* » basée sur le fonctionnement des systèmes auto organisés (Figure 1). Cette réaction permet aux organismes d'améliorer, par leurs interactions, leurs conditions de vie, en modifiant les conditions des déterminants édaphiques et microclimatiques par la création d'espaces poreux, par l'agrégation du sol et par la minéralisation et le stockage de la matière organique, notamment.

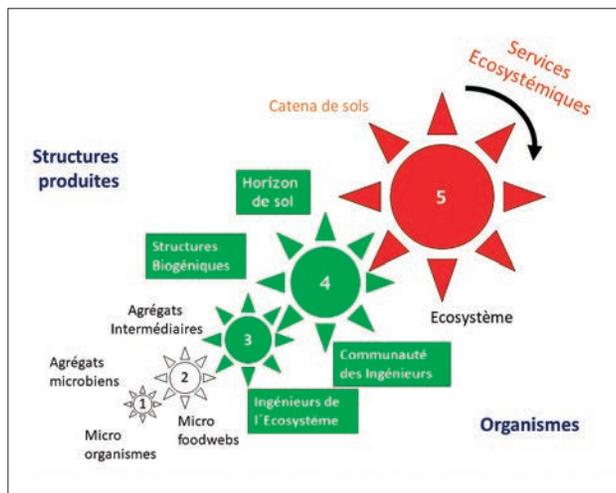
Ce modèle global donne aux processus biologiques une importance qu'ils n'avaient pas dans le modèle initial de Dokuchaev (in Duchaufour, 1997). Dans chaque contexte pédoclimatique, il nous dit que l'activité biologique, pour peu qu'elle soit favorisée et diverse, peut permettre de stimuler les fonctions qui permettent la production des services écosystémiques édaphiques, 16 sur les 24 répertoriés dans le Millennium Ecosystem Assessment (MEA, 2005). Le modèle conceptuel inventé par la « révolution verte », en remplaçant les effets de l'activité biologique, la libération de nutriments par l'apport d'intrants chimiques, l'entretien de la porosité et l'élimination des plantes concurrentes par le labour et le contrôle des ennemis des cultures, a permis une augmentation phénoménale de la production agricole. On n'a pas perçu tout de suite l'impact négatif sur la qualité des sols. Les agrégats produits par les vers de terre en association avec les racines et la microflore du sol ont la vie dure (Blanchart *et al.*, 1997). La perte de la matière organique et l'érosion superficielle du sol sont facilement compensées par un accroissement des intrants et l'approfondissement du labour. En revanche, les sols dégradés à ce point nécessiteront une longue phase de restauration,

**Figure 1 :** Le sol auto-organisé (Lavelle *et al.*, 2016).

À gauche : les organismes et les structures qu'ils créent sont organisés en une suite d'échelles discrètes organisées de façon hiérarchique. Comme dans tout système hiérarchique, les mécanismes en jeu à une échelle donnée expliquent les propriétés émergentes observées à l'échelle supérieure, tandis que les processus actifs à cette échelle expliquent la configuration observée à l'échelle inférieure. Cette configuration permet l'existence de rétroactions entre les différents niveaux.

À droite : Les ingénieurs de l'écosystème-sol, macro-invertébrés et racines, digèrent la matière organique du sol avec un système de digestion mutualiste en interaction avec les microorganismes du sol. Cette énergie est utilisée :

- 1) Pour des actions physiques qui construisent les habitats du sol et permettent l'infiltration, le stockage et le transfert de l'eau ;
- 2) Pour transformer la matière organique morte en nutriments assimilables par les plantes (recyclage des nutriments) ou la stocker sous des formes plus ou moins humifiées dans les agrégats de différentes tailles où elle est physiquement protégée.

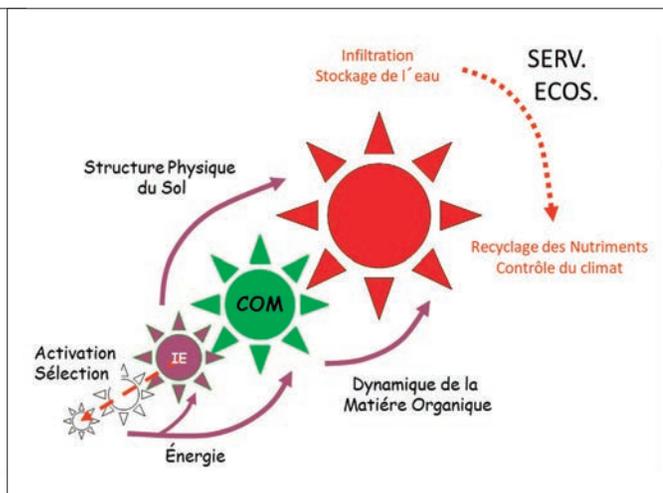


**Figure 1:** Self-organized soil (Lavelle *et al.*, 2016).

On the left: Organisms and the structures they create are organized into a series of discrete, hierarchically organized scales. As in any hierarchical system, the mechanisms at play at a given scale explain the emergent properties observed at the higher scale, while the processes active at this scale explain the configuration observed at the lower scale. This configuration allows the existence of retroactions between the different levels.

On the right: Soil-ecosystem engineers, macro-invertebrates and roots, digest soil organic matter with a mutualistic digestion system interacting with soil microorganisms. This energy is used:

- 1) For physical actions that build soil habitats and enable infiltration, storage and transfer of water;
- 2) To transform dead organic matter into nutrients assimilable by plants (nutrient recycling) or store it in more or less humified forms in aggregates of different sizes where it is physically protected.



plusieurs années au minimum, avant de retrouver leur potentiel productif naturel.

Cette vision du sol auto-organisé proposée par des écologistes du sol n'est pas partagée par tout le monde, pas même par tous les biologistes dont certains proposent un modèle plus limité. Dans leur perspective, le transfert des ressources organiques et leur minéralisation progressive s'opèrent dans la cascade des réseaux trophiques sans que les conditions physiques particulières au sol soient prises en considération (Moore *et al.*, 1993).

## LES MICROBES SONT-ILS VRAIMENT INACTIFS DANS LE SOL EN DEHORS DES « HOT SPOTS » ?

Un élément très important de l'auto-organisation dans les sols est la relation mutualiste supposée entre les microorganismes et les ingénieurs de l'écosystème du sol (racines et macro-invertébrés, principalement). Dans cette relation, les ingénieurs donnent aux microorganismes la mobilité qui leur fait naturellement défaut et des ressources organiques permettant le déclenchement d'un priming effect (Lavelle et Spain, 2001). En retour, les microorganismes effectuent la digestion des ressources organiques complexes que les ingénieurs faiblement équipés en enzymes digestives sont incapables de mener à bien.

Les interactions positives de type mutualiste entre les microorganismes et les organismes ingénieurs du sol, faune

et racines, sont à la base de l'explication du fonctionnement du sol dans sa version « auto-organisée ». Le « paradoxe de la Belle au bois dormant » (Lavelle *et al.*, 1994) explique par la dormance généralisée des peuplements microbiens la différence entre le temps de turnover moyen observé de la biomasse microbienne et leur temps de génération supposé. Tandis que le premier est estimé entre 2 et 18 mois en moyenne dans les sols où il a été mesuré, il faut quelques heures au maximum pour que les bactéries se divisent en cultures (Moreira et Siqueira, 2006), en tous cas celles, assez rares au demeurant, qui veulent bien se laisser cultiver. Cette dormance s'explique par l'incapacité des microorganismes, principalement les bactéries et les champignons unicellulaires, à se mouvoir dans le sol, lorsque celui-ci est compact ou avec une porosité faiblement connectée, vers de nouveaux substrats organiques à exploiter. Elle peut aussi être provoquée lors d'épisodes microclimatiques défavorables et par des conditions stoichiométriques déséquilibrées. La dormance microbienne et l'existence corrélative de « hot spots » d'activité microbienne dans le sol sont largement reconnues comme une conséquence des variations de conditions microclimatiques du sol, humidité et température (Salazar *et al.*, 2018), plus rarement comme une conséquence de distributions disjointes des peuplements microbiens et de leurs ressources organiques. L'hypothèse suggère que ces bactéries endormies soient réveillées par les organismes ingénieurs, invertébrés et racines, qui ont la capacité de remuer le sol et de créer dans leurs domaines fonctionnels les conditions physiques et trophiques de leur réactivation. C'est ce que font les racines en apportant du carbone dans leur rhizosphère sous forme d'exsudats ou de substrats directement prélevés par les mycorhizes. C'est encore ce qu'on observe dans le tube digestif des vers de terre, élément essentiel du domaine fonctionnel appelé « drilosphère ». La dispersion dans le tube digestif des agrégats de sol et l'ajout transitoire d'un mucus de très haute valeur énergétique, permettent aux bactéries ingérées avec le sol de redevenir actives. Elles peuvent alors digérer dans la foulée 10 % environ de la matière organique ingérée, dans le temps d'un transit intestinal qui dure de quelques dizaines de minutes à quelques heures (Barois et Lavelle, 1986; Trigo *et al.*, 1995; Lattaud *et al.*, 1997). Le réveil de l'activité microbienne par des apports de substrats assimilables, associé au processus de *priming effect*, est maintenant largement reconnu (Mondini *et al.*, 2006) au point d'invalider l'existence de substrats organiques récalcitrants qui ne semblent pas résister à cet effet (Fontaine *et al.*, 2007). De fait, on sait que l'action conjuguée de l'addition d'un volume d'eau pour un volume de terre ingérée, d'un mucus intestinal formé de glycoprotéines de faible poids moléculaire et du brassage intense dans le gésier de vers de terre endogés a pour effet d'augmenter le pH d'une unité environ et de disperser la structure physique du sol, jusqu'à séparer les éléments des micro agrégats anciens du sol avant la reconstitution de nouveaux micro agrégats (Barois et Lavelle, 1986; Barois *et*

*al.*, 1993). La « récalcitrance » qui permet la conservation de la matière organique est alors par défaut attribuée à l'inaccessibilité physique de la matière organique pour les microorganismes (Hobbie et Hobbie, 2013). Cette capacité des peuplements microbiens à s'adapter à des conditions changeantes et imprévisibles est considérée comme un élément clé de leur résilience (Sørensen et Shade, 2020). De nombreux éléments de connaissance manquent cependant pour mieux évaluer cette partie importante dans la perception des relations entre macro et microorganismes du sol et particulièrement l'importance des ingénieurs de l'écosystème, racines et invertébrés. Le rôle des champignons dans ces interactions demanderait à être clarifié, en particulier des champignons filamenteux. Le fractionnement des hyphes consécutif au broyage du sol entraîne probablement la mort d'une partie de ces structures (L. Bernard, com. pers.) tandis que la présence dans le tube digestif des vers d'enzymes capables de les digérer (mannanase, lichénase) laisse penser qu'une partie de cette biomasse fongique pourrait bien être digérée. À l'inverse, l'effet stimulant des vers de terre sur les infections mycorhiziennes laisse penser que cette mortalité pourrait être limitée, à moins qu'elle ne soit compensée par la germination accrue des spores présentes dans le sol. Finalement, des travaux récents indiquent que les virus pourraient avoir un rôle important dans le contrôle des populations bactériennes, particulièrement dans les conditions très perturbées du transit par l'intestin d'un ver de terre (Kuzyakov et Mason-Jones, 2018; L. Bernard, com. pers.).

## QUE SE PASSE-T-IL QUAND UN VER DE TERRE MANGE LE RÉSEAU TROPHIQUE DU SOL ?

Un courant de pensée important attribue aux réseaux trophiques constitués par la micro et la mésofaune, la régulation des processus de décomposition dans les sols, ignorant de ce fait les effets des organismes ingénieurs et de l'auto-organisation à des niveaux hiérarchiques supérieurs (Ingham *et al.*, 1986; Nielsen *et al.*, 2015; Guerra *et al.*, 2021). Dans les modèles ainsi représentés, les organismes ingénieurs n'apparaissent pas, ou sont simplement mentionnés comme décomposeurs généralistes. L'interprétation du fonctionnement du sol par deux modèles ainsi exclusifs n'est pas logique. C'est pourquoi le modèle d'auto-organisation situe ces peuplements et leurs effets régulateurs à leur échelle, intermédiaire entre celle des microsites microbiens et ceux créés par les organismes ingénieurs dans leurs domaines fonctionnels. Régulateurs proximaux de l'activité microbienne, ils sont cependant soumis au processus général de bioturbation lié à l'activité des ingénieurs. La boucle microbienne décrite dans les rhizosphères est une manifestation directe de ce processus (Coleman *et al.*, 1978). Les interactions entre tous ces acteurs,

plante, microorganismes et faune de différentes classes de tailles peuvent atteindre de grands niveaux de complexité et de diversité (Bonkowski *et al.*, 2009). C'est alors la plante qui organise ces boucles où s'exprime pleinement l'effet de micro-réseaux trophiques, par la distribution de ses racines fines et la localisation de leurs extrémités où sont produits les exsudats racinaires.

Mais une partie parfois très importante du sol est concernée par d'autres domaines fonctionnels, l'« *agregatusphère* » représentée par l'accumulation de la litière dans la partie supérieure des profils de sol et, surtout, la drilosphère des vers de terre. Sachant que plusieurs centaines de tonnes du sol superficiel peuvent passer annuellement par les tubes digestifs des vers de terre, on se demande ce qu'il advient de ces réseaux trophiques pris dans le processus de bioturbation. La littérature scientifique n'offre pas de réponse complète à cette question. La mesure des effets de cette ingénierie écologique est cependant connue pour les peuplements microbiens et les nématodes du sol, séparément. Boyer *et al.* (2013) par exemple, à la suite d'autres auteurs, montrent un effet globalement antagonique des vers de terre sur les nématodes du sol, laissant supposer que les processus de contrôle par le réseau trophique, auquel ils participent, est affaibli ou fortement orienté, dans ce contexte. Des études plus approfondies sont nécessaires pour mieux connaître l'effet des autres microprédateurs du sol, notamment les flagellés, et aussi celui des virus. Il est aussi important de déterminer si l'effet des « réseaux trophiques » peut se manifester alors dans des microsites extérieurs aux domaines fonctionnels des organismes ingénieurs, ou à des échelles temporelles compatibles avec la dynamique de la bioturbation : se constituer et être actifs dans les quelques mois ou années qui séparent deux entrées successives du microsité où ils vivent dans l'intestin d'un ver de terre ou l'irruption d'une racine en croissance. Dans ce cas, on se demandera quelles sont la dynamique et la permanence de ces microsites. Une alternative serait que cet effet soit façonné par les activités des ingénieurs, chacun le modelant à sa façon, avec un réseau trophique morcelé dans le temps et dans l'espace, en de multiples éléments de composition très variable.

La résolution de cette question permettra de présenter une vision commune, plus globale et complète du fonctionnement biologique du sol.

## LES INVERTÉBRÉS INGÉNIEURS DU SOL COOPÈRENT-ILS AVEC LES RACINES DANS LA CONSTRUCTION DE LA STRUCTURE DU SOL ? ET DANS QUELLES CONDITIONS ?

On imagine sans peine une coopération active entre les racines qui produisent des quantités massives d'exsudats riches en carbone assimilable dans le sol, les mycorhizes qui y sont rattachées et les macro-invertébrés, particulièrement les vers de terre, qui libèrent des quantités importantes de nutriments assimilables dans leurs fèces. La nature précise de ces interactions est cependant encore très mal définie.

Il existe par exemple de grandes incertitudes concernant les sources de matière organique utilisées par les vers de terre, en particulier endogés et les autres invertébrés humivores du sol, termites ou coléoptères. On trouve rarement des débris racinaires dans le tube digestif des vers de terre, et les termites humivores n'ont pas la réputation d'être rhizophages. Cela ne prouve pas qu'ils ne s'en nourrissent pas, ne serait-ce qu'à des stades de décomposition avancés de cette ressource qui ne permet plus leur observation directe. De rares travaux montrent en effet la présence de carbone issu de la plante vivante dans la biomasse des vers de terre, sans qu'on sache s'il vient de racines vivantes ou mortes, ou des exsudats (Zangerlé *et al.*, 2011). Les méthodes isotopiques ou la spectrométrie infra-rouge devraient permettre de répondre à cette question et mieux explorer les mécanismes de coopération entre les racines et les invertébrés ingénieurs dans la formation et la consolidation commune des macro-agrégats du sol. La stimulation de ce processus pourrait être intéressante dans des projets d'augmentation du stockage du carbone dans les sols.

On ignore largement, de la même façon, dans quelle mesure les racines exploitent les dépôts de nutriments présents de façon plus ou moins durable dans les structures fraîchement produites par les organismes ingénieurs. La diminution quasi systématique du rapport des biomasses de tiges/racines observées dans nos expériences suggère que la plante investit moins dans le système racinaire quand les vers de terre libèrent des quantités importantes de nutriments assimilables dans leurs turricules (Brown *et al.*, 1999).

Les vers de terre, et les invertébrés du sol en général, produisent des déjections riches en éléments minéraux. Des photos parfois spectaculaires montrent des croissances importantes de racines fines dans les turricules de certains vers de terre, mais pas dans tous. La combinaison de teneurs variables en nutriments des turricules, en fonction des espèces qui les produisent, des caractères du sol qu'ils ingèrent, et leur évolution très rapide au cours du temps (Lavelle *et al.*, 1992 ; Decaëns *et al.*, 2001 ; Van Groëningen, 2019) seraient à mettre en relation avec cette attraction et la co-construction d'agréments

stables qu'elles pourraient favoriser. À l'inverse, l'attraction des vers de terre pour certaines espèces de plantes, et pas d'autres, observée dans de trop rares études (Zangerlé *et al.*, 2011; Bernard, non publié) demande à être documentée.

## ESPÈCES RARES. POURQUOI Y EN A-T-IL AUTANT ?

Les espèces « rares » ne le sont pas tant que ça dans le sol, ni ailleurs, d'ailleurs. Elles sont étonnamment nombreuses dans le cas des macro-invertébrés, si l'on en croit les résultats du projet européen BIOASSESS où 14166 individus furent récoltés dans un total de 768 blocs de 25x25x 10 cm (soit 48 m<sup>2</sup> en tout) répartis entre 6 parcelles répliquées dans 8 pays européens (Watt *et al.*, 2013). Sur ce gradient croisé de température et de pluviosité, près de la moitié (47,3 %) des espèces ne fut collectée qu'en un seul exemplaire, et 18,2 % en deux exemplaires. La proportion d'espèces rares varie entre les groupes, elle est maximale chez les coléoptères très riches en espèces et mobiles, avec 226 singletons pour 427 espèces et négligeable chez les vers de terre et les fourmis, moins riches en espèces. Cette rareté est-elle le signe de l'exploitation de microsites et ou de ressources particulièrement difficiles par des espèces très spécialisées, l'effet d'une pression de compétition ou de prédation qui ne permet pas l'existence de populations plus abondantes ou encore un effet de la fragmentation des habitats qui permet la coexistence de très nombreuses espèces? La question posée il y a près de trente ans reste ouverte (Anderson, 1995). Une récente analyse suggère que les lois générales de la détermination de la biodiversité s'appliquent bien aux communautés du sol, mais de manière différente aux différentes échelles observées dans le sol, des hotspots microbiens, aux domaines fonctionnels des organismes ingénieurs et à l'ensemble du sol (Thakur *et al.*, 2020).

## LE « BULK SOIL » EXISTE-T-IL ?

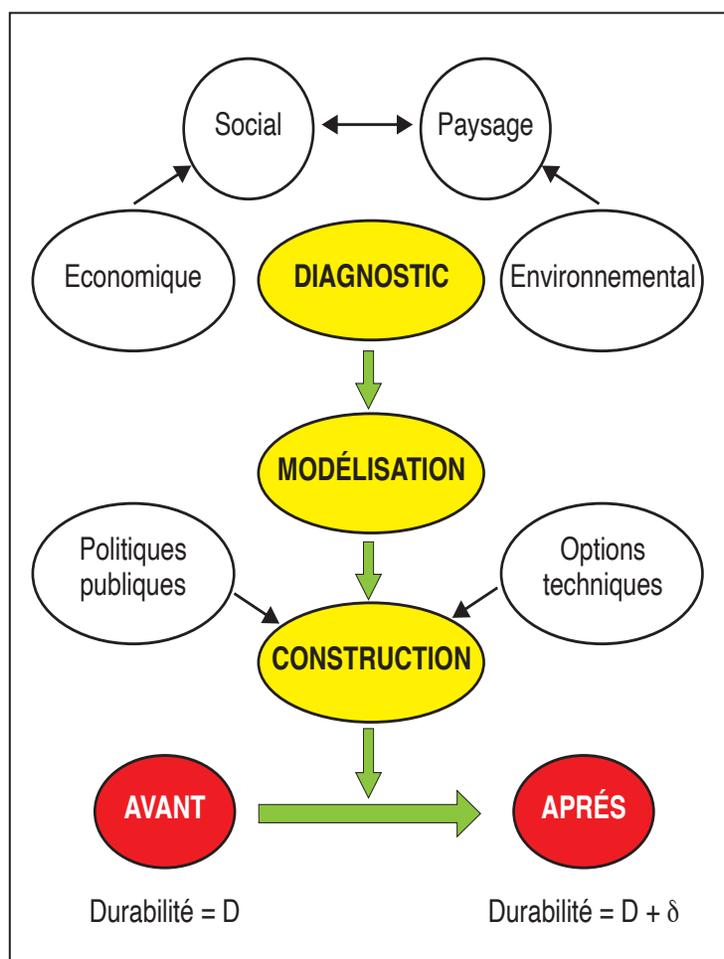
...ou, dit autrement, un échantillon global de sol obtenu en mélangeant la grande diversité de structures, de microsites et autres domaines fonctionnels, qui composent dans le sol une mosaïque en 3 dimensions, a-t-il un sens? Les pédologues et autres écologistes du sol ont en effet pour habitude, dans leurs expérimentations ou leurs évaluations à grande échelle, de considérer un sol global, « bulk soil » en anglais, qui sert de référence. Il est important de savoir si la réalité du sol global soutient cette vision. Si ce n'est pas le cas, une approche alternative consisterait à considérer chaque échantillon séparément avant qu'une analyse comparative ne les regroupe en classes homogènes qui représenteraient autant d'éléments de la mosaïque: sol de rhizosphère, turricules de vers de terre,

agrégats physico géniques ou sol non agrégé. L'ultime approche serait de disséquer le sol avec la minutie d'un Ponge (1984) ou l'option plus globale proposée par Velasquez *et al.* (2007) pour en extraire des échantillons différant par leur origine et leur histoire dont on comparerait les caractéristiques. Les innombrables mesures de biomasse microbienne effectuées dans les 30 dernières années (999 citations avec les mots clés « bulk » et « microbial biomass », mais pas « density ») considèrent généralement un témoin, le « bulk soil » opposable par exemple au sol de la rhizosphère (41 cas). La vision du sol auto-organisé présente le sol comme une mosaïque en trois dimensions de structures créées et habitées par divers organismes ingénieurs et des peuplements associés de méso- et microfaune et de microorganismes. Entre ces domaines fonctionnels peuvent exister des zones où le principal facteur de macro-agrégation est physique. La littérature récente propose des méthodes manuelles pour séparer ces types de macro-agrégats et quantifier leur abondance (Velasquez *et al.*, 2007). Les analyses tant chimiques que biochimiques ou spectrales (NIRS) confirment que ces structures diffèrent en fonction de leur origine physique ou biogénique, et dans ce dernier cas, en fonction de l'espèce de plante ou d'invertébré qui l'a construite (Decaëns *et al.*, 2001; Hedde *et al.*, 2005). Prendre le mélange de ces structures d'origines différentes comme sol de référence ne semble pas alors une option adéquate pour caractériser le sol globalement, et l'opposer à certaines parties du sol, comme la rhizosphère. Citons cependant deux études qui nous interpellent par des résultats qui transmettent un message différent. Blackwood et Paul (2003) montrent des peuplements de bactéries très différents entre les fractions dense et légère du sol et une diversité semble-t-il plus grande dans la fraction « lourde » et le sol global que dans les sites de matière organique légère moins décomposée, plus actifs. Si les peuplements microbiens stimulés dans les hot spots concernent une faible proportion de la biodiversité, le sol global se présente alors comme un réservoir d'espèces dont le maintien serait assuré par des mécanismes autres que l'accumulation de ces moments d'activité intense dispersés dans le temps.

Un autre éclairage sur ce thème est apporté par la comparaison des signatures NIRS de turricules de vers de terre vieillissants. Si les turricules frais ont une signature spectrale très différente du sol global, avec de notables différences entre les différentes espèces, la signature des turricules âgés rejoint celle du sol global au bout de 2 à 3 mois (Zangerlé *et al.*, 2014; Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). Cette évolution rappelle celle de la teneur en azote minéral et en biomasse microbienne de ces structures - dont les concentrations rejoignent celles du sol global au bout de quelques semaines (Lavelle *et al.*, 1992). La grande différence entre la signature du sol initial et celui du sol fraîchement digéré par le ver reflète probablement la forte croissance de la microflore stimulée par ce processus, que la NIRS détecte parfaitement. Dans la phase de vieillissement du

**Figure 2 :** Modèle de reconstruction du paysage d'une ferme pour la rendre autosuffisante en intrants et durable socialement et économiquement (Lavelle *et al.*, 2016).

1. Sont effectués un diagnostic global des conditions sociales, économiques, environnementales et une analyse précise du paysage de la ferme. Le diagnostic environnemental comprend une mesure des services écosystémiques produits et de la biodiversité qui les soutient. Ce sont principalement ceux liés au fonctionnement du sol (infiltration, stockage, purification et transfert de l'eau, stockage du Carbone, soutien de la production primaire) et les fonctions de contrôle des ennemis des cultures et de pollinisation.
2. Une modélisation basée sur les relations entre la composition et structure du paysage et les caractères environnementaux (biodiversité, stockage de carbone) permet de prédire l'effet d'un paysage donné (caractérisé par la proportion d'espaces boisés, de plantes compagnes pour la production d'engrais vert, d'espaces dédiés à l'élevage etc. et leur localisation dans l'espace), sur la production de services écosystémiques : production agricole, stockage du carbone, biodiversité.
3. Une phase de co-construction entre agriculteurs et scientifiques permet de combiner les savoirs scientifiques et locaux concernant les options techniques (ex. systèmes sylvopastoraux, jachères améliorées, banques de protéines), et les aspects économiques (avantages dérivés de politiques publiques existantes, filières de commercialisation des produits, paiement des services écosystémiques...).
4. La modélisation prévoit une augmentation  $\delta$  de l'indicateur général de durabilité et un financement est calculé en fonction des différents gains générés dans ce  $\delta$ . La mesure de ce  $\delta$  requiert des méthodes accessibles aux agriculteurs et autres gestionnaires des sols. L'utilisation de taxons de macro-invertébrés indicateurs est une option prometteuse qui demande à être développée pour parvenir à un stade de normalisation satisfaisant (Rousseau *et al.*, 2013; Sanabria *et al.*, 2014; Velasquez et Lavelle, 2019; Duran-Bautista *et al.*, 2020).



**Figure 2:** Model for rebuilding the landscape of a farm to make it self-sufficient for inputs and socially and economically sustainable.

1. A comprehensive diagnosis of the social, economic and environmental conditions and a precise analysis of the landscape of the farm are carried out. The environmental diagnosis includes a measurement of the ecosystem services produced and the biodiversity that supports them. These are mainly those related to the functioning of the soil (infiltration, storage, purification and transfer of water, carbon storage, support of primary production) and the functions of controlling crop pests and diseases and pollination.
2. Modeling based on the relationships between the composition and structure of the landscape and the environmental characteristics (biodiversity, carbon storage) makes it possible to predict the effect of a given landscape (characterized by the proportion of wooded areas, companion plants for the production of green manure, areas dedicated to cattle breeding, etc. and their location in space), on the production of ecosystem services: agricultural production, carbon storage and biodiversity.
3. A phase of co-construction between farmers and scientists makes it possible to combine scientific and local knowledge concerning technical options (e.g. sylvopastoral systems, improved fallows, protein banks), and economic aspects (benefits derived from existing public policies, marketing channels for products, payment for ecosystem services, etc.).
4. The modeling foresees an expected  $\delta$  increase of the general indicator of sustainability and funding is calculated according to the different gains generated in this  $\delta$ . The measurement of this  $\delta$  requires methods accessible to farmers and other soil managers. The use of indicator macro-invertebrate taxa is a promising option that needs to be developed to reach a satisfactory standardization stage (Rousseau *et al.*, 2013; Sanabria *et al.*, 2014; Velasquez and Lavelle, 2019; Duran- Bautista *et al.*, 2020).

curricule, il semble que l'importance du peuplement microbien sélectionné et stimulé décroît. Le signal NIRS se rapproche alors de celui du sol témoin d'origine. Ce signal est peut être celui de la partie du peuplement microbien, à croissance lente, insensible aux apports énergétiques ciblés des ingénieurs de l'écosystème dont le signal avait été masqué temporairement par celui plus fort des populations activées.

À l'échelle des paysages et de l'utilisation des sols, la question suivante concerne le rapport de la science du sol à la pratique de la gestion des sols.

## SAVOIRS SCIENTIFIQUES ET SAVOIRS PAYSANS, RATIONALITÉ ET POLITIQUES PUBLIQUES

La dégradation accélérée des sols liée au développement de méthodes industrielles semble démontrer la faillite des scientifiques à proposer des méthodes durables. On ne rejettera bien sûr pas tous les acquis de cette technologie et des méthodes en développement permettront sans doute de corriger une partie des effets indésirables.

Mais le développement des méthodes agroécologiques pourrait se faire, et se fait déjà, d'une manière différente, plus inspiré qu'il est par l'observation et l'expérience du terrain de l'agriculteur à l'échelle locale, suivant des mouvements d'inspiration plus globale, permaculture, agroécologie, biodynamie.

Dans de telles pratiques, il est important de combiner le savoir global du scientifique avec le savoir local de l'agriculteur. Les bienfaits des engrais organiques et de l'association d'arbres et d'arbustes aux systèmes agricoles sont largement reconnus. On reconnaît aussi qu'une façon de stimuler l'adoption de ces pratiques est d'en financer l'installation par le paiement de la production de services écosystémiques, particulièrement la protection des aquifères et le stockage du carbone. Cependant, au moment de concevoir une ferme qui optimise ces éléments en un système autonome et durable, de nombreux éléments font défaut. Trois thèmes paraissent essentiels pour progresser :

1. La production des engrais organiques
2. L'organisation du paysage de la ferme
3. L'évaluation des services écosystémiques à rétribuer.

Les engrais organiques peuvent être produits sur place ou être importés d'industries de compostage extérieures à la ferme. La première option, préférable en théorie, requiert un bilan de la nécessité des cultures mises en place. Il faudra alors identifier et quantifier leurs productions possibles, sous forme d'engrais verts, de compost ou de fumier. C'est un travail précis qui nécessite la connaissance et les capacités d'analyse dont dispose le scientifique et la connaissance locale de l'agriculteur, qui sait quelles plantes cultiver en fonction du site pour produire

l'engrais vert, quels arbres associer en fonction des besoins et de leur adaptation au site, quel élevage annexe il est en mesure de faire. Cette réorganisation de la ferme devra s'appuyer sur un diagnostic initial des conditions, un bilan des flux et stocks de nutriments de cette matière organique et une évaluation des conditions sociale et économique du projet.

Le modèle proposé dans des projets amazoniens peut servir de base à cette réflexion (*Figure 2*; Lavelle *et al.*, 2016).

La mise en œuvre et l'acceptation d'un tel plan demandent un changement dans la communication scientifique, et plus généralement dans l'éducation environnementale, à tous les niveaux, et la création d'une conscience environnementale en accord avec cette vision. Il est important pour ça de changer radicalement notre façon de communiquer. Le recours à l'art nous paraît important à cette étape. Je peux témoigner que l'explication du changement climatique lié aux activités humaines se comprend mieux quand on met en scène une débonnaire planète Terre, en butte aux délires d'adolescents de sa dernière création, l'*Homo* autodéclaré *sapiens*, à l'ego démesuré. Patrick, l'exotique scientifique français dans le monde où je vis, lui explique avec cartes, tableaux et graphiques la nature de ses maux et le groupe musical *Los Hijos de Gaia* chante à sa manière le thème évoqué (youtube : canal Patrick Lavelle *Hijos de Gaia*). La musique et la libre expression d'une chanson où tout peut être dit, l'incompréhension, la colère et la tristesse devant les dérives de toutes sortes d'une humanité perdue dans son délire égocentrique facilitent la transmission du message. On n'a jamais vu de tels sentiments exprimés dans des articles scientifiques. Le champ possible de cette rénovation pédagogique est sans limites. Suivant par exemple les grands scientifiques que sont Francis Hallé (botaniste et dessinateur), Miguel Altieri (agroécologue et auteur-chanteur-compositeur) et ces citoyens conscients, influenceurs qui relaient avec talent et passion le message scientifique en y mettant humour, créativité ... et colère (Gatineau, 2018, 2019).

## REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissant à la revue EGS de m'avoir invité à partager ces idées et à Laëticia Bernard et Jean-François Ponge pour leur examen minutieux et leurs apports constructifs à cette rédaction.

## BIBLIOGRAPHIE

- Anderson J.M., 1975 - "The enigma of soil animal species diversity". In *Progress in Soil Zoology*, pp. 51-58. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Boyer J., Reversat G., Lavelle P., Chabanne A., 2013 - Interactions between earthworms, and plant-parasitic nematodes. *European Journal of Soil Biology* 59. 43-47.
- Bonkowski M., 2004 - "Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited." *New Phytologist* 162. 3: 617-631.

- Coleman D.C., Anderson R.V., Cole C.V., Elliott E.T., Woods L., Campion M.K., 1978 - Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-80.
- Barois I., Lavelle P., 1986 - Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biology & Biochemistry*, 18 (5), 539-41.
- Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P. *et al.*, 1993 - Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrus* (Oligochaeta) intestinal tract. *Geoderma*, 56, 57-66.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., Le Bissonais, Y., Valentin, C., 1997 - Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology & Biochemistry*, 29 (3/4), 431-9.
- Blackwood C.B., Paul E.A., 2003 - Eubacterial community structure and population size within the soil light fraction, rhizosphere and heavy fraction of several agricultural systems. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 1245-1255.
- Brown G.G., Pashanasi B., Gilot-Villenave C., Patron J.C., Senapati B.K., Giri S., Barois I., Lavelle P., Blanchart E., Blakemore R.J., Spain A.V., Boyer J.J., 1999 - Effects of earthworms on plant growth, in *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems* (eds P. Lavelle, L. Brussaard and P. Hendrix), CAB International, Wallingford, 87-148.
- Decaens T., Galvis J.H., Amezquita E., 2001 - Properties of the structures created by ecological engineers at the soil surface of a Colombian savanna. *C.R.A. Sciences, III, Life Sci.* 324(5), 465-478.
- Descola P., 2005 - Par-delà Nature et Culture. NRF. Gallimard, Paris.
- Dominguez-Haydar Y., Casta eda C., Rodriguez-Ochoa R., Jimenez J.J., 2018 - Assessment of soil fauna footprints at a rehabilitated coal mine using micromorphology and near infrared spectroscopy (NIRS). *Geoderma* 313, 135-145.
- Duchaufour P., 1997 - *Abrégé de Pédologie- Sol, Végétation, Environnement*, 5th edition, Masson, Paris.
- Duran-Bautista E., Armbrrecht I., Acioli A.N.S., Suárez J.C., Romero M., Quintero M., Lavelle P., 2020 - Termites as indicators of soil ecosystem services in transformed Amazon landscapes. *Ecological Indicators* 117, 106550
- FAO, 2020 - State of knowledge of soil biodiversity. Status, challenges and potentialities. <https://www.fao.org/policy-support/tools-and-publications/resources-details/es/c/1363310/>
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C., 2007 - "Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply." *Nature* 450. 277-280.
- Gatineau C., 2018 - *Eloge du ver de terre*. Flammarion.
- Gatineau C., Corré S., 2019 - *Eloge de l'abeille*. Flammarion. 245 p.
- Goswani A., Reed R.E., Goswani M., 1995 - *The self-aware universe. How consciousness creates the material world*. Tarcher Penguin, New York, 317 p.
- Guerra C.A., Bardgett R.D., Caon L., Crowther T.W., Delgado-Baquerizo M., Montanarella L., Navarro L.M., Orgiazzi A., Singh B.K., Tedersoo L., Vargas-Rojas R., Briones M., Buscot F., Cameron E.K., Cesarz S., Chatzinotas A., Cowan D.A., Djukic J., van den Hoogen J., Lehmann A., Maestre F.T., Marín C., Reitz T., Rillig M.C., Smith L.C., de Vries F.T., Weigelt A., Wall D.H., Eisenhauer N., 2021 - Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science*, 371, 6526, 239-241. DOI: 10.1126/science.abd7926
- Harari Y.N., 2015 - *Sapiens. Une brève histoire de l'humanité*. 512 p. Albin Michel, Paris. ISBN 10: 2226257012 ISBN 13: 9782226257017
- Hedde M., Lavelle P., Joffre R., Jimenez J.J., Decaens T., 2005 - Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Funct. Ecol.* 19 (5), 785-793.
- Hobbie J.E., Hobbie E.A., 2013 - Microbes in nature are limited by carbon and energy: the starving-survival lifestyle in soil and consequences for estimating microbial rates. *Frontiers in Microbiology*, 4. doi.org/10.3389/fmicb.2013.00324
- Ingham E.R., Trofymow J.A., Ames R.N., Hunt H.W., Morley C.R., Moore J.C., Coleman D.C., 1986 - Trophic interactions and nitrogen cycling in a semi-arid grassland soil. I. Seasonal dynamics of the natural populations, their interactions and effects on nitrogen cycling. *Journal of Applied Ecology*, 23 (2), 597-614.
- IPCC 2022. AR6 Synthesis report. Climate change 2022. <https://www.ipcc.ch/report/sixth-assessment-report-cycle/>
- Kuzyakov Y., Blagodatkaya E., 2015 - Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, 83, 184-199.
- Kuzyakov Y., Mason-Jones, 2018 - Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions, *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 305-317
- Lattaud C., Locati S., Mora P. *et al.*, 1997 - Origin and activities of glycolytic enzymes in the gut of the tropical geophagous earthworm *Millsonia anomala* from Lamto (Côte d'Ivoire). *Pedobiologia*, 41 (4), 242-51.
- Lavelle P., Melendez G., Pashanasi B., Schaefer R., 1992 - Nitrogen mineralization and reorganization in casts of the geophagous tropical earthworm *Pontoscolex corethrus* (Glossoscolecidae). *Biology and Fertility of Soils* 14, 49-53.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., Toutain F., Barois I., Schaefer R., 1993 - A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems - Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25. 2: 130-150.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil Ecology*. Amsterdam, Kluwer Scientific Publications. 654 p.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaens T., Grimaldi M., Jimenez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerle A., 2016 - "Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions." *Soil Science* 181. 3-4: 91-109.
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment. <https://www.millenniumassessment.org>
- Moore J.C., de Ruiter P.C., Hunt H.W., 1993 - Soil invertebrate/micro-invertebrate interactions: disproportionate effects of species on food web structure and function. *Veterinary Pathology*, 48, 247-60.
- Moreira F., Siqueira J.O., 2006 - *Microbiologia e bioquímica do solo*. 743 p., Editora UFLA, Lavras, MG, Brésil.
- Mondini C., Cayuela M.L., Sanchez-Monedero M.A., Roig A., Brookes P.C., 2006 - Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate. *Biology and Fertility of Soils* 42, 542-549 (2006), <https://doi-org.inec.bib.cnrs.fr/10.1007/s00374-005-0049-2>
- Morton T., 2016 - *Dark Ecology: for a logic of future coexistence*. The Wellek library lectures. 210 p.
- Nielsen U.N., Wall D.H., Six J., 2015 - *Soil Biodiversity and the Environment. Annual Review of Environment and Resources*, Vol 40. A. Gadgil and T. P. Tomich. 40: 63-90.
- Perry D.A., 1995 - "Self-organizing systems across scales." *TREE* 10. 241-245.
- Rousseau L., Fonte S. J., Tellez O., van der Hoek R., Lavelle P., 2013 - Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological Indicators*, 27, 71-82. doi:10.1016/j.ecolind.2012.11.020
- Salazar A., Sulman B.N., Dukes J.S., 2018 - Microbial dormancy promotes microbial biomass and respiration across pulses of drying-wetting stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 116, 237-244.
- Sanabria C., Lavelle P., Fonte S.J., 2014 - Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology*, 84, 24-30. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.00>.
- Sørensen J.W., Shade A., 2020 - Dormancy soil microbiome resilience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. biological Sciences* 375 (1798).
- 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., Decaens

- T., Eisenhauer N., Ferlian O., Guerra C.A., König-Ries B., Orgiazzi A., Ramirez K.S., Russell D.J., Rutgers M., Wall D.H., Cameron E.K., 2020 - Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biol Rev*, 95: 350-364. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1111/brv.12567>
- Trigo D., Lavelle P., 1995 - Soil changes during gut transit through *Octolasion lacteum* Oerley (Lumbricidae, Oligochaeta). *Acta Zoologica Fennica*, 196, 129-31.
- Van Groëningen J.W., Van Groëningen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M.J., Lubbers I.M., 2019 - How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma* 338. 525-535.
- Velasquez E., Lavelle P., Andrade M., 2007a - GISQ, a multifunctional indicator of soil quality. *Soil Biology & Biochemistry*, 39(12), 3066-3080. doi:10.1016/j.soilbio.2007.06.013
- Velasquez E., Pelosi C., Brunet D., Grimaldi M., Martins M., Rendeiro A. Barrios E., Lavelle P., 2007b - This ped is my ped: visual separation and near infrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates. *Pedobiologia*, 51, 75-87.
- Velasquez E., Lavelle P., 2019 - Soil macrofauna as an indicator for evaluating soil based ecosystem services in agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 100. doi:10.1016/j.actao.2019.103446
- Watt A., Fuller R., Chamberlain D., van Swaay C., Scheidegger C., Stofer S., Fernández-González F., Niemelä J., Lavelle P., Dubs F., Sousa J.-P., Koch B., Ivits E., Gurrea Sanz P., Bolger T., Korsos Z., Vanbergen A. (Editors), 2003 - BIOASSESS: Biodiversity assessment tools. Final report. 474p. [http://www.isa.ulisboa.pt/ceabn/uploads/docs/projectos/bioassess/Final\\_Reportbioassess.pdf](http://www.isa.ulisboa.pt/ceabn/uploads/docs/projectos/bioassess/Final_Reportbioassess.pdf)
- Zangerlé A., Pando A., Lavelle P., 2011 - Do earthworms and roots cooperate to build soil macroaggregates? A microcosm experiment. *Geoderma* 167-68. 303-309.
- Zangerlé A., Hissler C., Blouin M., Lavelle P., 2014 - Near Infrared spectroscopy (NIRS) to estimate earthworm cast age. *Soil Biol. Biochem.* 70, 47-53.



---

# ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'ÉTUDE DU SOL

## Étude et Gestion des Sols - Numéro Spécial La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous Année 2022

### Éditeurs invités

Éric Blanchart, Jérôme Cortet, Charles Gers

### Couverture

© Design graphique réalisé par Sacha Desbourdes - 2022 (INRAE).

Photomontage (de gauche à droite et de haut en bas) :

Collemboles (*Desoria trispinata*) - © Jérôme Cortet - 2022

Ver de terre (*Amyntas rodericensis*) - © François-Xavier Joly - 2014

Fourmis (*Messor capitatus*) - © Nicolas Henon - 2022

Observation de Collemboles au microscope - © Jérôme Cortet - 2022

Acarien (*Espèce non précisée*) mangeant une fourmi (*Messor barbaratus*) - © Nicolas Henon - 2022

Champignons (*Chlorociboria aeruginascens* - *aeruginosa*) - © Nicolas Henon - 2022

Étude et Gestion des Sols remercie chaleureusement toutes ces personnes.

AFES - 2163, avenue de la Pomme de Pin, CS 40001, Ardon, 45075 Orléans Cedex 02  
Tél. : +33238417887 - [www.afes.fr](http://www.afes.fr)

Directeur de la publication : Jacques Thomas

Rédacteur en chef : Dominique Arrouays

Rédacteurs en chef adjoints : Denis Baize, Anne C. Richer de Forges

Secrétaires de rédaction : Florence Héliès, Jean-Pierre Rossignol

Mise en page : Nicole Cornec

Impression : Imprimerie Corbet,  
21, rue de Picardie, ZAC des Provinces BP 6135,  
45061 Orléans CEDEX 2

ISSN : 1252-6851 - CPPAP : 0612 G82389

---

## Sommaire



**La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous.**

*Blanchart E., Cortet J., Gers C. (2023)*

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

*Ponge J.-F. (2022).*

**Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? Une vision historique et critique.**

*Capowiez Y., Decaëns T., Hedde M., Marsden C., Jouquet P., Marchan D. F., Nahmani J., Pelosi C., Bottinelli N. (2022).*

**Les protistes dans les sols.**

*Palka L., Bittner L., Lara E., Adl S. (2022).*

**Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser.**

*Pelosi C., Capowiez Y. (2022).*

**Outils d'évaluation de la diversité et de l'activité des vers de terre : de la science participative à la recherche fondamentale.**

*Le Bayon R.C., Campiche S., Gerber V., Fietier A., Scherrer L., Turberg P. (2022).*

**Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique.**

*El jaouhari M., Damour G., Mauriol C., Coulis M. (2022).*

**Diversité des communautés de microarthropodes dans des sols agricoles (Sud-Ouest de la France) : influence des facteurs environnementaux et bioaccumulation de métaux traces.**

*Austruy A., Gers C., Bur T., Probst A. (2022).*

**Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les connaissances scientifiques sur les nématodes.**

*Villeneuve C., Chauvin C., Puissant J., Henaux M., Trap J. (2022).*

**Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune.**

*Vincent O., Mangin N., Rigolot R., Blanchart A. (2022).*

**Méta-analyse sur l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol.**

*Christel A., Maron P.-A., L. Ranjard L. (2022).*

**Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global.**

*Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Maron P.-A. (2022).*

**Dynamique des matières organiques des sols, modèles proposés et relations modèles-organismes.**

*Valery A. et Pansu M. (2022).*

**Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols.**

*Erktan A., Coq S., Blanchart E., Chevallier T., Trap J., Bernard L., Nahmani J., Hartmann C., Hedde M., Ganault P., Barot S., Cortet J. (2022).*

**Apprentissage par la recherche à l'Université de Montpellier : Etude de la biodiversité microbienne du sol de la réserve naturelle du Lunaret.**

*Barbier M., Jeanjean J., Labadie-Lafforgue E., Loechleiter A., Plumet L., Schatt F., Abdelli Z., Alary S., Benzouaoui H., Casi D., Cornélie S., Monie-Ibanes M., Pierre M., Pirou L., Reggiardo B., Surage I., Teyssier C., Carré-Mlouka A. (2022).*

**La biodiversité du sol au cœur d'un projet pédagogique sur le campus de l'Université de Poitiers, France : entre formation, gestion et conservation.**

*Clause J., Leblanc D., Deguines N. (2022).*

**Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols.**

*Lavelle P. (2022).*

EGS / AFES

2163, avenue de la Pomme de Pin, CS 40001, Ardon, 45075 Orléans Cedex 2 France

tél : (0) 02 38 41 48 02 - Fax : (0) 02 38 41 78 69

<http://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/egs-instructions-aux-auteurs/>

Numéros : ISSN 1252-6851 - CPPAP : 0612 G82389

