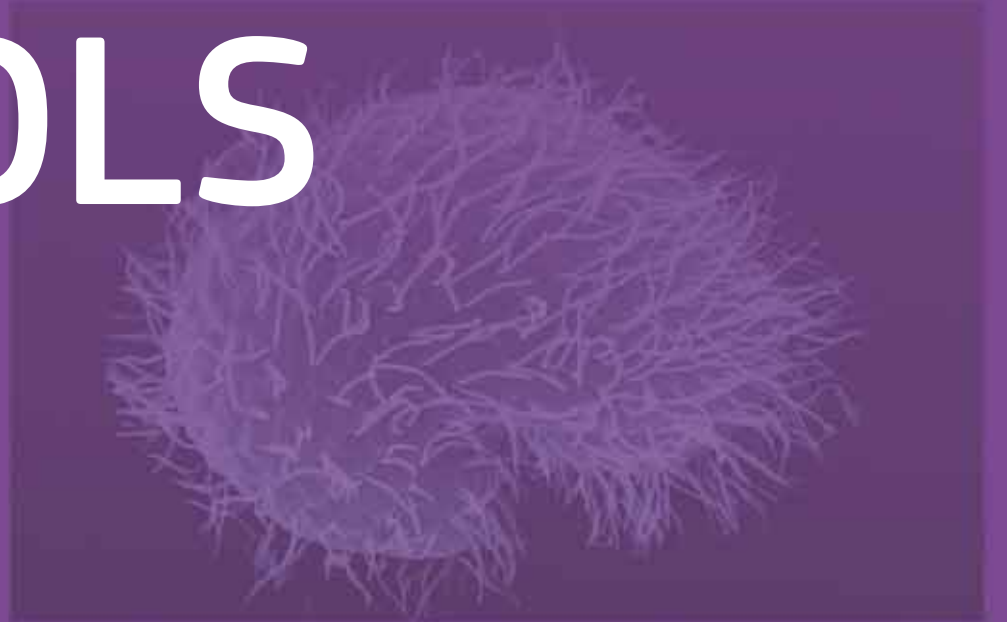




ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS



Joint
Research
Centre





ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS



DETAILS D'EDITION

Pour citer ce document:

S. Jeffery, C. Gardi, A. Jones, L. Montanarella, L. Marmo, L. Miko, K. Ritz, G. Peres, J. Römbke et W. H. van der Putten (eds.), 2010, Atlas européen de la biodiversité du sol. Commission européenne, Bureau des publications de l'Union européenne, Luxembourg.

© Union européenne, 2013

La reproduction est autorisée uniquement dans le cadre de l'enseignement et de la recherche scientifique, à condition que la source soit mentionnée.

Publié par le Bureau des publications de l'Union européenne, L-2995 Luxembourg.

EUR 24375 FR –

Atlas Européen de la Biodiversité des Sols

Numéro de catalogue LB-NA-24375-FR-C

ISBN 978-92-79-29726-7

ISSN 1018-5593

doi:10.2788/89331

2013 – 128 pp. – 30.1 x 42.4 cm

Un fichier de données (ou une fiche bibliographique) figure à la fin du document.

Printed in Belgium.

Remerciements :

Le JRC remercie le Conseil Scientifique du programme de recherche GESSOL du Ministère Français de l'Ecologie, du Développement Durable, et de l'Energie, d'avoir coordonné la traduction française de l'Atlas. Le JRC et le Conseil Scientifique du programme GESSOL tiennent à remercier les personnes suivantes pour leur travail de traduction et de relecture:

Anne Véronique Auzet (Université de Strasbourg),

Marion Bardy (Institut National de la Recherche Agronomique, Orléans),

Annette Berard (Institut National de la Recherche Agronomique, Avignon),

Jacques Berthelin (Centre National de la Recherche Scientifique),

Antonio Bispo (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie),

Eric et Anne Blanchart (Institut de la Recherche pour le Développement, Montpellier),

Marie Laure Bonis (étudiante UPMC-AgroParisTech),

Estelle Boudon (étudiante UPMC-AgroParisTech),

Claire Chenu (AgroParisTech),

Jérôme Cortet (Université de Lorraine),

Thibaud Decaens (Université de Rouen),

Nicolas Delpierre (Centre National de la Recherche Scientifique),

Isabelle Deportés (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie),

Thomas Eglin (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie),

Gilles Ensalem (étudiant AgroParisTech),

Isabelle Feix (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie),

Camille Guellier (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie),

Mickaël Hedde (Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles),

Ludovic Henneron (étudiant AgroParisTech),

Sophie Hugbart (étudiante UPMC-AgroParisTech),

Romain Lefevre (étudiant UPMC-AgroParisTech),

Marie Charlotte Leroy (étudiante AgroParisTech),

Naoufel Mzoughi (Institut National de la Recherche Agronomique, Avignon),

Guénola Pérès (Université de Rennes),

Jean François Ponge (Museum National d'Histoire Naturelle),

Margaux Quiniou (étudiante UPMC-AgroParisTech),

Emilie Reverchon (étudiante UPMC-AgroParisTech),

Agnès Richaume (Université de Lyon 1),

Pierre Roger (ex-Institut de la Recherche pour le Développement),

Marc-André Selosse (Centre National de la Recherche Scientifique),

Cécile Villenave (Elisol Environnement, Montpellier),

Laure Vogel (étudiante UPMC-AgroParisTech).

Bureau des publications de l'Union européenne

Le site web de l'EU Bookshop est votre seul point d'accès aux publications des institutions, des agences et d'autres entités de l'Union européenne, publiées par le Bureau des publications.

L'EU Bookshop fournit une vue d'ensemble du contenu des publications à travers des notices bibliographies complètes. Vous pouvez télécharger gratuitement les publications en format PDF. Quand la publication que vous cherchez n'est pas disponible, vous pouvez utiliser la fonction « PDF sur demande » pour être informé par e-mail dès que le document PDF est ajouté sur le site.

Vous pouvez également commander une copie de toute publication gratuite, à condition qu'elle soit disponible en stock. Pour les publications payantes, vous pouvez passer une commande auprès de l'EU Bookshop en choisissant l'un de nos agents de vente, ou bien télécharger gratuitement le fichier en format PDF. Les documents sont habituellement envoyés 48 heures après la réception de la commande.

Vous pouvez trouver les publications en utilisant les fonctions de recherche simples ou avancées, en cherchant par thématique ou par auteur (i.e. institution, agence ou autre entité de l'Union Européenne). De plus, vous pouvez vous inscrire à 'Mon EU Bookshop' et accéder à des fonctions personnalisées, par exemple, la sauvegarde des recherches ou la notification par e-mail concernant les nouvelles parutions qui vous intéressent.

Le Bureau des publications veut faire de l'EU Bookshop le point d'accès commun pour les publications de l'Union européenne. Actuellement, le site web est disponible en 24 langues.



Office des publications

Comment obtenir les publications de l'UE

Publications payantes:

Via l'EU Bookshop (<http://bookshop.europa.eu>);

par votre librairie en fournissant le titre, l'éditeur et/ou le numéro ISBN;

en contactant directement l'un de nos agents de vente. Vous pouvez obtenir leurs coordonnées sur Internet (<http://bookshop.europa.eu>) ou en envoyant un fax au +352 2929-42758.

Publications gratuites:

Via l'EU Bookshop (<http://bookshop.europa.eu>);

Auprès des représentations ou des délégations de la Commission européenne. Vous pouvez obtenir leurs coordonnées sur Internet (<http://ec.europa.eu>) ou en envoyant un fax au +352 2929-42758.

Pour plus de renseignements concernant l'EU

Plus d'information sur l'Union européenne est disponible sur <http://europa.eu>

Europe Direct est un service pour vous aider à trouver les réponses à vos questions concernant l'Union européenne.

Numéro vert (*):

00 800 6 7 8 9 10 11

(*) Certains opérateurs de téléphonie mobile ne permettent pas d'appeler les numéros commençant par 00 800 ou les facturent.



Note légale

La Commission européenne ni toute personne représentant la Commission n'est responsable de l'utilisation qui peut être faite des informations fournies dans ce document.

Couverture

Un sol sain dépend de la variété des organismes vivants qu'il contient, allant des bactéries et des champignons jusqu'aux insectes, vers et taupes. Cet ensemble vivant riche fournit des bénéfices infinis à notre planète. Les images en couverture présentent un échantillon de la vie dans un sol. De gauche à droite, elles correspondent à :

- **(Première rangée):** un isopode terrestre, appelé cloporte; les racines de plantes (comme cette *Sarracenia purpurea*) sont des composantes clés de la biodiversité du sol; collembole vivant en surface;
- **(deuxième rangée):** carte des menaces potentielles pour la biodiversité du sol;
- **(troisième rangée):** deux photos de protozoaires;
- **(quatrième rangée):** un protouze *Acerentomidae* de type *Parajapygidae*; carosporos d'un myxomycète; carosporos du champignon *Amarillaria ostoyae*;
- **(cinquième rangée: petites images):** *Aporrectodea giardi*, un ver qui se trouve dans la couche supérieure du sol; le profil d'un sol sous une prairie tempérée; une taupe (A);
- **(dernière rangée):** collemboles vivant dans le sol; un mille-pattes (*Strongylosoma stigmatosum*); plasmodium de myxomycète. (RD)

Sources (dans le même ordre des images): S. Taiti, R. Artz, U. Tartes; JRC; O. Ehrmann, W. Foissner; D. Walter, K. Fleming, A. Rockefeller; D. Cluzeau, E. Micheli, A. Jones; P. Henning Krog, F. Trnka/I. H. Tuf, R. Darrah.

Couverture arrière

(à partir d'en haut puis vers la droite): une taupe, un des rares vertébrés vivant en permanence dans le sol; un champignon carnivore, *Drechlerella anchonia*, saisissant un nématode en anneau poussant le long de ses hyphes; un tardigrade de l'espèce *Paramacrotus kenianus* sur une mousse de feuille; *Protaphorura fimata*, un collembole blanc et aveugle, une adaptation à la vie sous terre (euédaphique).

Sources (dans le même ordre des images): A. Jones; G. Badon/N. Allin; Eye of Science; P. Henning Krog.

Représentations cartographiques

Les éléments cartographiques représentés dans cet atlas sont issus du Digital Chart of the World. Les données cartographiques dans l'atlas n'ont pas de statut légal explicite. De ce fait, aucune action juridique ne devrait émaner des informations fournies sur les cartes présentées dans ce document.

http://en.wikipedia.org/wiki/Digital_Chart_of_the_World

Données sur le sol

Les cartes sur les caractéristiques du sol contenues dans cet atlas sont issues de la base de données géographiques du sol Eurasia, une partie de la base de données européenne sur le sol Version 2,0 (Van Liedekerke, M., Panagos, P., Daroussin, J., Jones, R., Jones, A. & Montanarella, L., 2004).

La base de données est distribuée par le Centre commun de recherche de la Commission européenne, <http://eu soils.jrc.ec.europa.eu/>

Les cartes du sol sont produites par l'équipe Action Sols de l'Unité Gestion foncière et risques naturels, Institut de l'environnement durable, Centre commun de recherche, Commission européenne, Ispra, Italie et Lovell Johns Ltd, GB.

La conception finale et le support graphique sont réalisés par Lovell Johns Limited, 10 Hanborough Business Park, Long Hanborough, Witney, Oxfordshire, OX29 8RU, Grande Bretagne. www.lovelljohns.com



Editeurs principaux

Simon Jeffery, Ciro Gardi, Arwyn Jones, Luca Montanarella, Luca Marmo, Ladislav Miko, Karl Ritz, Guénola Pérès, Jörg Römbke et Wim H. van der Putten.

Auteurs

Rebekka Artz, Institut Macaulay de la recherche sur l'utilisation du sol, Grande Bretagne

Dimos Anastasiou, Bio4met, Grèce

Dominique Arrouays, Institut National de la Recherche Agronomique, France

Mark D. Bartlett, Université de Cranfield, Grande Bretagne

Ana Catarina Bastos, Université de Cranfield, Grande Bretagne

Anna Bendetti, Institut expérimental de la nutrition des plantes, Italie

Antonio Bispo, Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie, France

Pietro Brandmayr, Université de Calabre, Italie

Gabriele Broll, Université d'Osnabrück, Allemagne

Sally Bunning, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

Cristina Castracani, Université de Parme, Italie

Colin Campbell, Institut Macaulay de la recherche sur l'utilisation du sol, Grande Bretagne

Daniel Cluzeau, Université de Rennes, France

David Coates, Convention sur la Diversité Biologique

Rachel Creamer, Teagasc, Irlande

Iason Diafas, Centre commun de recherche de la Commission européenne

Tracy Durrant, Centre commun de recherche de la Commission européenne

Wilhelm Foissner, Université de Salzbourg, Autriche

Gisela B. Fritz, Université de Stuttgart, Allemagne

Ciro Gardi, Centre commun de recherche de la Commission européenne et Université de Parme, Italie

Barbara Gemmill-Herren, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

Ulfert Graefe, IFAB GMBH, Allemagne

Donato Grasso, Université de Parme, Italie

Gera Hol, Institut Néerlandais d'Ecologie, Pays-Bas

Marianne Hoogmoed, Université de Wageningen, Pays-Bas

Bernard Jabiol, AgroParisTech, ENGREF-LERFOB, France

Simon Jeffery, Centre commun de recherche de la Commission européenne

Juan J. Jimenez, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

Arwyn Jones, Centre commun de recherche de la Commission européenne

Katarina Hedlund, Université de Lund, Suède

Paul Henning Krogh, Université d'Aarhus, Danemark

Philippe Lemanceau, Institut National de la Recherche Agronomique, France

Clemencia Licona-Manzur, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

Jörg Luster, Institut Fédéral Suisse de la Recherche WSL, Suisse

Lara Maistrello, Université de Modène et d'Emilie-Romagne, Italie

Luca Marmo, Commission européenne, DG Environnement

Cristina Menta, Université de Parme, Italie

Ladislav Miko, Commission européenne, DG Environnement

Kalemani Jo Mulongoy, Convention sur la Diversité Biologique

Roy Neilson, Institut Ecosais de la recherche céréalière, GB

Karin Nienstedt, Autorité Européenne sur la sécurité alimentaire

Uffe Nilesen, Université du Colorado, Etats-Unis

Claudia Olazabal, Commission européenne, DG Environnement

Marcello Pagliai, Centre de recherche sur l'agrobiologie et la pédologie, Italie

Barbara Pawlik-Skowrońska, Académie polonaise des sciences, Pologne

Guénola Peres, Université de Rennes, France

Jean-François Ponge, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, France

Wim van der Putten, Institut Néerlandais d'Ecologie, Pays-Bas

Karl Ritz, Université de Cranfield, GB

Lionel Ranjard, Institut National de la Recherche Agronomique, France

Roberta Roberti, Université de Bologne, Italie

Jörg Römbke, ECT Oekotoxikologie GmbH et Centre de recherche BiK-F, Allemagne

Michiel Rutgers, Institut national de la santé publique et de l'environnement, Pays-Bas

Giacomo Sartori, Musée Tridentin de science naturelle, Trente, Italie

Ralph O. Schill, Université de Stuttgart, Allemagne

Hendrik Segers, Institut royal belge des sciences naturelles, Belgique

Jose Paulo Sousa, Université de Coïmbre, Portugal

Steven Stephenson, Université d'Arkansas, Etats-Unis

Stefano Taiti, Conseil national de la recherche, Italie

Andy Taylor, Institut Macaulay de la recherche sur l'utilisation du sol, GB

Frank Verheijen, Centre commun de recherche de la Commission européenne

Diana Wall, Université du Colorado, Etats-Unis

Konrad Wolowski, Académie polonaise des sciences, Pologne

Augusto Zanella, Université de Padoue, Italie

Remerciements

Cet atlas est le fruit d'une collaboration entre le Centre commun de recherche de la Commission Européenne à Ispra (Italie) et des experts européens et mondiaux de la biodiversité du sol. Les auteurs tiennent à exprimer leur vive reconnaissance aux personnes et aux organisations suivantes, en s'excusant auprès de ceux omis par inadvertance :

Ljibert Brussard, Carlo Jacomini, Olaf Schmidt, Siliva Pieper, ainsi que les autres membres du groupe de travail sur la biodiversité du sol pour leur effort lors des réunions et les discussions précédant la phase de rédaction. La plupart d'entre eux ont contribué de manière importante à cet atlas et sont donc mentionnés avec les auteurs. Vit Penziek a apporté ses compétences concernant ArcGIS, la cartographie et la taxonomie du sol.

Nicholas Frost a accordé son aide sur Photoshop et s'est chargé de l'ajout des couleurs pendant la postproduction de plusieurs micrographies à balayage électronique.

Linda et Malcolm Jeffery pour leur travail de relecture de cet atlas. Katarzyna Turnau pour plusieurs photos ainsi que la présentation d'autres contributeurs qui ont permis d'améliorer cet atlas.

Franz Horak a apporté son soutien concernant l'histoire de la biodiversité du sol.

Les éditeurs sont reconnaissants envers Monika Walter et Mare Maxwell du Bureau des publications de l'Union européenne au Luxembourg pour leurs conseils inestimables. Nos remerciements vont aussi à nos collègues de la DG Communication et le consortium EURESIN pour leur collaboration et leur soutien à ce projet. Enfin, la qualité de ce document n'aurait été que l'ombre de ce qu'elle est finalement sans la compréhension et le professionnalisme de Ian Dewsbury et Clare Varney de Lovell Johns Ltd (GB).

D'immenses remerciements également à tous les membres du équipe du sol du JRC, Grainne Mulhern et Anne-Laure Gaffuri pour les vérifications minutieuses avant la production du manuscrit final.

Photos

(AB) Antonio Bispo; (AF) A. Ferreira; (AJ) A. Jones; (AM) A. MacNealie; (AMo) A. Mori; (AP) A. Pekkarinen; (APi) A. Pisa; (AR) A. Rockefeller; (ASM) A. San Miguel; (AT) A. Taylor; (BF) B. Foerster; (BH) B. Haynold; (BJA) B. J. Adams; (BPS) B. P. Skowrońska; (BS) B. Saignant; (CC) C. Castracani; (CF) C. Farmer; (CFi) C. Fischer; (CG) C. Gardi; (CM) C. Menta; (CN) C. Nagy; (CT) C. Tarnocai; (D) Darkone; (DC) D. Cluzeau; (DDE) D. D'Eustacchio; (DF) D. Fontaneto; (DG) D. Grasso; (DM) D. Maddison; (DMa) D. Martins; (Du) Duncharris; (DW) D. Walter; (DZ) D. Zanocco; (EAF) E. A. Fitzpatrick; (EC) E. Chiappini; (ED) E. Dobos; (EG) E. Guinther; (EH) E. Halberg; (EHd) E. Hoffland; (EHo) E. Hoekstra; (EM) E. Mader; (EMi) E. Micheli; (FAO) Food and Agriculture Organization of the United Nations; (FT) F. Trnka; (FV) F. Verheijen; (GB) G. Badon; (GBa) G. Barron; (GC) G. Colm; (GCo) G. Colombetta; (GCz) G. Czimmarová; (GP) Guénola Pérès; (GS) G. Sbrenna; (GSa) G. Sartori; (GSt) G. Stephenson; (HCF) H. C. Fründ; (HH) H. Hofer; (HHo) H. Hoitink; (HS) H. Segers; (HvM) H. van Megen; (HvW) H. van Wijnen; (IHT) I. H. Tuf; (JAG) J. A. Gaspar; (JB) J. Bihn; (JC) J. Cane; (JF) J. Frouz; (JFP) J.F. Ponge; (JK) J. Keizer; (JL) J. Lindsey; (JO) J. Oliveira; (JM) J. Mourek; (JMa) J. Malik; (JMo) J. Mourek; (JPS) J. P. Sousa; (JR) J. Römbke; (JRC) Joint Research Centre; (JRu) J. Rusek; (JS) J. Schoner; (JSh) J. Shadwick; (JSi) J. Stanković; (JS) J. Spooner; (JST) J. Stewart; (K) Kozuch - Wikipedia; (KF) K. Fleming; (KG) K. Geyer; (KH) K. Hedlund; (KK) K. Kolo; (KKu) K. Kulac; (KR) K. Ritz; (KRB) K. R. Butt; (KT) K. Turnau; (KW) K. Wolowski; (LB) L. Barrico; (LD) L. Deacon; (LDe) L. Dekker; (LH) L. Horst; (LJ) L. Jeffery; (LJU) L. Juričková; (LK) L. Kováč; (LM) L. Miko; (LMa) L. Maistrello; (LP) L. Pizzocaro; (LS) L. Seebach; (LvS) L. van Schöll; (LW) L. Woodmore; (MA) Monica Amorim; (MB) M. Bartlett; (MBe) M. Beijaert; (MBo) M. Bouché; (MC) M. Calderon; (MH) M. Horsák; (MJ) M. Jeffery; (MM) M. Malvar; (MMK) M. M. Karim; (MMu) M. Mundo; (MP) M. Pagliai; (MPa) M. Pawinski; (MR) M. Rutgers; (MRV) M. R. Villareal; (MT) M. Turetsky; (MVBG) M. V. B. Garcia; (N) Neier; (NA) N. Allin; (NASA) National Aeronautics and Space Administration; (OC) OpenCage; (OE) O. Ehrmann; (PB) P. Brandmayr; (PC) P. Cenini; (PDI) Public Domain Image; (PH) P. Halasz; (PHK) P. Henning Krog; (PS) P. Strobl; (PSC) Petra Schmidt; (PV) P. Vilgus; (PW) P. Williams; (RA) R. Artz; (RC) R. Creamer; (RD) R. Darrah; (RH) R. Hiederer; (RI) R. Innocenti; (RK) R. Klementschtz; (RMS) R. M. Schmelz; (RN) R. Neilson; (RR) R. Roberti; (RW) R. Wheatley; (SB) S. Bambi; (SBI) S. Blackall; (SE) S. Edwards; (SH) S. Hopkin; (SHa) S. Hallett; (SJ) S. Jeffery; (SP) S. Pierbattista; (SPo) S. Polak; (ST) S. Taiti; (SW) S. Willems; (TB) T. Blevins; (TDH) T. Durrant Houston; (TE) T. Engelkes; (TL) T. Luz; (TM) T. Moser; (UNN) U. N. Nielsen; (USDA) United States Department of Agriculture; (UT) U. Tartes; (VRL) V. R. Lewis; (WF) W. Foissner; (WH) W. Hanagarth et (WT) W. Towers.

Groupe de travail sur la biodiversité du sol

Antonio Bispo, Gabriele Broll, Ljibert Brussaard, Sally Bunning, Colin Campbell, Daniel Cluzeau, David Coates, Frank Glante, Katarina Hedlund, Gera Hol, Carlo Jacomini, Mulongoy (Jo) Kalemani, Paul Henning Krogh, Clemencia Licona Manzur, Cristina Menta, Silvia Pieper, Guénola Pérès, Karl Ritz, Joerg Roembke, Michiel Rutgers, Olaf Schmidt, José Paulo Sousa, Roberto Cenci, Ciro Gardi, Simon Jeffery, Arwyn Jones, Luca Marmo, Luca Montanarella et Panos Panagos.



Le sol – usine de vie. Les scientifiques estiment que le quart des espèces sur la planète vivent dans le sol. Cet écosystème varié remplit de nombreuses fonctions. Il transforme la matière organique des plantes, des animaux, des déchets, des hommes permettant la vie en surface; il régule le flux de carbone et le cycle de l'eau ; il tient à distance les insectes, dépollue la terre et fournit la matière première pour de nouveaux produits pharmaceutiques contre des maladies infectieuses. Les employés de cette usine sont les microorganismes, les petits et les grands invertébrés, les petits mammifères et même les racines des plantes. Leur lieu de travail est le noir ou l'obscurité du sol superficiel sous les prairies, les forêts et les espaces verts en ville. Dans les pages suivantes, l'atlas décrit ce qui se passe dans cet environnement fascinant, présente les travailleurs (ou ouvriers) de cette usine primordiale, souligne les menaces pour leur habitat ainsi que la recherche et les lois en cours pour les protéger. La photo ci-dessus montre un sol riche en matière organique dans sa partie superficielle. La rhizosphère, c'est-à-dire, la partie du sol affectée par les processus physiques, chimiques et biologiques des racines des plantes, ainsi que les petits trous faits par des vers et d'autres organismes du sol sont clairement visibles. (EM)



La taupe (Talpidae) est l'un des rares vertébrés qui se trouvent en permanence dans le sol. La taupe s'alimente essentiellement de vers et d'autres petits invertébrés dans le sol. Sa salive contenant une toxine qui paralyse les vers, les taupes sont capables de stocker leurs proies encore en vie dans des zones souterraines spéciales pour une consommation ultérieure. Les taupes creusent de larges trous avec les rejets caractéristiques des taupinières. Malgré une perception souvent négative des jardiniers pour le dommage causé aux pelouses, les taupes constituent un indicateur précieux de la santé du sol. Etant des prédateurs de premier ordre, les taupes ont besoin d'un écosystème sol fonctionnel et riche de biodiversité. Ainsi, les taupinières peuvent être considérées comme un indicateur de biomes sains. Alors que les taupes peuvent se trouver à peu près partout en Amérique du Nord, en Asie et en Europe, il n'y en pas en Irlande (AJ).

PREFACE

Un sol fertile est vital à la survie humaine. La part de l'alimentation mondiale provenant des surfaces continentales est estimée à 99%, les cultures poussant dans le sol et l'élevage sur celui-ci. Les sols jouent un rôle véritable dans le façonnement de notre planète. Ils peuvent absorber l'eau de pluie et agir comme une zone tampon en cas d'inondations ou de sécheresses. Les sols retiennent deux fois la quantité de carbone contenue dans l'atmosphère. Néanmoins, la plupart des gens ignorent que les facteurs clés des écosystèmes sol qui contrôlent la fertilité et les cycles nutritifs globaux sont la quantité et la qualité des organismes vivant dans le sol.

Notre connaissance de cet habitat est limitée. Une grande partie des bactéries essentielles et des champignons sont minuscules et donc difficiles à observer. Des investigations à grande échelle sont également limitées par un problème d'accessibilité et par la variabilité inhérente des sols à travers les paysages. Ainsi, comprendre les interactions très complexes et dynamiques qui se produisent dans le sol reste l'un des plus formidables défis auxquels doivent faire face les scientifiques, si nous voulons évaluer les processus des changements environnementaux et globaux et explorer des stratégies possibles pour les réduire.

Les pressions croissantes provenant d'une population mondiale en augmentation ainsi que des menaces telles que le changement climatique et l'érosion des sols, mettent de plus en plus en difficulté la capacité des sols à assurer leur rôle important pour la survie de la planète. Alors que des preuves indiquent que l'utilisation croissante des monocultures et de l'agriculture intensive ont conduit à un déclin de la biodiversité du sol dans certains endroits, les conséquences précises de cette perte ne sont pas bien identifiées. L'Organisation des Nations Unies a proclamé 2010 « Année internationale de la biodiversité », et, pour la première fois, la biodiversité du sol est placée sous les feux des projecteurs. Pour cela, nous sommes ravis qu'un groupe international d'experts et de scientifiques du centre commun de la recherche, en collaboration avec des collègues de la DG Environnement, ait réalisé le premier « Atlas Européen de la Biodiversité du Sol ». Cet atlas novateur constitue une étape dans la prise de conscience du rôle clé de la vie à l'intérieur du sol dans le maintien de la vie sur terre. Cet atlas représente une contribution majeure au nouvel objectif européen de mettre fin à la perte de la biodiversité et des services écosystémiques en Europe d'ici 2020, et les restaurer si cela est possible.

Au moins le quart de la biodiversité mondiale se trouve dans le sol : pour atteindre notre propre objectif en termes de biodiversité et augmenter substantiellement notre apport à la Convention sur la diversité biologique, nous devons protéger la biodiversité du sol. Dans le cadre de sa stratégie thématique Sol, la Commission européenne a proposé une Directive Cadre sur le Sol, pour tenter d'arrêter la dégradation du sol à travers l'Union européenne et réparer les dommages déjà subis. Ceci est un problème en expansion qui coûtera plus cher s'il n'est pas traité rapidement et de manière coordonnée.

Nous pensons que cette publication impressionnante sera largement utilisée et marque une étape cruciale pour mieux comprendre le rôle de la vie dans le sol. Nous sommes également convaincus qu'elle soulignera le besoin d'améliorer la protection du sol et des diverses formes de vie dans celui-ci.



Janez Potočnik
Commissaire européen pour
l'environnement
2010 - 2014



Máire Geoghegan-Quinn
Commissaire européen pour
la recherche, l'innovation et la
science
2010 - 2014

AVANT-PROPOS

L'un des points forts du JRC est sa capacité à utiliser son expertise scientifique pour construire et développer des réseaux de collaboration avec des chercheurs dans les États-membres et la communauté scientifique internationale. Des initiatives comme cet atlas mobilisent la science pour mettre ensemble des personnes d'origines nationales et politiques diverses pour atteindre un objectif commun. En parallèle, le JRC joue un rôle crucial, quoique souvent sous-estimé, de communication de la science à la société.

L'implication du JRC dans le soutien de la stratégie thématique européenne sur le sol et le plan d'action sur la biodiversité est bien établie. Le centre européen des données sur le sol, sous la responsabilité de l'Institut de l'environnement et du développement durable (IES), fournit aux décideurs des informations pertinentes sur des problèmes affectant le sol. Améliorer notre connaissance de la vie dans le sol et des services écosystémiques qu'il fournit est particulièrement important dans notre objectif de nourrir la population mondiale et de comprendre les processus et les réponses au changement climatique. Je suis ravi de voir qu'à travers les efforts du JRC, l'information sur la biologie du sol devient disponible pour les décideurs politiques et le public en général.

C'est dans ce contexte que le Centre commun de recherche, en tant que corps de recherche de la Commission européenne, mène des recherches et collecte de l'information pour améliorer notre compréhension de la vie dans le sol afin d'évaluer le besoin (et l'efficacité) de politiques européennes de protection des ressources du sol et de la diversité impressionnante des organismes qui font du sol leur habitat.

J'espère que vous trouverez cet atlas à la fois éclairant et utile en tant que référence scientifique.



Dominique Ristori
Directeur-général,
Commission européenne
Centre commun de recherche (JRC)



Dr. Rachel Creamer
Ex-présidente du réseau
européen sur le sol

L'Union européenne s'est engagée à l'utilisation durable de son sol et à protéger la biodiversité du sol grâce à la mise en place de politiques scientifiquement fondées. L'Institut de l'environnement et du développement durable (IES) du Centre commun de recherche, en tant que centre européen de référence en sciences environnementales, mobilise sa compétence pour combler le manque de connaissances sur les processus biologiques qui se produisent sous terre. En servant de pont entre la communauté scientifique et les décideurs politiques, les membres de l'IES travaillent avec des experts de renommée mondiale pour identifier les recherches nécessaires à l'appui du développement de politiques de maintien et d'amélioration de la biodiversité du sol en Europe et au-delà.

Je suis ravie de voir que le résultat de cette collaboration soit un document saisissant, instructif et d'actualité.



Dr. Maria Betti
Directeur
L'Institut de l'environnement et du
développement durable du JRC
Commission européenne

La vie dans nos sols constitue une énigme que nous devons désormais résoudre. La biologie qui se trouve sous nos pieds est la force motrice de plusieurs cycles nutritifs globaux permettant à nos sociétés de prospérer.

Il y a plus d'un milliard d'organismes dans une cuillère à café de sol de prairie et plus de dix milles espèces de bactéries et de champignons. Ceci étant, il est incroyable que nous ayons si peu de connaissances concernant les formes de vie qui peuvent se trouver dans nos sols. Ou, ceci explique-t-il pourquoi nous avons si peu de connaissances ?

Comprendre le rôle et les besoins de ces organismes est essentiel pour la protection future et l'utilisation durable des sols. Jusqu'à aujourd'hui, peu d'informations sur la biodiversité de nos sols à l'échelle européenne avaient été rendues disponibles. La plupart des recherches sont menées à un niveau local ou au niveau d'un bassin versant, avec seulement quelques pays qui effectuent un suivi à l'échelle nationale de quelques espèces. Cet atlas constitue la première évaluation complète de la biodiversité des sols en Europe et est le fruit d'une collaboration pluridisciplinaire ambitieuse entre des scientifiques du monde entier.

Cet atlas sur la biodiversité du sol ouvre le fabuleux monde des écosystèmes sol non seulement aux scientifiques mais aussi à des non spécialistes et constitue un excellent guide sur les organismes qui s'y trouvent. Ce travail constituera un manuel nécessaire afin d'améliorer la prise de conscience des trésors qui se trouvent dans nos sols et du besoin de protéger cette ressource non renouvelable, souvent considérée comme acquise.

Je suis convaincue que cet atlas contribuera à placer la biodiversité du sol dans l'agenda politique comme le moteur premier des fonctions du sol reconnues dans la stratégie thématique de l'UE sur les sols.

J'aimerais féliciter les éditeurs et les auteurs de cet atlas pour ce travail de grande valeur.

TABLE DES MATIERES

PREMIERE SECTION

	Auteurs et Remerciements	3
	Préface et Avant-propos	5
	Chapitre 1 : Introduction	
	1,1 Etendue de l'Atlas	8
	1,2 Qu'est-ce que la biodiversité des sols?	9
	Chapitre 2 : Le milieu sol	
	2,1 Le sol en tant qu'habitat	10
	2,2 La structure et la vie du sol	12
	2,3 Les formes d'humus terrestre: pertinence écologique et classification	14
	2,4 La rhizosphère	16
	Chapitre 3 : Ecosystèmes et biomes	
	3,1 Les forêts	18
	3,2 Les tourbières	20
	3,3 Les prairies	22
	3,4 Les milieux tropicaux	24
	3,5 Les sols agricoles	26
	3,6 Les sols urbains	30
	3,7 La biodiversité du sol dans des environnements extrêmes	32
	Chapitre 4 : Les fonctions du sol	
	4,1 Comment la biodiversité du sol impacte-t-elle le fonctionnement de l'écosystème?	36
	4,2 Altération biologique	38
	4,3 Applications de la biodiversité du sol	40
	4,4 Biodiversité du sol et maladies des plantes	42
	4,5 Biodiversité du sol et biotechnologies	44
	4,6 Quelle est la valeur de la biodiversité du sol?	48
	Chapitre 5 : Menaces pesant sur la biodiversité du sol	
	5,1 Quelles sont les principales menaces sur la biodiversité du sol?	52
	Trois exemples de menaces sur la biodiversité du sol	
	5,1,1 Les effets des incendies sur la biodiversité du sol	56
	5,1,2 Les invasions biologiques et la biodiversité du sol	58
	5,1,3 Biodiversité du sol et changement global	60
	5,2 Carte des menaces potentielles sur la biodiversité du sol	62
	5,3 Cartes montrant les facteurs utilisés pour créer la 'carte des menaces potentielles sur la biodiversité du sol'	64
	Chapitre 6 : Distribution des organismes du sol en Europe	
	6,1 Cartes de distribution des groupes de faune du sol en Europe	66
	6,1,1 Carte de distribution : Tardigrades	66
	6,1,2 Carte de distribution : Rotifères	66
	6,1,3 Carte de distribution : Nématodes	67
	6,1,4 Carte de distribution : Collemboles	67
	6,1,5 Carte de distribution : Acariens	68
	6,1,6 Carte de distribution : Diploures	68
	6,1,7 Carte de distribution : Annélides	69
	6,1,8 Carte de distribution : Myriapodes	69

Chapitre 7 : Ecologie du sol

7,1	Les micrororganismes du sol	70
7,2	La faune du sol	72
7,3	Les stratégies de vie de la faune du sol	74
7,4	La diversité des microarthropodes du sol et les phénomènes de convergence évolutive	75

Chapitre 8 : Méthodologies

8,1	Comment mesure-t-on la diversité microbienne du sol?	76
8,2	Méthodes d'étude de la faune du sol	78
8,3	Surveillance de la biodiversité du sol	80

Chapitre 9 : Biodiversité des sols, politiques et éducation

9,1	Biodiversité des sols et Convention sur la Diversité Biologique	82
9,2	Biodiversité des sols dans l'Union européenne	84
9,3	Sensibiliser sur la biodiversité des sols	86

DEUXIEME SECTION : LES ORGANISMES DU SOL

I	Les procaryotes	90
II	Les cyanobactéries et les algues	92
III	Les champignons	94
IV	Les mycétozoaires	96
V	Les protozoaires	98
VI	Les tardigrades	100
VII	Les rotifères	101
VIII	Les nématodes	102
IX	Les collemboles	104
X	Les acariens	106
XI	Les enchytreides	108
XII	Autres invertébrés de la mésofaune du sol	110
XIII	Les vers de terre	112
XIV	Les myriapodes	114
XV	Les fourmis	116
XVI	Les termites	118
XVII	Les isopodes	120
XVIII	Les carabes	122
XIX	Autres macrofaunes du sol	124

Glossaire	126
-----------	-----

Le Centre commun de recherche (Joint Research Centre)	127
---	-----

Dans la même collection	128
-------------------------	-----

1,1 Etendue de l'Atlas

Le sol est l'un des supports fondamentaux de la vie sur terre. Les processus qui s'y déroulent, résultant pour la plupart d'activités biologiques, pilotent le fonctionnement de l'écosystème et aident ainsi à maintenir la vie sur terre (Fig. 1,1).

Le sol remplit de nombreuses fonctions et offre nombre de services écosystémiques allant de l'approvisionnement en nourriture que nous mangeons à la filtration et à l'épuration de l'eau que nous buvons. Il sert d'assise pour la construction, fournit des produits vitaux comme les antibiotiques, et constitue une archive de notre héritage culturel sous la forme de sites archéologiques.

La vie à l'intérieur du sol est cachée et de ce fait, souffre souvent d'être 'hors de notre vue et hors de nos préoccupations'. Cependant, cet atlas démontre que le sol est un habitat vital et vise à accroître la visibilité de la biodiversité du sol. Il vise aussi à éduquer aux rôles importants que joue le biotope du sol sur le pilotage de la vie sur la Terre.

Un autre objectif de cet atlas est de fonctionner comme un guide global, afin de permettre aux non-spécialistes d'accéder à l'information sur ce monde invisible. Pour mieux élucider les interactions complexes qui s'opèrent entre les organismes du sol, cet atlas est divisé en deux parties. La première a pour but de sensibiliser à l'environnement souterrain, à la biocénose du sol en général, aux fonctions dont il est le support, à la valeur importante qu'il recèle pour les activités humaines, ainsi que pour les cycles biogéochimiques à l'échelle globale. De plus, sont également abordés la rétroaction entre l'environnement qui structure les habitats dans lesquels vivent les organismes du sol, et les effets des organismes sur cet environnement, et sur l'espace de vie pour les organismes à proximité.

La seconde partie fonctionne comme une 'Encyclopédie de la biodiversité du sol'. Alors que les surprenants niveaux d'hétérogénéité de la vie dans les sols sont impossibles à présenter ici - en effet, la seule énumération de toutes les espèces de bactéries présentes dans le sol occuperait des centaines de pages - cette partie a pour but de donner une vue d'ensemble de ce à quoi ressemble la vie souterraine. En partant des organismes les plus petits, les bactéries, et en progressant à travers les groupes taxonomiques, à travers les champignons et les nématodes, jusqu'aux insectes tels que les fourmis et les coléoptères qui nous sont plus familiers. Cette partie donne une idée de l'étendue des différents types d'organismes qui vivent, la plupart du temps ignorés, sous nos pieds. Seuls les microorganismes et les invertébrés sont traités en profondeur par cet atlas. De nombreux vertébrés, comme par exemple les taupes et les blaireaux, vivent également dans le sol à des degrés divers. Cependant, ces groupes ne sont généralement pas aussi importants au regard du fonctionnement du sol ni des services écosystémiques fournis par le sol.

Cet atlas a été écrit en tant que contribution de la Commission européenne à l'Année internationale de la Biodiversité 2010. Pour cette raison, bien qu'il soit écrit d'un point de vue européen, il inclut la biodiversité au-delà des frontières de l'Europe. En même temps qu'il s'intéresse à la biodiversité des sols tropicaux et à celle que l'on rencontre dans les milieux extrêmes tels que les déserts chauds et froids, cet atlas reçoit aussi la contribution de la Convention sur la Diversité biologique qui s'intéresse aux étapes mises en œuvre pour accroître notre compréhension et aider à la protection de la biodiversité du sol à l'échelle globale.

Comment lire cet atlas

Cet atlas se limite clairement à donner une idée d'ensemble de la remarquable biodiversité que l'on trouve sous la surface du sol, des interactions complexes qui s'y produisent et des nombreux services et fonctions écosystémiques qui en découlent. Cet atlas est par conséquent destiné à être utilisé comme référence pour donner une solide introduction et fournir des informations sur un grand nombre de domaines de la biodiversité du sol, son étude et ses applications. Chaque partie a été écrite par différents experts, quelquefois individuellement et quelquefois en équipe. A travers l'étroite coordination exercée par la Direction Générale du Centre commun de recherche et la collaboration de celui-ci, des efforts ont été faits pour garder le style de l'atlas identique d'un bout à l'autre et le langage clair et facilement compréhensible. Cependant, certains des sujets sont plus théoriques et abstraits que d'autres, et malgré le soin apporté à garder un langage facilement accessible, certains termes peuvent être nouveaux pour le lecteur. Pour cette raison un glossaire général est fourni à la fin de cet atlas. De plus, là où le sujet est complexe et abstrait, des efforts ont été faits pour inclure des analogies simples ou des explications dans des encarts supplémentaires.

En outre cet atlas étant destiné à être une référence utile en même temps qu'un guide de la vie sous terre, il est important que chaque partie fonctionne indépendamment de toutes les autres, pour rendre l'information aisément accessible. Pour cette raison, il est inévitable que des redondances existent entre les différentes parties, avec certaines données importantes exposées plus d'une fois. Cela signifie que l'information appropriée se trouve dans chaque partie, sans qu'il soit nécessaire d'aller chercher avant ou après les différents tableaux, faits et schémas.

La Direction Générale de l'Environnement a également produit un rapport intitulé « Biodiversité des sols : fonctions, menaces et outils pour les décideurs », à l'intention de quiconque serait intéressé par la lecture sur la biodiversité des sols dans une approche plus politique. Plus d'information ainsi que le rapport peuvent être trouvés à :

<http://ec.europa.eu/environment/soil/biodiversity.htm>

Fig. 1,1 : Une sélection d'images montrant les sols dans différents écosystèmes allant de la forêt aux terres agricoles en passant par les prairies et les tourbières.



1,2 Qu'est-ce que la biodiversité des sols?

Le Millenium Ecosystem Assessment définit la biodiversité comme : « ..la diversité parmi les organismes vivants dans des écosystèmes terrestres, marins, et autres milieux aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie. Elle inclut la diversité à l'intérieur des espèces et entre celles-ci ainsi que la diversité des écosystèmes. » En ce qui concerne cet atlas, nous parlerons de la biodiversité en terme de diversité des organismes vivant dans le sol.

« Biota des sols » est un terme de même sens que biodiversité des sols, mais il est plus spécifique et se réfère à la communauté complète à l'intérieur d'un système sol donné. Par exemple il est possible de dire que le biota du sol d'une prairie est généralement plus diversifié que celui d'un système arable, ou que les sols des prairies ont généralement un niveau plus élevé de biodiversité des sols que ceux des terres arables. Le sens est le même dans les deux cas.

Le système sol est extrêmement complexe et varie grandement à la fois dans l'espace et dans le temps. Le sol lui-même est constitué d'une partie « minérale » contenant essentiellement de la silice et un mélange matière organique » contenant une « matière organique » contenant une grande variété de composés organiques différents, et d'un large éventail d'organismes différents, mais aussi d'eau, dans tous les sols à l'exception des plus secs.

Le sol peut présenter une grande variété de textures ; cela signifie qu'il contient des proportions différentes de sable, limon et argile. Il peut contenir des zones relativement sèches jusqu'à des micropores qui sont presque toujours remplis d'eau sauf dans les périodes d'extrême sécheresse. La teneur en matière organique varie à la fois avec la profondeur (généralement décroissant avec la profondeur) et dans l'espace.

Ce haut niveau d'hétérogénéité signifie que le sol abrite un nombre extrêmement grand de niches écologiques qui sont à l'origine d'un éventail stupéfiant de biodiversité (Fig. 1,2). En utilisant une approche taxonomique pour mesurer la biodiversité, on dit souvent que plus de la moitié des 10 millions d'espèces de plantes, d'animaux et d'insectes estimés dans le monde vivent dans les forêts tropicales. Cependant, quand cette approche est appliquée au sol, le niveau de diversité est souvent de l'ordre de centaines de milliers voire de millions d'espèces vivant dans une simple poignée de sol!

Fig. 1,2 : Ces schémas simplifiés visent à donner une idée de la distribution verticale des organismes dans un profil de sol. C'est à l'évidence une extrême simplification car, en fait, les microorganismes tels que les bactéries (c) et les protozoaires (e) sont répartis sur la totalité du profil de sol avec cependant, la biomasse la plus forte trouvée à proximité de la surface qui est plus riche en matière organique. Les deux collemboles sont aptes à vivre à différentes profondeurs dans le sol. Les espèces montrées en (a) sont plus adaptées à la vie en surface ou près de celle-ci et les espèces montrées en (b) sont plus adaptées à la vie à des profondeurs plus importantes. Ces différences sont développées plus en détail dans la Section IX. Les vers de terre se trouvent aussi en plus grand nombre près de la surface mais se rencontrent aussi à des profondeurs de 1 mètre ou davantage et constituent trois groupes qui sont détaillés dans la Section XIII. Les champignons se trouvent aussi sur toute la profondeur du profil de sol mais sont particulièrement abondants près de la surface où on trouve les plus fortes teneurs en matières organiques ainsi que de nombreuses racines de plantes avec lesquelles ils peuvent établir des relations symbiotiques (f). Ce schéma ne montre qu'un tout petit échantillon d'organismes. Beaucoup d'autres groupes d'organismes ont le sol pour habitat comme cet atlas le montrera clairement. (JRC)



Les organismes du sol

Comme il a été établi précédemment, l'environnement sol est l'habitat d'une incroyable diversité d'organismes. De plus, ces organismes sont présents à des niveaux d'abondance étonnamment élevés. Le niveau d'abondance et de diversité varie d'un sol à l'autre, en fonction de facteurs tels que la teneur en matière organique, la texture du sol, le pH et les pratiques de gestion du sol. Le nombre approximatif et la diversité des organismes regroupés selon la taille, typiquement trouvés dans un mètre carré de sol d'une prairie tempérée sont présentés ci-dessous.

De la même manière que les groupes présentés ci-dessous dans le tableau 1,1, certains biologistes des sols font la distinction entre les trois groupes à partir de la taille réelle des individus ce qui reflète davantage une mesure de la capacité des différents organismes à circuler dans les pores du sol de différentes tailles. Toutefois, les limites de taille restent les mêmes en utilisant cette technique et il y a un consensus général pour décider quel organisme se classe dans quelle catégorie.

En biologie, un organisme est n'importe quel système vivant comme un animal, une plante, un champignon ou un micro-organisme. Aussi simples soient-ils, tous les organismes sont capables de répondre à des stimuli, de se reproduire, de croître et de se développer comme un tout cohérent.

Un organisme peut aussi bien être unicellulaire (une seule cellule) ou composé de plusieurs milliards de cellules regroupées en tissus spécialisés et en organes (comme chez les humains). Le terme multicellulaire désigne tout organisme constitué de plus d'une cellule.

Tableau 1,1 : Le biota du sol peut être divisé en trois groupes.



Fig. 1,3 : Un schéma montrant, à l'échelle (grossissement d'environ 80), la moyenne relative des tailles de différents microorganismes du sol comparé à l'épaisseur d'un cheveu humain moyen. (JRC)

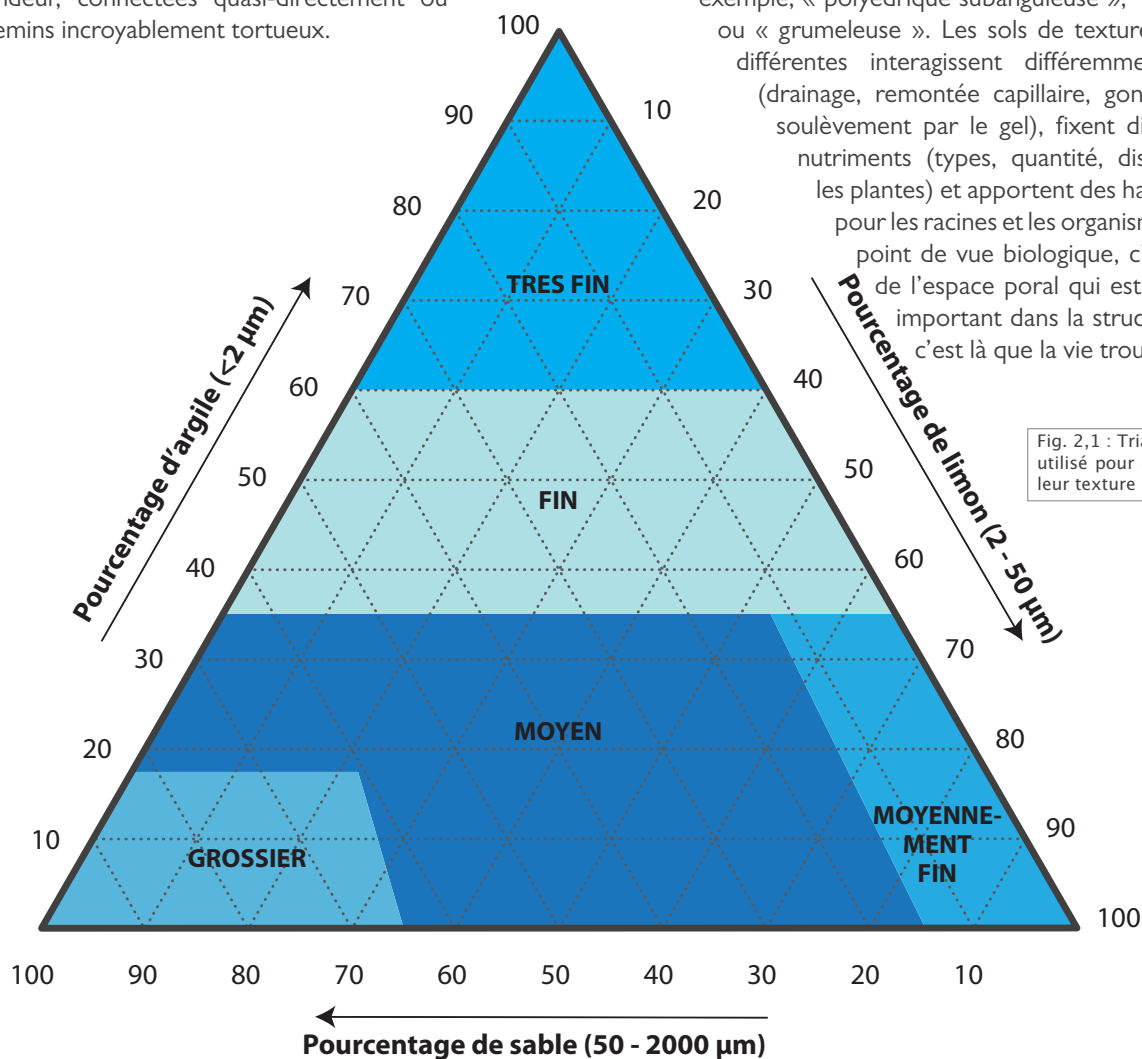
2,1 Le sol en tant qu'habitat

Pour quelqu'un qui marcherait en surface, le sol peut apparaître comme une masse inerte. Pourtant, le sol est en fait un système incroyablement dynamique et hétérogène, plein de pores remplis d'eau et d'air mais aussi de nombreux organismes de multiples formes, tailles et habitats. Le réseau de pores du sol est une structure immensément compliquée faite de galeries pouvant s'enfoncer sur des mètres en profondeur, connectées quasi-directement ou en chemins incroyablement tortueux.

Les proportions variables des composants de la fraction minérale – sable, limon et argile – donnent aux sols leurs différentes textures, permettant une classification texturale allant de grossière à très fine (Fig. 2,1). La structure du sol représente la combinaison et l'arrangement des particules élémentaires du sol, c'est-à-dire les fractions minérales et organiques, en unités secondaires (agrégats) de diverses formes et tailles. Par exemple, « polyédrique subanguleuse », « prismatique » ou « grumeleuse ». Les sols de textures et structures différentes interagissent différemment avec l'eau (drainage, remontée capillaire, gonflement retrait, soulèvement par le gel), fixent différemment les nutriments (types, quantité, disponibilité pour les plantes) et apportent des habitats différents pour les racines et les organismes du sol. D'un point de vue biologique, c'est la structure de l'espace poral qui est l'aspect le plus important dans la structure du sol, car c'est là que la vie trouve son habitat.

L'encart ci-dessous montre qu'il y a beaucoup d'espaces utilisables par les organismes, particulièrement les microorganismes. L'espace poral peut représenter presque 50% du volume du sol, cependant beaucoup de pores sont trop petits pour laisser entrer de nombreux organismes, avec les conséquences potentielles évoquées plus loin. Il a été prouvé que la surface de l'espace poral peut dépasser 24 000 m² pour seulement 1g d'un sol argileux et que cette surface diminue avec des proportions croissantes de limon et de sable. Bien qu'une grande partie de cet espace soit confinée dans des micropores qui sont trop petits pour être accessibles aux bactéries, cela montre qu'à l'échelle des microorganismes, il y a énormément d'espaces pouvant leur servir d'habitat. C'est la raison pour laquelle une relativement petite quantité de sol peut héberger une vie si abondante et variée.

Le sol est considéré comme un habitat semi-aquatique pour la majorité des organismes y vivant, et notamment les microorganismes qui ont besoin d'eau pour vivre et se déplacer. Quand un sol est saturé, tous ses pores sont remplis d'eau. Deux ou trois jours après l'humectation, quand le drainage libre s'arrête, la plupart des pores contiennent encore de l'eau. Le sol est dit à la capacité au champ. La capacité au champ est caractérisée par une succion nécessaire pour extraire l'eau du sol. A mesure que le sol sèche, il faut une succion de plus en plus forte pour retirer l'eau du sol. L'eau draine d'abord par les plus gros pores car les forces qui la retiennent sont plus faibles. Elle s'échappe ensuite par les pores intermédiaires. Les pores fins sont les derniers à perdre leur eau du fait qu'à cette micro-échelle, les forces électrostatiques entre l'eau et les particules solides sont relativement puissantes. L'eau peut être si étroitement liée aux micropores que les plantes sont alors incapables de 'pomper' assez fort pour retirer l'eau du sol. Quand la seule eau qui reste se trouve dans ces micropores, la teneur en eau du sol atteint ou dépasse le 'point de flétrissement permanent', avec une succion supérieure à -15 bars nécessaire pour extraire l'eau des pores. L'humidité est inaccessible aux plantes, c'est pourquoi elles flétrissent.



Le sol à différentes échelles

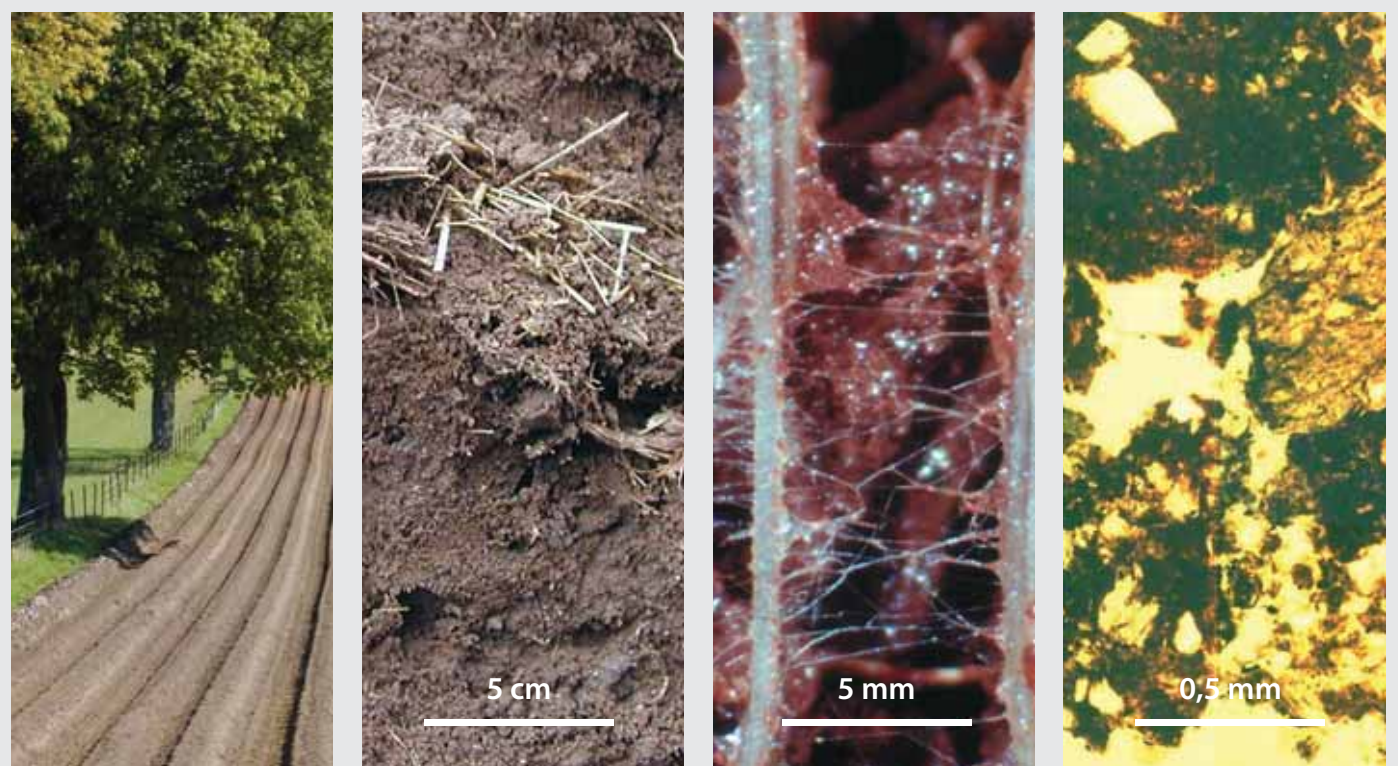
La vie dans le sol existe principalement à des échelles qui sont étrangères à la plupart d'entre nous. Les deux premières images à droite sont aux échelles auxquelles nous sommes habitués de voir le sol. Le sol est perçu comme une surface plane, en deux dimensions. Cependant, celui qui a déjà eu l'occasion de creuser dans le sol est aussi familier du sol à une échelle où les agrégats de sol et le mélange de matières organiques apparaissent clairement visibles. Il est alors possible de voir les premiers signes de la structure porale.

Augmenter un peu plus le grossissement nous amène à l'échelle illustrée par la troisième image sur la droite. On peut y voir des racines fines en association symbiotique avec des champignons mycorhiziens. La quantité de vide commence à apparaître à cette échelle.

La quatrième image montre une lame mince de sol. Le sol a été coulé dans de la résine, ce qui permet de le couper en tranches très fines. Quand on éclaire par dessous, les vides des pores entre les agrégats apparaissent clairement (en jaune).

A cette échelle, il devient évident qu'une part importante du sol est en fait du vide, contenant soit de l'air soit de l'eau selon l'état d'humidité du sol. La proportion de l'espace poral entre les particules d'un sol donné dépend de plusieurs facteurs. L'un des principaux est la texture du sol, par exemple, dans un sol à texture fine, l'espace poral peut représenter presque la moitié de son volume total, alors qu'un sol à texture moyenne peut avoir un espace poral plus proche de 40% du volume total.

La structure du sol est aussi un facteur important dans la proportion de vides dans le sol, ceux tassés ayant un espace poral réduit comparés aux sols non compactés, par exemple.



Toutes photos. (KR)

Les organismes du sol, spécialement les microorganismes, ne sont pas aussi contraints que les plantes par l'eau des micropores, car ils se déplacent dans le film d'eau plutôt qu'ils n'essaient de l'extraire pour l'utiliser ailleurs comme le font les plantes. Le fait que l'eau peut être étroitement liée dans les micropores signifie que cette eau est accessible aux microorganismes du sol la plupart du temps, sauf pendant des épisodes d'extrême sécheresse.

Les différents organismes ont différentes méthodes pour faire face à l'extrême sécheresse, toutes impliquant des formes de résistance avec un métabolisme ralenti ou nul. Les organismes peuvent paraître morts, jusqu'à ce que l'eau redevienne disponible et qu'ils « reviennent à la vie ». Il y a d'importants mécanismes de rétroaction entre le système et les organismes qu'il abrite. La plupart des formes de vie dans le sol se limitent à l'espace 3D des pores qui composent leur habitat. Cela signifie que les organismes doivent être capables de passer par les trous présents pour pouvoir se déplacer dans le réseau de pores. La figure 2,2 montre des amibes à coque logées dans l'espace poral du sol et la figure 2,3 une amibe passant à travers un pore étroit à la recherche de bactéries à brouter. Les amibes sont à leur tour consommées par d'autres organismes tels que les nématodes. Cependant, des créatures de cette taille sont incapables de vraiment déplacer les particules de sol et doivent donc vivre dans l'espace poral tel qu'il est. La figure 2,5 montre un nématode se courbant dans l'espace poral à trois dimensions. Les nématodes sont considérablement plus gros que les amibes et sont par conséquent moins aptes à changer leur forme pour traverser les pores étroits. Les amibes peuvent donc accéder à des régions du réseau poral que les nématodes ne peuvent pas atteindre et ainsi se réfugier pour éviter de se faire manger.

Comme il a été mentionné précédemment, le sol est un système hautement dynamique. Le système poral est en effet constamment modifié par le gonflement et la rétractation lors des alternances humectation/dessiccation mais aussi gel/dégel. Cela signifie que des sections qui étaient auparavant déconnectées peuvent se connecter quand de nouvelles fissures s'ouvrent et que des régions connectées peuvent être séparées quand des pores se referment. Un autre effet de la vie sur l'architecture du système sol est la stabilisation des agrégats dans le système poral. Ceci est dû à l'excrétion de composés qui agissent en collant les agrégats ensemble, en les liant physiquement entre eux ou en les reliant simplement, comme dans le cas des hyphes des champignons (Fig. 2,4). Ces effets de stabilisation ont des impacts bénéfiques car ils peuvent réduire l'érosion des sols.



Fig. 2,2 : Amibes à coque logées dans l'espace poral d'un sol (KR).

Les plus gros organismes, comme les vers de terre, sont capables de déplacer les particules de sol et de créer leurs propres espaces dans le réseau de pores par un phénomène nommé bioturbation. Ces pores créés par des êtres vivants sont appelés « biopores ». Ceux-ci sont relativement gros comparés aux autres pores du sol. Ils créent ainsi des zones d'écoulement préférentiel de l'eau, accélérant l'infiltration vers la profondeur du sol et réduisant le ruissellement après une pluie. Les grandes modifications causées par les vers de terre – la production de biopores mais aussi les déplacements dans le plan vertical – ont justifié leur titre d'« ingénieurs de l'écosystème », car ils sont capables d'« aménager » leur environnement.

Les biopores sont aussi créés par d'autres organismes dans le sol. Beaucoup de biopores sont faits par des racines qui ont suffisamment de pouvoir pénétrant pour pousser les agrégats. Quand la plante meurt et que la racine se décompose, le biopore qui avait été produit reste et joue le rôle de zone d'écoulement préférentiel pour l'eau et permet aussi le déplacement des autres organismes.

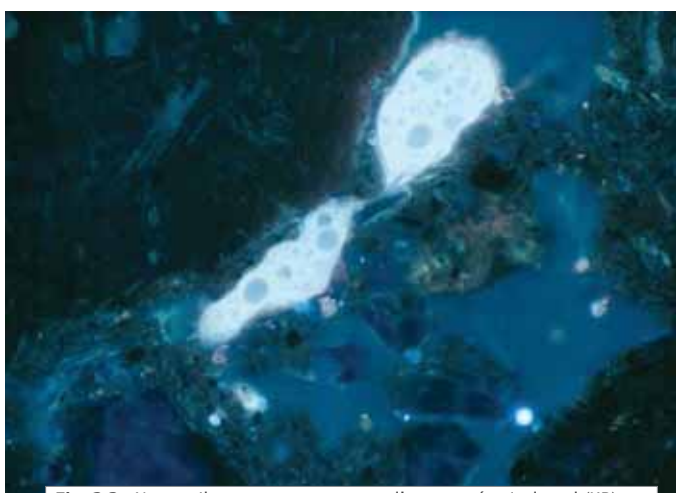


Fig. 2,3 : Une amibe passant au travers d'un pore étroit du sol (KR).



Fig. 2,4 : Hyphes de champignons emmêlés faisant un pont entre deux agrégats de sol (KR)



Fig. 2,5 : Un nématode se courbant dans l'espace poral d'un sol (KR)

2,2 La structure et la vie du sol

La structure du sol est définie soit comme « la forme, la taille et l'arrangement spatial des particules individuelles ou des amas de particules (agrégats), soit comme « la combinaison de différents types de pores avec les particules solides (agrégats) ». La structure a été généralement définie de la première façon et mesurée en terme de caractéristiques des agrégats. Il a été montré que les changements dans la structure des sols affectent la croissance végétale. C'est en fait la forme, la distribution de tailles et l'arrangement des pores qui affectent nombre des processus les plus importants influençant la croissance et le développement des racines des plantes. Les propriétés des réseaux de pores influencent le stockage et les flux de l'eau et des gaz, le transport des solutés, mais aussi permettent l'habitat physique pour les êtres vivants comme cela a été expliqué précédemment (Section 2,1). Pour cette raison, la mesure de l'espace poral est de plus en plus utilisée pour caractériser la structure du sol.

La qualité structurale du sol dépend fortement de sa teneur en matière organique. Les techniques micromorphologiques peuvent apporter des informations utiles concernant les interactions entre la matière organique et la structure du sol par l'examen microscopique de sections fines de sol. La figure 2,6 montre l'accumulation de matière organique distribuée sous forme de revêtements le long des parois de pores allongés. Ces revêtements sur les parois des pores peuvent isoler efficacement les pores de la matrice adjacente, donc stabiliser les pores contre les forces destructrices de l'eau et ainsi assurer leur fonctionnalité. Ces conditions favorables sur la structure du sol ne sont pas permanentes. En effet, quand la matière organique est entièrement décomposée et minéralisée, elle perd sa qualité de ciment, ce qui provoque l'effondrement des parois des pores et leur fermeture. C'est généralement la première étape de dégradation de la structure des sols.

Ces observations indiquent l'existence possible de corrélations entre la porosité et certaines propriétés chimiques et biochimiques du sol. Une corrélation a par exemple été trouvée entre l'activité d'enzymes du sol et les tailles de pores de 30 à 200 µm de diamètre équivalent, suggérant que les plus gros pores sont le siège de réactions biochimiques accentuées, probablement parce- qu'ils hébergent un plus grand nombre d'organismes. Cette relation a aussi été vérifiée pour les sols recevant du compost.

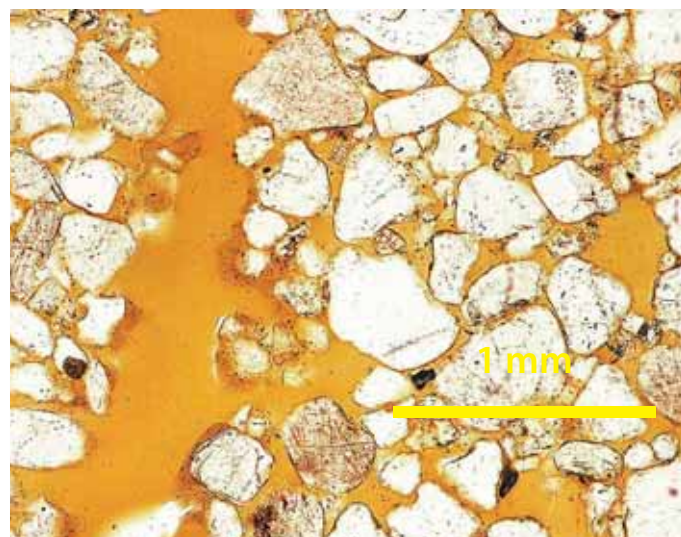


Fig. 2,6 : Macrophotographie d'une section fine de sol orientée verticalement. Des matières organiques sont clairement visibles sous la forme de revêtements sur les parois des pores. Les pores apparaissent en jaune. (EAF)

Un exemple de bonne continuité entre les pores est illustré dans la figure 2,7 qui représente une structure polyédrique subanguleuse. Les agrégats sont séparés par de longs pores continus (pores planaires), ils sont de différentes tailles et peuvent être eux-mêmes plutôt poreux à l'intérieur. D'un point de vue agronomique, c'est le meilleur type de structure car la continuité des pores allongés permet une bonne circulation de l'eau et favorise la croissance des racines. De plus, c'est une structure plutôt stable. L'analyse de l'arrangement des pores permet donc la caractérisation et la prédiction des flux dans le sol. Dans cette image, en plus de la continuité des pores, des restes de racines et l'accumulation de substances organiques (couleur noire) peuvent être remarqués comme résultats de l'activité biologique.

Les relations entre la porosité du sol et l'activité biologique sont clairement mises en évidence dans la figure 2,8 où des accumulations de substances organiques sont visibles dans les espaces des pores. Un examen plus poussé de ces matières (Fig. 2,9) révèle la présence de pelotes fécales de petits insectes et acariens.

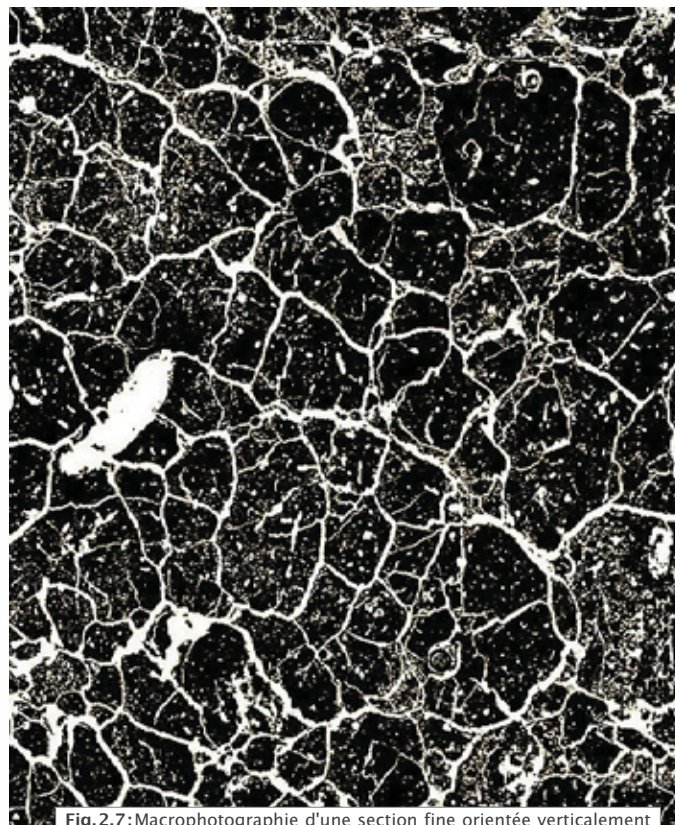


Fig. 2,7 : Macrophotographie d'une section fine orientée verticalement montrant un exemple de structure polyédrique subanguleuse. Les zones blanches sont les pores. Longueur du cadre : 35 cm (EAF)



Fig. 2,8 : Macrophotographie d'une section fine orientée verticalement. Les zones blanches représentent les pores. Dans l'espace d'un même pore, des fragments de restes de racines et de petits matériaux organiques sont visibles. Longueur du cadre : 32 cm (EAF)

La figure 2,10 montre un exemple de pores formés par l'activité de la faune du sol. Dans ce cas, on peut observer une galerie et une chambre formés par des vers de terre.

La figure 2,11 (page suivante) représente des conditions opposées à celles de la figure 2,7. Le matériau du sol est très compact, sans agrégats séparés visibles. La porosité est très faible et composée par des petits pores isolés dans la matrice du sol. Ce type de structure représente un mauvais habitat à la fois pour le développement des plantes et pour les organismes du sol en général. Ce type de structure est commun dans les sols dégradés pauvres en matière organique.

L'impact des organismes sur la structure du sol peut être observé à l'échelle du terrain, à l'œil nu, spécialement quand on apprécie l'impact des grands animaux (c'est-à-dire la macrofaune) comme les vers de terre. En fait, le potentiel des vers de terre dans l'amélioration de l'agrégation et la porosité du sol avait été observé il y a longtemps par Gilbert White en 1777 et Charles Darwin en 1837. Ils ont reconnu que les vers de terre favorisent la croissance végétale en mélangeant intimement matières organiques et minérales, ce qui favorise la rétention de l'eau et la libération de nutriments et fournit un milieu approprié pour la prolifération des racines.



Fig. 2,9 : Microphotographie montrant des pelotes fécales de petits insectes et de mites. Les zones blanches représentent les pores. Longueur du cadre : 33 mm (EAF)



Fig. 2,10 : Macrophotographie d'une section fine orientée verticalement montrant une galerie et une chambre formée par la faune du sol (EAF)

Les pores des sols: ▶

Un pore est un espace dans le sol résultant de l'arrangement des particules individuelles du sol. L'espace peut être totalement ou partiellement rempli par de l'air ou de l'eau. Généralement, trois types de pores sont reconnus. Le type et le nombre de pores affectent directement les propriétés du sol.

- Micropores (< 2µm). L'eau contenue dans les micropores est généralement trop fortement liée aux surfaces d'argiles pour être utilisée par les plantes. Cependant, l'eau des micropores est importante pour créer des conditions humides anaérobies qui sont favorables à certains types de microbes.
- Mésopores (2 µm – 50 µm). Quand le sol est considéré comme saturé après une pluie prolongée, cela signifie que tous les mésopores sont pleins d'eau. Les mésopores sont importants dans un contexte agricole car ils stockent l'eau utilisable par les plantes.
- Macropores (>50 µm). Les macropores peuvent être causés par la fissuration du sol, des trous entre les agrégats du sol, des racines ou des organismes fousseurs. Les macropores jouent un rôle important dans les mouvements d'eau rapides dans le sol.

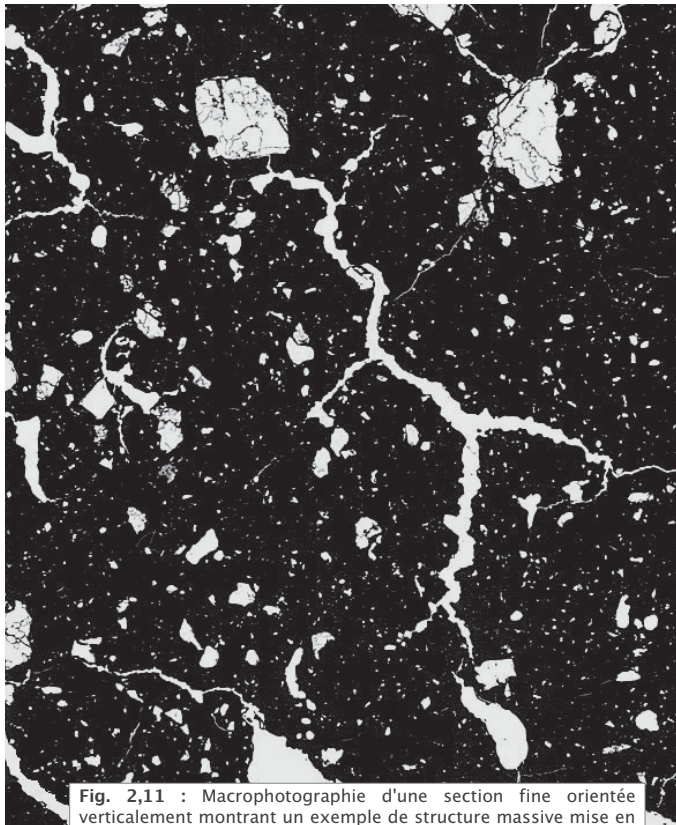


Fig. 2,11 : Macrophotographie d'une section fine orientée verticalement montrant un exemple de structure massive mise en évidence par le relatif manque d'espace poral et de connectivité entre les pores. Les zones blanches représentent les pores. Longueur du cadre : 35 cm (EAF)

Ils ont aussi reconnu que les vers qui creusent des tunnels en profondeur modifient la circulation de l'eau dans le sol et favorisent son drainage. La faune du sol, telle que les vers de terre, améliore la porosité en creusant des galeries dans le substrat ou en ingérant et en excréant le sol sous forme de turricules. Les vers de terres doivent ingérer et excréter de grandes quantités de sol à cause de leur faible rendement d'assimilation des nutriments du sol. Leurs actions entraînent la formation de gros pores et de turricules (Fig. 2,12).

Les gros pores sont habituellement sous la forme de galeries tubulaires (aussi connues sous le nom de galeries). Toutefois, pendant l'été et l'hiver, certains vers de terre réduisent leur activité (car le sol est trop sec) et passent une phase quiescente (inactive) dans de petites chambres. Cela mène au développement de pores arrondis correspondant aux chambres d'estivation (voir Section XIII).

L'espace des tunnels peut représenter 5% du volume des pores du sol et peut avoir de forts impacts sur l'infiltration de l'eau et des gaz. La forme et l'orientation des réseaux de galeries est très dépendante du groupe écologique des vers de terre (voir Section XIII). Par exemple, les espèces de vers anéciques construisent et vivent dans des galeries verticales (ou quasi verticales) qui sont connectées à la surface et peuvent s'étendre sur 2 à 3 m en profondeur (suivant la profondeur du sol lui-même), ou plus couramment sur 60 à 90 cm. Ces tunnels peuvent persister longtemps après la mort de leurs occupants et peuvent former un conduit majeur pour le drainage du sol, particulièrement en cas de pluies fortes. Les galeries aident ainsi à minimiser le ruissellement de surface et l'érosion associée. Ces tunnels peuvent aussi représenter un passage préférentiel pour les racines qui y trouvent du carbone et de l'azote sur les parois (Fig. 2,14). Les espèces endogées ont un système de galeries temporaires en perpétuelle évolution, orientées horizontalement ou subhorizontalement et rebouchées par les turricules (contrairement aux anéciques qui excrètent généralement leurs turricules à la surface du sol). Ces galeries horizontales dans les



Fig. 2,12 : Structure du sol et porosité créées par la faune du sol (BS)

premiers centimètres au dessus du sol augmentent la porosité générale et le drainage. Le nombre de tunnels peut varier de 100 à 1400 par m² suivant le type de sol et son mode d'occupation (prairie ou culture céréalière). Cependant, de manière surprenante peut-être, il a été démontré qu'il n'y a pas de lien entre le nombre de tunnels et celui des vers de terre. Par exemple, pour une surface cultivée (ex : culture de maïs) où le nombre de vers est faible (20 individus par m²), le nombre de galeries peut être équivalent à celui d'une prairie, malgré un plus grand nombre de vers (300 individus par m²). Cela est dû à l'intense activité fousseuse des quelques vers qui sont présents dans les sols cultivés.

A propos des turricules des vers de terre, elles peuvent être déposées en surface et entraîner une structure grumeleuse qui augmente la capacité de rétention en eau (Fig. 2,13). Les turricules qui sont déposées en surface peuvent s'associer à des résidus de matières organiques et former des « tertres » (Fig. 2,15). Ces tertres peuvent augmenter la rugosité de la surface du sol mais pourraient aussi accroître la résistance à l'altération et diminuer l'érosion du sol. La production de turricules peut être très importante : par exemple, en climat tempéré, la production annuelle de turricules à la surface du sol peut atteindre 30 tonnes par hectare sous prairie, et 240 t/ha quand les turricules dans le sol sont aussi inclus. Cette action, sur une échelle de 5 ans peut mener à la formation d'une couche de sol superficielle de 5 à 25 cm d'épaisseur ! En contexte tempéré, l'effet positif des vers de terre sur la structure du sol a été largement démontré, mais en contexte tropical où la production de turricules peut atteindre 500 t/ha/an, certaines études ont montré que des vers de terre de l'espèce *Millsonia anomala* peuvent en fait avoir un effet compactant sur la structure du sol.

Parce que les vers de terres modifient physiquement, chimiquement et microbiologiquement leur environnement, ils sont qualifiés d'« ingénieurs de l'écosystème », comme le sont les fourmis et termites qui creusent elles aussi un réseau de galeries et influencent fortement la structure du sol par la création de monticules et des termitières. En outre, d'autres groupes faunistiques agissent sur la structure du sol, comme les larves d'insectes, les cloportes (isopodes) et escargots (gastéropodes) par exemple, mais aussi les microorganismes, dans une moindre mesure. Néanmoins, l'impact de la faune du sol et des racines des végétaux sur la structure du sol est principalement observé dans les 30 premiers centimètres du sol et donne des agrégats de formes arrondies alors que l'impact physique (climatique ou anthropique comme le labour) a tendance à donner des formes anguleuses.

La gestion agricole influence fortement la structure du sol. Ainsi, une mise en culture intensive prolongée peut être associée à un endommagement de la structure du sol. Les systèmes de production agricole conventionnels ont occasionné une érosion et des dégradations importantes du sol. Il est nécessaire de contrôler et de combattre de telles dégradations pour maintenir et augmenter la durabilité de l'agriculture. Les systèmes de gestion agricole peuvent jouer un rôle important dans la prévention des dégradations du sol, à condition que des pratiques appropriées soient adoptées. Des expérimentations de terrain de longue durée sur différents types de sol ont montré que les systèmes de labour alternatif, comme le labour minimum, le sous-solage, etc. augmentent la qualité structurale du sol. A l'opposé, le labour conventionnel continu entraîne une réduction de la teneur en matière organique et une baisse associée de la stabilité des agrégats accentuant la formation de croûtes de surface avec une hausse des risques de ruissellement et d'érosion.



Fig. 2,13 : Structure grumeleuse causée par les turricules de vers de terre à la surface d'un sol sableux. (MMK)

Une autre conséquence de l'intensification des systèmes agricoles est l'augmentation du tassement du sol qui est un facteur important de dégradation environnementale. Le tassement est causé par la combinaison de forces naturelles qui agissent généralement en interne et de forces d'origine anthropique liées aux conséquences des pratiques de gestion du sol. Les dernières forces sont principalement engendrées par les passages de roues de véhicules et par les instruments de labour. Ces dernières décennies, les tendances en machinisme agricole ont promu les engins de plus grande taille et poids. Par conséquent, le tassement du sol est devenu l'un des aspects les plus importants de la dégradation des sols et les questions d'adaptation des pneus, de la pression de gonflage, etc. capable de réduire le tassement sont loin d'être résolues. Il est donc fondamental d'évaluer et de contrôler l'impact de la gestion agricole et de lutter contre les dégradations causées par le tassement du sol pour maintenir et améliorer la durabilité de l'agriculture.



Fig. 2,14 : Racine de plante poussant préférentiellement dans un tunnel de vers de terre. (CP)



Fig. 2,15 : Tertres de vers de terre montrés en gros plan (dessus) et répartis sur la surface du sol (bas) (OC)

Les impacts de l'amélioration de la structure du sol:

Les bienfaits de l'amélioration de la structure du sol sur la croissance des plantes comprennent :

- La réduction du risque d'érosion grâce à l'augmentation de la cohésion des agrégats et à la diminution du ruissellement de surface.
- L'amélioration de la pénétration des racines, ainsi que de l'accès à l'humidité et aux nutriments du sol.
- L'amélioration de la levée des semis grâce à la réduction de la formation de croûtes de surface
- L'amélioration de l'infiltration, de la rétention et la disponibilité de l'eau, grâce à l'amélioration de la porosité.

2,3 Les formes d'humus terrestre : pertinence écologique et classification

L'humus est constitué de matière organique partiellement décomposée dans le sol, généralement sur ou proche de la surface. Il a été reconnu depuis longtemps comme le siège de la plupart des processus biologiques et physico-chimiques essentiels au développement du sol et au fonctionnement des écosystèmes terrestres. Ce concept s'applique à toute sorte de sols dont la partie supérieure, aussi connue sous le nom de sol superficiel, n'a pas été constamment perturbée par l'action de l'homme (c'est-à-dire tous les sols non labourés). A la fin du 19ème siècle, un scientifique du nom de Müller a mis en avant une analyse multidisciplinaire des formes d'humus, empruntant à la pédologie, la sylviculture, la biologie, la géologie et à la climatologie. Plus d'un demi-siècle plus tard, cette classification fut établie et étendue par Kubliëna qui a classé les sols européens sur la base des interactions entre sol, animaux et végétation comme forces motrices du développement du sol dans un contexte géologique et climatique local. Cependant, le concept des formes d'humus comme moteur de processus majeurs façonnant et stabilisant les écosystèmes est apparu récemment seulement. Il a souligné le besoin d'une appréciation meilleure et plus universelle des caractéristiques diagnostiques des divers types de formes d'humus.

Trois différentes formes d'humus : Mull, Moder, Mor (Fig. 2,16) peuvent être vues comme le résultat de trois « stratégies » d'écosystèmes terrestres.

- Le Mull est caractérisé par un mélange intense entre matière organique et minérale, résultat de l'activité des vers de terre. Cela engendre un horizon organo-minéral friable et riche en nutriments.
- Le Moder est caractérisé par une transformation moins rapide de la litière par les animaux et les champignons y vivant, résultant en une accumulation d'humus sur et près de la surface.
- Le Mor est caractérisé par la transformation lente et l'accumulation de débris non décomposés. Il se distingue clairement par la transition nette entre l'humus et les matières minérales du sol.

Le Mull, suivi du Moder et du Mor correspondent à une échelle décroissante de disponibilité des nutriments et à des conditions de plus en plus froides, entraînant une biodiversité et une activité décroissante de Mull à Mor. Les animaux, microbes et plantes sont impliqués dans des relations de rétroaction positives (forces constructrices) ou négatives (forces stabilisatrices) dont la plupart ont lieu dans le profil d'humus. Par exemple, pour un mull forestier, si le matériau parental est riche en minéraux facilement altérables et que le climat est mésique (c'est-à-dire ni trop froid, ni trop sec), alors la croissance des plantes est rapide. La qualité et la productivité du site sont alors dites hautes, permettant aux plantes les plus exigeantes de pousser (à savoir les plantes à floraison annuelle, avec un feuillage riche en nutriments et pauvre en lignine). La litière (c'est-à-dire les matériaux morts des arbres et de la végétation forestière) est à son tour riche en nutriments et stimule les organismes qui sont capables d'utiliser rapidement les nutriments disponibles, tels que les bactéries mais aussi les animaux comme les vers de terre. Leur activité contribue alors à favoriser la croissance des arbres et d'une végétation diversifiée, typique des forêts stratifiées.

La même interaction entre géologie locale, climat et biologie explique pourquoi le Mor, à l'opposé, est plus pauvre en espèces microbiennes, végétales et animales et caractérise les écosystèmes moins productifs et plus conservatifs. En d'autres termes, l'humus Mull peut être considéré comme « dépensier » (la cigale dans la fable de La Fontaine) et le Mor comme « économe » (la fourmi dans la fable de La Fontaine), mais chacun d'eux étant le mode d'utilisation le plus efficace des ressources dans un contexte géologique et climatique donné. Cela montre la valeur indicatrice des formes d'humus : la reconnaissance de la forme d'humus présente peut en effet apporter des informations sur la géologie locale et le climat d'un écosystème donné.

Basées sur les connaissances des relations entre les traits morphologiques, biologiques et physico-chimiques des formes d'humus, plusieurs tentatives ont été faites pour classer l'humus par des caractéristiques discernables à l'œil nu directement sur le terrain et pour en déduire des propriétés au niveau de l'écosystème (connues comme diagnostic de qualité du site).

Fig. 2,16 : Les cinq principaux types d'humus terrestres dominants dans les écosystèmes tempérés (règle = 10cm).



Mull. (JFP)



Moder. (GSa)



Mor. (JFP)



Amphi. (GSa)



Tangel. (GSa)

Bienfaits de la matière organique du sol et de l'humus:

Les processus de minéralisation qui convertissent la matière organique en une substance relativement stable qu'est l'humus, nourrissent les populations de microorganismes et autres créatures du sol et maintiennent ainsi un niveau élevé et sain de biodiversité dans le sol.

L'humus est une substance colloïdale qui augmente la capacité du sol à stocker les nutriments et réduit leur lessivage lors de la pluie ou de l'irrigation.

L'humus peut retenir l'équivalent de 80 à 90% de son poids en humidité et entretenir la capacité du sol à résister aux conditions de sécheresse ou d'enneigement.

Pendant le processus d'humification, les bactéries et champignons sécrètent des substances collantes qui retiennent les particules de sol ensemble. Cela donne une bonne structure au sol et entraîne une meilleure aération.

Les substances toxiques comme les métaux lourds peuvent être liées à l'humus et empêcher ainsi leur dispersion dans l'écosystème.

La couleur sombre de l'humus (noir ou brun foncé) aide à réchauffer les sols froids au printemps.

Le concept des formes d'humus et horizons diagnostiques a été explicitement inclus dans le 'Référentiel Pédologique' français. Depuis ce temps, le besoin d'un système de classification commun au niveau européen et qui pourrait être compatible avec le référentiel mondial (WRBS : World Reference Base for Soil Resources) est de plus en plus reconnu.

Un réseau de chercheurs européens sur l'humus a été fondé à Trento (Italie) en 2003, rassemblant 25 spécialistes de huit pays différents. Depuis, des rencontres ont été organisées chaque année dans différents pays, pour échanger des connaissances, découvrir des formes d'humus dans de nouvelles conditions écologiques et pour progresser dans l'harmonisation des concepts de formes d'humus. De nouvelles formes d'humus ont été découvertes tels que l'Amphi, d'autres ont été redéfinies comme le Mor ou le Tangel (Fig. 2,16) et les organismes du sol ont été admis comme les principaux agents de la structure du sol. Le champ des formes d'humus le plus vaste possible a été couvert, du Nord au Sud de l'Europe, des littoraux aux hautes montagnes et des milieux arides aux zones humides.

La figure 2,17 est un schéma illustrant un concept qui a finalement été accepté par la communauté de recherche sur l'humus. Il s'agit du concept du Mull comme attracteur des formes d'humus terrestres en milieux forestiers et sa déclinaison pour des conditions environnementales plus dures.

Sur des substrats calcaires, l'Amphi peut exister sous deux états, présentant tous les deux des caractéristiques de Mull (horizon organo-minéral friable) et de Moder (accumulation d'humus organique), dues à l'alternance saisonnière entre des périodes de forte et de faible activité biologique dans les environnements alpins et méditerranéens à fort caractère saisonnier.

Le Tangel, encore mal compris d'un point de vue biologique, exprime des caractéristiques particulières à haute altitude et sur roches calcaires dures : la litière est hors d'atteinte de l'activité des décomposeurs pendant la plus grande partie de l'année et les invertébrés ne peuvent pas creuser au travers du matériau parental.

Les principales caractéristiques morphologiques et biologiques du Tangel, Amphi, Mull, Moder, Mor sont résumées dans la figure 2,18, qui montre que la variété des types d'humus peut être attribuée à différentes combinaisons possibles d'annélides oligochètes (vers de terre, enchytréides), dont l'activité est d'une importance primordiale pour la construction de la structure du sol.

Compost:

Le compost est le produit qui résulte de la dégradation de matières organiques, en grande partie lors de la décomposition aérobie. Couramment employé pour éliminer les déchets de jardinage, le compost est riche en humus et en acides humiques et son épandage sur les terres est bénéfique à la fois pour ses valeurs d'amendement et de fertilisant. Les proportions de carbone, azote, air et eau doivent être adéquates pour que les processus de décomposition soient maintenus et que le tas de compost fonctionne efficacement.

horizon	pédofaune	TANGEL		AMPHI		MULL		MODER		MOR	
		autres	eu	autres	eu	autres	eu	autres	eu	autres	eu
OL	Vers de terre épigés et/ou arthropodes et/ou enchytréides										
OFzo											
OHzo											
OFnoz	Non zoogénique									
OHnoz											
micro A	Vers de terre épigés et/ou arthropodes et/ou enchytréides					
meso A	Epigés (epi-endogés, epi-anéciques) Endogés (polyhumique, mésohumique, endo-anécique, oligohumique)									
macro A	Endogés (endo-anécique, oligohumique) Vers de terre anéciques										
Anoz	Non zoogénique	

Fig. 2,18. Caractères morphologiques et biochimiques des cinq principales formes d'humus terrestre prévalant en Europe. (JFP/GSa)

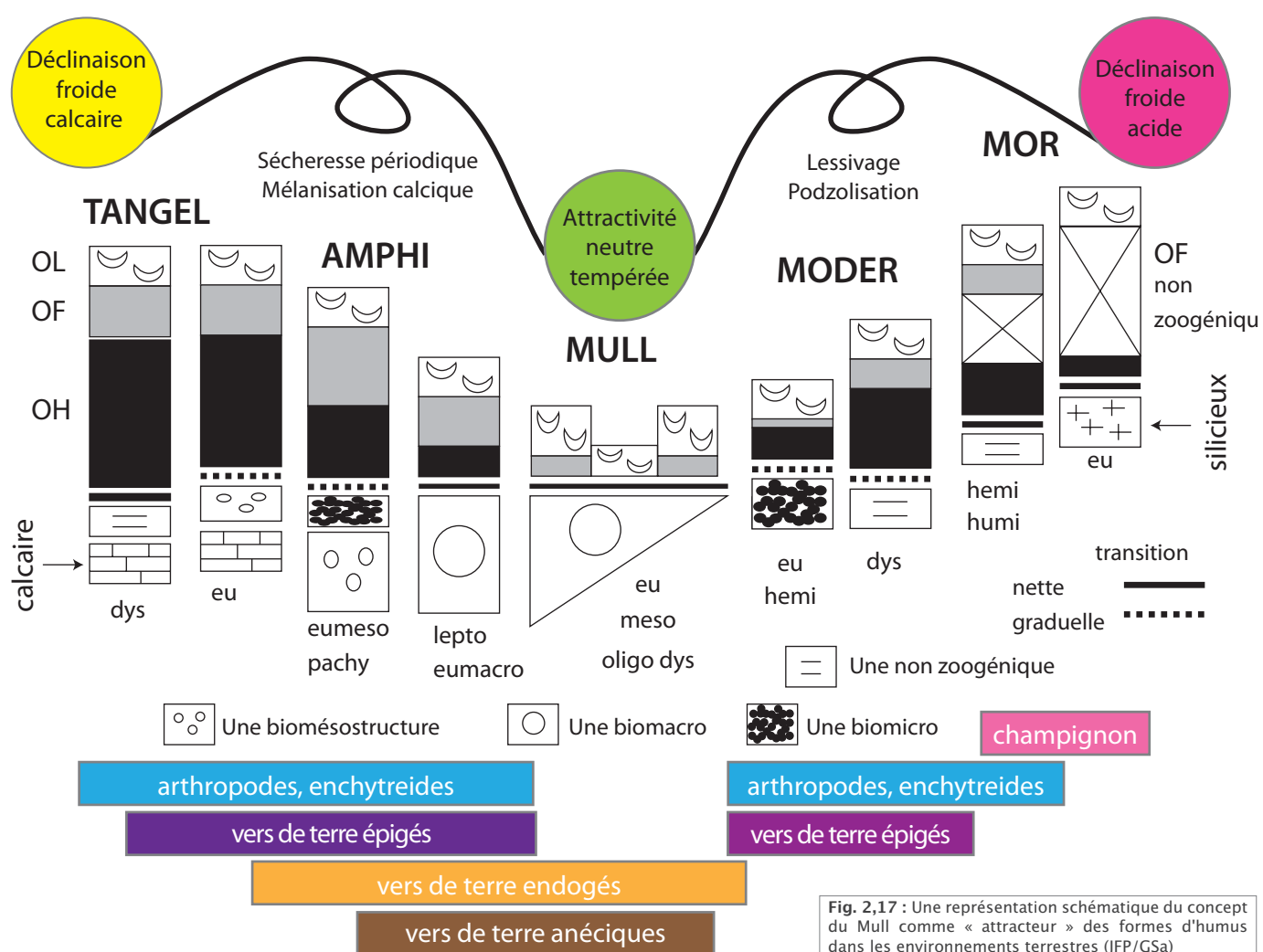


Fig. 2,17 : Une représentation schématique du concept du Mull comme « attracteur » des formes d'humus dans les environnements terrestres (JFP/GSa)

Des distinctions taxonomiques supplémentaires peuvent être ajoutées dans la classification de l'humus. Par exemple, les litières non-dégradées, fragmentées et humifiées ainsi que la mixture de matières organiques et minérales sous-jacente sont couramment appelées OL, OF, OH et horizon A respectivement. Des préfixes comme 'eu' (signifiant normal ou parfait) et 'dys' (atypique ou dégradé) sont utilisés pour caractériser les formes d'humus à un niveau plus fin de la classification une fois que les caractéristiques générales de la forme d'humus ont été définies. La taille des agrégats (excréments d'invertébrés) est indiquée par les préfixes 'micro' (< 1 mm), 'méso' (1-4 mm) et 'macro' (> 4 mm). La présence ou l'absence de traces d'activité de la faune dans les horizons est décrite par les suffixes 'zo' ou 'noz' respectivement. La flexibilité de la classification des horizons et profils permet à une grande variété de formes d'humus d'être décrites et nommées, même si elles sont nouvelles pour la science.

La classification des formes d'humus est nécessaire à ceux qui veulent décrire le sol superficiel, mais elle peut aussi aider à établir un diagnostic de santé des écosystèmes. L'indice d'humus, obtenu en hiérarchisant les formes d'humus des sols acides du Mull au Mor (Fig. 2,16) s'est avéré être corrélé avec des variables physico-chimiques, des propriétés de résistance et la composition floristique d'écosystèmes forestiers variés en conditions tempérées. De plus, les formes d'humus se sont montrées être de bons indicateurs des conditions climatiques actuelles et passées et pourraient ainsi être utilisées pour prédire les futures tendances du changement climatique global (Fig. 2,19). Cela souligne d'avantage le besoin d'outils plus spécialisés basés sur une caractérisation fine des formes d'humus. Cela permettrait aux formes d'humus d'être utilisées comme outils de diagnostic de la santé des écosystèmes mais aussi pour modéliser les effets possibles du changement climatique.

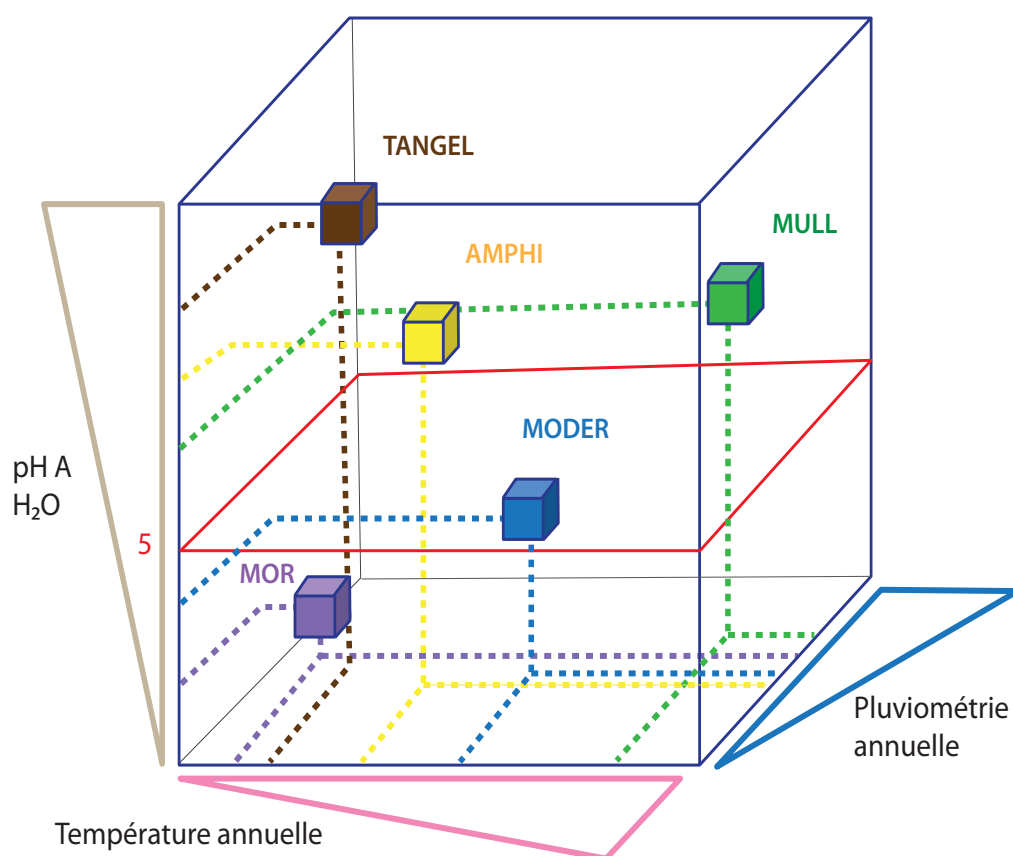


Fig. 2,19 : Les cinq principales formes d'humus terrestres dans une représentation à trois dimensions des conditions dominantes en Europe. Chaque axe représente l'état de différentes variables climatiques.

2,4 La rhizosphère

Définition et extension

Le terme « rhizosphère » a été introduit en 1904 par le microbiologiste allemand, Hiltner et ce terme est défini comme « le sol qui est influencé par les racines (vivantes) ». Cette influence diminue avec la distance à la surface des racines conduisant à des gradients physico-chimiques et biologiques entre la rhizosphère et ce que l'on appelle la masse du sol. En raison de la faible disponibilité du carbone et de la diffusion relativement lente des éléments nutritifs des racines des plantes dans le sol environnant, la masse du sol est généralement un environnement relativement faible avec une activité biologique réduite par rapport à la rhizosphère. En revanche, en raison du processus de rhizodéposition décrit ci-dessous, la rhizosphère est souvent caractérisée par une haute activité biologique et une grande disponibilité des éléments nutritifs.

Selon la texture et la structure du sol, les espèces végétales, et d'autres paramètres comme la teneur en eau du sol, les effets directs de la croissance des racines sur la plupart des propriétés du sol peuvent être observés à une distance de quelques micromètres à environ 7 mm de la surface d'un segment de racine actif. Cependant, les effets de la rhizosphère peuvent également aller au-delà de cette plage, jusqu'à une échelle de plusieurs centimètres dans certains cas, en particulier lors de l'étude des composés très mobiles, tels que l'eau ou le CO_2 . En outre, cette gamme peut être encore augmentée quand elle est explorée par les hyphes fongiques s'étendant à partir de segments de racines mycorhizées, connu sous le nom de « mycorhizosphère » (Fig. 2,20).

La limite intérieure de la rhizosphère n'est pas bien définie. Considérant le mouvement de l'eau, des nutriments ou des microorganismes endophytes dans les racines, entre les parois cellulaires des racines par exemple, la limite intérieure n'est pas suffisamment représentée par la surface externe de la racine, comme représenté dans la plupart des modèles de la rhizosphère. Il a donc été suggéré qu'il est plus sage d'inclure la racine dans son ensemble.

Les processus importants dans la rhizosphère

Le sol est un système complexe à trois phases comme décrit dans la Fig. 2,21, avec des degrés variables d'hétérogénéité spatiale et temporelle au niveau des propriétés physiques et chimiques. La faune du sol, les microorganismes et les racines des plantes en croissance sont les principales causes des différences dans l'espace et le temps.

Outre les conséquences physiques de la pénétration des racines, l'eau et l'absorption de nutriments par les racines ainsi que la libération de carbone organique par celles-ci sont les deux principaux processus de la plupart des propriétés des sols, affectant les racines des plantes.

L'absorption de l'eau par les plantes conduit à des gradients d'humidité du sol. Ceci, combiné avec l'absorption des nutriments, cause des gradients chimiques dans le sol, tant à l'intérieur de la phase solide que dans la phase en solution. De plus, le processus le plus influent est la libération du carbone de la racine, fixé de manière photosynthétique. Ce processus peut être amené à augmenter la disponibilité des éléments nutritifs,

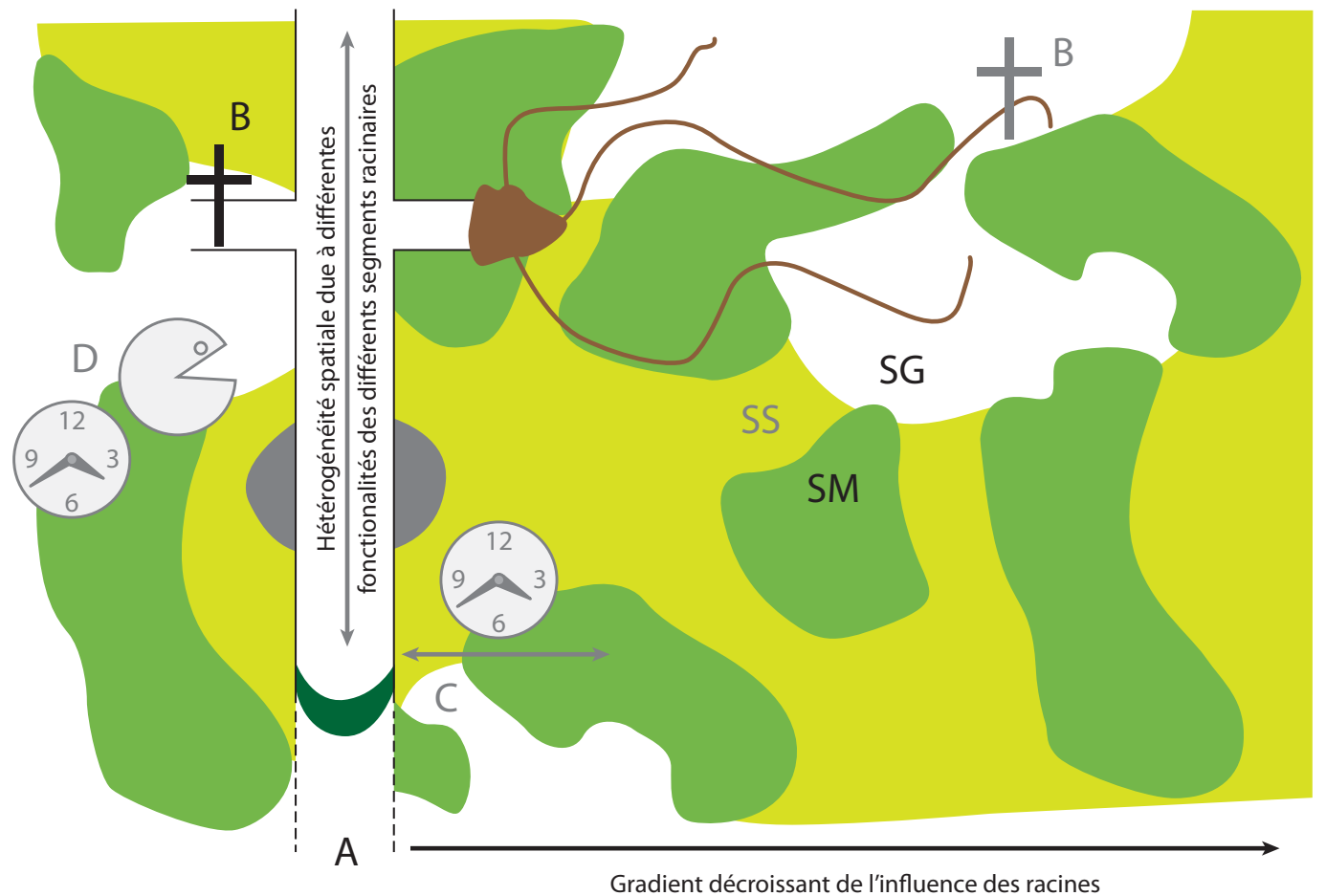


Fig. 2,21 : Représentation schématique de la rhizosphère comme un système à 3 phases : une phase de matière solide du sol (MS), une phase de la solution du sol (SS) et une phase gazeuse du sol (GS). L'hétérogénéité spatiale le long et perpendiculairement à la croissance des racines ajoutée par un système racinaire en développement est essentielle et est masquée par la variabilité temporelle : (A) la croissance des racines, (B) le turn-over des racines et des hyphes fongiques, (C) les variations diurnes ou saisonnières de l'activité des racines (exsudation c'est-à-dire absorption), ou (D) les organismes associés. De Luster *et al.* 2009.

à réduire la toxicité des constituants du sol, à attirer et à nourrir les microorganismes bénéfiques ou à dissuader les agents pathogènes. Par exemple, les plantes se sont révélées être en mesure d'accroître l'exsudation d'acides organiques anioniques de faible poids moléculaire afin d'accroître la solubilité du phosphore ou de former des liaisons chimiques avec les ions aluminium dans la solution du sol et de réduire ainsi leur toxicité (Fig. 2,22).

La croissance des racines est également accompagnée par une desquamation des cellules vivantes, une sénescence des cellules blessées et des épanchements à partir de cellules végétales par lesquels une libération passive des divers composants de la racine de la plante dans le sol se produit. L'ensemble des composants libérés par les racines et accumulés dans la rhizosphère est appelée "la rhizodéposition". En outre, les racines des plantes et les champignons mycorhiziens peuvent dégager des gaz tels que du dioxyde de carbone ou de l'oxygène dans le sol. Alors que le premier est généralement un mécanisme plutôt passif pour l'évacuation du carbone minéralisé, ce dernier peut être un moyen de créer un environnement bien aéré pour les plantes des zones humides.

Des gradients radiaux s'étendent à partir des racines. Il y a également une hétérogénéité supplémentaire longitudinale le long de la direction de croissance des racines (Fig. 2,21). Les segments de racines diffèrent dans leur fonctionnalité en termes d'absorption (par exemple pour l'eau ou les nutriments) et / ou de rhizodéposition. Par exemple, les zones les plus importantes pour la rhizodéposition se situent au niveau des poils absorbants et de la zone apicale (c'est-à-dire à l'extrémité des racines en croissance). En outre, il existe une variation temporelle de l'influence des racines au niveau journalier, saisonnier ou à l'âge des changements liés à l'activité physiologique des segments de racines, mais ces effets sont relativement mal documentés. Après la mort d'une racine, la rhizosphère reste différente du sol environnant. Les parties mortes du système racinaire vont d'abord devenir des sources locales de matière organique, et après leur dégradation, des macropores laissés après décomposition de la racine morte. Ceux-ci peuvent avoir un fort impact sur les propriétés de transport du sol. Ensemble, la rhizodéposition et le turnover racinaire représentent jusqu'à 40% de l'apport total de carbone dans le sol.

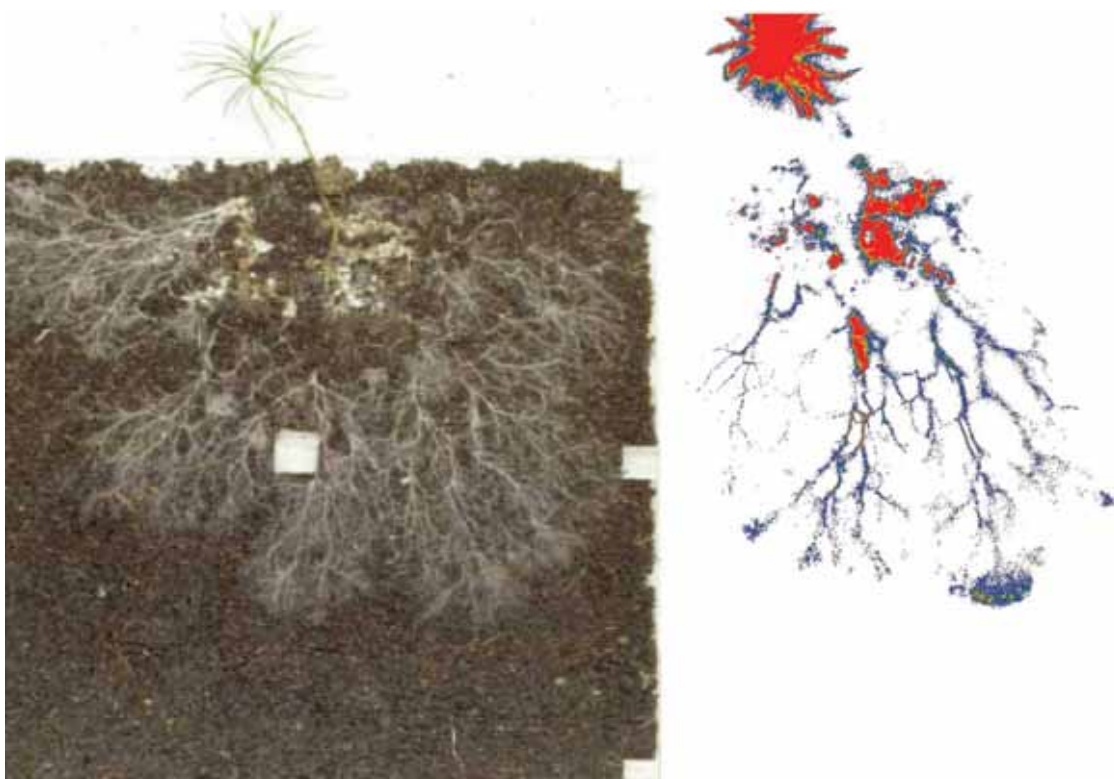


Fig. 2,20 : Analyse d'un microcosme contenant un plant de pin mycorhizé marqué avec du $^{14}\text{CO}_2$ (le ^{14}C est un isotope radioactif du carbone). L'image de droite montre la zone où le carbone a été fixé par la plante grâce à la photosynthèse et transporté vers les racines. Le transport du carbone, sous forme de sucres contenant du ^{14}C dans le mycorhizosphère est clairement visible (à partir de Finlay 2006). Les Images sont reproduites avec la permission de New Phytologist.

Racines:

Chez les plantes vasculaires, la racine est l'organe d'une plante qui se trouve généralement en dessous de la surface du sol.

Les racines peuvent aussi se développer au-dessus du sol (aérien) ou s'étendre hors de l'eau (aération).

La première racine qui provient d'une plante est appelée la radicule.

Les racines poussent généralement dans toutes les directions où le bon équilibre de l'air, des nutriments et de l'eau existe pour répondre aux besoins de la plante. Elles ne se développent pas dans un sol sec.

Les racines les plus profondes se trouvent généralement dans les déserts et les forêts tempérées de conifères; les moins profondes dans la toundra, les forêts boréales et les prairies tempérées.

La racine la plus profonde a été observée à au moins 60 m sous la surface du sol lors de l'excavation d'une mine à ciel ouvert en Arizona, USA.

La majorité des racines se trouve relativement près de la surface, là où la disponibilité des nutriments et l'aération sont les plus favorables pour la croissance.

La profondeur d'enracinement peut être physiquement limitée par la roche ou le sol compacté près de la surface ou par les conditions anaérobies du sol.

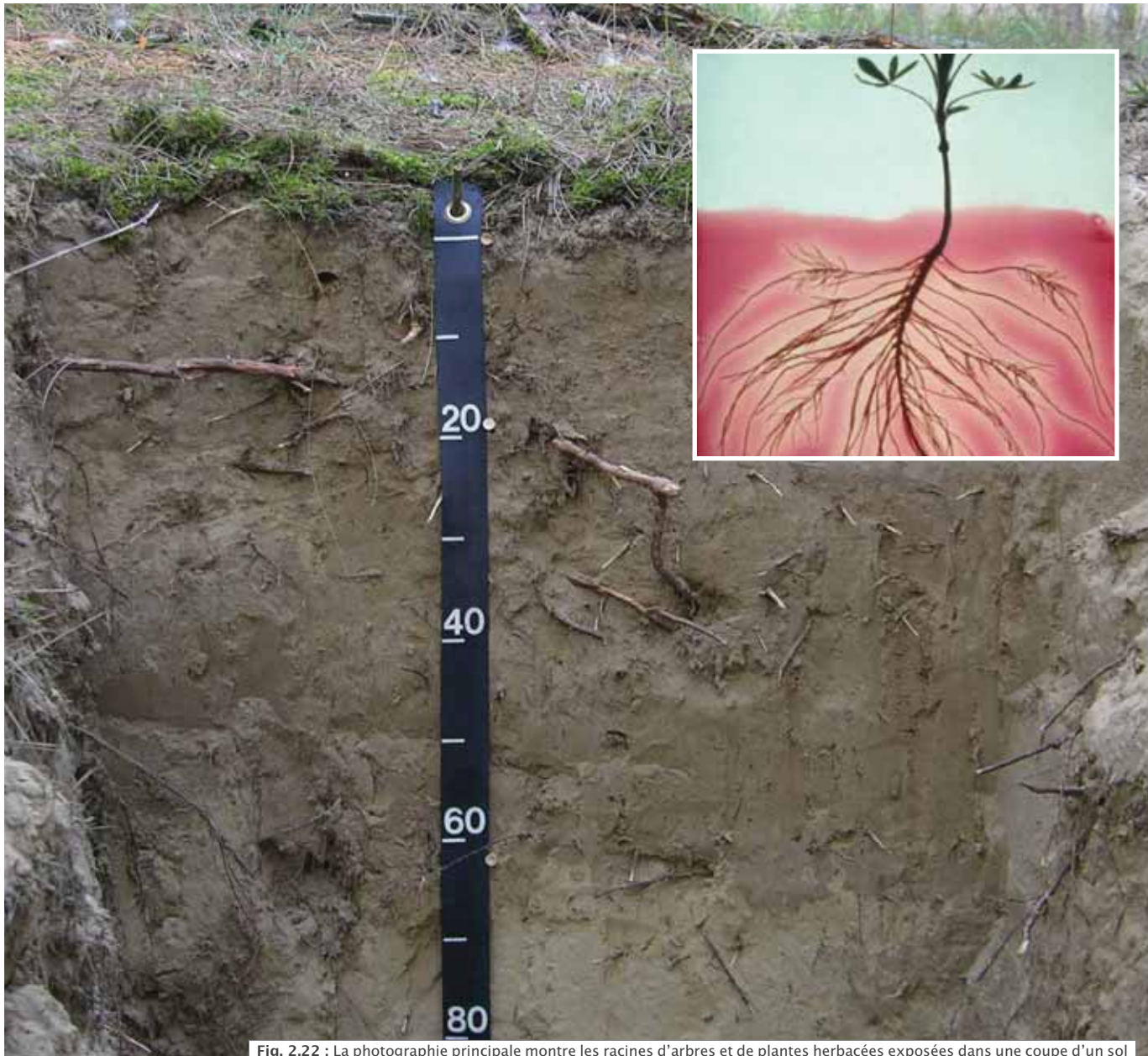


Fig. 2,22 : La photographie principale montre les racines d'arbres et de plantes herbacées exposées dans une coupe d'un sol sableux en Hongrie. La texture du sol et la structure sont des contrôles importants pour le développement des racines. (EM); L'insert montre les exsudats racinaires de liaison avec les ions aluminium dans la rhizosphère de *Lupinus luteus*, réduisant ainsi leur toxicité, tels que révélés comme le blanchiment du complexe rouge Al-aluminon (à partir de Neumann 2006).

La biodiversité dans la rhizosphère

Conséquence de la rhizodéposition, une caractéristique particulièrement importante de la rhizosphère est la haute disponibilité de carbone facilement dégradable. Cela alimente l'activité microbienne, qui, dans la rhizosphère peut être jusqu'à 50 fois plus élevée que dans la masse du sol, et constitue la base d'une chaîne alimentaire complexe reliant les bactéries, les champignons, les nématodes, les protozoaires, les algues et les microarthropodes. De nombreux membres de cette communauté n'ont pas d'incidence sur la plante, tandis que d'autres exercent des effets néfastes ou bénéfiques. Les microorganismes pathogènes qui nuisent à la croissance des plantes et à leur santé comprennent les champignons, les bactéries ainsi que les nématodes. Les organismes bénéfiques comprennent les bactéries fixatrices d'azote, les champignons endo- et ecto-mycorhiziens et les rhizobactéries ou des champignons favorisant la croissance des plantes. La communauté microbienne participe aussi activement au niveau de teneur carbone de la rhizosphère en dégradant et en sécrétant des composés organiques complexes et par la lyse des cellules végétales.

Le nombre et la diversité des organismes dépendent des boucles de rétroaction complexes entre la quantité et la qualité des rhizodépôts, des interactions au sein de la chaîne alimentaire et des propriétés physico-chimiques du sol telles que la disponibilité des éléments nutritifs, la structure du sol et les paramètres environnementaux, y compris l'humidité et la température du sol. Un exemple de ces boucles de rétroaction est illustré à la figure 2,23.

L'importance écologique de la rhizosphère

Les interactions nombreuses et complexes entre le sol, les racines des plantes, les microbes, la faune du sol et la rhizosphère sont généralement caractérisées par des propriétés qui sont essentielles à la nutrition des plantes et le fonctionnement des écosystèmes. En raison de la forte activité biologique, la rhizosphère est souvent un lieu important des transformations biogéochimiques et des flux d'éléments apparentés. Par conséquent, ce compartiment doit recevoir une attention particulière lors de l'étude du cycle des éléments et des effets climatiques qui y sont liés. En outre, le volume de la rhizosphère présente une plus grande résistance à des contraintes mécaniques externes comme l'érosion ou les inondations par rapport au sol qui n'est pas associé aux racines.

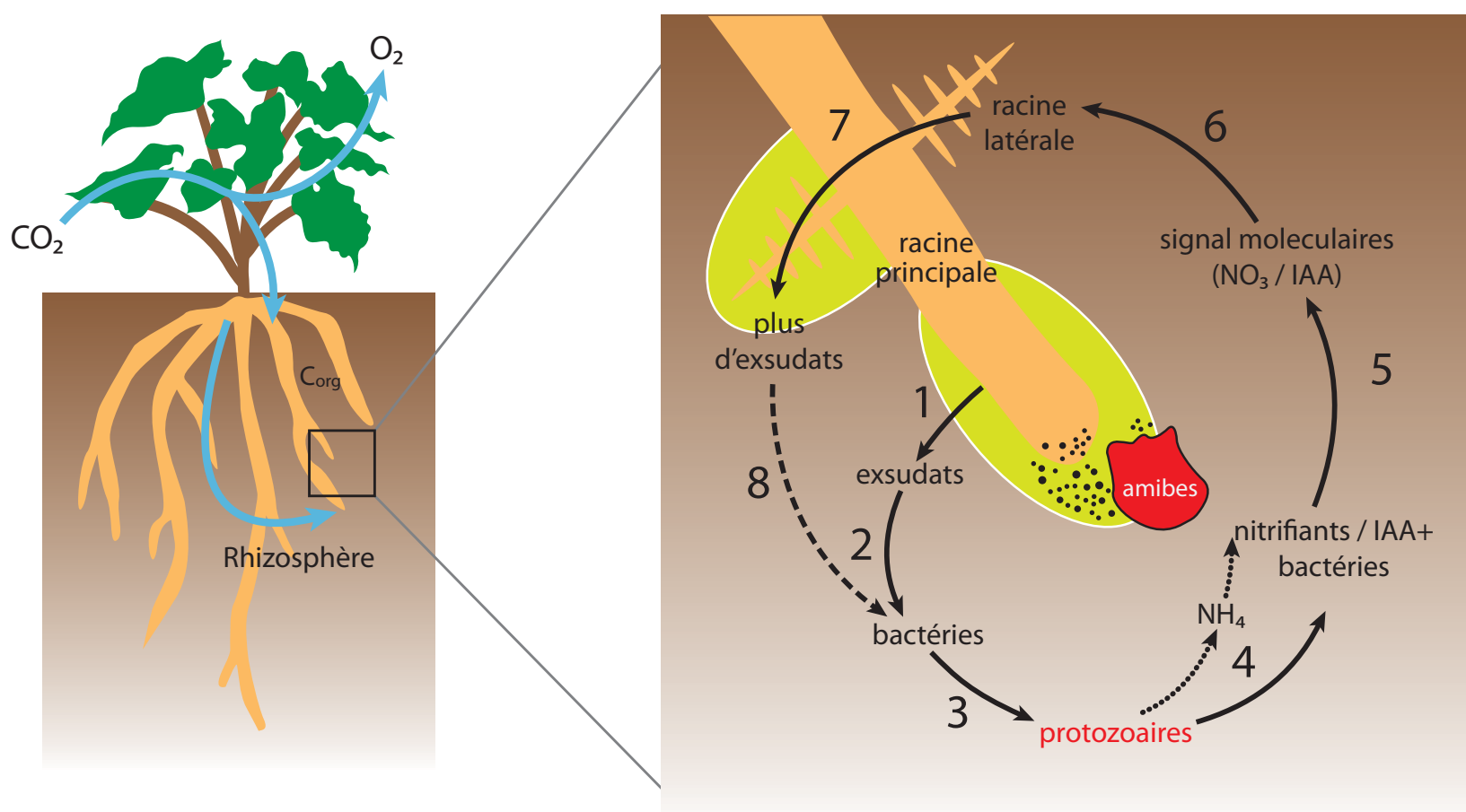


Fig. 2,23 : Modèle conceptuel de boucles de rétroaction au sein d'une rhizosphère impliquant les différents membres de la chaîne alimentaire du sol. L'exsudation racinaire (1) stimule la croissance de communautés bactériennes variées (2) et par la suite, consommateurs tels que les protozoaires (3). L'ammoniac est excrété par les protozoaires et la prédation sélective favorise les bactéries nitrifiantes et la production d'acide indole-3-acétique (IAA+) (4). La libération de molécules de signalisation (5), tels que le NO_3^- et l'IAA, induit la croissance des racines latérales (6), conduisant à une libération plus importante d'exsudats (7), la croissance ultérieure des bactéries (8), etc. De Bonkowski 2004, reproduite avec la permission de New Phytologist

3,1 Les forêts

Les forêts sont des écosystèmes d'une grande richesse spécifique, présents sous des conditions climatiques, géographiques et écologiques variées (Fig. 3,1). L'Europe compte environ 177 millions d'hectares de forêts et terrains boisés, représentant 42% de sa superficie (Fig. 3,4). Les forêts européennes appartiennent à de nombreuses zones de végétation allant des plaines côtières aux zones alpines.

Le bien-être de l'humanité dépend en grande partie des forêts, qui fournissent un grand nombre de services écosystémiques et d'usages bénéfiques. Il s'agit notamment de combustible, de matériaux de construction, de ressources alimentaires et de produits pharmaceutiques. Les forêts jouent un rôle fondamental dans la régulation du climat global, du cycle du carbone et de l'eau, et forment des écosystèmes offrant de nombreux habitats aux organismes vivants dans et sur le sol. Elles atténuent l'impact de catastrophes naturelles telles que les crues, les sécheresses, les glissements de terrain et les avalanches. Les forêts constituent également une ressource économique et participent au développement des communautés locales. En Europe, 4,3 millions de travailleurs sont employés dans les secteurs du bois (foresterie et exploitation des produits du bois). Les forêts européennes constituent un important stock de carbone, renfermant 53 gigatonnes de carbone dans la biomasse et les résidus du bois.

Les sols forestiers

La formation des sols est influencée par le climat, les conditions géologiques (roche-mère) et la végétation (Section 4,2). Les sols forestiers sont aussi diversifiés que la végétation qui les recouvre : ils peuvent être superficiels ou profonds, riches ou pauvres. La couverture végétale exerce une influence très nette sur les processus de formation du sol. La croissance racinaire altère la roche-mère, et la litière (feuilles et racines mortes) contribue à la formation du stock de matière organique du sol. La canopée protège des fortes pluies et les racines structurent le sol, deux facteurs qui préviennent l'érosion.

La nature du couvert forestier influence la formation du sol.

Dans les forêts tempérées, plus de 70% de la biomasse produite (feuilles, aiguilles, brindilles, jeunes branches et racines fines notamment) tombe au sol à la fin de chaque saison de végétation (Fig. 3,2). Ce substrat est décomposé, généralement par des champignons, et des bactéries, ce qui assure le recyclage de nutriments qui pourront être à nouveau utilisés par la végétation. C'est une partie du cycle du carbone, qui est détaillé en Section 5,1,3. De ce fait, les sols des forêts tempérées décidues sont généralement plutôt riches, du fait de l'apport annuel important de matière organique. Dans les forêts de conifères, la couche de litière est composée d'aiguilles sèches et brindilles. Cette couche ne se décompose pas facilement, et reste en conséquence au sol généralement pour de nombreuses années. Ainsi, les sols des forêts de conifères sont généralement plus pauvres et plus acides que sous les forêts feuillues.

Les sols les plus pauvres se trouvent dans les forêts tropicales humides, du fait de fortes précipitations qui lixivient les nutriments hors du système, et du recyclage rapide par la végétation qui retient une grande part des nutriments dans sa biomasse.

Les sols forestiers diffèrent des sols agricoles, dans la mesure où leur formation est fortement influencée par le type de couvert végétal, ainsi que par les organismes qui vivent dans et sur le sol. Les sols forestiers sont généralement plus acides, avec des horizons organiques bien développés et à plus forte teneur en matière organique que les sols agricoles. Alors que la matière organique des sols de prairies est généralement incorporée dans la zone racinaire, les sols forestiers possèdent de grandes quantités de matière organique accumulées en surface et dont la dégradation progressive participe à la formation de



Fig. 3,2 : La chute des feuilles constitue un apport annuel important de matière organique pour les sols des forêts décidues. (ASM)



Fig. 3,1 : Une forêt boréale en Suède. (TDH)

l'humus (Section 2,3). La formation des sols forestiers est ainsi plus lente que celle des sols agricoles : en moyenne il faut 1000 ans pour former 25 mm de sol forestiers, contre 500 ans en moyenne pour un sol agricole.

L'une des différences majeures entre les sols forestiers et agricoles tient au fait que les sols forestiers sont peu perturbés, et présentent des teneurs importantes en lignine et autres matériaux récalcitrants issus des feuilles et branches, qui favorisent le développement des champignons plutôt que des bactéries. Cela est dû en partie à l'absence de perturbations mécaniques comme le labour, qui limitent la formation des hyphes fongiques dans les systèmes agricoles.

Les sols forestiers peuvent renfermer quelques kilomètres d'hyphes fongiques par gramme de litière, et plusieurs mètres jusque dans la fraction minérale. La biomasse fongique retrouvée dans la partie superficielle (litière et humus) du sol d'une forêt de Douglas du Nord-Ouest des Etats-Unis peut ainsi représenter jusqu'à 10% de la biomasse totale des organismes du sol. Cette valeur est peut être sous-estimée, car elle néglige notamment la biomasse des mycorhizes.

Le rôle des champignons

Les champignons jouent un rôle important dans les sols forestiers car ils peuvent décomposer des matériaux tels que le bois, ce que d'autres microorganismes ne peuvent pas. Bien que différents

types microbiens (bactéries, champignons et actinomycètes) soient capables de dégrader la cellulose et d'autres molécules peu récalcitrantes, seuls certains champignons peuvent dégrader la lignine, un polymère naturel présent dans les parois des cellules des plantes qui confère sa solidité au bois. Sans les champignons de pourriture brune, qui dégradent la cellulose (et sont ainsi dénommés car la lignine n'est pas dégradée, de telle sorte que le bois reste brun), et les champignons de pourriture blanche qui dégradent la lignine par l'intermédiaire d'enzymes oxydantes émises par leurs hyphes, la matière organique végétale ne serait pas dégradée, et les nutriments seraient séquestrés au sein de stocks toujours plus importants de biomasse non dégradable.

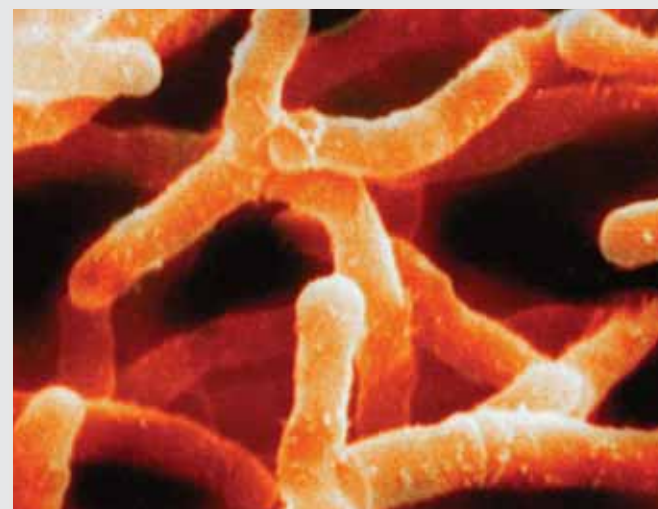
Un autre rôle très important joué par les champignons en forêt est leur rôle de symbionte des arbres (et d'autres plantes). Dénommés « champignons mycorhiziens », ces organismes forment une association mutualiste avec les racines de la plante-hôte, bénéfique à la plante et aux microorganismes. Ces fonctions symbiotiques sont extrêmement importantes, et concernent environ 90% des espèces végétales. En échange des nutriments carbonés issus de la plante-hôte, les champignons symbiotiques accroissent la surface d'absorption des racines de l'hôte, améliorant ainsi sa capacité d'absorption de nutriments minéraux, et conférant à l'hôte une plus grande tolérance aux sécheresses et autres conditions extrêmes.

Fixation symbiotique de l'azote par les actinomycètes

Plusieurs espèces forestières développent au sein de leur système racinaire des nodules par l'invasion d'hyphes d'actinomycètes du genre *Frankia*. Grâce à ces symbiotes, ces espèces peuvent fixer l'azote atmosphérique inerte (N_2). Les espèces forestières concernées par ces symbioses appartiennent notamment aux genres *Alnus*, *Elaeagnus*, *Ceanothus*, *Coriaria*, et *Myrica*. A l'échelle terrestre, certaines estimations suggèrent que la quantité d'azote fixée par ces symbioses pourrait dépasser la fixation symbiotique, par les légumineuses!

Du fait de leur aptitude à fixer l'azote, ces symbioses arbres-actinomycètes sont souvent retrouvées aux stades pionniers de la succession végétale, colonisant des sols pauvres, peu fertiles ou en formation.

Fig. 3,3 : Image agrandie de *streptomyces*, un actinomycète qui contribue à la fixation d'azote et est l'un des principaux organismes responsables de l'odeur de terre du sol. (GC)



Les champignons mycorhiziens sont répartis en quatre groupes, dont 2 sont fréquents dans les sols forestiers : les champignons ectomycorhiziens d'une part, qui forment un manchon dense autour de la racine de la plante-hôte, et croissent entre les cellules de la racine, sans traverser les parois cellulaires ; et les champignons endomycorhiziens (à arbuscules) (MA) d'autre part, dont les hyphes pénètrent les parois cellulaires. Il est maintenant bien reconnu que la santé de la forêt est directement liée à la présence, l'abondance et la variété des champignons présents dans le sol, du fait non seulement de leur aptitude à décomposer les composés organiques récalcitrants mais aussi par leur capacité à former des associations mycorhiziennes avec les arbres.

Certains champignons mycorhiziens sont non seulement utiles aux arbres, mais sont également recherchés et appréciés par les animaux et les humains comme source de nourriture. L'un des plus célèbres (et chers) est la truffe, qui est la partie reproductrice d'un champignon ectomycorhizien du genre *Tuber*. Il en existe plusieurs espèces, les plus connues étant la truffe blanche (*Tuber magnatum*) que l'on trouve en Italie et la truffe noire (*Tuber melanosporum*) que l'on trouve en France. De taille variable, allant de quelques grammes à plus d'un kilogramme, les truffes sont enfouies entre la litière et le sol, à proximité de l'arbre-hôte. Traditionnellement, un « cochon-truffier » était utilisé pour trouver le champignon, mais du fait de leur tendance à manger les truffes une fois découvertes, ils sont désormais remplacés par des chiens spécialement entraînés. La culture des truffes est possible mais difficile. L'une des méthodes les plus prometteuses est de planter de jeunes pousses à proximité d'arbres-hôtes et de les transplanter une fois infectés par le champignon. Cela prend du temps, c'est pourquoi les truffes sont principalement récoltées, hors plantation, dans la nature, ce qui contribue à leur prix élevé.

Le bois mort

Le bois mort est une composante importante de l'écosystème forestier. De façon peut être surprenante, les arbres morts ou mourants dans une forêt ne sont pas nécessairement signes d'un environnement délétère, mais peuvent contribuer au bon développement de la forêt. Les observations suggèrent qu'un effectif raisonnable d'arbres morts n'est pas un danger pour la forêt, et qu'ils peuvent servir d'abris à d'importants groupes de parasites et prédateurs qui contrôlent les populations de parasites néfastes.

Jusqu'à un tiers des espèces vivant dans les forêts européennes doivent leur survie à la présence d'arbres âgés et de bois mort. Au fur et à mesure de la décomposition du bois mort, jusqu'à son incorporation complète au sol, les débris de bois forment à l'interface arbre/sol un espace frais et humide pour la faune du sol et un substrat pour l'activité racinaire et microbienne. Cette interface est particulièrement importante pour les insectes et les champignons, dont un grand nombre présentent un cycle de vie partiellement édaphique, ainsi que pour les lichens, qui interviennent dans le recyclage des nutriments

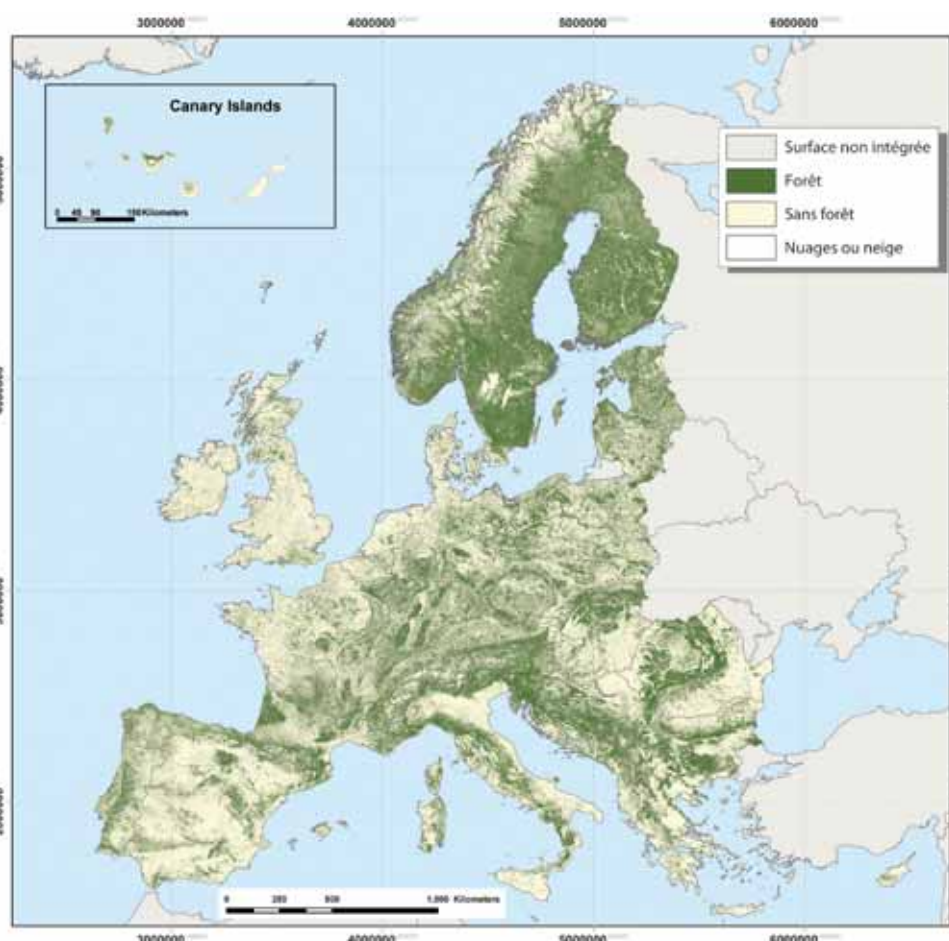


Fig. 3,4 : Carte de la couverture forestière européenne. (IRC)

Les parasites forestiers

Tous les champignons forestiers ne sont pas symbiotiques. Certains appartiennent à la catégorie des pathogènes ou des parasites, qui se nourrissent de et peuvent porter atteinte à leur hôte, en provoquant éventuellement la mort. L'armillaire (*Armillaria* sp.) en est un représentant (Fig. 3,5). Ce parasite bien connu est difficile à éradiquer, dans la mesure où il n'a pas d'antifongique efficace spécifique. Les sporocarpes comestibles apparaissent sur l'arbre dépérissant ou mort, alors que les rhizomorphes noires s'étendent autour de la zone infectée en quête d'un prochain hôte. Sa forte capacité destructrice vient du fait qu'à la différence de la plupart des parasites, l'armillaire ne cherche pas à réduire sa croissance pour prévenir la mort de son hôte, car elle peut continuer à se développer sur de la matière morte. Dans une forêt non gérée, l'armillaire peut ainsi parcourir des distances considérables. Dans les années 1990, un suivi dans l'Orégon a mis à jour une colonie d'*Armillaria ostoyae* ayant colonisée plus de 890 hectares et dont l'âge a été estimé entre 1500 et 2400 ans. Toutes les cellules étaient génétiquement identiques, ce qui signifie que tous les hyphes étaient issus d'une spore unique, ce qui en faisait à la fois l'organisme (vivant) du sol le plus ancien et le plus grand jamais observé au monde !



Fig. 3,5 : Fructifications de *Armillaria ostoyae* (AR)

vers le sol. Le bois mort constitue également un lieu de germination pour de petites graines, contribue à la régulation du flux d'eau vers le sol et au cycle des nutriments et participe à la formation du sol. Il joue un rôle-clé dans le maintien de la productivité forestière et contribue à la fourniture de services écosystémiques comme la stabilisation du stock de carbone des forêts.

Malgré ce rôle important au sein de l'écosystème forestier, les teneurs en bois mort sont particulièrement faibles pour de nombreuses forêts européennes car les pratiques de gestion se sont souvent centrées sur l'évacuation des débris, pour les utiliser en tant que combustible, ou en raison de « croyance » en des risques sanitaires (i.e. vecteurs de maladies) ou en des risques d'incendies. La connaissance du rôle du bois mort se développe. Il est maintenant admis comme l'un des indicateurs pan-européens de gestion durable des forêts adoptés par la conférence ministérielle de protection des forêts européennes (MCPFE, actuellement dénommée « Forest Europe ») tenue à Vienne en 2002. A ce titre, les mesures visant à encourager l'accumulation de bois mort se développent, du fait de la reconnaissance de son rôle pour la santé de l'écosystème forestier.

Les animaux du sol forestier

Les sols forestiers abritent de nombreuses espèces animales, depuis les nématodes et collemboles microscopiques jusqu'aux mammifères tels le blaireau et le renard qui creusent leur terrier dans le sol, en passant par les vers, coléoptères et myriapodes. Les acariens et les collemboles représentent 75 à 80% de l'effectif des arthropodes forestiers : sur un mètre-carré de sol forestier, on peut trouver plus de 140 000 micro-arthropodes. La proportion relative des acariens et collemboles est fortement variable et dépend d'un ensemble de facteurs tels que la productivité forestière, la gestion et les caractéristiques physico-chimiques du sol.

L'effectif et la composition des communautés de micro-arthropodes du sol peut affecter le taux et l'amplitude des processus écosystémiques tels que la décomposition de la matière organique et la minéralisation des nutriments. Ainsi, toute modification naturelle ou d'origine humaine affectant les arthropodes du sol peut avoir un impact sur le fonctionnement écosystémique.

Au sein de l'environnement forestier, la plupart des organismes joue un rôle important de recyclage et d'incorporation de grandes quantités de matière organique depuis la surface du sol vers les horizons inférieurs. De nombreux animaux du sol se nourrissent de matière organique végétale morte : on les appelle les détritivores. Cependant, dans la forêt, la faune du sol forme un réseau trophique complexe dans lequel les animaux peuvent être classés dans différentes catégories selon leur régime alimentaire. Comme les détritivores, certains organismes sont des décomposeurs, c'est-à-dire des organismes dégradant les composés chimiques complexes en composés plus simples. Par ailleurs, certains organismes se nourrissent directement sur les racines, d'autres consomment des bactéries (bactérovores) et des champignons (fongivores), certains prédateurs consomment d'autres animaux et certains organismes en parasitent d'autres.

De grands invertébrés, tels les vers de terre, les fourmis et les myriapodes jouent le rôle d'« ingénieurs de l'écosystème », transformant et incorporant la litière dans le sol et contribuant à la formation de la structure du sol. Par exemple, les coléoptères dégradent le bois mort, permettant sa colonisation par des plantes et des champignons et accélérant les processus de décomposition. Les galeries de vers de terre augmentent l'aération du sol, le drainage et la porosité. Ils assurent par ailleurs le transport de la matière organique des horizons inférieurs vers les horizons supérieurs et déposent des turricules riches en nutriment sur ou à proximité de la surface du sol. De nombreuses espèces participent au transport des bactéries et des spores fongiques, soit sur la surface de l'organisme soit dans l'intestin, et favorisent la mobilité d'espèces moins mobiles. Toutes ces fonctions sont importantes au sein de l'habitat complexe que constitue le sol forestier.

3,2 Les tourbières

Les tourbières constituent des écosystèmes particulièrement originaux (Fig. 3,6). Elles diffèrent de la plupart des autres sols en ce que la production primaire végétale n'y est que partiellement décomposée ou utilisée dans la chaîne alimentaire et qu'elle s'accumule alors sous forme de tourbe. Une autre caractéristique majeure des tourbières est une submersion ou un engorgement pratiquement constant et l'absence d'apports de matériel minéral ou particulaire. Certains types de tourbières de zones marécageuses peuvent recevoir des apports minéraux par la nappe phréatique tandis que dans d'autres ces apports dépendent entièrement des eaux pluviales. Ces deux caractéristiques combinées à d'autres contraintes induisent la diversité biologique de ces sols inhabituels. Il en résulte que les tourbières sont caractérisées par une grande originalité spécifique mais une faible diversité des espèces, aussi bien en surface du sol qu'en profondeur. En d'autres termes les tourbières peuvent n'héberger que peu d'espèces différentes mais ces espèces ne se rencontrent que dans ce type d'environnement. Ceci montre leur importance dans le maintien de la biodiversité au niveau mondial.

La tourbe s'accumule uniquement lorsque l'eau dans le milieu est suffisante pour limiter sa décomposition, et la présence de tourbe est souvent corrélée positivement avec la latitude, dans des régions où la pluviométrie dépasse l'évapotranspiration (Fig. 3,7). Cependant, on trouve également des tourbières tropicales en Asie du sud-est, en Afrique et en Amérique Centrale et du Sud. La submersion quasi-constante des sols tourbeux est à mettre en relation avec la morphologie et la structure caractéristique des plantes qui s'y développent. De nombreuses plantes vasculaires des tourbières dépendent d'un tissu spécialisé, l'aérenchyme, qui permet des échanges gazeux efficaces entre l'air et le sol submergé ou l'oxygène est limitant. La présence de la couche d'eau de submersion et de nutriments favorise le développement de sphaignes et autres bryophytes qui n'ont pas de racines. Les racines de certaines espèces se sont aussi adaptées pour intercepter l'eau de pluie et les nutriments



Fig. 3,6 : Un paysage de tourbières dans le Parc National de Lahemaa, Estonie. (CG)

qu'elle contient. Un exemple de cette situation inhabituelle est celui des racines d'*Empodisma minus*, une espèce de jonc des tourbières du Nord de la Nouvelle-Zélande, qui présentent un géotropisme négatif (c.-à-d. une croissance vers le haut et non vers le bas). Ces racines

forment alors un réseau dense et fin à la surface de la tourbe.

De nombreuses plantes de tourbière sont adaptées à une situation où les éléments nutritifs sont limitants. Dans les tourbières, pauvres en nutriments on trouve en particulier des plantes qui obtiennent leur azote grâce à une activité carnivore. C'est le cas de diverses espèces du genre *Drosera*, qui sont caractéristiques de nombreuses tourbières nordiques et de *Sarracenia purpurea* (Fig. 3,9), plante indigène de tourbières nord-américaines mais maintenant adaptée dans plusieurs régions d'Europe. De même, nombre de bryophytes sont associées à des microorganismes fixateurs d'azote.

Les apports d'éléments nutritifs minéraux dans les tourbières ombrotrophes sont entièrement dus aux précipitations et les nutriments potentiellement disponibles sont majoritairement sous forme organique; pour cette raison, beaucoup d'espèces végétales dépendent pour leur nutrition d'associations, ou symbioses, avec des champignons localisés dans leurs tissus racinaires. C'est en particulier le cas de beaucoup d'espèces d'Ericacées (ex : Rhododendron et callune Bruyère). Une exception curieuse, découverte récemment, concerne les plantes de la famille des Carex, qui présentent des adaptations racinaires formant des amas chevelus qui permettent l'absorption des nutriments (racines dauciformes). On a également mis en évidence dans les tissus de la racine de *Carex* des champignons endophytes à hyphes septées sombres. Toutefois, leur contribution à l'acquisition d'éléments nutritifs et à la croissance des plantes reste à prouver.

Dans le cas des Ericacées, l'adaptation à la limitation en éléments nutritifs se fait sous la forme d'une association avec un petit groupe de champignons qui forment des structures spécialisées à l'intérieur des cellules de la racine et enveloppent les racines fines d'un feutrage d'hyphes. Tous les champignons mycorhiziens éricoides connus sont des Ascomycètes qui produisent rarement des fructifications (Fig. 3,8). Ces champignons sont actuellement considérés comme ayant des capacités enzymatiques permettant l'acquisition des éléments nutritifs de la matière organique qui les placent au milieu du continuum : champignons saprophytes vrais, champignons décomposeurs et champignons mycorhiziens mutualistes. On pense que c'est en partie cette caractéristique qui permet la différenciation des niches pour l'éricacée hôte et le partenaire fongique.



Fig. 3,8 : Image montrant des structures mycorhiziennes éricoides (colorées en rouge) pénétrant à l'intérieur des cellules de la racine. (AT)

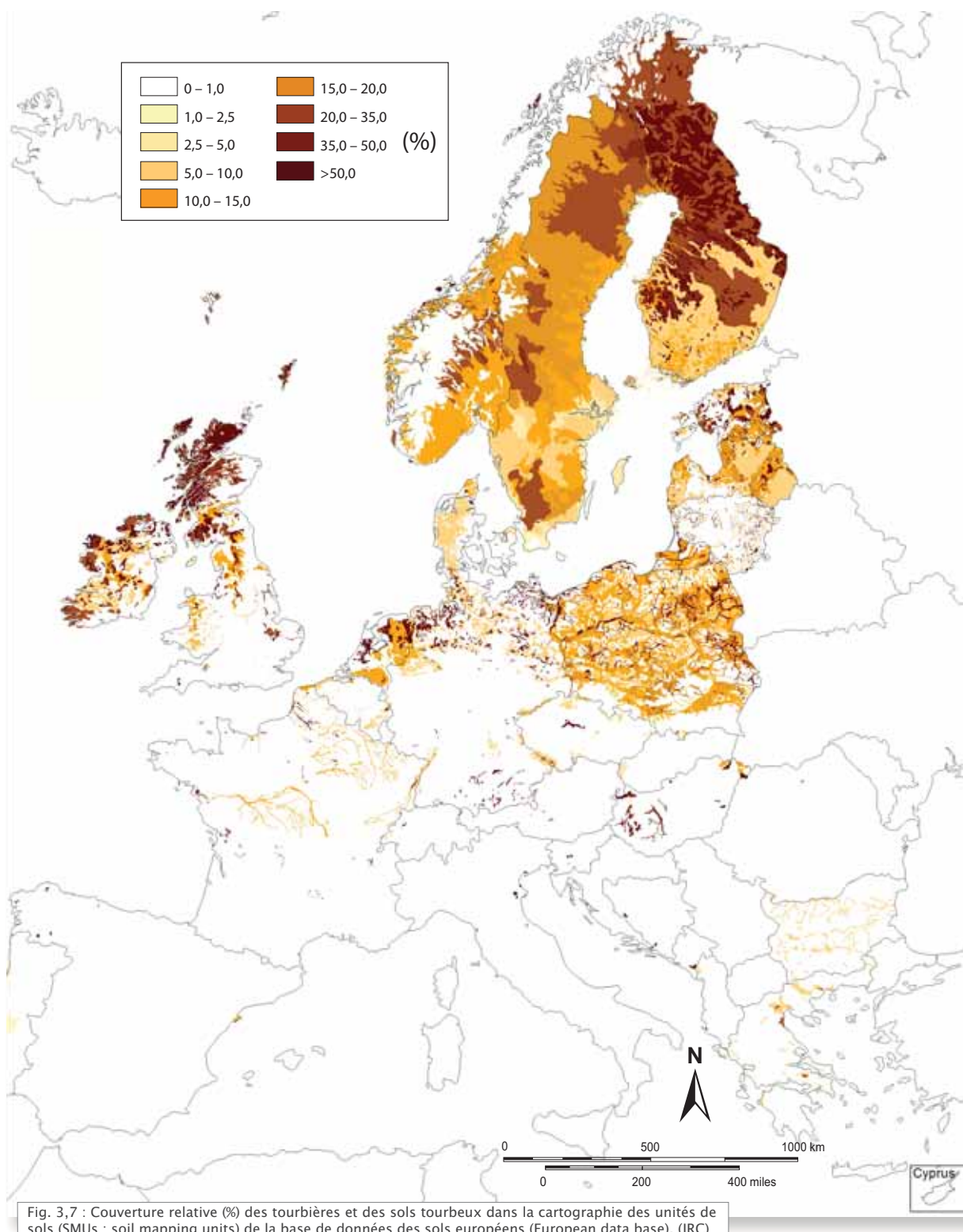


Fig. 3,7 : Couverture relative (%) des tourbières et des sols tourbeux dans la cartographie des unités de sols (SMUs : soil mapping units) de la base de données des sols européens (European data base). (JRC)



Fig. 3,9 : Photo de la Sarracénie pourpre, *Sarracenia purpurea*, une plante carnivore originaire d'Amérique du Nord mais que l'on rencontre maintenant dans diverses tourbières d'Europe. (RA)

Certains champignons se développent principalement dans les tourbières. Ce sont, par exemple, la Mitrule des marais (*Mitula paludosa*), nommée phare des marais en anglais (bog beacon) en raison de la forme et de la couleur jaune de son carpophore (Fig. 3,10) et la Sarcoléotie de la tourbe (*Sarcoleotia turficola*) (Fig. 3,12) qui se développe surtout en association avec la sphaigne. Tous deux ont également été trouvés dans des zones humides ou des environnements duçaquicoles, mais plus rarement que dans les tourbières.

De même, *Omphalina ericetorum* (Fig. 3,11) est un champignon lié à un lichen ou aux sphaignes, que l'on trouve couramment, mais pas exclusivement, dans les tourbières ombrotrophes. Certaines espèces rares et menacées de champignons se rencontrent dans les tourbières. Par exemple l'Armillaire veinée (*Armillaria ectypa*) se trouve uniquement

dans les tourbières à sphaignes, avec un seul site connu au Royaume-Uni. Elle figure sur la Liste Rouge provisoire des espèces en péril au Royaume-Uni. *Armillaria ectypa* est un champignon bioluminescent qui peut produire certains des phénomènes lumineux observés de nuit dans les tourbières. Un autre exemple de ces phénomènes inhabituels est la lumière d'aspect fantomatique vue au-dessus de la surface des tourbières, le « feu follet ». On pense que cette lumière provient probablement d'une réaction chimique entre le méthane, produit par les archées (Archea) méthanogènes présentes dans les zones anaérobies de la tourbière, et des composés phosphorés volatils.

Parmi tous les types de sol, les tourbières sont celui où la production de méthane est l'une des plus élevées. L'un des processus naturels de recyclage est l'oxydation par les bactéries méthanotrophes oxydant le

méthane en présence d'oxygène. Dans ces sols engorgés, les bactéries méthanotrophes ont tendance à s'agglutiner autour des racines des plantes où l'oxygène est plus facilement disponible.

Les tourbières sont des milieux importants vis à vis du changement climatique du fait qu'elles stockent de grandes quantités de carbone. Lorsque les tourbières sont drainées, la tourbe auparavant anoxique est alors exposée à l'oxygène de l'air et les microorganismes aérobie peuvent utiliser le carbone stocké comme substrat, produisant du CO₂. En outre, à cause des processus de fermentation anaérobie par lesquels la majorité des microorganismes des couches inférieures des sols de tourbières tirent leur énergie, environ 30 mégatonnes de méthane sont émises annuellement par les tourbières dans le monde. La rétroaction entre changement climatique et biodiversité du sol est discutée dans la Section 5,1,3.

De même que l'on trouve nombre d'espèces fongiques spécialisées dans les tourbières (voir les exemples ci-dessus), on y trouve également de nombreux invertébrés. Par exemple, les Enchytréides peuvent atteindre leurs plus hautes densités de population dans certains sols tourbeux et les larves de Diptères (maggots) peuvent aussi y être très abondantes. Les divers taxons de Protozoaires sont également bien représentés dans les tourbières, et plus particulièrement les Thécamoébiens, ou amibes à thèque (Rhizopodes; Fig. 3,13). Les Thécamoébiens constituent un groupe taxonomique, souvent utilisé dans les études paléocologiques pour la reconstitution des climats, en raison de leur forte corrélation avec des conditions particulières des sites (ex : pH et humidité de surface).



Fig. 3,13 : Les amibes testacées telles que celles du genre *Nebela* sont fréquentes dans les milieux tourbeux. (RA)

Les tourbières peuvent également constituer un refuge pour certaines espèces. Les Amphibiens, par exemple, peuvent ne pas habiter les tourbières tout au long de l'année, mais les utiliser souvent pour leur survie pendant les conditions extrêmes de l'été ou de l'hiver (figure 3,14). Des associations, parfois très dépendantes, peuvent se former entre espèces différentes des tourbières et peuvent être menacées par tout changement de la qualité de l'habitat affectant l'une ou l'autre des espèces. Un exemple est celui de l'association impliquant une espèce de lépidoptère récemment décrite (*Houdinia flexilissima*), surnommée « Fred the Thread » (Fred le fil) pour la minceur de sa chenille. Cette chenille se nourrit à l'intérieur de la tige du jonc *Sporadanthus ferrugineus*, une espèce indigène du nord de la Nouvelle Zélande, dont les tiges ont environ un millimètre de diamètre. En raison de la répartition limitée de la plante hôte et des menaces sur la qualité de son habitat, les deux espèces sont désormais en voie de disparition. Ainsi, les tourbières peuvent être considérées comme un gisement unique de biodiversité qui favorise le développement d'espèces originales et constitue un refuge pour certains taxons, au détriment de la richesse spécifique.



Fig. 3,10 : Fructification de *Mitula paludosa*, (en anglais Bog Beacon = le phare des tourbières). (JL)



Fig. 3,11 : Fructification du champignon (lichenique) *Omphalina ericetorum*. (RA)



Fig. 3,12 : Fructifications du champignon *Sarcoleotia turficola*. (CF)



Fig. 3,14 : Tandis que les amphibiens ne peuvent généralement pas habiter les tourbières toute l'année, certaines espèces dont des grenouilles peuvent y trouver refuge pendant l'été ou en hiver. (RA)

3,3 Les prairies

Les prairies couvrent de vastes zones, puisqu'elles constituent environ 25% de la surface continentale terrestre, c'est l'un des types de végétation les plus efficaces de la planète (Fig. 3,13). De nombreuses prairies ont comme caractéristique commune la non tolérance aux conditions ombragées qui explique la compétition entre les prairies et les forêts, comme l'herbe ne peut pas pousser à l'ombre de la canopée. Il est admis, pour cette raison, que les prairies ont probablement commencé à se constituer en haute altitude, au dessus de la limite forestière, comme le suggèrent les premières traces d'herbes trouvées dans des fossiles du Crétacé, il y a environ 100 millions d'années. A cette époque, la majorité de la surface terrestre était recouverte par de vastes et immenses forêts, signifiant que les prairies ne pouvaient pas s'établir d'elles-mêmes dans beaucoup de milieux terrestres.

Les prairies ont joué un rôle important dans l'histoire de l'humanité aussi bien en étant utilisées pour le pâturage depuis que les animaux ont été domestiqués, il y a 7000 ans, que pour la culture de céréales, comme le blé et l'orge, qui ont été certainement domestiquées à partir de prairies sauvages. Les prairies naturelles sont plutôt dominées, évidemment, par les graminées, bien que d'autres plantes herbacées, soient également présentes ainsi que des plantes ligneuses, d'une façon dispersée, comme des petits arbustes, des buissons et occasionnellement des arbres.

Ils existent différents types de prairies qui sont couramment divisées en deux groupes : prairies, tropicales (et sub-tropicales) et tempérées. Les prairies tropicales sont composées de savanes et d'arbustiaies, elles se trouvent en régions semi-arides à semi-humides et existent sur tous les continents à part l'Antarctique. Les savanes sont des prairies parsemées d'arbres, comme celles connues d'Afrique, tandis que les arbustiaies sont dominées par des arbustes comme la plaine de Nullarbor en Australie ou celle d'Hawaï. Les prairies tempérées comprenant les prairies nord-américaines et les steppes d'Europe, peuvent aussi être sous divisées entre les savanes tempérées et les arbustiaies selon les plantes dominantes. D'autres distinctions peuvent être faites selon l'altitude (ex : les prairies alpines) et entre les prairies naturelles (ou natives) et les prairies secondaires, qui proviennent de la recolonisation du milieu par les plantes herbacées suite à une modification anthropique du milieu (Fig. 3,15).

Les prairies sont souvent situées sur des sols relativement profonds qui sont riches en nutriments apportés par la grande quantité d'organismes qui y meurent chaque année et qui contribuent à l'augmentation de la teneur en matière organique du sol. Il reste relativement peu de prairies « naturelles », la plupart ont été cultivées ou utilisées comme pâturage. De plus, les prairies d'Amérique du Nord continuent d'être converties en terre arable à raison de 2 530 000 ha par an. La biomasse trouvée sous la surface des prairies, excède de façon significative, en nombre d'organismes et en poids, celle trouvée au dessus de la surface tout comme la richesse spécifique en organisme vivants. Ceci est particulièrement vrai par comparaison avec d'autres milieux. Des chercheurs ont montrés, par exemple, que dans des prairies irriguées du nord de l'Italie, on trouvait 35 000 acariens et 30 000 collemboles par mètre carré, dix à vingt fois plus que le nombre trouvé dans les forêts voisines.

Les prairies sont originales par rapport à d'autres biomes car



Fig. 3,16 : Une prairie irriguée dans le nord de l'Italie. (CG)

elles ont une structure relativement simple et un très haut niveau de richesse spécifique. On estime à environ 100 tonnes par hectare la biomasse vivante sous la surface des prairies tempérées, composée de bactéries, de champignons, de vers de terre, de microarthropodes et de larves d'insectes. Si cette biomasse pouvait être transférée à la surface, elle correspondrait à 200 moutons par hectare. Dans la réalité plus de dix moutons par hectare correspondent déjà à une charge élevée !

De plus, la richesse spécifique des organismes du sol des écosystèmes prairiaux peut être fantastique, avec des dizaines de milliers d'espèces bactériennes, des milliers d'espèces de champignons et des centaines d'espèces d'insectes et de vers dans un m² de sol.

Il a été démontré que la vie dans le sol est très importante pour la santé de l'écosystème prairial (comme pour de nombreux autres écosystèmes). Dans les expériences en conditions contrôlées, l'absence de décomposeurs comme les collemboles et les vers de terre, mène à une forte diminution des biomasses végétales et du nombre de plantes. La biomasse racinaire dans les prairies est également décroissante en l'absence soit de collemboles soit de vers de terre, soit des deux groupes d'organismes. Inversement, quand les deux groupes d'organismes sont présents, on observe une augmentation de la biomasse racinaire plus importante que seulement quand l'un des deux est présent, suggérant que ce n'est pas que la présence des organismes eux-mêmes qui est importante pour la santé des plantes, mais encore plus les interactions entre les organismes.

La majorité des prairies est gérée selon différentes pratiques, par pâturage, par fauchage, par l'implantation d'espèce spécifique d'herbe dans le but d'améliorer la pâture ou de récolter du

fourrage (Fig. 3,16). Une espèce particulièrement commune d'herbe qui est cultivée pour divers usages (du gazon au fourrage), est la 'fétuque élevée' (*Lolium arundinaceum*). Cette espèce de graminée a été introduite des Etats-Unis en Europe dans les années 1800, c'est une espèce pérenne qui se développe en gazons fins et uniformes. Elle est hautement invasive et c'est une adventice (mauvaise herbe) dans les situations où la diversité des plantes est recherchée. La fétuque élevée pousse généralement en association racinaire symbiotique avec un champignon appelé *Neotyphodium coenophialum*. Bien qu'il aide la plante à avoir des nutriments, comme beaucoup de champignons symbiotiques (est couramment connu sous le nom de mycorhize), une variété génétique de ces champignons est capable de produire des alcaloïdes qui sont toxiques pour certains herbivores, alors que d'autres variétés génétiques de la même espèce n'en produisent pas.

De plus, il a été démontré qu'en inoculant la fétuque élevée avec différentes variétés génétiques de ces champignons endophytiques ou mycorhyziens, il était possible de changer le comportement des plantes. L'inoculation avec une souche réduit l'agressivité et la production de semences de ces espèces de graminées en présence d'autres plantes herbacées qui sont alors capables de pousser en leur présence. Ainsi en connaissant complètement les interactions entre les plantes et les organismes du sol, il serait possible de développer de nouveaux moyens pour gérer des écosystèmes comme les prairies, et de réduire les impacts potentiellement nuisibles et les conséquences de certains modes de gestion anthropique des écosystèmes prairiaux.



Fig. 3,15 : Deux prairies semi-naturelles. La photo sur la gauche montre des prairies utilisées pour le pâturage dans le Peak District du nord de l'Angleterre. La photo de droite montre une prairie alpine en Italie du nord au dessus de 2 000 m d'altitude. (KR)

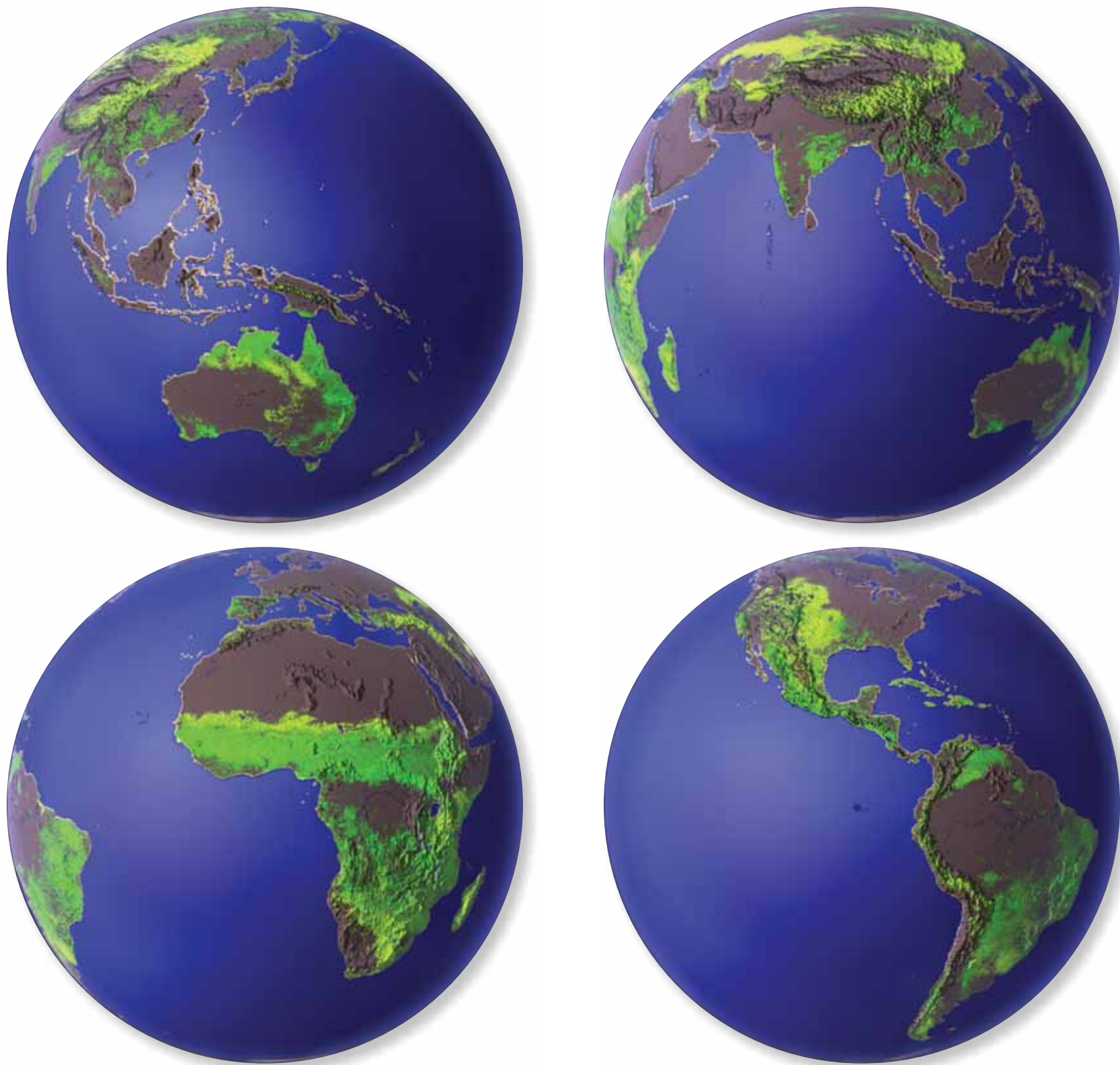


Fig. 3,17 : Les quatre images ci-dessus montrent la couverture globale des prairies en vert. Les images ont été produites par la NASA en utilisant des données de Terra/MODIS/Land Cover à une résolution de 1 km. (Images offertes par la NASA/Goddard Space Flight Center. Scientific Visualization Studio.)

L'amélioration des pâturages

La prairie améliorée est une forme de prairie gérée qui, normalement, est composée de graminées et de trèfles à haute valeur fourragère (Fig. 3,18). Elles sont généralement mises en place par réensemencement et sont maintenues par le contrôle de l'intensité du pâturage et par l'utilisation du chaulage et de fertilisants. La mise en place et le maintien de prairies améliorées peut être coûteux. Cependant, l'amélioration de la productivité animale comparée à celle de prairies naturelles couvre généralement les coûts supplémentaires.

Améliorer des prairies naturelles peut avoir des conséquences importantes sur les organismes du sol. Les conséquences dépendent des changements et des similitudes avec l'écosystème naturel après la mise en place des pratiques de gestion nouvelles, comme l'introduction de nouvelles graminées, de nouvelles espèces de trèfle ou l'addition de fertilisants ou le chaulage.

Les prairies améliorées contribuent généralement à l'augmentation de la population de vers de terre, tant en biomasse qu'en richesse spécifique, comparée aux prairies naturelles. Les collemboles sont souvent affectés par les pratiques de gestion des prairies. Par exemple, en Australie, les espèces de collemboles introduites sont généralement trouvées en plus grand nombre dans les prairies améliorées alors que ce sont les collemboles natifs qui dominent dans les prairies naturelles. Ceci suggère que la mise en place de techniques d'amélioration des pâturages se fera aux dépens des espèces natives à long terme.

De plus, il a été montré que l'amélioration des pâtures par introduction d'espèces non natives de graminées et de légumineuses, peut potentiellement favoriser des plantes invasives ou des maladies pour les organismes du sol comme les champignons pathogènes. Par conséquent, les effets positifs, tels que l'augmentation de la productivité animale et l'augmentation de l'abondance en vers de terre et des services écosystémiques associés aux vers de terre, ne doit pas faire oublier les effets négatifs.



Fig. 3,18 : Une zone de pâturage amélioré dans le Ballintium, en Perthshire, au Royaume-Uni (G.B.). (premier plan) en comparaison avec une zone de prairie non traitée en arrière plan. (KR)

3,4 Les milieux tropicaux

Les sols sont l'un des habitats les plus 'biologiquement riches' de la terre - tant pour les sols de climats tempérés (par exemple en Europe) que pour les sols tropicaux (Amérique du Sud, Afrique centrale, Sud-Est asiatique). Bien que cette section ne puisse pas approfondir les nombreux niveaux de biodiversité présents dans les régions tropicales, elle veut souligner certaines des similitudes et des différences entre les zones tropicales et tempérées.

Il est bien connu qu'un seul site de la forêt amazonienne brésilienne peut héberger plusieurs milliers d'espèces d'invertébrés et que ce nombre est probablement supérieur à celui que l'on trouverait dans des sites de taille semblable dans les forêts de feuillus d'Europe. Toutefois, la différence entre la biodiversité dans les sols tempérés et des sols tropicaux est plus faible que dans d'autres compartiments de l'écosystème (par exemple la biodiversité entre la canopée des arbres des régions tempérées et tropicales). Le nombre d'organismes trouvés dans les sols tropicaux est énorme, ce qui peut en partie s'expliquer par la taille très importante des régions tropicales combinées à un haut degré d'endémisme (de nombreuses espèces existent seulement dans des zones très restreintes). Par exemple, plus de 50 000 espèces d'animaux habitant le sol et la litière ont été décrits au Brésil (Tableau 3,1). Seules quelques unes de ces espèces ont une taille gigantesque, comme certains vers de terre (Fig. 3,19), la plupart sont microscopiques (comme par exemple, des nématodes, vers de petite taille) ou petits (insectes, comme des coléoptères et des fourmis par exemple)! Par ailleurs, les sols tropicaux abritent également une grande diversité fongique (Fig. 3,20).



Fig. 3,19 : Ver de terre géant (*Rhinodrilus priolli*) de l'Amazonie brésilienne. (MVBC)



Fig. 3,20 : Champignon de la litière dans la 'Mata Atlantica' au Brésil, avec une petite mouche à l'intérieur. (HH)

De façon encore plus importante que dans les sols européens, les organismes des sols tropicaux ne sont généralement pas connus. On estime que seulement 3 à 5% de la diversité mondiale des nématodes et des acariens sont actuellement connus. Le manque de spécialistes, capables d'identifier ces organismes est un problème mondial, et il est encore plus difficile de trouver des spécialistes capables d'identifier les spécimens provenant de régions tropicales (les plus importantes collections d'invertébrés du sol sont situés dans des muséums d'Europe et d'Amérique du Nord).

Tableau 3,1 : Nombre d'espèces trouvées dans les sols du Brésil par rapport au reste du monde

Catégories taxonomiques et par tailles Nom commun scientifique	Nombre d'espèces ¹	
	Brésil	Monde
<i>Microfaune</i>		
Protozoaires (Protista)	[3 060 – 4 140]	36 000
Nématodes (Nematoda)	[1 280 – 2 880]	15 000
Rotifères (Rotifera) ²	457	2 000
Tardigrades (Tardigrada) ²	67	750
<i>Mésafaune</i>		
Diploures (Diplura)	NA	659
Acariens (Acari)	1 500	45 000
Enchytréides (Enchytraeidae)	100	800
Pseudoscorpions (Pseudoscorpionida)	>100	3 235
Collemboles (Collembola)	199	7 500
<i>Macrofaune</i>		
Fourmis (Formicidae)	2 750	11 826
Coléoptères (Coleoptera)	30 000	350 000
Vers de terre (Megadriles)	306	3 800 [8 000]
Opilions (Opiliones)	951 [1 800]	5 500
Chilopodes (Chilopoda)	150	2 500
Diplopodes (Diplopoda)	NA	10 000
Scorpions (Scorpionida)	119	1 259
Escargots (Gastropoda)	670 [2 000]	30 000
Araignées (Araneae)	2587 [10 000]	38 884
Termites (Isoptera)	290 [600]	2 800
Onychophores (Onychophora)	4	90
Isopodes (Isopoda) ²	135	4 250

1. Nombre d'espèces décrites.
2. Inclus des espèces terrestres et aquatiques.
Les nombres entre crochets sont des nombres estimés.

Source (modifiée) : Brown, G.G. et al. (2006).

Les communautés du sol sont tellement diverses et si mal connues et si mal décrites, qu'elles ont été dénommées l' 'autre dernière frontière biotique'. En fait, on ne connaît pas le nombre d'espèces vivant dans le sol - ni dans les régions tropicales, ni dans les régions tempérées. Toutefois, comme cela a été discuté précédemment, l'incroyable complexité des systèmes sol des zones tropicales, avec de si grands nombres d'espèces de micromicroorganismes et d'animaux qui interagissent avec les communautés fongiques et végétales, fournit un large éventail de fonctions écologiques et de services écosystémiques à l'humanité tout comme l'ensemble des sols. Ces services, comme la fourniture de nourriture ou la régulation du climat, ont été estimés à des milliards d'euros par an (voir Section 4,6). Toutefois, en raison du manque de connaissances et des pressions économiques, les écosystèmes 'sols' des zones tropicales sont soumis à un stress croissant, en particulier en raison de changements d'utilisation des terres (par exemple le défrichage de la forêt ou les plantations pour produire des biocarburants).

Exemples de la biodiversité tropicale

Malgré leur similitude, les principaux groupes d'organismes des sols européens et tropicaux présentent quelques différences majeures. La plus connue est l'existence de vers de terre géants, qui peuvent atteindre une longueur de 1 - 2 m. Cependant, ces vers sont généralement présents en petit nombre et, par conséquent, leur rôle dans les sols tropicaux est moins important que celui des vers de terre qui agissent comme des « ingénieurs de l'écosystème » dans les sols européens.

Même des espèces de vers de terre de petite taille peuvent avoir des effets énormes. Par exemple, l'espèce de ver de terre *Pontoscolex corethrurus*, originaire de la partie nord de l'Amérique du Sud a, au cours des six cents dernières années, envahi la plupart des régions tropicales du monde (Fig. 3,21). Dans certains cas, lorsqu'il atteint de fortes densités, sur des sites où la forêt tropicale a été récemment défrichée, il peut engendrer une étanchéification de la surface du sol liée à une production élevée de turricules: l'eau ne peut plus s'infiltrer, entraînant un impact négatif sur la croissance des plantes.



Fig. 3,21 : Spécimen juvénile et adulte de l'espèce *Pontoscolex corethrurus*. (PSC)

Impact des changements d'usage des terres sur les sols d'écosystèmes tropicaux

Plus d'un tiers de la surface de la Terre a été directement modifié par les activités humaines. Les sols tropicaux sont soumis à des stress majeurs, généralement causés par des activités humaines. Un facteur important est le défrichage des forêts qui contribue à la diminution des ressources nutritionnelles (matière organique), aux changements de propriété du sol (diminution de l'humidité du sol) ou à des effets climatiques (érosion causée par la pluie), et provoque ainsi une diminution drastique du nombre et de la diversité des organismes du sol (Fig. 3,22). En outre, les

pratiques de gestion des terres en agriculture intensive, telles que les monocultures (par exemple, les plantations de palmiers) ont souvent des effets négatifs sur les organismes du sol, en partie dus aux mêmes raisons qu'indiqué ci-dessus, et en partie due à l'application de pesticides (Fig. 3,23). La régulation des fonctions grâce à la biodiversité des sols a progressivement été remplacée par une régulation modifiée par les intrants chimiques et la mécanisation, contribuant à la compaction du sol.



Fig. 3,22 : Destruction du sol causée par l'érosion, après le défrichage de la forêt (Parana, Brésil). (JR)



Fig. 3,23 : Plantation d'arbres en Amazonie brésilienne : à gauche avec herbicide et à droite sans herbicide (JR)

Une autre espèce de ver (*Enantiodrillus borellii*) a une influence encore plus importante et domine vraiment le paysage de savanes de l'Est bolivien en raison de ses turricules "tours" qui peuvent atteindre 30 cm de hauteur. Ces tours semblent être nécessaires car cette région de la province de Beni est inondée régulièrement (Fig. 3,24). Cette production de déjections sur de grandes surfaces peut avoir des effets positifs sur la croissance des plantes, ainsi que sur la diversité des autres organismes du sol, tels que le ver anécique *Martiodrilus* sp. des "Llanos" colombiens. L'élimination de ce ver de terre conduit à des problèmes au sein du système sol (Fig. 3,25).

Une grande différence entre les sols européens et tropicaux est la prédominance des insectes sociaux dans les régions tropicales, en particulier les termites (généralement dans les savanes) et les fourmis (le plus souvent dans les forêts). Malheureusement, en raison de la répartition très sporadique de ces deux groupes d'organismes (une très grande abondance sur les sites de nidification, mais de faibles abondances et fréquences entre les nids) en particulier chez les termites, certaines espèces se sont adaptées aux zones d'installation humaines et sont devenues des organismes nuisibles.

Les termites vivent dans toutes les couches de l'écosystème continental. Autrement dit, ils peuvent être trouvés dans toutes les strates de la végétation ainsi que dans toutes les couches des sols, de la litière jusqu'aux horizons minéraux profonds. Certains de leurs nids sont parmi les plus grandes structures construites par les invertébrés et peuvent avoir plusieurs mètres de diamètre et de profondeur dans le sol ainsi que plusieurs mètres de hauteur au-dessus du sol. Les termitières sont souvent habitées par des millions d'individus, appartenant à différentes castes comme les ouvriers ou les soldats. Cependant, de petites colonies peuvent aussi exister, surtout dans les bois d'arbres morts sur pied.

Ils peuvent aussi présenter une grande diversité puisque 100 espèces par hectare ont été trouvées en forêt ombrophile. Les termites se nourrissent habituellement de bois qu'ils peuvent utiliser grâce à des microorganismes symbiotiques qui vivent dans leur intestin. Le rôle des termites dans la production de « gaz à effet de serre » tels que le méthane et le dioxyde de carbone est devenu un sujet de recherche plus important car ces organismes produiraient respectivement environ 4% et 2% de la production mondiale.

Il existe cependant certaines exceptions : par exemple, le flux de méthane annuel provenant de termitières dans les « Llanos » de Colombie correspondrait seulement à 0,0004% du total des émissions mondiales de CH₄ attribué aux termites. Dans ce cas, le méthane semble être majoritairement oxydé dans le sol avant de s'échapper dans l'atmosphère. En raison de leur forte activité et de leur forte biomasse, les termites peuvent être considérés comme ayant un rôle presque toujours positif pour la structure du sol et les propriétés du sol. Dans certains cas, en particulier dans la zone sahélienne de l'Afrique, les termites sont introduits artificiellement dans le but de dégrader du bois afin de produire du compost utilisable comme engrais en agriculture.

La diversité des fourmis dans les régions tropicales, en particulier les forêts, est aussi extrêmement élevée. Par exemple, plus de 500 espèces peuvent co-exister dans une zone de 10 km². Actuellement, il y a 12 513 espèces décrites dans le monde, dont environ 25% se trouvent en Amérique du Sud. Un autre fait étonnant souligne que 114 espèces ont été trouvées dans une zone de sol de 100 m², au Pérou, alors que 82 espèces ont été capturées sur un seul arbre dans la forêt tropicale en Amazonie brésilienne.



Fig. 3,24 : Déjection de vers de terre en forme de tour après la fin de la saison des inondations (Beni, Bolivie) (WH)



Fig. 3,25 : Couche imperméable de turricules de vers de terre (zone grise) à la surface du sol d'un site forestier récemment défriché et maintenant utilisé comme pâturage. (JR)

3,5 Les sols agricoles

L'humanité a découvert l'agriculture depuis moins de 10 000 ans, et jusqu'à présent elle a généralement été en mesure de produire toute la nourriture nécessaire à sa population mondiale croissante. Au cours des 50 dernières années, les agriculteurs de certaines régions du monde ont été capables d'augmenter nettement les rendements des cultures. C'est le résultat d'une révolution rapide des technologies de production agricole, de la disponibilité des ressources et de l'information et des réglementations favorisant une productivité élevée. Les agriculteurs de ces régions ont réussi à intensifier les systèmes de culture en utilisant des technologies qui font appel à la chimie agricole, la mécanisation et l'amélioration des plantes. Malheureusement, l'intensification s'accompagne, dans de nombreux cas, d'un coût environnemental, causé par l'utilisation excessive des intrants agricoles, l'application de pratiques qui conduisent à la dégradation des sols et la mauvaise gestion des ressources naturelles.

Monocultures

Le blé est l'une des plantes les plus cultivées de la planète, couvrant environ 210,4 millions d'hectares de la surface mondiale des terres (environ la taille de la France et de l'Espagne réunies!) et fournissant environ 20% de l'apport calorique du monde. Toutefois, il a été montré que sa production dans de vastes champs en monoculture a des effets préjudiciables sur la biocénose du sol, conduisant à une réduction globale de la biodiversité des sols.



(CG)

Tandis que l'intensification a donné lieu à des zones de forte productivité, une agriculture extensive (ou à faible niveau d'intrants) est encore pratiquée dans de nombreuses régions du monde. En grande majorité, ces systèmes d'exploitation sont pratiqués à petite échelle, avec une forte intensité de main-d'œuvre et utilisent des technologies relativement simples. En outre, dans la plupart des cas, quand les systèmes d'agriculture extensive sont pratiqués sous une pression démographique croissante, les possibilités de restaurer la fertilité des sols pendant les périodes de jachère sont de plus en plus rares. Au total, les mauvaises pratiques agricoles, à la fois dans les systèmes intensifs et extensifs, peuvent avoir plusieurs effets indésirables sur l'environnement, les écosystèmes, la santé humaine et les économies. Ces impacts affectent les sols de différentes manières : accroissement de l'érosion, perte de matière organique, réduction de la fertilité des sols, salinisation, pollution, dommages pour les organismes du sol conduisant souvent à des réductions de la biodiversité des sols, et par conséquent baisse de productivité.

Des exemples d'impacts de pratiques agricoles inadéquates figurent ci-dessous :

- Détérioration de la qualité des sols et réduction de la productivité agricole en raison de l'épuisement des nutriments, des pertes de matière organique, de l'érosion et du tassement;
- Pollution des sols et des eaux due à l'utilisation excessive d'engrais et l'épandage non contrôlé de déjections animales;
- Augmentation de l'incidence des problèmes de santé pour l'homme et les écosystèmes due à l'utilisation sans discernement de pesticides et d'engrais chimiques;
- Perte de biodiversité en raison du nombre réduit d'espèces cultivées à des fins commerciales;
- Perte de caractères d'adaptabilité lorsque les espèces qui poussent sous certaines conditions environnementales locales disparaissent;
- Perte de biodiversité bénéfique aux cultures, fournissant des services écosystémiques comme la pollinisation, le recyclage des éléments nutritifs et la régulation des infestations de ravageurs et des organismes pathogènes;
- Salinisation des sols, épuisement des ressources en eau douce et réduction de la qualité de l'eau en raison de pratiques d'irrigation non contrôlées dans le monde entier;
- Perturbation des processus physicochimiques et biologiques des sols résultant du travail intensif du sol et de l'agriculture sur brûlis.

Culture sans labour :

Le travail du sol est un terme général qui décrit plusieurs techniques utilisées dans la préparation du sol pour l'implantation de cultures. Ces activités peuvent conduire à des effets défavorables tels que le tassement du sol, la perte de matière organique, la perte de stabilité des agrégats et une perturbation des organismes du sol. La culture sans labour (aussi appelée zéro labour ou non-labour) est un moyen de produire des cultures d'une année sur l'autre sans perturber le sol par le labour de la terre, elle peut augmenter la quantité d'eau dans le sol, diminuer l'érosion et conduire à une augmentation de la quantité et la diversité de la vie dans et sur le sol.

Rôles de la biocénose du sol sur la santé des écosystèmes

Les scientifiques savent maintenant que les processus complexes régis par les organismes du sol (y compris les racines des plantes) ont des effets significatifs sur la santé des écosystèmes, la qualité des sols, l'incidence des ravageurs et des maladies des plantes et des animaux d'origine tellurique et, par conséquent, sur la qualité et les rendements des cultures. Au cours des dernières décennies, les scientifiques ont découvert progressivement le rôle de certains organismes du sol en matière de régulation de la fertilité et des productions végétales. Bien qu'il existe encore de nombreux groupes et fonctions qui ne sont pas bien connus, et que peu d'informations soient disponibles sur les interactions entre les organismes vivant au-dessus et en dessous du sol, il existe de nombreux exemples des effets, tant positifs que négatifs, de certains groupes d'organismes du sol sur la production végétale.

Les services écosystémiques, fournis par les organismes du sol, qui peuvent influencer sur la productivité agricole sont décrits dans le tableau 3,2, avec des exemples de groupes qui fournissent ces services.

Rôles de biocénose du sol dans le maintien de la fertilité

Décomposition et cycle de la matière organique :

Les agriculteurs utilisent souvent des matériaux organiques, tels que les résidus de récolte, le fumier, les déchets alimentaires et le compost, en tant que source de nutriments pour maintenir ou améliorer la fertilité des sols. Une fois appliquées aux champs, les matières organiques sont utilisées par les organismes vivant dans les sols qui les transforment en d'autres substances, en énergie ou en nutriments.

Les décomposeurs sont les organismes responsables de ces transformations; ils effectuent une série de processus qui sont essentiels à la préservation de la qualité des sols et à la transformation (minéralisation) de la matière organique pour fournir des éléments nutritifs aux plantes.

Les décomposeurs se retrouvent dans plusieurs grands groupes d'organismes des sols et remplissent différentes fonctions :

- Microflore : certains types de bactéries et de champignons sont les décomposeurs primaires principaux, ils sont capables de digérer des matières organiques complexes et de les transformer en substances plus simples qui peuvent être utilisées par d'autres organismes;
- Microfaune : certains types de protozoaires et de nématodes se nourrissent de tissus microbiens ou les assimilent et excrètent des nutriments minéraux;
- Mésofaune : la mésofaune comprend un grand nombre d'organismes, allant de petits arthropodes comme les acariens (Acari) et les collemboles (Collembola) à des Enchytraeidae. Ils désagrègent les résidus végétaux, ingèrent de la terre et de la matière organique et se nourrissent de décomposeurs primaires, ayant ainsi une grande influence sur la régulation de la composition et de l'activité des communautés du sol;
- Macrofaune : la macrofaune comprend les fourmis, les termites, les mille-pattes et les vers de terre, elle contribue à la décomposition des matières organiques en désagrégeant les débris végétaux et en les déplaçant dans le profil de sol, améliorant ainsi la disponibilité des ressources pour la microflore (grâce à la construction de leur nid et à leurs activités d'enfouissement).

Tableau 3,2 : Services écosystémiques essentiels fournis par la biocénose du sol (modifié à partir de Bunning et Jiménez, 2003)

Services écosystémiques	Exemples de groupes d'organismes fournissant le service
Décomposition et cycle de la matière organique	Bactéries, champignons et actinomycètes (décomposeurs primaires). Méso- et macrofaune tels que divers invertébrés saprophytes et se nourrissant de litière (détritivores), y compris les vers de terre (par exemple <i>Lumbricus rubellus</i> , <i>Lumbricus terrestris</i> , <i>Eisenia fetida</i> , <i>Allolobophora andrei</i>), les fourmis (<i>Formicidae sp.</i>), les collemboles (<i>Folsomia candida</i> , <i>Protaphorura fiata</i> , <i>Proisotomoa minuta</i>) et les acariens (<i>Acari</i>)
Régulation de la disponibilité et du prélèvement des éléments nutritifs	Surtout des microorganismes tels que les mycorhizes, les actinomycètes, les bactéries fixatrices d'azote (<i>Rhizobium sp.</i> , <i>Azotobacter sp.</i> , <i>Frankia</i> , <i>Klebsiella</i> , <i>Cyanobactéries</i>) et les microorganismes qui minéralisent l'azote (<i>Nitrosomonas</i> , <i>Nitrosospira</i> , <i>Nitrosococcus</i> , <i>Nitrosolobus</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Nocardia</i> , <i>Nitrobacter</i> , <i>Nitrospina</i> et <i>Nitrococcus</i>), certains invertébrés se nourrissant de sol et de litière, comme les fourmis et les vers de terre
Résistance aux ravageurs et aux maladies	Des bactéries (par exemple <i>Pseudomonas chlororaphis</i> , <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Bacillus thuringiensis</i>); des champignons (par exemple <i>Beauveria bassiana</i> , <i>Arthrobotrys dactyloides</i> , <i>Trichoderma harzianum</i>), des nématodes (par exemple <i>Steinernema carpocapse</i>), des collemboles, des vers de terre et des décomposeurs ainsi que des prédateurs (par exemple acariens prédateurs, mille-pattes ou coléoptères)
Maintien de la structure du sol et régulation des processus hydrologiques du sol	Bioturbation par des invertébrés tels que les vers de terre (par exemple, <i>Lumbricus sp.</i>), les fourmis (<i>Formicidae sp.</i>), les termites (macrostructure) et les racines des plantes, des mycorhizes et certains autres micrororganismes (microstructure)
Échanges gazeux et séquestration du carbone	Surtout des microorganismes et les racines des plantes, une partie du carbone (organique) est protégée dans les agrégats biogéniques faits par les vers de terre, les fourmis ou les termites
Détoxification du sol	Surtout des bactéries (par exemple, <i>Pseudomonas sp.</i> , <i>Micrococcus sp.</i>) ou des champignons (<i>Coniochaeta ligniaria</i>)
Contrôle de la croissance des végétaux	Les racines des plantes, des rhizobiums, des mycorhizes, des actinomycètes, des agents pathogènes, des nématodes phytoparasites, des insectes rhizophages, des micrororganismes de la rhizosphère favorisant la croissance végétale, des agents de bio contrôle
Pollinisation des cultures horticoles	Des insectes terricoles comme les abeilles solitaires (<i>Peponapis pruinosa</i>)

Grâce à la transformation de la matière organique dans le sol, une classe particulière de substances organiques est produite: l'humus (voir Section 2,3). L'humus est un réservoir à long terme pour la fertilité des sols et il joue également un rôle essentiel dans l'élaboration et la stabilisation de la structure du sol, ainsi que dans la régulation de la circulation de l'eau dans les sols.

Les décomposeurs sont des organismes fondamentaux dans la biosphère et les processus qu'ils contrôlent sont fondamentaux pour le maintien de la vie. Dans le cas de l'agriculture, ils contribuent à améliorer les rendements en minéralisant la matière organique et en rendant les réservoirs d'éléments nutritifs disponibles.

Régulation de la disponibilité et du prélèvement des éléments nutritifs

Seize éléments sont des nutriments essentiels pour la croissance des plantes. Les plantes ne peuvent prélever ces éléments nutritifs dans les sols, que si ils sont facilement disponibles ou sous des formes chimiques spécifiques. Les processus chimiques, physiques et biologiques contribuent à la disponibilité de ces nutriments dans les sols. Dans ce contexte, les processus déterminés par les organismes du sol sont importants pour le maintien de la production agricole et des rendements élevés des cultures. Ils contribuent également à la nutrition des plantes dans les zones où les engrais chimiques ne peuvent pas être utilisés. Ci-dessous quelques exemples de la façon dont le biotope du sol peut contribuer à la formation de réservoirs d'éléments nutritifs et à la mise à disposition des nutriments.

Disponibilité de l'azote

L'azote est le nutriment limitant le plus important pour la croissance des plantes et il est responsable de la croissance vigoureuse, de la ramification, du tallage, de la production de feuilles et du rendement. Les plantes ne peuvent utiliser l'azote que sous certaines formes, tels que l'ammonium et le nitrate, ainsi que quelques composés organiques contenant de l'azote. Ces formes sont normalement rendues biodisponibles à partir de composés plus complexes à travers des transformations réalisées par les organismes du sol.

Les carences en azote dans les sols sont communes à la fois dans les régions tropicales et subtropicales. Trouver des moyens pour obtenir l'azote et l'utiliser efficacement est d'une importance capitale pour la production agricole de ces régions. En outre, les risques concernant la disponibilité des réserves de combustibles fossiles pour la production d'engrais, ainsi que les augmentations induites des prix des engrais, peuvent rendre nécessaires des méthodes alternatives de nutrition des plantes. Pour cette raison, les organismes du sol peuvent devenir encore plus importants pour les pratiques agricoles pour fournir de l'azote, tant par fixation biologique que par minéralisation de l'azote.

Fixation biologique de l'azote

Plusieurs groupes de microorganismes du sol sont capables de prélever de l'azote gazeux de l'atmosphère, où il représente près de 80% des gaz présents, et de le transformer en ammoniac, une forme d'azote que les plantes peuvent utiliser. Ce processus appelé la fixation biologique de l'azote (FBA) se déroule dans les sols, les eaux, les sédiments, sur ou dans les racines, les tiges et les feuilles de certaines plantes, et dans les voies digestives de certains animaux. La FBA globale de la planète est estimée entre 100 à 290 millions de tonnes d'azote par an, dont 40-48 millions de tonnes seraient fixés dans les agroécosystèmes. Cela montre que la contribution de la FBA à la production agricole dans les agroécosystèmes est certainement sensible.

Dans les agroécosystèmes, la FBA est réalisée par des microorganismes qui vivent en association avec des plantes (symbiotique) ou par des microorganismes libres du sol (non symbiotique).

Les microorganismes fixateurs d'azote symbiotiques vivant dans (ou sur) les tissus ou les racines des légumineuses (par exemple, arachides, Fig. 3,22), de certaines herbacées et céréales contribuent de manière significative à la FBA. Le meilleur exemple connu est celui de *Rhizobium* qui vit en association avec des légumineuses comme le haricot, la lentille, le soja, le trèfle et l'arachide. La plupart des sols contiennent ces bactéries, mais leurs populations ne sont pas suffisantes ou fonctionnelles pour former des associations efficaces avec les cultures. Dans de tels cas, les organismes doivent être introduits artificiellement dans le système. Cela se fait généralement par enrobage des semences avec des bactéries ("inoculum") avant le semis (Fig. 3,27). En outre, les légumineuses sont souvent utilisées dans les rotations culturales pour augmenter la teneur en azote des sols via la FBA. La fixation de l'azote par les microorganismes symbiotiques peut atteindre 30 à 300 kg d'azote par hectare et par an.



Fig. 3,26 : Plant d'arachide avec des nodules racinaires formés par des bactéries fixatrices d'azote. (PC)

Il existe une grande diversité de microorganismes non symbiotiques dans les sols qui peuvent fixer l'azote. Cette diversité comprend environ 20 genres de bactéries aérobies non-photosynthétiques (par exemple, *Azotobacter*, *Beijerinckia*) et de bactéries anaérobies (par exemple, *Clostridium*). De plus, il existe environ 15 genres de cyanobactéries photosynthétiques (algues bleues), comme *Anabaena* et *Nostoc*. En général, la quantité d'azote que les microorganismes non-symbiotiques fixent dans le sol est nettement inférieure à celle que fixent les microorganismes symbiotiques.



Fig. 3,27 : Rizières en Australie traités avec le bio-fertilisant Azolla (fougère aquatique) qui conduit aux mêmes rendements que des fertilisations chimiques. (SP / FAO)

Minéralisation de l'azote

La matière organique contient de l'azote sous diverses formes organiques, telles que des protéines et des acides aminés. Ces formes organiques sont transformées par les microorganismes en formes inorganiques tels que l'ammonium, les nitrites et les nitrates.

La conversion des protéines et des acides aminés en ammonium est appelée ammonification. Elle peut être effectuée par la plupart des microorganismes impliqués dans la décomposition de la matière organique. Les microorganismes obtiennent de l'énergie à partir de la conversion de l'azote organique en ammonium, tout en utilisant aussi l'ammonium comme élément nutritif. Comme les microorganismes produisent souvent plus d'ammonium qu'ils n'en ont besoin, l'excédent est libéré dans le sol et devient disponible en tant que nutriments pour les plantes, ou en tant que substrat pour d'autres processus microbiens. L'ammonium peut être utilisé par de nombreuses espèces végétales en tant que nutriment, en particulier celles qui vivent dans les sols acides et dans l'eau. Cependant, la plupart des plantes qui poussent dans les sols non acides ne peuvent pas utiliser efficacement l'ammonium, et ont donc besoin de nitrate comme source d'azote. L'ammonium est transformé en nitrate par un processus appelé nitrification.

Le processus de nitrification nécessite l'intervention de deux groupes distincts: les bactéries qui convertissent l'ammonium en nitrite (*Nitrosomonas*, *Nitrosospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Streptomyces*, *Nocardia*) et les bactéries qui transforment le nitrite en nitrate (*Nitrobacter*, *Nitrospina*, et *Nitrococcus*). Des données récentes, suggèrent que les archées jouent également un rôle important dans le cycle de l'azote dans les sols, mais leurs interactions précises avec le cycle de l'azote n'ont pas encore été complètement explorées.

La macrofaune peut également jouer un rôle majeur dans la dynamique des éléments nutritifs des sols, y compris celle du cycle de l'azote, en changeant les propriétés du sol. Les vers de terre, par exemple, modifient la porosité du sol et la structure des agrégats, faisant varier la distribution et les taux de décomposition de la litière végétale, et modifiant la composition, la biomasse et l'activité des communautés microbiennes du sol. En fait, les turricules et les galeries de vers de terre sont un environnement favorable à l'activité microbienne. Les excréments des vers de terre, comme l'ammoniac et l'urée, et leurs tissus morts sont rapidement minéralisés par les microorganismes du sol. Les estimations des flux d'azote provenant des populations de vers de terre dans les agroécosystèmes peuvent être compris entre 10 et 74 kg d'azote par hectare et par an.

Prélèvement et disponibilité du phosphore et d'autres macro et micronutriments

Les microorganismes du sol contribuent également à, et affectent, la disponibilité des autres macronutriments tels que le phosphore (P), le potassium (K), le magnésium (Mg) et le calcium (Ca) et de micronutriments comme le zinc (Zn), le fer (Fe), le cuivre (Cu) et le soufre (S). Un des groupes les plus étudiés à cet égard sont les champignons mycorhiziens à arbuscules (MA), qui sont des champignons symbiotiques du sol qui colonisent les racines de la majorité des plantes.

Les champignons mycorhiziens à arbuscules peuvent jouer un rôle important dans la nutrition en P des cultures, en augmentant le prélèvement total de P et, dans certains cas, l'efficacité d'utilisation du P. Cela peut être associé à une croissance et un rendement accrus. Dans les situations où la colonisation par les MA est perturbée, l'absorption de P, la croissance des plantes et, dans certains cas, le rendement peuvent être considérablement réduits.

Bien que le prélèvement de phosphore semble être le phénomène le plus important de la symbiose MA, il est évident qu'elle peut jouer un rôle complémentaire dans le prélèvement des autres macronutriments par la plante hôte, y compris celui de N, P et Mg, ainsi que celui de Zn, Cu et Fe. Les MA peuvent également améliorer le prélèvement de N à partir de composés organiques. Néanmoins, les mécanismes du prélèvement des nutriments et les compétitions potentielles entre les différents nutriments impliquant des associations MA ne sont pas bien connus.

Altération des minéraux

Les minéraux des sols contiennent des nutriments inorganiques tels que Mg, K, Ca, Fe et P, qui sont libérés par l'altération. Les microorganismes du sol tels que les champignons, ainsi que les vers de terre, jouent un rôle essentiel dans la libération des éléments nutritifs à partir de minéraux primaires. Les bactéries et les champignons excrètent des acides organiques qui agissent comme des agents d'altération. Les champignons peuvent contribuer à la dégradation physique des particules minérales en les cassant avec leurs hyphes (une structure en forme de fil) (voir également la Section 4,2).

Si les études sur les mécanismes de l'altération biologique continuent à avancer, il sera peut-être possible, à l'avenir, d'utiliser des microorganismes efficaces en terme d'altération des minéraux afin de réduire la dépendance actuelle aux engrais synthétiques. Ce type de biofertilisation pourrait se traduire par une réduction à la fois des coûts économiques et des impacts environnementaux de la production agricole.

Rôle des organismes du sol dans la formation de sa structure et la régulation des processus hydrologiques

Une bonne structure du sol facilite la germination et l'installation des cultures, améliore la capacité de rétention d'eau qui peut empêcher ou retarder la sécheresse, entraîne une meilleure capacité d'infiltration qui empêche l'engorgement, et améliore également l'aération du sol. Elle assure une résistance et une résilience face à la dégradation physique, tels que l'érosion et le tassement et facilite le mouvement des organismes dans le sol.

La structure du sol est déterminée par la répartition spatiale et la composition des particules de sol, de leurs agrégats et des pores. La formation de la structure du sol est déterminée par des procédés physico-chimiques et par l'activité des organismes vivants comme les bactéries, les champignons, la méso- et la macrofaune et les racines des plantes.

En décomposant la matière organique, les microorganismes du sol excrètent des substances qui peuvent agir comme agents de liaison entre les particules du sol et qui facilitent la formation d'agrégats. Les particules du sol sont enrobées et incrustées par la matière organique, ce qui ralentit sa décomposition et favorise les réservoirs de matière organique dans le sol. Les plus grands organismes tels que les vers de terre, les fourmis et les termites se déplacent dans le sol, en creusant des galeries, en formant des pores et des canaux qui augmentent l'infiltration d'eau ou l'aération (Fig. 3,28). Pour les chercheurs, les vers de terre présentent beaucoup d'intérêt pour leurs activités de formation des sols: ils ingèrent et excrètent du sol, tandis que leurs turricules forment des agrégats qui sont généralement plus stables et contiennent des microagrégats plus stables que les agrégats non fabriqués par les vers.

Les macropores construits par la macrofaune à la surface du sol déterminent le flux d'eau de pluie par le biais des galeries et des nids, facilitant l'infiltration rapide de l'eau. Ceci protège de l'érosion par ruissellement et permet à l'humidité du sol de gagner les couches profondes du sol. Par exemple, dans les endroits où les résidus de récolte et les litières sont laissés sur le sol, quelques chercheurs ont observé que l'augmentation de l'activité des termites (creusement de galeries) a amélioré la structure du sol et réduit le ruissellement.

Lorsque le sol est perturbé par le labour, les macropores sont détruits et le sol devient plus vulnérable à l'érosion, l'engorgement et la compaction. Parce que le travail du sol perturbe également l'habitat des organismes du sol, leurs populations déclinent souvent, et leur effet positif sur la structure du sol est réduit. Le non-labour ou le travail réduit du sol favorise généralement l'activité des organismes ingénieurs des sols et permet d'améliorer les caractéristiques physiques du sol.



Fig. 3,29 : Ouvertures de surface des nids souterrains construits par les abeilles terricoles, montrant les tumulus formés à la surface du sol. (EM / La Xerxes Society)

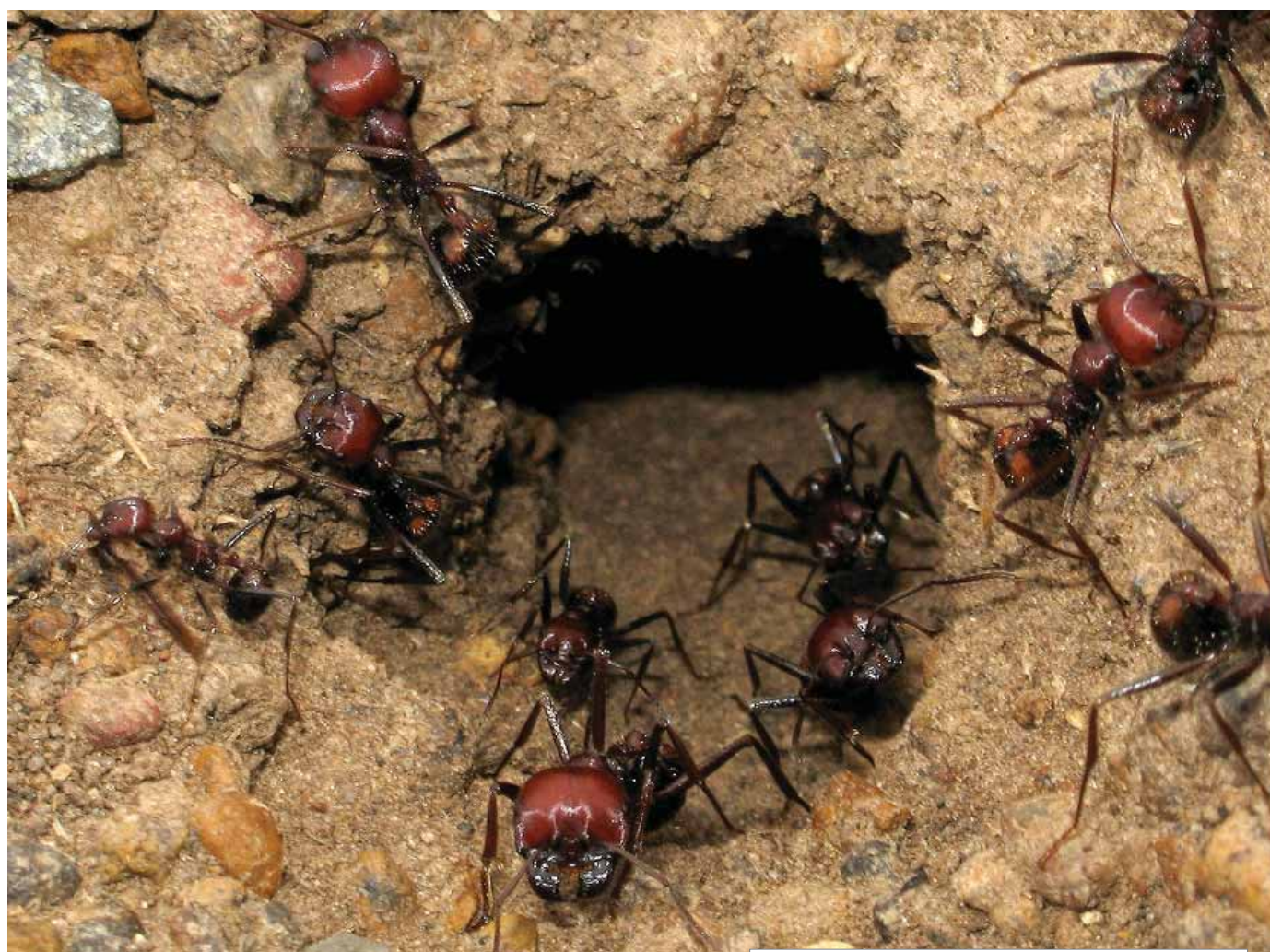


Fig. 3,28 : Fourmis moissonneuses, *Messor cephalotes*. (DMA)

Sols et biocénose du sol contre les insectes nuisibles et les maladies

Dans les systèmes agricoles, une diversité végétale réduite (en raison de la monoculture) combinée à des pratiques agricoles inadéquates, peuvent créer des conditions favorables pour l'augmentation et la propagation des ravageurs et des maladies, causant potentiellement de graves dommages qualitatifs et quantitatifs aux cultures.

Un sol sain, qui dispose d'une communauté d'organismes vivants diversifiée, permet de contrôler la dispersion et l'accroissement des populations de ravageurs. Les organismes du sol, y compris les champignons, les bactéries, les virus, les protozoaires, les nématodes et d'autres invertébrés, peuvent contribuer à contrôler les agents pathogènes du sol grâce à la compétition, l'antibiose, le parasitisme et l'induction de la résistance aux maladies des plantes (voir également la Section 4,4).

Quelques exemples d'organismes qui contribuent à la lutte biologique contre les ravageurs et les maladies sont donnés ci-dessous:

- *Trichoderma harzianum*: c'est un champignon du sol commun, connu pour sa nature antagoniste à d'autres champignons. Ses hyphes entourent les hyphes ou le mycélium d'autres champignons (pathogènes) et libèrent des enzymes qui dégradent les parois cellulaires de l'hôte, limitant ainsi sa croissance. *Trichoderma harzianum* est souvent utilisé comme agent actif de plusieurs biofongicides commerciaux;
- Champignons 'piège à nématodes' tels que *Drechslera anchonia*: Ces champignons produisent des structures spéciales sur leurs hyphes avec lesquelles ils piègent les nématodes. Ensuite, ils pénètrent l'hôte et le digèrent de l'intérieur, en utilisant les nutriments pour leur propre croissance et reproduction;
- Bactéries: des *Pseudomonas* sp. sont connus pour coloniser efficacement l'environnement des racines des plantes (rhizosphère) et protéger la plante contre plusieurs agents pathogènes. Ceci est probablement dû à leur compétition pour les nutriments (en particulier le fer), ainsi que par la production d'antibiotiques et par amélioration de la santé des plantes en augmentant leur résistance aux agents pathogènes;
- Nématodes entomopathogènes: ce sont des nématodes qui sont pathogènes pour les insectes. Plusieurs genres sont bien étudiés en raison de leurs propriétés pathogènes pour les insectes ravageurs (par exemple, *Steinernema* sp.).

Certains sols, appelés sols résistants, ont des propriétés particulières qui limitent les maladies d'origine tellurique. Ces sols ont attiré l'attention à la fois des agriculteurs et des chercheurs. Certains sont connus pour inhiber l'activité des agents pathogènes tels que *Fusarium oxysporum*, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, *Pythium* sp., *Rhizoctonia solani*, *Streptomyces scabies*, qui sont tous des organismes nuisibles bien connus de différentes plantes cultivées. Les plantes qui poussent dans de tels sols ne développent pas la maladie ou développent seulement des symptômes de maladie relativement légers, même si un agent pathogène est présent ou artificiellement ajouté au sol. La résistance des sols semble être due à des caractéristiques physico-chimiques des sols, et à leur biocénose, ou à une combinaison des deux. La biocénose du sol peut jouer un rôle clé dans la résistance des sols en contrôlant les pathogènes grâce à la compétition, l'antibiose, le parasitisme, ou l'amélioration de la résistance des plantes.

La lutte (phytosanitaire) intégrée encourage l'utilisation de la biodiversité et des ennemis naturels pour combattre les ravageurs et les maladies. Lorsque la lutte biologique intégrée considère aussi les sols, les processus biologiques qui se déroulent dans le sol peuvent avoir des impacts positifs sur le contrôle des ravageurs et des maladies qui se manifestent aussi sur le sol.

Sols et pollinisateurs

Deux tiers des espèces végétales de la planète dépendent dans une certaine mesure des insectes pour la pollinisation, et 35% de la production alimentaire mondiale provient de ces cultures dépendantes des pollinisateurs. La valeur économique mondiale du service de pollinisation assurée par les insectes pollinisateurs, principalement les abeilles, a été estimée à 153 milliards € en 2005 pour les principales cultures qui nourrissent le monde (voir Section 3.6). Les services fournis par les pollinisateurs ne sont pas limités à la productivité agricole, mais sont également essentiels pour le fonctionnement de nombreux écosystèmes terrestres, car ils améliorent la reproduction des plantes indigènes. Beaucoup de pollinisateurs sont associés de manière critique avec l'écosystème du sol, où ils se développent pendant leurs stades larvaires et immatures.

Au début du printemps ou pendant la saison des pluies, tout autour du monde, apparaissent de petits monticules de terre dans les pelouses et les zones de végétation peu dense. Ces monticules sont généralement des tumulus, composés de terre excavée par les abeilles terrioles (Fig. 3,29).

Les stades immatures de plusieurs groupes importants d'insectes pollinisateurs se développent dans le sol, y compris des mouches, des abeilles terrioles et des guêpes. Les abeilles terrioles, y compris les deux abeilles solitaires et certaines colonies sociales (par exemple les abeilles sans dard et les bourdons), font partie des pollinisateurs des cultures les plus importants. Par exemple l'abeille des citrouilles *Peponapis pruinosa* (Fig. 3,30) est une abeille spécialisée, qui récolte uniquement le pollen des cucurbitacées (courge et citrouille) et qui fait des nids dans le sol, parfois au milieu des plantes cultivées hôtes.

Les abeilles terrioles sont souvent trouvées dans les zones de sol nu, et colonisent donc souvent les champs agricoles. Les sols durs et compactés sont généralement évités par les abeilles terrioles car ils sont plus difficiles à excaver. En général, les abeilles terrioles préfèrent nicher dans les sables et les limons modérément humides, à couverture végétale peu dense, à fort éclairage lumineux et aux surfaces de températures chaudes.

L'abeille des terres alcalines, un pollinisateur commercial de la luzerne cultivée pour les semences, a été introduite dans les zones de culture par prélèvement, transport et implantation de carottes de sol qui contenaient des larves. Cependant, comme l'abeille préfère les sols limoneux et humides pour la nidification, la préparation de telles carottes est difficile. Comme les abeilles terrioles nichent en colonies, la gestion des aires de nidification nécessite surtout une perturbation minimale des sites où les nids sont situés. Un tel site protégé de nidification de 1,5 ha dans l'État de Washington (États-Unis) a été conservé pendant plus de 50

ans, et a produit quelques 5,3 millions d'abeilles chaque année pour la pollinisation de champs de luzerne voisins destinés à la production de semences.

Les petites mouches qui pollinisent le cacao, et dont dépendent 90% de la production mondiale de cacao, se reproduisent dans la matière organique (ex : gousses de cacao) en décomposition sur la surface du sol. De même, les coléoptères 'nitidules' qui sont responsables de la pollinisation des *Atemoya* (croisement de *Annona cherimola* et *Annona squamosa*), des chérimoliers (*Annona cherimola*) ou des pommiers cannelle (*Annona squamosa*) pondent leurs œufs sur le matériel végétal en décomposition. Ces organismes associés au sol ne sont que très rarement bien gérés, même quand ils sont essentiels pour optimiser la production des cultures où les pollinisateurs se reproduisent à l'interface paillis-sol, y compris les cultures de cacao, d'*Atemoya*, de grenade et de jujube.

Les pratiques agricoles qui peuvent influencer les abeilles terrioles comprennent le labour, l'irrigation et la gestion du bétail. Bien que les nids puissent être profonds, bien en dessous de la couche de labour, le travail du sol a été corrélé avec des abondances moindres des abeilles, ce qui est probablement dû à la perturbation des entrées de tunnels. Des premières mesures sont prises pour régler ces problèmes et leurs impacts néfastes sur les pollinisateurs terrioles. Par exemple, le labour en bandes, où seule la ligne de semis est labourée, a été utilisée pour minimiser la perturbation des nids dans certaines exploitations de culture de luzerne en Europe.

La gestion de l'irrigation n'est une préoccupation qu'au cours de la période de nidification. L'irrigation par inondation durant la nidification, peut endommager les cellules du nid. Les bovins peuvent également détruire directement les nids par piétinement et tassement des sols ce qui a pour effet de dissuader les abeilles terrioles, mais à l'inverse, les abeilles des terres alcalines sont connues pour préférer nidifier dans les enclos à bétail et les enclos d'agnelage. Les raisons précises de cette situation ne sont actuellement pas claires et restent à étudier.

Gestion de la biodiversité des sols pour améliorer la durabilité de l'agriculture

Les augmentations fortes de la production agricole au cours du siècle dernier sont dues à des apports importants d'intrants dans les systèmes agricoles. Il est estimé que le doublement de la production alimentaire mondiale depuis 1950 a été accompagné d'une augmentation de sept fois des apports d'engrais azotés

et d'une augmentation de 3,5 fois de l'application d'engrais phosphatés. Cependant, nous atteindrons rapidement les limites, tant en termes de disponibilité de ces intrants, que dans la capacité des agroécosystèmes à rester productifs dans de telles conditions. Les systèmes agricoles qui dépendent actuellement des combustibles fossiles (pour la production de pesticides, d'engrais et la machinerie lourde) devront s'adapter aux changements mondiaux, y compris les augmentations des prix du carburant, les augmentations de la dégradation de la qualité du sol et de l'eau, et la contribution de l'agriculture intensive aux émissions de gaz à effet de serre.

Le véritable défi est d'encourager des pratiques agricoles qui, tout en utilisant les services écosystémiques existants pour augmenter la production, réduisent également l'impact des pratiques agricoles sur l'environnement. L'utilisation de cultures associées, en particulier l'utilisation de cultures fixatrices d'azote, par exemple, est une méthodologie qui peut favoriser le développement de la biocénose du sol tout en étant bénéfique pour la production agricole, et tout en gardant les éléments nutritifs dans les sols de l'exploitation agricole en évitant la lixiviation et la pollution des cours d'eau.

Les mesures qui apportent et développent la biodiversité du sol sont au centre de pratiquement toutes les pratiques qui contribuent à une agriculture durable. Les processus endogènes et potentiels des systèmes sol, servent à préserver et accroître la production dans le long terme, tout en favorisant la santé des écosystèmes. Les pratiques agricoles qui augmentent la biodiversité des sols, grâce à une plus grande préservation de la matière organique, au travail réduit du sol, à la lutte biologique intégrée, et aux cultures intercalaires et / ou à la rotation des cultures, peuvent présenter de multiples bénéfices pour les agriculteurs, les communautés agricoles et les sociétés dans le monde entier.

Les sols sont des systèmes complexes dans lesquels les organismes vivants sont essentiels à la préservation de leur qualité et leur capacité de production. Les organismes du sol contribuent à réguler les caractéristiques du sol, à maintenir la fertilité des sols et à dégrader les composés toxiques. Le prochain défi de l'évolution de l'agriculture demandera aux agriculteurs de travailler davantage avec les organismes du sol et leurs fonctions, pour permettre à l'humanité d'utiliser les sols de façon durable, au bénéfice de l'agriculture et de l'environnement.



Fig. 3,30 : Abeille des citrouilles, *Peponapis pruinosa*. (JC/USDA)

3,6 Les sols urbains

Plus de la moitié de la population mondiale vit dans des zones urbanisées et, en Europe, cette proportion dépasse 80%. Toutes les surfaces artificielles telles que les zones industrielles, zones commerciales et infrastructures de transport sont incluses dans la définition des zones urbanisées. Une étude menée en 2000 dans l'Union européenne a révélé que le tissu urbain couvrait 180 000 km² correspondant à 7,6% du territoire de l'UE à 25 (Fig. 3,31).

Les sols des régions urbanisées sont fortement influencés par les activités anthropiques, ce qui entraîne généralement des niveaux de contamination et de dégradation plus importants que ceux des sols des zones non-urbanisées environnantes (Fig. 3,32). En général, les sols urbains, quand ils ne sont pas complètement imperméabilisés par une couche d'asphalte ou de béton, sont plus affectés par les processus de dégradation, notamment la contamination et le tassement. Bien sûr ceci n'est pas toujours vrai et il est possible de trouver des sols urbains en meilleur état en termes de structure et de teneur en matière organique que des sols ruraux, par exemple dans les parcs des villes et autres espaces verts.

Les sources majeures de pollutions dans les environnements urbanisés sont les émissions industrielles, les transports, la combustion d'énergies fossiles et de déchets industriels et domestiques. Les sols sont continuellement exposés à une accumulation de polluants qui peuvent venir de sources locales ou diffuses. Des polluants typiques des sols urbains sont les métaux lourds, les composés organiques récalcitrants (par exemple les HAP, les composés organo-chlorés) ainsi que les radionucléides. De plus, les retombées d'azote sont généralement plus fortes pour les sols urbains que pour les sols ruraux.

L'artificialisation des surfaces et le tassement du sol dus aux opérations de construction et la pression physique exercée par le trafic et le « piétinement » humain ont entraîné une inaptitude plus ou moins complète du sol à être colonisé par les plantes à certains endroits et à fournir un habitat pour la vie du sol. De plus, la perméabilité à l'eau et à l'air est fortement diminuée; cela peut augmenter la probabilité d'occurrence des inondations liée à une infiltration de l'eau réduite dans les sols urbains. Des données produites par des recherches menées aux USA montrent que les sols urbains sont généralement plus chauds de 1 à 2 °C, 50% plus secs, 1,5 fois plus denses et plus pauvres en carbone



Fig. 3,32 : Sol d'un bord de route. Le sol dans l'environnement urbain est souvent dans ce type de situations. (CG)

organique que des sols de mêmes types dans des milieux ruraux. Ils se sont aussi avérés avoir des concentrations doubles de cuivre, plomb et zinc par rapport aux sols ruraux voisins.

Ces caractéristiques des sols urbains ont une forte influence sur les organismes y vivant, ainsi que sur les processus réalisés par ces organismes. Dans de nombreux cas, l'abondance des organismes du sol, leur diversité et la structure du réseau trophique sont particulièrement affectées. Parfois, l'abondance des organismes tels que les vers de terre peut être supérieure dans les environnements urbains et la diversité spécifique peut être augmentée par la contribution d'espèces invasives et par l'existence de microhabitats très variés. Au sujet de la biodiversité, « l'homogénéisation biotique » est un phénomène relativement courant dans les sols urbains. Il s'agit de l'occurrence des mêmes ensembles d'espèces courantes dans des sols séparés. Par exemple, pour une vaste gamme de positions géographiques, des recherches ont montré que la composition des espèces communes comme les vers de terre, les isopodes et les diplopodes est similaire dans les villes d'Amérique du Nord et d'Europe.

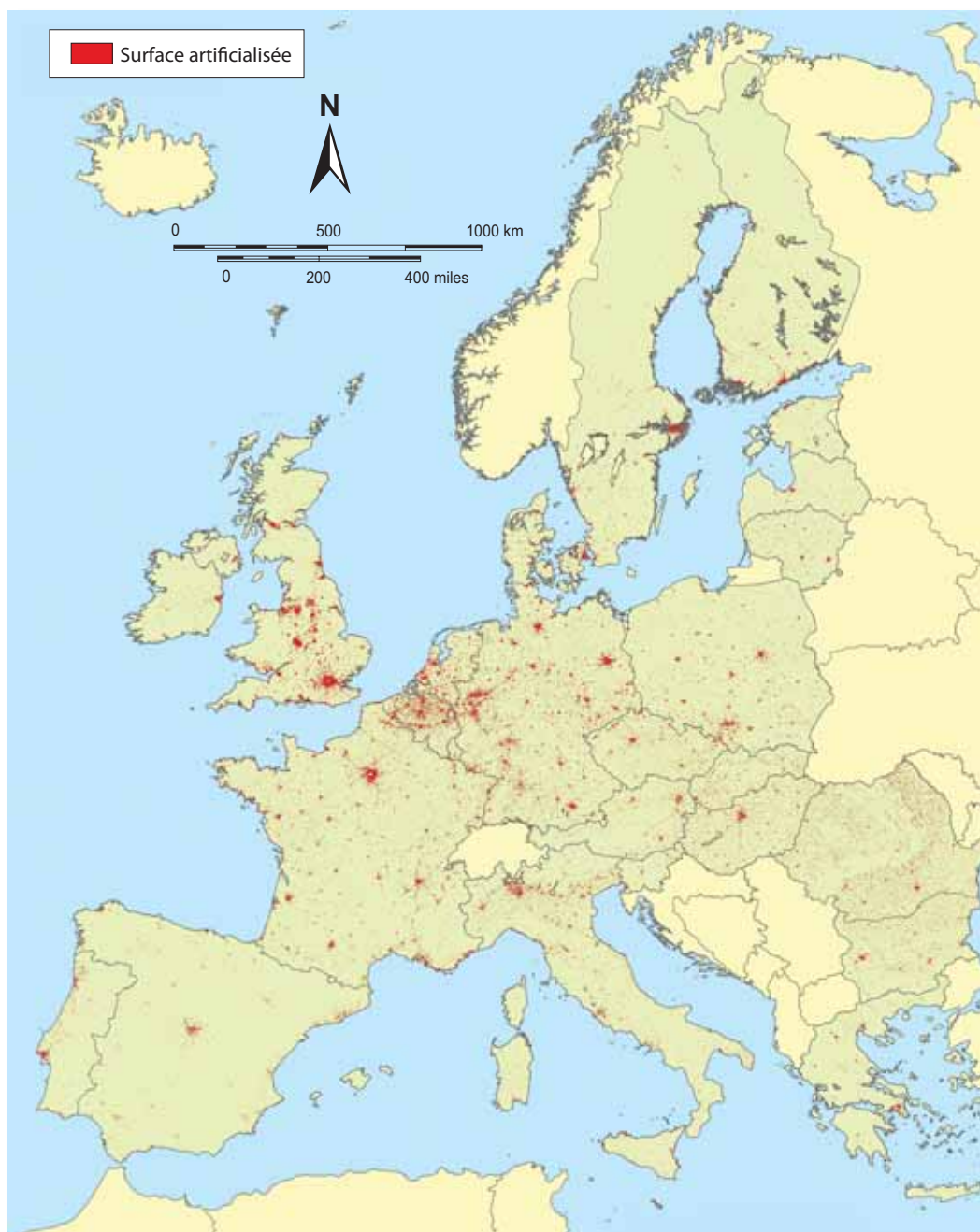


Fig. 3,31 : Carte illustrant les surfaces artificialisées, comprenant les zones urbaines, les routes, les voies ferrées, les aéroports et les zones industrielles et commerciales. La carte a été produite à partir des données CORINE; l'occupation des sols a été fournie par l'AEI pour l'année 2000 (CG)



Fig. 3,33 : Certains sols urbains existent sous la forme de petites parcelles isolées, comme celles qui portent les arbres. Ces sols peuvent devenir très tassés à cause des piétons qui marchent dessus à maintes reprises. (CG)

Le fonctionnement de l'écosystème est aussi impacté, les données existantes montrant des comportements contrastés. Dans certains cas, les sols urbains ont des taux plus élevés de minéralisation de l'azote, de nitrification et de respiration, alors que dans d'autres cas c'est l'inverse. L'apparente incohérence de ces résultats est attribuée à l'immense variété des conditions environnementales qui sont présentes dans les milieux urbanisés, comprenant les facteurs relevant du sol, du climat et de la couverture végétale.

L'environnement urbain est une mosaïque complexe de modes de couverture/occupation du sol et d'écosystèmes. Au sein de l'environnement urbain, les principales catégories suivantes peuvent être distinguées :

- Les petites parcelles résiduelles de sol caractérisées par un tassement très élevé (par exemple, la bande centrale entre deux voies routières, les bordures des voies ferrées, etc.) (Figs. 3,33, 3,37)
- Les petits parcs urbains, intensément fréquentés (Fig. 3,34)
- Les larges bordures le long des routes, voies ferrées et ronds-points
- Les lotissements (Fig. 3,35)
- Les jardins privés et pelouses (Fig. 3,36)
- Les aires de sports et loisirs
- Les sites archéologiques
- Les terres marginales
- Les zones humides
- Les zones côtières
- Les berges des cours d'eau, les zones ripariennes
- Les vastes parcs urbains

Chacun des types d'occupation du sol listés ci-dessus en ordre de pression humaine décroissante, présentent des habitats potentiels très différents pour les organismes du sol. Généralement, les entités urbaines rassemblant des modes d'occupation très divers, peuvent ainsi agir comme des points chauds ou des réservoirs de biodiversité. Par exemple, un quart des plus rares espèces végétales forestières, aquatiques et de marais en Finlande peuvent être trouvées à Helsinki. Dans les jardins urbains de Londres, la densité spécifique d'invertébrés du sol est comparable à celle d'écosystèmes naturels. Même



Fig. 3,34 : Un parc urbain dans la ville italienne de Bologne (CG)

les friches industrielles, qui couvrent de vastes surfaces dans les villes industrielles, peuvent représenter une occasion stimulante pour la restauration écologique et pour la création de nouveaux points chauds de biodiversité dans les régions urbanisées. Cependant, les zones urbaines peuvent aussi être des points de dispersion des espèces invasives et exotiques agressives, car leurs niveaux de diversité sont souvent réduits. Pour cette raison, des précautions particulières devraient être adoptées dans la gestion des espaces verts urbains.

Les services écosystémiques du sol dans les zones urbaines

Beaucoup de services de l'écosystème rendus par le sol sont peut-être d'une importance encore plus cruciale en milieu urbain. Le service de régulation du cycle de l'eau en est un

exemple; c'est une question critique pour les villes, spécialement celles qui sont sujettes aux inondations. La forte proportion de surfaces artificialisées ou sévèrement tassées peut conduire à l'augmentation de la fréquence des crues urbaines. Dans ce contexte, assurer aux surfaces restantes non imperméabilisées le maintien des meilleures propriétés hydrologiques possibles peut représenter une voie de mitigation éventuelle de ce type de dangers. Afin d'améliorer les fonctions hydrologiques des sols urbains, le rôle des organismes du sol et leurs relations avec la couverture végétale doivent être pris en compte.



Fig. 3,35 : Une parcelle d'un lotissement à Prague, République Tchèque. (PV)



Fig. 3,36 : Un jardin urbain à Bexhill, Royaume-Uni. (LJ)



Fig. 3,37 : Une série de sols urbains observée à Milan, Italie. (CG)

3,7 La biodiversité du sol dans des environnements extrêmes

Un grand nombre de sols d'environnements terrestres peuvent être considérés comme extrêmes, depuis les grottes jusqu'aux déserts chauds ou froids (Figs. 3,38 et 3,39), et aux plus hauts sommets des montagnes. Beaucoup de ces écosystèmes, que l'on pensait autrefois dépourvus de vie, sont maintenant connus pour héberger de nombreux organismes qui se sont adaptés physiologiquement pour survivre et réaliser des fonctions cruciales de l'écosystème comme les cycles biogéochimiques. En dépit du fait que les sols des environnements extrêmes soutiennent des réseaux trophiques avec un nombre limité d'espèces, leur diversité comprend des espèces uniques et ils fournissent une réserve de gènes particuliers, la biodiversité globale. Pour ces raisons, les organismes des écosystèmes extrêmes sont considérés comme une précieuse ressource pour la bioprospection à des fins commerciales, médicales ou industrielles. Il y a encore beaucoup à apprendre de ces environnements et de leurs sols qui se sont avérés être d'une grande ressource pour l'étude de l'évolution de la vie (sur la Terre et d'autres planètes) ou pour élucider les rôles des espèces dans le fonctionnement de l'écosystème. Toutefois, notre connaissance des organismes et communautés des environnements extrêmes est limitée et, par conséquent, il est nécessaire d'acquérir des informations sur la réponse et la vulnérabilité de ces espèces et des écosystèmes extrêmes face aux changements globaux (ex : changement d'occupation du sol, changement climatique). Qui plus est, des travaux récents montrent que la perte d'espèces aurait un plus fort impact sur les processus et fonctions d'écosystèmes ayant une faible diversité inhérente, comme dans le cas des sols des environnements extrêmes et des sols fortement perturbés. C'est pourquoi, étant donnée l'accélération globale du rythme d'extinction des espèces, il est important d'identifier ces espèces, de déterminer si elles assurent des rôles clé dans les sols des environnements extrêmes, et si ces espèces sont communes à des milieux extrêmes similaires. Comme la notion d'environnement extrême est vague, il est d'abord nécessaire d'y apporter une définition et de donner des exemples sous lesquels les organismes peuvent survivre ou même prospérer.

Les environnements extrêmes et leurs habitants

La vie subsiste dans la plupart des environnements trouvés sur Terre, et certains organismes survivent et prospèrent dans des milieux qui nous paraissent hostiles et impropres à la vie. Les environnements extrêmes s'étendent des déserts froids, comme les trous à cryoconite formés dans les glaciers et les sols constamment gelés trouvés dans les hautes latitudes et/ou hautes altitudes, aux déserts chauds, dont la température du sol peut dépasser 50°C!



Fig. 3,38 : Lac Fryxell, dans le désert froid de la vallée de Taylor, Vallées Sèches de McMurdo, Antarctique. (BJA)

Chacun de ces environnements présente des défis importants pour les formes de vie. De nombreux organismes ont adapté leur croissance et leurs stratégies de survie à ces conditions, et pour eux, un environnement difficile est la norme. De tels organismes sont couramment qualifiés d'extrémophiles, signifiant littéralement 'amateurs de l'extrême'. D'autres organismes ne font que tolérer ces extrêmes – à savoir de basses ou hautes températures, une basse ou haute teneur en eau de sol, pouvant arriver selon un rythme saisonnier ou même quotidien – mais bien qu'ils soient capables de survivre à des périodes extrêmes, ils ne peuvent pas croître ou se reproduire pendant ces épisodes. Il peut être extrêmement difficile pour les organismes de faire face à de telles fluctuations des conditions environnementales qui les ont obligés à développer des stratégies de survie ou des phases biologiques spécifiques. Certains ont suggéré qu'un environnement stable devrait être considéré comme normal et que seuls les environnements avec de fortes

fluctuations devraient être appelés extrêmes. Cependant, dans le cadre de cet atlas, un environnement extrême est défini comme « tout environnement non géré (excluant les environnements avec pollutions d'origine humaine ou avec déchets toxiques) où les conditions (c'est-à-dire température, humidité, pression hydrostatique) sont au-delà de la gamme dans laquelle la plupart des organismes pourraient croître de manière optimale – que ces conditions soient permanentes ou occasionnelles'. Tandis que certains facteurs, comme les températures extrêmes et la faible disponibilité en eau peuvent être considérés comme les principaux facteurs de stress pour la vie, de nombreuses autres variables incluant, entre autres, le pH, la teneur en sels, la pression osmotique, les radiations, les métaux lourds et les toxines peuvent aussi influencer les taux de croissance. Cependant, tous les décrire serait au-delà de la portée de ce chapitre.

Les sols des environnements extrêmes

Il y a de nombreux types de sols d'écosystèmes extrêmes et la plupart des facteurs énumérés dans la section précédente sont couramment rencontrés par les organismes du sol (en dehors de hautes pressions ou de fortes radiations). Parmi les conditions extrêmes que les organismes rencontrent, celles qui prédominent sont des températures sévères, une faible disponibilité de l'eau, des valeurs de pH basses ou élevées et de fortes concentrations en sels (voir Tableau 3,3). Cependant, dans la plupart des sols d'environnements extrêmes, il y a généralement de fortes variations spatiales et temporelles des facteurs de stress qui peuvent agir de concert pour influencer la croissance des organismes. Des conditions extrêmes localement sont souvent le reflet des caractéristiques topographiques, géologiques, météorologiques et de la végétation.

Les déserts sont définis par les précipitations ou leur absence, et sont généralement qualifiés de semi-aride (précipitations <600 mm par an), aride (précipitations <200 mm par an) à hyper-aride (précipitations <25 mm par an). Les déserts se trouvent dans des régions chaudes, dans des régions côtières, aux hautes altitudes ou encore dans des régions polaires. Les sols les plus extrêmes se trouvent dans les déserts chauds et froids où les organismes font l'expérience non seulement d'une faible disponibilité en eau, mais aussi de températures extrêmes. Dans les déserts, les caractéristiques météorologiques locales, celles de la topographie et la répartition de la végétation ont une grande influence sur les communautés vivant dans le sol, qui par conséquent, montrent une hétérogénéité spatiale et temporelle considérable. Cependant, en général, la biodiversité tend à diminuer avec la sévérité de la contrainte hydrique dans et entre les types de déserts. Dans les déserts chauds et froids les plus extrêmes (ou dans les régions les plus extrêmes à l'intérieur des déserts chauds et froids) la diversité dans le sol est limitée à quelques groupes d'organismes.



Fig. 3,39 : Le désert du Chihuahua, un désert chaud près d'Orla, Texas. (MC)

Tableau 3,3 : Exemples de conditions extrêmes rencontrées par les organismes du sol, des habitats concernés et des organismes présents dans ces sols extrêmes.

Conditions environnementales	Exemples d'habitats du sol types	Définition des organismes	Exemples d'organismes types
Température – basse	Sols alpins et polaires comprenant une couche de permafrost	<i>Psychrophiles</i> : croissance optimale à une température <20°C <i>Psychrotrophes</i> : croissance optimale au-delà de 20°C, mais croissance possible en dessous	Le nématode <i>Scottinema lindsayae</i> est l'invertébré le plus abondant dans les vallées sèches de McMurdo en Antarctique. Il prospère dans les sols froids et secs trouvés là-bas. Le nématode <i>Panagrolaimus davidi</i> trouvé en Terre Victoria en Antarctique, a son taux de croissance maximal au-delà de 20°C, mais il peut croître à des températures inférieures et peut tolérer la formation de cristaux de glace à l'intérieur de ses cellules. Une grande variété de bactéries domine dans les sols très froids.
Température - élevée	Déserts chauds et sols chauffés par l'activité géothermique	<i>Thermophiles</i> : croissance optimale de 60 à 80°C <i>Hyperthermophiles</i> : croissance optimale à plus de 80°C	Les seuls thermophiles véritables dans les sols sont des microorganismes, mais de nombreux organismes de la mésofaune du sol peuvent survivre à l'exposition à des températures très élevées, dont des nématodes, des tardigrades et des rotifères. Les termites et les fourmis sont souvent les invertébrés dominants dans les déserts chauds.
pH – bas	Marais, tourbières	<i>Acidiphiles</i> : croissance optimale à pH<3	Les enchytréides sont souvent les invertébrés dominants dans les sols tourbeux très acides. Les champignons sont les microorganismes dominants dans ces conditions.
pH – élevé	Certains sols en Antarctique	<i>Alcalinophiles</i> : croissance optimale à pH>9	Ce sont surtout les microorganismes qui supportent des pH élevés
Humidité – basse	Déserts froids et chauds, surfaces exposées du sol	<i>Xérophiles</i>	Mêmes espèces que celles des environnements extrêmes de basse ou haute température. De nombreux organismes du sol se sont adaptés pour supporter la dessiccation.
Salinité – élevée	Nombreux sols des déserts chauds et froids	<i>Halophiles</i> : croissance à une concentration >0,2% de sels solubles	Les archées et les bactéries représentent la plupart des espèces halophiles des sols. Cependant, de nombreuses espèces de la mésofaune, comme le nématode <i>S. lindsayae</i> peuvent tolérer de fortes concentrations salines.

Les déserts chauds

Les déserts chauds se répartissent sur toute la surface du globe (Figs. 3,39 et 3,40). Ici, les organismes ne doivent pas uniquement faire face à de hautes températures, ainsi qu'à leurs amples fluctuations quotidiennes, mais aussi à une disponibilité en eau restreinte par les forts taux d'évaporation et les faibles précipitations, et dans certaines régions, aux fortes concentrations en sels. Globalement, chaque désert abrite des espèces différentes, mais comme les recherches sur la biodiversité des déserts chauds sont limitées à quelques régions bien explorées, une estimation du nombre total des espèces du sol ne peut être donnée facilement. De plus, la distribution des espèces dans les déserts chauds est influencée par la chimie du sol, des facteurs physiques, le type de végétation, la profondeur d'enracinement, les répartitions locales et régionales des précipitations et la région elle-même. Cela rend la diversité des espèces très variable au sein d'un désert donné. En général, toutefois, la biodiversité du sol est la plus basse dans les sols arides nus fortement minéraux. Le nombre d'espèces composant la biodiversité du sol dans les déserts est donc probablement sous-estimé.

Les termites et les fourmis, qui agissent sur le sol en modifiant la structure et sont nommés « ingénieurs de l'écosystème », sont souvent les animaux les plus abondants dans les sols des déserts chauds. Cependant, la richesse spécifique de ces deux groupes est souvent plus faible que dans d'autres écosystèmes, car ces communautés d'invertébrés sont souvent dominées par quelques espèces adaptées aux déserts. Les termites et les fourmis semblent avoir un rôle similaire à celui des vers de terre et des enchytréides en conditions plus tempérées ou dans les sols tropicaux organiques (c'est-à-dire les écosystèmes avec une forte production primaire). De ce fait, les vers de terre et les enchytréides, qui peuvent être abondants et avoir un fort impact sur le recyclage de la matière organique, sont moins importants dans les sols hautement minéraux des déserts. Néanmoins, les fourmis et enchytréides peuvent quand-même être présents et influencer les vitesses de décomposition des couches de litière dans les sols des déserts chauds. Avec les termites et les fourmis, les groupes les plus abondants de la faune du sol des déserts chauds sont les microarthropodes et les nématodes. Les microarthropodes sont souvent dominés par les acariens oribates, qui composent plus de 50% des microarthropodes dans de nombreux sols de déserts. D'autres groupes d'acariens, de collemboles et d'autres arthropodes contribuent également au pool de microarthropodes. La richesse spécifique des microarthropodes et nématodes dans les sols de déserts est en général faible par rapport à celle des autres sols. Par

exemple, dans une étude sur la richesse spécifique des nématodes dans 4 déserts d'Amérique du Nord, 9 taxons ont été trouvés dans le désert du Sonora, 11 dans le désert du Chihuahua et 17 dans les déserts du Grand Bassin et des Mohaves, alors que des centaines d'espèces sont habituellement observées dans les prairies tempérées. Il semble que les régions avec une forte richesse spécifique végétale possèdent aussi une faune du sol diversifiée. Par exemple, 26 espèces d'acariens (Oribatida, Prostigmata et Mesostigmata) et 4 espèces de collemboles furent trouvées sous des buissons, au bord d'un petit arroyo (cours d'eau temporaire se remplissant lorsqu'il pleut) dans le désert du Chihuahua. Les déserts australiens montrent aussi une richesse spécifique limitée en microarthropodes. Dans une grande étude des écosystèmes arides du Sud de l'Australie (précipitations < 252 mm par an), pas plus de 23 espèces d'acariens et 6 espèces de collemboles ont été dénombrées dans les sols échantillonnés. En comparaison, des centaines d'espèces d'acariens et de nématodes sont souvent observées localement dans les prairies et forêts tropicales et tempérées.

Dans les déserts chauds les plus extrêmes, les plantes vasculaires sont absentes, car elles ne peuvent vivre à cause de la trop faible disponibilité en eau. Les sols sont souvent stériles et sans vie apparente. Pourtant, même là il y a de la vie, bien qu'elle tende à se limiter aux microorganismes. Par exemple, l'examen d'échantillons collectés dans des dunes du désert pré-saharien de Tataouine en Tunisie, qui reçoit approximativement 115 mm de précipitations chaque année et virtuellement pas d'eau du tout pendant l'été, a révélé une large variété de microorganismes avec plus de 90 taxons différents représentant jusqu'à 10 groupes de bactéries et comprenant le groupe d'archées des Crenarchaeota. La province de Yungai dans le désert d'Atacama est reconnue comme l'un des écosystèmes les plus secs de la Terre. Les endroits les plus arides du Yungai n'abritent ni plantes vasculaires ni invertébrés et la biodiversité du sol y est très faible. Bien que l'eau soit cruciale pour la vie, des espèces semblent ici bien adaptées : des cyanobactéries croissent sous les roches quartzieuses du désert de l'Atacama. Le quartz laisse la lumière pénétrer, ce qui permet la photosynthèse, et le sol sous le quartz qui contient plus d'humidité que les surfaces exposées, fournit un habitat aux cyanobactéries. Cependant, ces communautés ne sont pas observées partout dans le désert, avec seulement deux espèces de cyanobactéries et une de microprotéobactéries trouvées dans les endroits les plus secs (précipitations < 2 mm par an). La plupart des roches quartzieuses prospectées n'étaient pas colonisées, indiquant l'extrême rigueur de ce désert pour la vie. En bref, la diversité sous la surface du sol dans les déserts chauds est substantielle, bien qu'à petite échelle elle paraisse limitée comparée à celle de sols « normaux » plus humides et supports de végétation. Notre connaissance sur la biodiversité des déserts chauds et de son influence sur les fonctions écosystémiques reste limitée. De nombreuses personnes vivent dans ou près des déserts et dépendent des services fournis par ces écosystèmes, comme la prévention de l'érosion. Le changement climatique altérant les écosystèmes désertiques, les informations sur la biodiversité des sols et leur influence sur le fonctionnement de l'écosystème pourront aider à orienter les choix de gestion.



Fig. 3,40 : Dunes de sable avec végétation éparse dans le Sahara tunisien, près de Ksar Ghilane. (JS)

Le sol dans les environnements froids

Les environnements les plus froids sur Terre sont trouvés aux hautes latitudes et/ou hautes altitudes (à savoir les régions polaires et les milieux alpins) et couvrent une importante proportion de la surface terrestre. Toutes ces régions subissent des changements importants de leur biodiversité en raison du réchauffement climatique (voir Section 5,1,3). Dans les régions polaires, le paysage est dominé par la toundra, les sols nus et les rochers ou est recouvert de neige ou de glace. La toundra est une formation végétale caractéristique des zones arctiques, mais les régions antarctiques colonisées par la végétation et certaines régions alpines correspondent aussi à des toundras (Fig. 3,41). Cette formation végétale est dominée par les lichens, les mousses, les graminées, les carex, des herbacées et quelques buissons nains. Elle correspond à de faibles températures annuelles, de courtes saisons de végétation, une haute fréquence des cycles gel-dégel et la présence de permafrost (c'est-à-dire, de sol gelé en permanence).

Les communautés végétales de la toundra arctique sont malgré leur apparence plutôt productives comparées à celles d'autres environnements extrêmes et fournissent un fort apport de matière organique au réseau trophique du sol (Fig. 3,42). Pour cette raison, en dépit de températures annuelles en dessous de -10°C dans de nombreux sites, les toundras arctiques abritent plus de 700 espèces d'acariens, 400 de collemboles, 500 de nématodes et 70 d'enchytréides et de vers de terre. Toutefois, la richesse et la densité spécifiques locales des invertébrés restent faibles par rapport aux sols tempérés. Par exemple, dans le Grand Arctique, il a été trouvé que les communautés d'acariens oribates et de collemboles sont spécifiques de certains végétaux. Seulement 6 à 7 espèces d'acariens oribates et 4 à 6 espèces de collemboles étaient présentes dans les sols, associées à 6 espèces de plantes différentes. Des résultats similaires ont été obtenus pour les espèces végétales au Svalbard dans le nord de la Norvège. En revanche, les communautés de nématodes sont généralement plus diverses que celles de microarthropodes. Par exemple, 29 espèces de nématodes ont été observées dans les 3 premiers centimètres du sol d'une lande sub-alpine en Laponie, dans le Nord de la Suède, bien que cette diversité de nématodes reste inférieure à celle des écosystèmes non-extrêmes.

La diversité des communautés microbiennes de l'Arctique est peu connue mais des méthodes moléculaires indiquent que les sols arctiques possèdent aussi une grande diversité microbienne. Par exemple, dans une étude sur les sols de la toundra sibérienne où les températures hivernales tombent fréquemment sous les -40°C , 43 séquences génétiques apparentées aux groupes Proteobacteria et Fibrobacter ont été trouvées. De plus, il a été démontré que la diversité bactérienne dans les sols de la toundra arctique peut compter plus de 2000 phylotypes, dont une grande partie n'aurait pas été observée ailleurs.

Plusieurs facteurs participent à une plus faible diversité terrestre en Antarctique qu'en Arctique, notamment dans les déserts continentaux polaires. Les habitats terrestres colonisés sont limités à cause de l'Océan Austral et de son emprise sur les conditions météorologiques qui rendent les événements de colonisation rares. En conséquence, la plupart des espèces occupant les terres antarctiques sont endémiques et ont dû survivre à plusieurs épisodes de glaciation. En outre, le climat est généralement plus sévère qu'à des latitudes comparables dans l'hémisphère Nord et ce climat rigoureux est une contrainte majeure pour la faune et la flore antarctiques. La plupart du continent est recouvert de glace (seulement 2% de la masse continentale est dépourvue de glace) et abrite des sols parmi les environnements les plus extrêmes, avec une moyenne de température de l'air inférieure à 0°C et des précipitations très limitées (<100 mm par an dans certaines régions).

Tout cela contribue à une biodiversité relativement faible, bien évidente pour ce qui vit au dessus de la surface du sol, avec 2 espèces de plantes vasculaires et 2 d'insectes supérieurs en Antarctique maritime et aucune en Antarctique continental ! Malgré cela, l'ensemble des sols de l'Antarctique hébergent au moins 225 espèces d'acariens, 85 espèces de collemboles, 49 espèces de nématodes, 30 espèces de rotifères et 41 espèces de tardigrades, parmi lesquelles environ 170 sont endémiques. Pour chaque groupe il s'agit des nombres actuels, ils sont donc potentiellement amenés à augmenter. Les communautés microbiennes sont elles aussi assez diversifiées et montrent un fort degré d'endémisme. Par exemple, 35 espèces représentant 22 genres de micro-champignons ont été observées dans la région de Windmill Island, 28 taxons de champignons représentant 18 genres en Terre Victoria, et au moins 24 espèces de champignons endoparasites et champignons prédateurs de nématodes dans tout l'Antarctique. Les communautés de cyanobactéries sont largement réparties parmi les sols de l'Antarctique, même dans les sols arides. Par exemple, 15 taxons ont été isolés depuis 18 polygones de sols avec jusqu'à 12 taxons dans l'échantillon de sol le plus riche à la Pointe Cierva, sur la Péninsule Antarctique, et 6 taxons dans 124 échantillons de sol provenant des montagnes de La Gorce, l'une des régions sans glace les plus au Sud de l'Antarctique. La richesse



Fig. 3,41 : Toundra automnale près de Red Dog Mine, Alaska. (JS)

spécifique des bactéries est encore peu décrite, mais de récentes études suggèrent qu'il y a une diversité bactérienne considérable avec une forte proportion d'espèces nouvelles. Comme dans les déserts chauds, les espèces ont tendance à se répartir de manière très inégale dans les paysages désertiques de l'Antarctique, avec des biomasses et une diversité plus fortes dans les microhabitats plus humides. Les points chauds biotiques pour les sols en Antarctique comprennent les sols colonisés par la végétation et les sols sous les nids d'oiseaux et les lits de mousse. Cependant, la richesse spécifique de la faune du sol dans les parties les plus extrêmes de l'Antarctique est bien plus faible.

Les déserts froids les plus extrêmes sont les vallées sèches de McMurdo en Antarctique (Fig. 3,43) où les basses précipitations (<100 mm par an) et la température annuelle moyenne d'environ -20°C imposent une très courte fenêtre de temps où l'eau est disponible pendant l'été austral (25 à 75 jours avec des températures au dessus de 0°C). Les sols dominants dans ces vallées sèches ont une disponibilité en nutriments très faible et de fortes teneurs en sel, en plus d'amples fluctuations quotidiennes de température entraînant de fréquents épisodes de gel-dégel. Il s'agit donc d'un des environnements les plus difficiles pour la vie sur Terre. La vaste étendue des sols très secs (avec une teneur en eau souvent inférieure à 5%) est dominée par le nématode *Scottinema lindsayae* qui se nourrit de microorganismes et représente souvent le seul grand animal de la faune de ces sols. Des résultats expérimentaux suggèrent qu'un réchauffement du climat ferait diminuer la superficie de ces sols secs, ce qui réduirait donc l'expansion de *S. lindsayae*. *S. lindsayae* est l'invertébré le plus abondant dans les vallées sèches de McMurdo et on estime qu'il est responsable de 6 à 7% du turn-over du carbone organique du sol. Ce flux significatif indique que les modifications du climat pourraient avoir des répercussions critiques sur le fonctionnement de l'écosystème. Dans les régions ayant une humidité du sol plus importante, les communautés dans le sol sont en général plus diversifiées. Ici, les genres de nématode *Pieictus* et *Eudorylaimus* cohabitent avec plusieurs espèces de tardigrades et de rotifères, ainsi que quelques espèces de microarthropodes. Les communautés microbiennes dans les vallées sèches de McMurdo peuvent être relativement diverses, mais la diversité des microbes, comme celle des invertébrés, diminue avec l'humidité décroissante du sol. En bref, les sols de l'Antarctique recèlent de nombreuses espèces microbiennes et taxons animaux nouveaux.



Fig. 3,42 : Vie fleurissant sur un Leptosol Hypersquelettique au Nord du Canada, sous la forme d'un coquelicot arctique (*Papaver radicum*), l'une des plantes les plus résistantes de la planète. Même ces sols très pauvres sont une composante importante des environnements terrestres (CT)

Un des traits dominants des environnements froids est la présence d'une couche de permafrost (c'est-à-dire de sol restant gelé plus de deux ans). Le permafrost couvre une grande proportion des terres émergées de la planète et présente des conditions hostiles au développement de la vie par le froid extrême et les cycles fréquents de gel-dégel. Loin d'être exempt de vie, le permafrost compte des communautés très diverses. Par exemple, plus de 30 genres de bactéries ont été isolés dans des échantillons de permafrost arctique collectés sur l'Île d'Ellesmere au Canada, et presque 50 souches bactériennes différentes ont été trouvées dans des échantillons de permafrost du plateau du Qinghai au Tibet. De plus, certains microorganismes trouvés dans le permafrost sont actifs pendant les périodes froides et se sont révélés capables de croître à des températures aussi basses que -39°C . Ces exemples démontrent que les sols des environnements polaires présentent des différences substantielles dans leurs communautés et qu'il peut y avoir plus d'espèces qu'on ne pourrait penser dans les déserts froids les plus extrêmes.

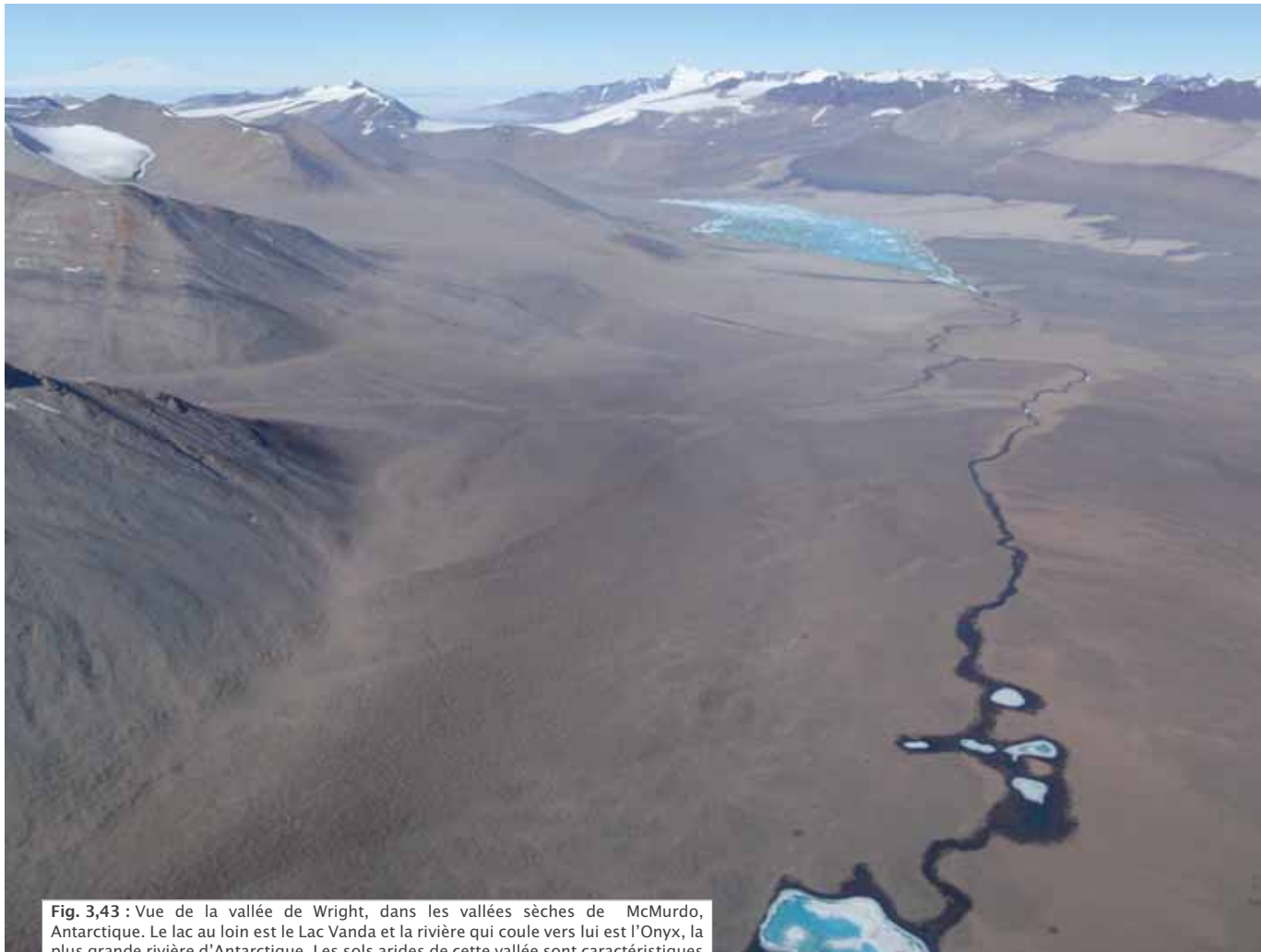


Fig. 3,43 : Vue de la vallée de Wright, dans les vallées sèches de McMurdo, Antarctique. Le lac au loin est le Lac Vanda et la rivière qui coule vers lui est l'Onyx, la plus grande rivière d'Antarctique. Les sols arides de cette vallée sont caractéristiques des déserts polaires extrêmes des vallées sèches d'Antarctique. (BJA)

Les sols des autres environnements extrêmes

Il existe beaucoup d'autres types de sols d'environnements extrêmes que ceux relevant de températures extrêmes. Les sols des environnements salins, par exemple, se rencontrent en premier lieu dans les régions arides, mais deviennent de plus en plus fréquents dans de nombreux sols agricoles. Ils entraînent une dégradation du sol et souvent une réduction des rendements, voire même la mort des végétaux (Fig. 3,44). Est défini comme sol salin tout sol avec une concentration supérieure à 0,2% (m/V) de sels solubles. Certains organismes se sont si bien adaptés à ces environnements qu'ils poussent mieux à des concentrations salines de 15-25% et sont même souvent incapables de pousser

à de faibles concentrations de sels. La diversité des archées dans les sols salins est particulièrement impressionnante. Par exemple, une étude à petite échelle sur la diversité des archées dans les sols avec des concentrations salines allant de 7 à 18% a détecté 104 à 177 phylotypes uniques dans chaque échantillon de sol recoupant 7 groupes phylogénétiques différents. Les communautés d'archées changeaient selon un gradient de salinité et la diversité augmentait avec une concentration en sel croissante, indiquant l'importance des petites variations locales des propriétés du sol sur sa biodiversité. A des concentrations salines plus modérées, la diversité des bactéries augmente spectaculairement.

Bien qu'il y ait beaucoup d'autres types de sols extrêmes, les sols chauds en dehors des déserts, associés à l'activité géothermique, près de sources chaudes ou de volcans, sont particulièrement intéressants (Fig. 3,44). Ils peuvent composer des microhabitats très distincts et sont dans certains cas des points chauds pour la biodiversité des sols extrêmes. Par exemple, les conditions à l'intérieur du continent antarctique sont considérées comme les plus froides, les plus sèches et les plus venteuses sur Terre, mais tout l'Antarctique n'est pas froid. Plusieurs volcans actifs créent des sols chauffés par l'activité géothermique là où il n'y aurait autrement que des environnements froids. Ces sols chauffés recèlent des communautés distinctes à la fois à la surface (mousses) et dans le sol, avec plusieurs espèces de bactéries endémiques trouvées dans ces sites.

Résumé

A l'évidence, il existe plusieurs types de sols d'environnements extrêmes occupant une vaste gamme d'habitats terrestres et habités par des assemblages uniques d'espèces, dont beaucoup ne sont trouvés nulle part ailleurs sur Terre. Comme beaucoup d'organismes trouvés dans les environnements extrêmes ont évolué et se sont adaptés à une combinaison particulière de conditions extrêmes, ils sont génétiquement très différents des autres organismes des environnements plus "normaux".

Bien que la biodiversité de ces environnements extrêmes puisse aller d'un grand nombre d'espèces à seulement quelques unes, comprenant de nombreux taxons supérieurs ou seulement quelques microorganismes, leurs sols représentent un réservoir inestimable de gènes nouveaux et de fonctions uniques. Par exemple, de nombreux organismes trouvés dans les environnements extrêmes, incluant les sols extrêmes, ont évolué pour vivre dans des conditions dans lesquelles la plupart des organismes en sont incapables. Ces organismes pourraient remplir des fonctions ou services bénéfiques pour le bien-être des communautés humaines ou pourraient être utilisées par les biotechnologies pour produire des biens aux applications multiples. Pour l'instant, certains des environnements chauds et froids les plus extrêmes apparaissent dénués de vie, mais, comme pour les autres écosystèmes, le raffinement des techniques moléculaires pourrait révéler un jour une diversité d'espèces potentiellement utiles. En conclusion, les sols des environnements extrêmes contiennent une réserve inestimable d'espèces extraordinaires.

Qu'est-ce que la salinité :



La salinité est la teneur en sel contenue dans l'eau. Une eau de mer normale a une salinité de 33 pour mille. Cela monte à 337 pour mille dans la Mer Morte.



Fig. 3,44 : (A gauche) Les sols salés, comme cet exemple en Hongrie, montrent souvent une croûte blanche ou grise de sel qui couvre la surface. Tandis que les hautes concentrations de sel peuvent donner au sol un pH d'environ 8,5 ou plus et interférer avec la croissance des plantes, certains végétaux et organismes du sol prospèrent dans de telles conditions. Les sols salés montrent une variabilité temporelle et saisonnière qui peut influencer le type et la quantité d'organismes du sol (ED). (A droite) Les organismes du sol peuvent être trouvés dans les régions soumises à une intense activité volcanique où la haute température et les hauts niveaux de soufre interdisent l'existence d'une végétation et de la plupart des organismes. (AJ)

4,1 Comment la biodiversité du sol impacte-t-elle le fonctionnement de l'écosystème?

Les organismes édaphiques sont cruciaux pour le fonctionnement du sol, car ils assurent des fonctions variées assurant la fourniture de nombreux biens et services écosystémiques (voir Fig. 4,1). En fait, les fonctions réalisées par les organismes du sol peuvent avoir des implications à l'échelle globale, comme le stockage de carbone dans les sols ou son émission, qui affectent le climat. Ces fonctions, qui résultent souvent d'interactions complexes entre organismes au sein des écosystèmes, sont appelées "fonctions écosystémiques".

La variété remarquable de la vie souterraine sera présentée plus en détail dans d'autres parties de cet Atlas, mais il convient dès à présent de souligner que le bon fonctionnement écologique de la biosphère, et donc le futur de notre civilisation, dépendent de manière cruciale de la biocénose du sol. La vie du sol conditionne la vie sur terre et la biodiversité du sol représente une énorme machinerie biologique, conduisant à des processus dont notre survie elle-même dépend.

Pourquoi la biodiversité est-elle importante pour le fonctionnement du sol?

Les relations entre biodiversité et fonctionnement sont complexes et encore mal comprises, même pour des écosystèmes non telluriques dont l'étude est plus aisée et qui sont probablement moins complexes que le sol. La complexité exceptionnelle des communautés édaphiques défie notre compréhension du système sol. Trois mécanismes importants sont à la base des relations entre la biodiversité et la fonction :

Répertoire : pour qu'un processus biologique soit enclenché, les organismes qui effectuent ce processus doivent être présents. Un système diversifié aura de plus grandes potentialités, qui permettront une gamme plus large de fonctions.

Interactions : la plupart des organismes du sol ont la capacité d'influencer directement ou indirectement d'autres organismes, que ce soit positivement ou négativement. Une plus grande diversité d'organismes offre un plus grand potentiel d'interactions, et un réseau plus complexe d'interactions pourra être plus adaptable aux changements et plus résilient face aux perturbations.

Redondance : Contrairement à ce que l'acception commune de ce terme pourrait laisser penser, d'un point de vue écologique, la notion de redondance n'a pas de connotation négative et n'a aucun lien avec le fait de savoir si quelque chose est nécessaire. En écologie, plus il y a d'organismes pouvant exercer une fonction dans un sol particulier, plus il est probable que, si certains de ceux-ci sont rendus inactifs ou éliminés, le processus ne sera pas affecté, les organismes restant pouvant combler le vide créé (Figs. 4,2 et 4,3).

Des résultats théoriques et expérimentaux montrent que les sols ayant une biodiversité élevée sont plus résistants aux perturbations environnementales et sont également plus résilients (c'est-à-dire qu'ils ont une capacité supérieure à revenir à leur état initial après ces perturbations) que ceux ayant une diversité plus faible. Dans certaines situations, lorsque la biodiversité est réduite au-dessous d'un certain seuil, les fonctions assurées par les organismes vivants peuvent être irréversiblement réduites ou compromises. Ces situations sont caractérisées par de très faibles niveaux de biodiversités et sont plutôt liées à des processus assurés par peu d'espèces ou de groupes d'organismes (appelés « processus écologiquement étroits » - voir ci-dessous). Cela peut avoir une grande importance en écologie de la restauration, discipline visant à restaurer des écosystèmes dégradés. Dans certaines situations, des « barrières biotiques » à la restauration effective d'écosystèmes peuvent apparaître. Notons que le niveau attendu de diversité d'un groupe donné d'organismes est spécifique du site et varie énormément entre écosystèmes et biomes.

Biodiversité et structure des communautés

Quelques-unes des raisons pour lesquelles la diversité des organismes du sol en elle-même est importante sont décrites ci-dessus. Cependant, un fonctionnement efficace exige également que soit présente dans la communauté une gamme appropriée de propriétés (ou "traits"). Il est donc admis que la diversité fonctionnelle caractérise mieux l'état biotique des sols que la biodiversité en soi.

La principale raison pour mesurer la diversité fonctionnelle plutôt que la diversité taxonomique (c'est-à-dire le nombre d'espèces de groupes ou d'organismes présents) est que la principale préoccupation concernant le fonctionnement des écosystèmes est de savoir si la communauté a un répertoire approprié de capacités fonctionnelles. Cela dépend davantage les traits fonctionnels réels des organismes, que leur diversité taxonomique. Pour de nombreux organismes du sol, et en particulier les microorganismes comme les bactéries, les relations entre leur statut taxonomique et leurs caractéristiques fonctionnelles dans le sol sont variables.

Les communautés sont souvent également structurées via toute une hiérarchie de niveaux trophiques (souvent appelé chaîne alimentaire ou réseau trophique), un concept utilisé pour décrire les relations trophiques entre les différents groupes biotiques et qui montre aussi comment l'énergie est transférée à travers le système. Cela a des implications majeures au plan fonctionnel puisque bon nombre de nutriments essentiels recyclés au sein des écosystèmes, sont importants pour le fonctionnement de ces derniers ainsi que pour la fertilité des sols et d'autres "services écosystémiques" (voir le Tableau 4,1).

Processus larges et étroits et le principe d'assurance

Les fonctions écosystémiques peuvent être divisées en processus larges ou processus étroits. Les processus larges ont tendance à être réalisés par un grand nombre d'espèces ou de groupes d'organismes, tandis que les processus étroits sont assurés par un nombre plus faible d'espèces ou de groupes d'organismes et sont ainsi plus facilement compromis par des perturbations écologiques. Ceci a conduit à la formulation d'une théorie largement acceptée appelée « redondance fonctionnelle », selon laquelle les fonctions au sein d'un écosystème peuvent ne pas être affectées par la perte d'une espèce, si d'autres espèces peuvent exécuter la même fonction (Figure 4.2 et 4.3). A nouveau, notons qu'ici la redondance n'a pas une connotation négative : lorsque plusieurs organismes exécutent la même tâche, il y a une « assurance » dans le système et si un groupe d'organisme disparaît, un autre peut continuer à exécuter la fonction.

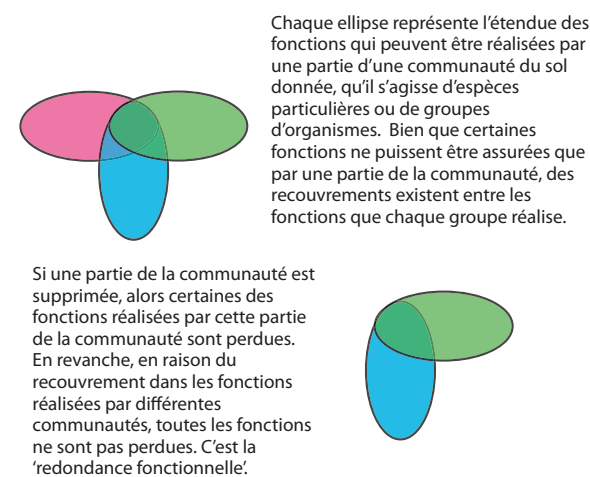


Fig. 4,2 : Représentation schématique de la redondance fonctionnelle. (Sj)

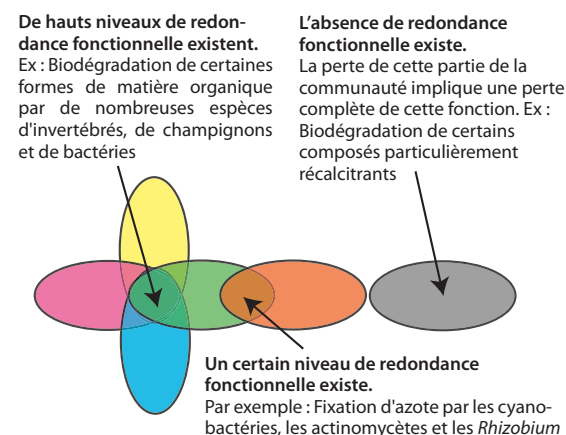


Fig. 4,3 : Représentation schématique montrant différents niveaux de redondance fonctionnelle pour différents exemples de fonctions écosystémiques. (Sj)

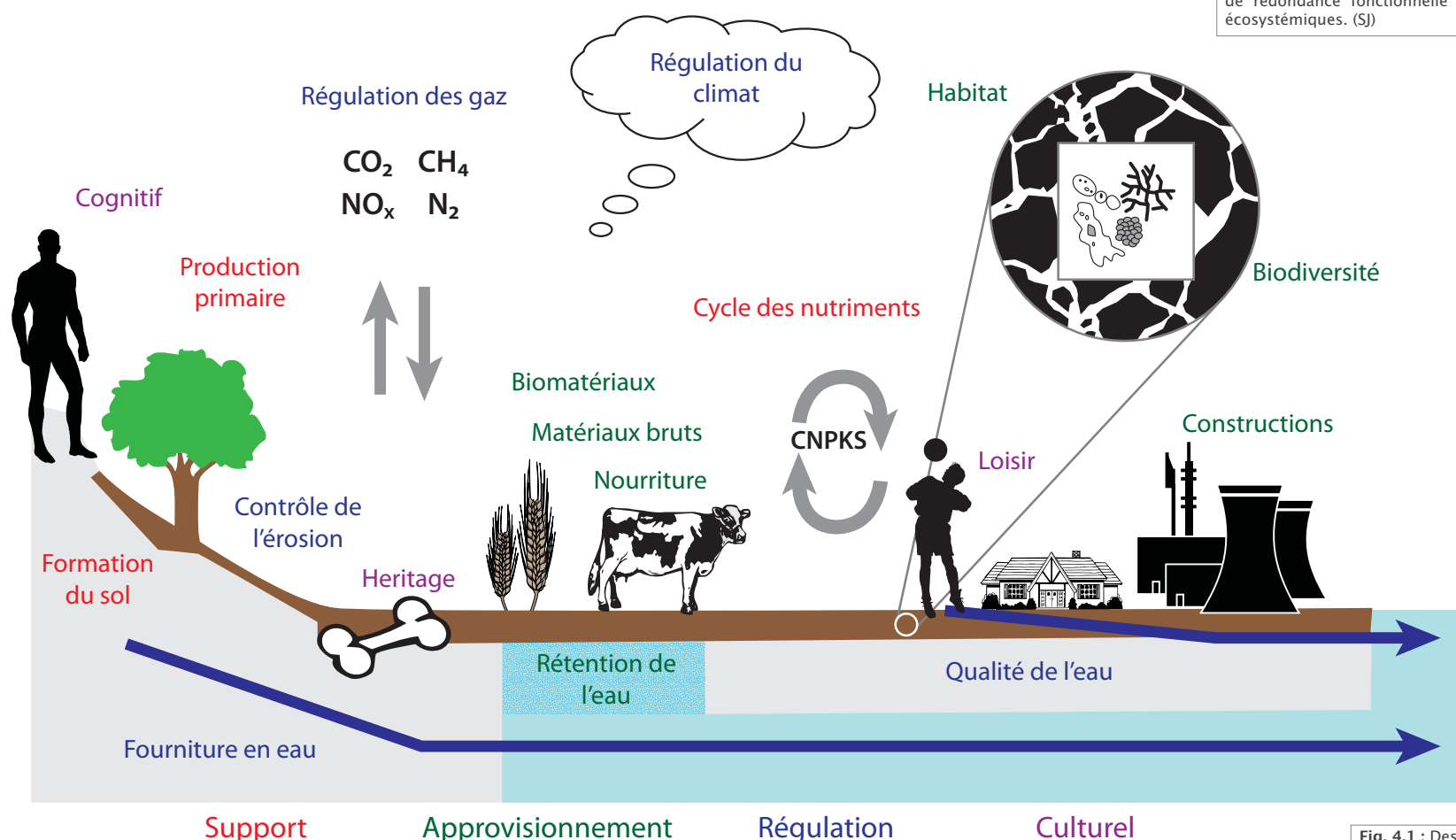


Fig. 4,1 : Description schématique des fonctions réalisées par le sol. D'après Haygarth et Ritz, Land Use Policy 2009

Tableau 4,1 : Une liste de services écosystémiques accompagnée d'exemples d'organismes fournissant ces services. D'après Haygarth et Ritz (2009).

	SERVICES ECOSYSTEMIQUES ASSURES PAR LES SOLS	BIENS ASSOCIES, PROCESSUS ET FONCTIONS	EXEMPLES DE CONTRIBUTION
SUPPORT	a. Formation des sols	Altération du matériau parental et processus pédogénétiques	Lichens Production d'acides organiques par de nombreux bactéries et champignons
	b. Production primaire	Directe : Fixation du carbone Indirecte : Interactions avec les plantes vasculaires (principaux organismes autotrophes)	Cyanobactéries, ex : <i>Nostoc</i> sp. Algues, ex. <i>Calothrix</i> sp. Liens avec de nombreux services et fonctions
	c. Cycle du carbone	Biodégradation de la matière organique : Physique: broyage et mélange Biochimique: primaire : décomposition enzymatique secondaire : ingestion par la faune	Macrofaune, principalement vers de terre, myriapodes, termites, fourmis et larves d'insectes Nombreux bactéries, archées et champignons Nombreux protozoaires, nématodes et autres espèces animales
	d. Cycle des éléments nutritifs	Azote: Fixation de l'azote: fixation libre rhizosphérique symbiotique ammonification nitrification denitrification mycorhizes éricacées Phosphore: P- solubilisation bactérienne et fongique Absorption par les plantes par l'intermédiaire des mycorhizes Soufre : Fer : Oxydo-réduction Manganese : Autres métaux et éléments traces	ex. <i>Azospirillum</i> sp. <i>Azotobacter</i> sp. <i>Rhizobium</i> sp. Nombreuses bactéries ex : <i>Nitrobacter</i> sp. <i>Pseudomonas</i> sp. <i>Hymenoscyphus</i> sp. ex. <i>Bacillus</i> spp. / <i>Aspergillus</i> sp., <i>Glomus macrocarpum</i> ex. <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Glomus intraradices</i> ex. <i>Beggiatoa</i> sp./ <i>Desulfotomaculum</i> sp. <i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> / <i>Geobacter</i> sp. <i>Ascomycota</i> sp. / <i>Pseudomonads</i> sp. ex. <i>Microbacterium arborescens</i>
APPROVISIONNEMENT	e. Plate-forme	Stabilité structurale du sol	De nombreux microorganismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage fongique, la formation de complexes argilo-humiques par les vers de terre et d'autres organismes de la macrofaune
	f. Stockage de l'eau	Dynamique de la structure du sol (porosité)	De nombreux organismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage fongique, le creusement de galeries et la restructuration du sol, en particulier par les vers de terre anéciques
	g. Habitat	Dynamique de la structure du sol (porosité)	De nombreux organismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage, le creusement de galeries et la restructuration du sol
	h. Biodiversité/ressources génétiques	Réservoir de processus d'adaptation et d'évolution Source de nouveaux composés pharmaceutiques	L'ensemble de la biocénose du sol De nombreux sont encore inconnus !
	i. Approvisionnement alimentaire	Via la production primaire, champignons comestibles	L'ensemble de la biocénose du sol ex. <i>Lentinula edodes</i> (Shitake)
	j. Biomatériaux	Antibiotiques, protéines monocellulaires	ex. <i>Actinomyces</i> sp. <i>Fusarium venenatum</i> (Quorn®)
	k. Matières premières	Cultures industrielles via la production primaire	L'ensemble de la biocénose du sol
REGULATION	l. Régulation de la qualité de l'eau	Purification via: la dynamique de la structure (porosité) la dynamique de la dégradation des xénobiotiques et des agents pathogènes	De nombreux organismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage fongique, le creusement de galeries et la restructuration du sol, ainsi que la dégradation bactérienne et fongique
	m. Régulation de l'approvisionnement en eau	Dynamique de la structure du sol (porosité)	De nombreux organismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage fongique, le creusement de galeries et la restructuration du sol
	n. Régulation biologique	Réseaux trophiques Carbone et cycle des nutriments	L'ensemble de la biocénose du sol
	o. Régulation des gaz atmosphériques	Dioxyde de carbone Méthane: Emission (organismes méthanogènes) Absorption (organismes méthanotrophes) Oxide d'azote (dé-nitrification)	L'ensemble de la biocénose du sol ex. <i>Methanococcus</i> sp. <i>Methylococcus</i> sp. <i>Pseudomonas</i> sp.
	p. Régulation du climat	Via les interactions avec la régulation des gaz à effet de serre	ex. Photoautotrophes, Méthanotrophes
	q. Contrôle de l'érosion	Dynamique de la structure du sol Stabilisation de la structure du sol	De nombreux organismes ex. via l'adhésion bactérienne, le pontage fongique, le creusement de galeries et la restructuration du sol
CULTUREL	r. Cognitif	Via le système-sol qu'il sous-tend Espèces charismatiques	L'ensemble de la biocénose du sol. Ex. <i>les taupes, vers de terre, champignons</i> (carpophore)
	s. Récréatif	Par les terrains sportifs et les espaces verts	L'ensemble de la biocénose du sol
	t. Educatif	Ressources pédagogiques et potentiel	
	u. Santé et bien-être	Liens avec le système-sol dans sa globalité via la provision de biens et services	
	v. Patrimoine	Interactions avec l'archéologie	

4,2 Altération biologique

Une des fonctions importante de la biocénose du sol, et de la biodiversité des sols, est l'altération des roches. L'altération des roches est le processus de désagrégation physique et d'évolution chimique des roches et des sédiments à la surface de la Terre, ou à sa proximité, par des agents biologiques, chimiques et physiques ou par une combinaison entre eux. Les exemples classiques sont: la désagrégation des roches par l'eau dans les fissures de gel, laquelle en gelant et augmentant de volume force la roche à la rupture (altération physique) et la dissolution des roches par l'eau de pluie acide (altération chimique). L'altération biologique était classiquement considérée comme étant « indirecte » en améliorant tant l'altération physique (par exemple via l'humidité maintenue sous les mousses et les lichens à la surface des roches) que l'altération chimique (acides libérés par les plantes ou dans la litière). Cependant, les progrès scientifiques de ces dernières décennies ont démontré le remarquable rôle « direct » d'altération des roches joué par les microorganismes du sol, et montré par exemple que les champignons jouent un rôle direct dans la néoformation de minéraux dans les sols!

Tableau 4,2 : Quelques exemples de bactéries solubilisant les minéraux

Bactéries	Minéraux ou éléments solubilisés
<i>Rhizobium</i>	Phosphate
<i>Burkholderia</i>	Biotite, phosphate, fer, granite
<i>Azotobacter</i>	Pyrite, olivine, goethite, hématite
<i>Geobacter</i>	Fer
<i>Acidithiobacillus</i>	Pyrite
<i>Pseudomonas</i>	Biotite, phosphate, fer
<i>Shewanella</i>	Smectite, fer, calcite, dolomite
<i>Paenebacillus</i>	Biotite, bauxite
<i>Streptomyces</i>	Hornblende

Mécanismes de l'altération biologique

Les bactéries, champignons et lichens altèrent les roches par différents mécanismes et sont considérés en conséquence comme d'importants 'producteurs' ou 'libérateurs' de minéraux (Tableau 4,2), lesquels continuent ensuite leur existence en tant que nutriments pour les plantes. Les mécanismes mettent en jeu des réactions d'oxydo-réduction, ou la production d'acides organiques et de chélates par les bactéries et les champignons.

Les champignons sont plus mobiles que les bactéries et peuvent ainsi également altérer la roche par d'autres voies. Les hyphes fongiques laissent parfois un témoignage saisissant de leur pouvoir d'altération. La figure 4,4. montre l'altération biologique d'un grain de feldspath, un minéral courant des roches granitiques. Un tel " forage " par les champignons a été observé essentiellement dans des particules de feldspath des horizons E des podzols, lesquels sont des sols que l'on trouve fréquemment en Europe, en particulier en Scandinavie (Fig. 4,5). Ce processus génère un flux de calcium (Ca) et de potassium (K) dans l'écosystème et, en tant que tel, est l'un des nombreux services écosystémiques importants fournis par les champignons.

Ces éléments minéraux peuvent diffuser au travers de l'écosystème et ainsi favoriser la fertilité d'autres sols que les podzols dont ils proviennent. Le mécanisme impliqué est la dissolution des minéraux par les anions excrétés à l'extrémité des hyphes mycorhiziens. La pression osmotique produite par les appressoriums fongiques (organes infectieux) peut atteindre $10-20 \mu\text{N}\cdot\mu\text{m}^{-2}$, ce qui est suffisant pour pénétrer un matériau pare-balles inerte ! Au fil du temps, les hyphes se développant peuvent former des tunnels dans les particules minérales solides, ou des rainures sur leur surface.

Il reste encore beaucoup à découvrir sur le rôle de la biocénose du sol dans les processus d'altération et l'importance relative de l'altération biologique par rapport à l'altération physico-chimique. Par exemple, la Figure 4,6 montre les hyphes fongiques attachés à un cristal de galène. L'altération est un processus important et nécessaire de la formation des sols. Dans beaucoup de de sols au travers du monde, et en particulier dans les sols agricoles, les taux d'érosion sont actuellement plus élevés que les taux de formation des sols et, par conséquent, la quantité globale de sols diminue. En réalité, même des niveaux assez faibles d'érosion peuvent être « non durables » du fait de la lenteur de l'altération. L'altération produit également des nutriments nécessaires à la production végétale dans de nombreux écosystèmes.

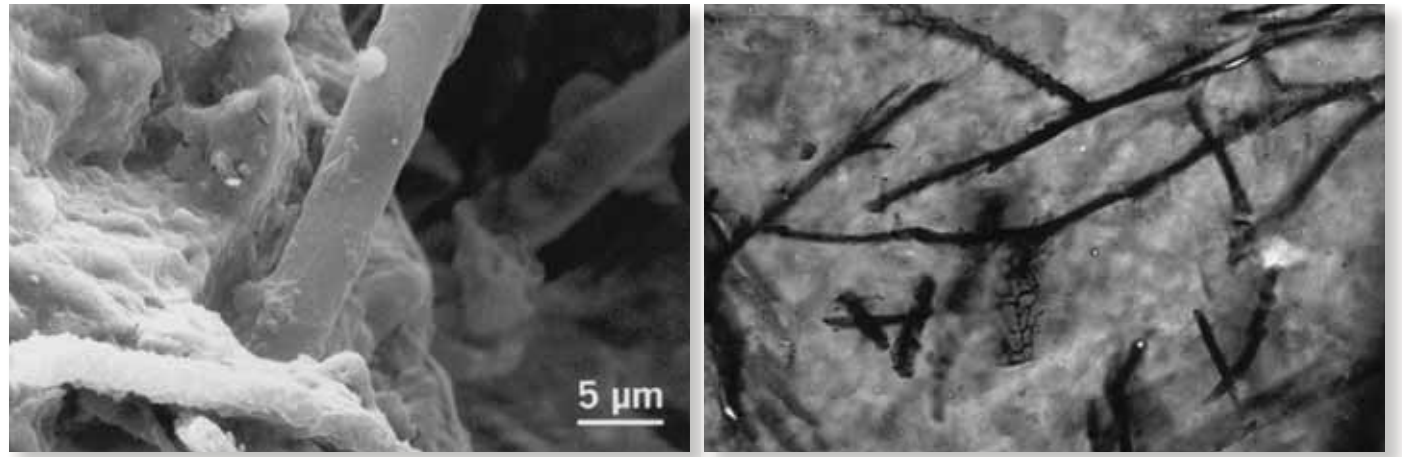


Fig. 4,4 : Mycorhizes géophages. A gauche; microscopie électronique à balayage montrant deux hyphes fongiques pénétrant un grain de feldspath: (EHd) A droite; coupe mince d'un grain de feldspath provenant de l'horizon E (lessivé) d'un Podzol, sillonné par des tunnels d'environ 5 µm de diamètre; Le grain de feldspath provient de l'horizon E d'une dune de sable vieille de 5400 ans bordant le lac Michigan. (LvS)

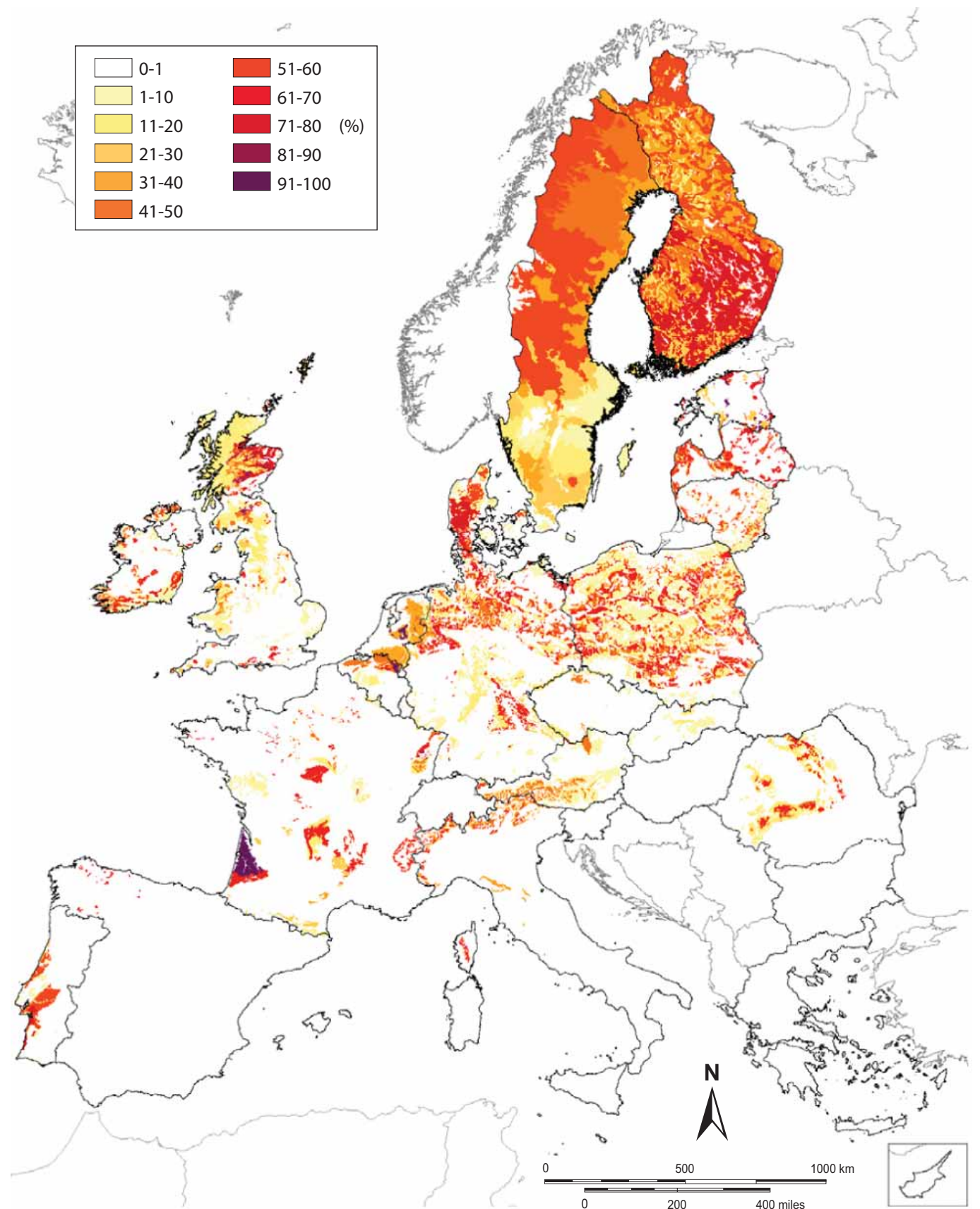


Fig. 4,5 : Répartition des podzols dans l'Union européenne. (JRC)

Néoformation des minéraux

La formation de minéraux secondaires a été observée chez les champignons, symbiotiques ou non: il a été montré que des oxalates métalliques, des oxyhydroxydes de fer et des minéraux argileux ainsi que des carbonates sont formés par des lichens et des champignons mycorhiziens. Le matériel minéral cristallise et se dépose sur, et à l'intérieur des parois cellulaires (Fig. 4,7).

L'oxalate de calcium (Fig. 4,8) est l'oxalate le plus courant dans les sols et la litière. De plus, sa formation par les champignons leur constitue un réservoir de calcium et influence la disponibilité du phosphate. Ceci montre que les rétroactions entre organismes et minéraux du sol jouent un rôle important dans la disponibilité des nutriments et donc la fertilité des sols.



Fig. 4,6 : Les Champignons attaquant un cristal de galène (PbS). Remarquez le mode de fixation des hyphes fongiques sur la surface minérale à 90°. (KK)

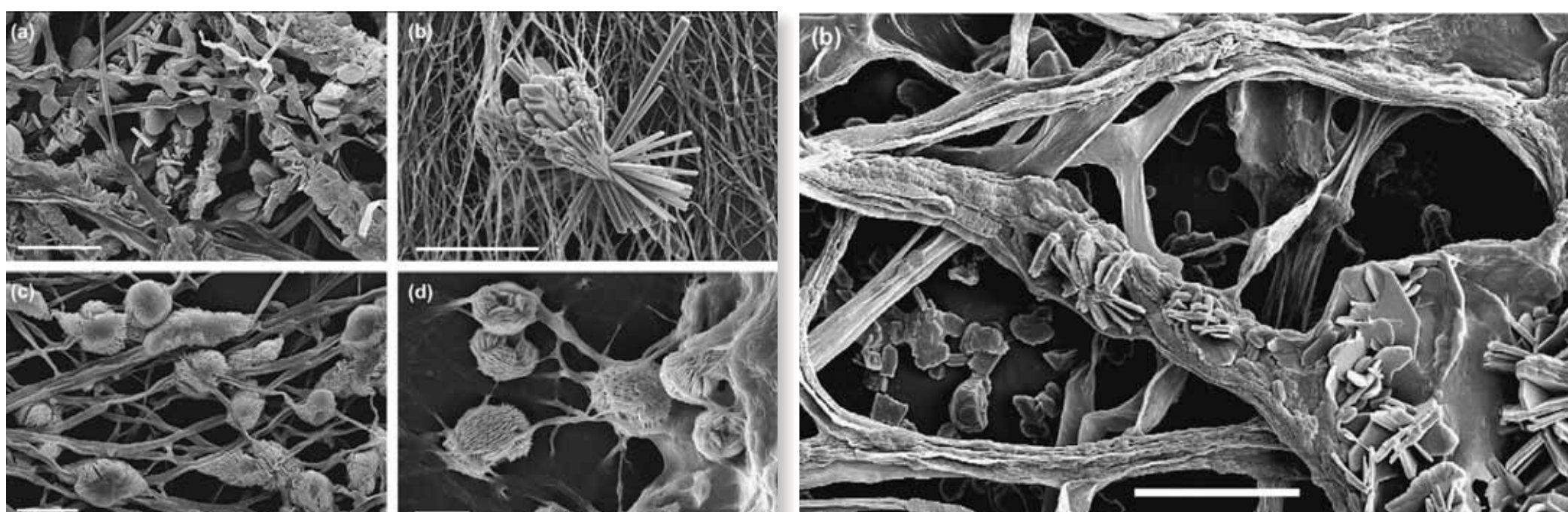


Fig. 4,7 : Différents types d'oxalates mycogènes. (a) Oxalate de magnésium et hydromagnésite précipitée sur *Penicillium simplicissimum*; (b) Hydrate d'oxalate de strontium sur *Serpula himantioides*; (c) Oxalate de calcium monohydraté et oxalate de calcium dihydraté sur *S. himantioides*; et (d) Précipitation d'hydrate d'oxalate de cuivre sur *Beauveria caledonica*. Barres (a) 20 µm; (b) 100 µm; (c, d) 20 µm. D'après Gadd (2007).

Fig. 4,8 : Calcite et oxalate de calcium monohydraté précipité sur *Serpula himantioides*. Barre (b) 10 µm ; D'après Gadd (2007).

Biodiversité et formation du sol

Bien entendu, le sol ne peut se réduire à sa composante minérale. La formation des sols est le résultat d'interactions complexes entre les composantes biologique, minérale et organique du sol. Les colonisateurs pionniers, tels que les lichens et autres organismes phototrophes, fixent le dioxyde de carbone de l'atmosphère à mesure qu'ils grandissent et commencent à former de petites quantités de matière organique que d'autres organismes peuvent utiliser comme source d'énergie. Au fil du temps, de la matière organique s'accumule au fur et à mesure que du carbone est injecté dans le système grâce à la photosynthèse,

permettant ainsi à d'autres organismes de coloniser le milieu. Une fois qu'il y a suffisamment de matière organique et d'éléments nutritifs disponibles, les végétaux supérieurs peuvent coloniser le sol. Ceci accélère la formation du sol grâce à la croissance des racines dans les fissures des roches agrandissant ces dernières, et augmentant ainsi la surface exposée à l'altération. L'altération est la principale source d'éléments nutritifs pour les organismes au sein du système sol, à l'exception de l'azote, qui doit être récupéré à partir de l'atmosphère, et du carbone. Des cycles de rétroaction existent entre les organismes du sol et le processus

d'altération dans lesquels, au fur et à mesure de l'altération, des éléments nutritifs sont libérés, favorisant la croissance des organismes du sol, qui en retour, accélèrent l'altération. Il a également été démontré que l'altération est accélérée par les vers de terre, y compris la transformation de smectite (un minéral argileux) en illite (un autre minéral argileux). Ceci montre que la biodiversité d'un sol aura un impact sur son taux de formation, ainsi que sur ses caractéristiques.

4,3 Applications de la biodiversité du sol

Responsables de nombreux processus biologiques ou les facilitant, les organismes du sol sont de plus très sensibles à différents stress et sont, par conséquent, largement utilisés comme indicateurs pour évaluer la qualité du sol.

Plusieurs groupes de méso et macrofaune du sol (par exemple, collemboles, vers de terre, acariens) ont été utilisés comme indicateurs de la biodiversité tellurique dans différents programmes de surveillance. (voir la Section Application 1).

Ces groupes ont également été utilisés comme indicateurs écologiques, en étudiant les changements structurels et / ou fonctionnels des communautés afin d'évaluer les effets de stress tels que pratiques de gestion ou changements d'usage des sols. Jusqu'à présent, plusieurs programmes de bioindication ont été élaborés et mis en œuvre dans différents pays européens, qui utilisent des changements dans les communautés de faune du sol comme indicateurs pour la surveillance des sols (voir Section 8,3).

Tous ces programmes ont un principe commun, ils sont basés sur l'approche des « conditions de référence », c'est-à-dire que la communauté tout site affecté est comparée à la communauté d'un site de référence de la même région, ayant les mêmes caractéristiques pédoclimatiques et le même mode d'occupation du sol (voir la Section Application 2).

Une approche similaire est utilisée dans les schémas d'évaluation du risque écologique spécifique à un site. Les changements de richesse spécifique et de structure des communautés de faune du sol observés dans les sites contaminés sont comparés à ceux de sites de référence non contaminés. Il s'agit d'un type d'information écologique intégrant les données écologiques, qui, avec les données chimiques et les données écotoxicologiques composent la « Triade » (voir la Section Application 3).

La sensibilité des organismes du sol à la contamination chimique signifie qu'ils représentent de bons indicateurs environnementaux. Des espèces appartenant à des groupes différents de faune du sol tels que les collemboles, les vers de terre, les enchytréides, les acariens et les coléoptères (scarabées par exemple) sont utilisés non seulement pour évaluer le potentiel écotoxicologique des sols contaminés, mais aussi pour évaluer les risques que représentent les substances chimiques dans l'environnement (par exemple : pesticides, produits chimiques industriels, déchets, etc.). Pour évaluer les effets de ces substances, des essais écotoxicologiques sont mis en œuvre à l'échelle des individus, des populations ou des communautés d'organismes du sol (voir la Section Application 4). Certains de ces tests sont requis par la loi pour obtenir l'autorisation d'usage de produits chimiques, comme pour l'usage de pesticides dans l'Union européenne.

Les organismes du sol ne vivent pas tous à la même profondeur dans le sol. Certaines espèces vivent dans les 5 premiers cm (la plupart des groupes de mésofaune), certaines sont surtout actives dans les 20 premiers cm du sol (par exemple les vers endogés), alors que d'autres vivent dans des galeries jusqu'à 2 m de profondeur (par exemple les vers anéciques). La connaissance de ces différentes « strates d'habitat » est importante pour évaluer avec précision le risque associé à des stress particuliers, comme des pesticides, pour ces espèces. Si une évaluation précise des risques est souhaitée, des scénarios d'exposition de la faune du sol écologiquement pertinents doivent être définis. La biodiversité des sols peut être utilisée pour la construction d'une carte des écorégions de sols d'Europe (voir encadré 5) ; carte qui tient compte des propriétés des sols, de leur usage, du climat et de la communauté d'organismes du sol potentiellement présente dans ces conditions. Une telle communauté potentielle est définie par sa composition fonctionnelle et non sa composition taxonomique. En particulier, les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces de la faune du sol qui influencent leur exposition aux produits chimiques, telles que la couche de sol où ils vivent, leur comportement locomoteur, ou leur résistance à la dessiccation, doivent être prises en compte pour le développement précis de toute carte d'écorégions de sol.

Application 1

L'appauvrissement de la biodiversité des sols observé à plusieurs échelles spatiales est reconnue comme étant l'une des principales menaces pesant sur la qualité des sols au sein de l'UE. La biodiversité du sol exerce en effet un rôle clé dans les processus biologiques des sols et dans la fourniture d'importants services écosystémiques. Par conséquent, le développement d'indicateurs opérationnels de la biodiversité et la mise en œuvre de programmes de surveillance de la biodiversité est une priorité au niveau de l'UE depuis quelques années. Récemment, le projet « ENVASSO » a lancé une série

d'indicateurs de la biodiversité des sols qui sont prêts à être utilisés dans des programmes intensifs et étendus de surveillance. Les indicateurs ont été sélectionnés sur la base des critères suivants:

1. disponibilité de méthodes normalisées échantillonnages et / ou de mesures;
2. complémentarité avec d'autres indicateurs; et
3. facilité d'interprétation des résultats, tant au niveau scientifique qu'au niveau politique.

Question-clé	Groupes d'espèces	Niveau I (du réseau de surveillance)	Niveau II (Ensemble des points essentiels ou des points pertinents pour les questions de richesse spécifique et de disponibilité des ressources)	Niveau III (facultatif)
Diversité d'espèces	Macrofaune	Espèces de vers de terre	Toute la macrofaune	Activité mesurée à l'aide de « sachets de litière » ou d'essais « bait lamina »
	Mésafaune	Espèces de collemboles (Enchytreidas si aucun vers de terre)	Sous-ordres d'acariens	
Fonctions biologiques	Microfaune		Diversité (fonctionnelle) des nématodes fondée sur les habitudes alimentaires	Protistes
	Microflore		Diversité bactérienne et fongique acquis par extraction d'ADN / PLFA	Pour les prairies et les pâturages
	Plantes supérieures			Activité de la macrofaune (par exemple les structures biogéniques, activité trophique)
	Macrofaune			Activité de la mésofaune
	Mésafaune			
	Microflore	Respiration du sol		Activité bactérienne et fongique

Application 2

Aux Pays-Bas, le système d'« Indicateur biologique pour la qualité des sols » (BISQ) est utilisé en routine pour surveiller la qualité des sols en utilisant le réseau de surveillance mis en place par le RIVM (plus de 200 sites, voir la Section 8,3). Le système a été lancé par le « Réseau national hollandais de qualité des sols » pour se conformer à la convention de Rio sur la biodiversité ratifiée en 1992, et vise ainsi à protéger la biodiversité et l'utilisation durable des fonctions du sol (cycle des nutriments, capacité d'auto-épuration, capacité de filtration).

BISQ est composé de 25 indicateurs comprenant à la fois des paramètres biotiques (abondance et la composition des communautés de nématodes, de vers de terre, d'enchytréides et de microarthropodes du sol), des paramètres fonctionnels (biomasse microbienne et respiration, diversité microbienne structurelle et fonctionnelle, cycles de C et N) et des paramètres abiotiques (paramètres chimiques et mode d'occupation des sols). L'utilisation de différents types de paramètres est un avantage, car elle permet une évaluation globale de la durabilité de l'utilisation du sol.

Le principe de BISQ est simple: les valeurs d'indicateurs mesurées sur un site particulier sont comparées avec les valeurs de référence, obtenues sur le site de référence correspondant. Actuellement, le schéma comprend 10 situations de référence, incluant divers types d'exploitations agricoles sur des sols différents, des prairies semi-naturelles, landes et forêts, ainsi que des espaces verts urbains. Plus l'écart avec la communauté de référence est élevé, plus la perturbation est considérée importante. Les valeurs de chaque indicateur sont intégrées dans un histogramme radar, c'est à dire un histogramme circulaire représentant toutes les valeurs de l'indicateur, en les situant par rapport à la situation de référence souhaitée (la valeur de référence pour chaque variable est fixée à 100%, voir Figure 4,9.). Les écarts négatifs ou positifs par rapport au 100% indiquent une rupture avec la situation de référence..

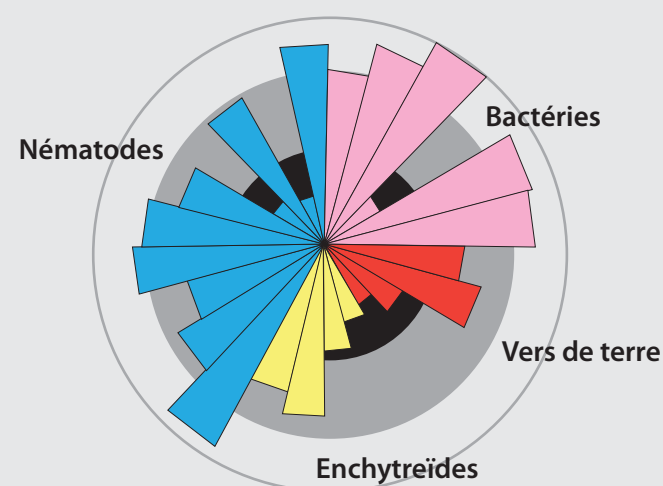


Fig. 4,9: Exemple d'un histogramme radar montrant quatre groupes d'indicateurs. L'anneau extérieur correspond à 100% (situation de référence); le cercle gris correspond à 50% à 75% de la situation de référence (soit une réduction de 25 à 50% par rapport à la référence) et le cercle noir correspond à 0- 50% de la référence (soit une diminution de 50 à 100% par rapport à la référence).

Application 3

La démarche « Triade » est composée de trois types de caractérisations complémentaires (Fig. 4,10) visant à fournir des informations (ou poids des évidences) pour évaluer le risque que les sols contaminés d'un site spécifique peuvent représenter pour des cibles écologiques importantes à protéger (par exemple la faune du sol ou les processus du sol):

Le poids des évidences lié aux caractérisations chimiques (ChLoE) comprend la mesure des concentrations de produits chimiques sur le site et la comparaison avec les valeurs limites.

Le poids des évidences lié aux caractérisations écotoxicologiques (EcLoE) comprend des tests de toxicité réalisés avec des échantillons de sol prélevés sur les sites contaminés et de référence, utilisant des espèces particulières de faune du sol (évaluation de la toxicité directe).

Le poids des évidences lié aux caractérisations écologiques (ELoE) comprend la collecte de données écologiques (par exemple la richesse et composition spécifique des plantes et de la faune du sol et des paramètres microbiens) à partir des sites contaminés et de référence.

La démarche Triade peut être appliquée en utilisant une approche par étapes, en commençant par des mesures simples pour chaque type de caractérisation et, si des incertitudes persistent (c'est à dire si les différents poids des évidences n'indiquent pas une réponse cohérente allant dans le même sens), le processus se poursuit en recherchant d'autres informations pertinentes pour chaque type de caractérisation.

Pour le premier niveau (ou screening), les tests écotoxicologiques de survie et d'évitement sont réalisés en utilisant les collemboles et les vers de terre (caractérisation écotoxicologique), alors qu'un test « bait-lamina » est effectué pour la caractérisation écologique. Pour le niveau supérieur où une évaluation plus détaillée est réalisée, des essais de reproduction intégrant les précédents groupes de faune du sol ainsi que d'autres (par exemple enchytréides) sont effectués avec des suivis in situ de la faune du sol, renseignant ainsi respectivement les caractérisations écotoxicologique et écologique.

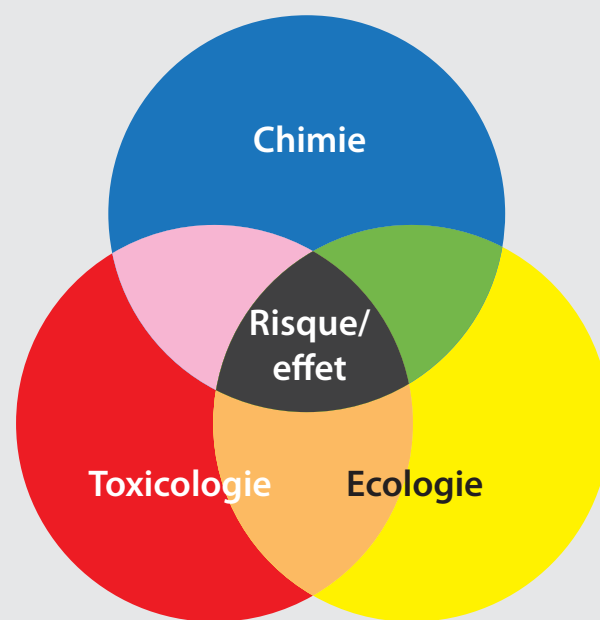


Fig. 4,10 : Schéma de la démarche Triade. Le risque est évalué en joignant l'information issue des trois types de caractérisation. Photo de Jensen et Mesman (2006)

Application 4

Des tests écotoxicologiques utilisant des animaux du sol peuvent être effectués à différents niveaux de complexité, le plus souvent intégrés dans une batterie de tests, depuis les tests de laboratoire les plus simples, jusqu'au plus complexes comme les essais de terrain ou de semi-terrain. Pour évaluer les effets des substances testées, des tests de laboratoire sont généralement effectués dans un sol artificiel (que l'on nomme le « sol OCDE », car il a été élaboré conformément à une directive de l'OCDE), composé de sable de quartz (70%), d'argile de type kaolinite (20%) et de tourbe (10 %) (Fig. 4,11). Cependant, actuellement, afin d'accroître la pertinence écologique des données écotoxicologiques, les tests sont de plus en plus souvent effectués avec des sols naturels. Une série d'initiatives existent, proposant certains de ces sols comme matériaux de référence pour représenter les différentes régions européennes et être utilisés dans des tests d'écotoxicité.

Le principe de base de la plupart des tests écotoxicologiques est d'exposer les organismes à une des concentrations croissantes de la substance à tester pendant une période de temps définie, laquelle dépend du paramètre mesuré et des organismes testés. Des tests de laboratoire permettent d'évaluer les effets au niveau des individus (survie, croissance, comportement) ou au niveau de la population (par exemple la reproduction) (Fig. 4,12). Les tests de semi-terrain, tels que les tests en mésocosme évaluent les effets principalement au niveau des communautés (par exemple les changements dans la composition des espèces ou des groupes fonctionnels) (Fig. 4,13). Contrairement aux tests de laboratoire, ils sont menés avec des sols naturels, augmentant ainsi le réalisme écologique des données obtenues.



Fig. 4,11 : Les trois composants de sol artificiel OCDE: sable de quartz (70%), kaolinite (20%) et tourbe de sphaigne (10%). Les différences entre ce sol artificiel (à gauche) et des sols naturels (à droite) sont facilement observables (TB et JR)



Fig. 4,12 : Les tests de laboratoire: (a) *Folsomia candida* (une espèce de collemboles largement utilisées dans les tests écotoxicologiques); (b) Flacons de tests avec le sol utilisé pour les essais collemboles; (c) *Eisenia andrei*, un ver de terre est l'espèce tellurique la plus couramment utilisée dans des tests écotoxicologiques ; (d) Chambre climatisée avec les flacons tests pour un test de reproduction de vers de terre; (e) *Enchytraeus crypticus* (ver enchytréide) sur un tamis, prêt à être sélectionné pour un test; (f) Flacons de test de reproduction d'enchytréide; à la fin du test, et avant le dénombrement, les animaux sont colorés avec du rose de Bengale afin d'obtenir un meilleur contraste. (TL (a, c, e-f), PW (b) et GSt (d))



Fig. 4,13 : Tests en mésocosmes: (a-c) Prélèvement des mésocosmes au champ; (d-e) Mésocosmes dans le système de support au laboratoire; (f) Détail du système montrant le dispositif de collecte des percolats sur chaque mésocosme. (BF et JR)

4,4 Biodiversité du sol et maladies des plantes

Parmi les différents types de microorganismes vivant dans les horizons supérieurs des sols, champignons et bactéries requièrent une attention particulière par leur prévalence dans les sols et par leur capacité à bénéficier aux plantes, ou à provoquer leur infection, cette capacité dépendant de l'espèce, de la plante hôte et des conditions environnementales.

Dans des conditions natives, non perturbées, il existe une large variété de microorganismes du sol qui existent dans une forme d'équilibre dynamique. Les maladies des plantes sont l'exception à la règle. La majorité des champignons et bactéries du sol sont considérés comme bénéficiaires dans leur relation avec les plantes supérieures via :

- une association directe avec les racines (exemple : les mycorhizes, les bactéries formant des nodules);
- la décomposition puis la libération d'éléments minéraux par la matière organique du sol augmentant ainsi la disponibilité en éléments essentiels pour les plantes;
- des dégâts parasitaires ou en supprimant leur croissance par le biais d'autres interactions comme la compétition pour les nutriments et la production de métabolites toxiques.

Cependant, les pratiques agricoles conventionnelles induisent des changements de communautés microbiennes du sol, supprimant la biodiversité et réduisant la capacité des écosystèmes à résister à des périodes de stress. Cela signifie que dans les systèmes soumis au stress, comme les sols cultivés, les compétiteurs des pathogènes des plantes pourraient être affectés négativement, permettant ainsi aux pathogènes et aux maladies qui leur sont associées de se propager.



Phytopathogènes transmis par les sols

Les phytopathogènes transmis par le sol sont des microorganismes fongiques ou bactériens présents dans le sol et capables d'infecter les plantes supérieures (on entend ici les plantes cultivées) et pouvant causer tout une gamme de maladies. Les phytopathogènes transmis par le sol peuvent passer tout leur cycle de vie dans les sols ou en passer une partie dans la phyllosphère (c'est-à-dire les zones épigées de la plante comme la tige et les feuilles). Pendant leur phase parasitaire, ces pathogènes croissent dans des hôtes sensibles. Cependant ils peuvent également passer une partie de leur cycle de vie dans le sol se déplaçant d'une culture hôte vers une autre, en tant que saprophytes sur les résidus de plantes, ou en tant que propagules de latence comme les chlamidospores, les sclérotites ou les oospores. Leur survie dans les sols peut être de plusieurs semaines à plusieurs années selon leur biologie. Une maladie végétale se produit quand trois conditions sont réunies. Il faut qu'il y ait un pathogène, un hôte sensible et que ceux-ci soient sous des conditions environnementales favorables. Si l'une de ces conditions n'est pas remplie, la maladie n'apparaît pas.

Les phytopathogènes fongiques et bactériens des sols sont responsables de diverses maladies qui restent un problème d'actualité dans des régions de cultures partout dans le monde. Les principales maladies fongiques sont causées par les champignons du sol *Armillaria mellea*, *Colletotrichum* sp., *Fusarium* sp., *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, *Macrophomina phaseolina*, *Phoma* sp., *Phytophthora* sp., *Pythium* sp., *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia* sp., *Slerotium rolfsii*, *Thielaviopsis basicola* et *Verticillium dahlia* (Fig. 4,14).

Parmi les bactéries, les groupes de phytopathogènes les plus communs sont *Agrobacterium tumefaciens*, *Erwinia carotovora* et *Plasmidiophora brassicae*. Les phytopathogènes des sols, selon l'espèce en question, sont responsables de maladies principalement sur des légumes, des céréales et des fleurs et parfois sur des arbres dans des vergers. Les dommages potentiels provoqués par les phytopathogènes peuvent avoir un effet considérable sur la sélection du cultivar ou du porte-greffe, les rotations de cultures, les dates et les densités de semis, le traitement des semences et les produits phytosanitaires. Pourtant, comme mentionné précédemment, aussi bien la rencontre de l'hôte et du pathogène que les conditions environnementales doivent être favorables. Un des facteurs pouvant signifier que les conditions environnementales ne sont pas favorables est la présence de microorganismes suppressifs.

Microorganismes impliqués dans la suppression des pathogènes du sol

Un sol est considéré comme étant suppressif si, en cas de conditions favorables à l'apparition d'un dommage, soit un pathogène n'apparaît ou ne persiste pas, soit il apparaît mais ne cause aucun dommage ou encore il apparaît et cause un dommage sur un temps court puis décline, cela même si le pathogène persiste dans le sol.

Au contraire, les sols propices (non suppressifs) sont des sols où un dommage apparaît facilement. Le pouvoir de suppression du sol est relié à la fertilité et à la nature du sol elle-même, autant qu'à son activité microbiologique. La suppression a été définie comme pouvant être générale ou spécifique.

La suppression générale est le résultat de la biomasse microbienne totale et d'une grande biodiversité, ce qui crée des conditions défavorables au développement des maladies des plantes. La suppression spécifique, quant à elle, est due aux effets de microorganismes seuls ou de groupes de microorganismes pendant des étapes particulières du cycle de vie des pathogènes et est également transférable (entre 0,1% et 10% d'efficacité) à un sol propice.

Puisque le caractère de suppression est d'origine biologique, ces deux types de suppression sont éliminés par le procédé d'autoclave (30 minutes à 120°C) ou par l'exposition du sol aux rayons gamma. En outre, la suppression générale est réduite mais pas éliminée par fumigation du sol et peut supporter une chaleur humide de 70°C, tandis que la suppression spécifique est éliminée par la pasteurisation (30 minutes à 60°C).

C'est probablement le résultat de hauts niveaux de biodiversité impliqués dans la suppression générale, ce qui veut dire que la redondance fonctionnelle est très importante dans la communauté du sol. A l'inverse, la suppression spécifique est souvent le résultat d'un tout petit nombre de groupes d'organismes et donc par conséquent, la redondance fonctionnelle est probablement plus basse, ce qui implique une réduction de son efficacité après un stress environnemental comme la pasteurisation. Il a été affirmé que la suppression spécifique intervient en parallèle à la suppression générale et ainsi, certains sols doivent leur potentiel suppressif à la combinaison des deux types de suppression.



Fig. 4,14 : (a) Plants d'oignon avec des symptômes de la fusariose causée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*, à gauche, par rapport aux plants de droite; (b) Symptômes de l'infection par *Rhizoctonia solani* sur des plants de haricots; (c) Plants de courgette avec les symptômes provoqués par *Fusarium solani* f. sp. *Cepae*. (RR)



Fig. 4,15 : *Trichoderma harzianum* parasitant des hyphes de *Rhizoctonia solani* avec ses pinces et crochets. (Api)

Les microorganismes bénéfiques, qui sont présents dans les sols suppressifs, sont capables d'agir contre les pathogènes via plusieurs mécanismes : compétition pour les nutriments, parasitisme direct, inhibition directe par la production de métabolites antibiotiques et même en induisant des résistances des plantes. Parmi les populations de microorganismes, un rôle majeur a été donné aux pseudomonades fluorescentes. Leur implication dans le caractère supprimeur des sols a été montrée comme étant liée à une compétition pour le fer lié au sidérophore (ex : dans les sols suppressifs de la flétrissure fusarienne) et à l'antibiose (ex : dans les sols suppressifs du piétin-échaudage). Les exemples de sols suppressifs les plus cités sont le déclin du piétin-échaudage (TAD) et les sols suppressifs de la flétrissure fusarienne.

Le piétin-échaudage, causé par le champignon ascomycète *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, est une maladie des racines du blé d'une importance mondiale. Le TAD est la diminution spontanée de l'incidence et de la sévérité du piétin-échaudage survenant après une monoculture, durant usuellement entre quatre et six ans, avec une plante hôte sensible et une ou plusieurs poussée(s) sévères de la maladie. Le TAD est un phénomène qui apparaît globalement, dans une large gamme de types de sols, de climats, et de conditions agronomiques, et qui peut être réduit ou éliminé en interrompant la monoculture par une culture non sensible. Différents antagonistes et mécanismes microbiens sont responsables du TAD. Parmi les antagonistes, les pseudomonades fluorescentes sont impliqués à l'échelle mondiale.

Les *Pseudomonas* sp. sont des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (i.e. non symbiotiques, bénéfiques pour les plantes et vivant dans la rhizosphère) et sont capables de synthétiser toute une variété de composés antifongiques (incluant surtout le 2,4-diacétylphloroglucinol) qui exercent des effets inhibiteurs contre *G. graminis* var. *tritici*. Ces populations bactériennes augmentent considérablement sur les racines présentant des lésions de piétin-échaudage.

Les flétrissures fusariennes causées par plusieurs formes du champignon pathogène *Fusarium oxysporum*, sont des maladies significatives dans le monde entier entraînant des pertes de rendement pour plusieurs cultures. Des études étendues sur les sols suppressifs de cette flétrissure ont été réalisées en France (Chateaufort) et aux Etats-Unis (par exemple à Salinas Valley en Californie). De façon intéressante, le potentiel de suppression de ces sols est associé à l'activité du non-pathogène *F. oxysporum* et des espèces de *pseudomonades* fluorescentes qui entrent en compétition pour le carbone et le fer et sont également capables d'induire une résistance systémique chez les plantes. Contrairement à d'autres agents pathogènes du sol, l'induction de potentiel suppressif de cette flétrissure a été associée, dans plusieurs cas, à la culture répétée de cultivars partiellement résistants.

Des exemples de pathogènes du sol comme *Rhizoctonia solani* et *Sclerotium rolfsii*, qui ont été largement étudiés pendant des décennies, ne sont pas contrôlés par les sols suppressifs via les mécanismes de suppression générale car ils possèdent de grandes propagules qui leur permettent d'être moins sensibles à la compétition microbienne. Toutefois, ils sont sensibles à des microorganismes bénéfiques spécifiques, tels que des espèces de *Trichoderma* capables de coloniser et de parasiter les propagules nuisibles, réduisant ainsi le risque de maladies. Le champignon bénéfique *Trichoderma* localise *R. solani* grâce à des stimuli chimiques excrétés par le pathogène, puis l'attaque. Les hyphes de *Trichoderma* s'enchevêtrent autour du mycélium pathogène formant des sortes de crochets qui sont facilement visibles au microscope (Fig. 4,15). Pendant son action parasitaire, *Trichoderma* relargue des enzymes lytiques qui digèrent la paroi cellulaire du pathogène et qui parfois pénètre le mycélium hôte. L'étape finale de cette action parasitaire peut être la complète dégradation des cellules de *Rhizoctonia*.

L'apport de microorganismes bénéfiques pour contrôler les phytopathogènes du sol

Au cours des cent dernières années, la recherche a démontré de façon répétée que les microorganismes phylogénétiquement différents sont des antagonistes naturels qui sont capables d'inhiber voire de détruire complètement les phytopathogènes indésirables. Le sol représente un grand réservoir de microorganismes antagonistes qui ont été largement étudiés pour leur exploitation en agriculture comme contrôle des phytopathogènes. Les interactions entre microorganismes et pathogènes peuvent être complexes et incluent l'antibiose, la compétition et le parasitisme. Il a aussi été démontré que les microorganismes antagonistes peuvent interagir avec les plantes pour induire des résistances systémiques contre les pathogènes. Des inventaires aux Etats-Unis et en Europe ont fourni de nombreux microorganismes candidats, connus comme agents de biocontrôle (BCAs), pour leur développement commercial. En effet, la préoccupation du public pour une haute qualité alimentaire, une absence de résidus de pesticides, pour une agriculture durable qui préserve la fertilité des sols, et pour limiter la pollution de l'environnement a stimulé la recherche traitant de la lutte biologique. A présent, il existe un grand nombre de produits commerciaux contenant des microorganismes antagonistes des pathogènes, des biopesticides (USA) ou des biofongicides (UE), couramment vendus pour les traitements biologiques contre les maladies transmises par le sol à un bon nombre de cultures. Cela inclut des bactéries appartenant aux genres *Streptomyces* et *Pseudomonas* ainsi que des champignons appartenant aux genres *Coniothyrium*, *Gliocladium*, *Pythium* et *Trichoderma* (Tableau 4,3). Ces produits sont appliqués de différentes manières par les traitements de semences, par les inoculats ou les médicaments pour sols, selon la souche BCA et la formulation.

Tableau 4,3 : Champignons et bactéries antagonistes inclus dans l'Annexe 1 de la Directive 91/414/EEC et autorisés au niveau national pour le contrôle biologique de maladies véhiculées dans le sol, dans plusieurs pays Européens. (Mise à jour Mars 2010)

Microorganisme	Cible
<i>Coniothyrium minitans</i> CON/M91-08	<i>Sclerotinia minor</i> , <i>S. sclerotiorum</i>
<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> MA 342	Pathogènes des céréales et de leurs graines
<i>Pythium oligandrum</i> M1	Principalement pathogènes du sol et certains pathogènes foliaires
<i>Streptomyces</i> K61 (auparavant <i>S. griseoviridis</i> K61)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>Trichoderma asperellum</i> ICC012 (auparavant <i>T. harzianum</i> ICC012)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>T. asperellum</i> T11 (auparavant <i>T. viride</i> T-25)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>T. asperellum</i> TV1 (auparavant <i>T. viride</i> TV1)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>T. atroviride</i> T-11 (auparavant <i>T. harzianum</i>)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>T. gamsii</i> ICC080 (auparavant <i>T. viride</i> ICC080)	Large variété de pathogènes fongiques du sol
<i>T. harzianum</i> T-22	Large variété de pathogènes fongiques du sol

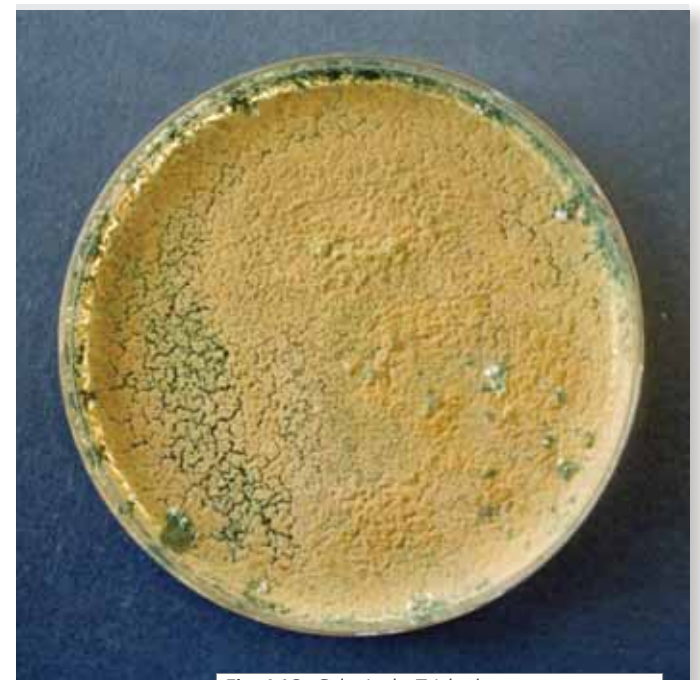


Fig. 4,16 : Colonie de *Trichoderma* sp. sur un agar de dextrose de pomme de terre. (RR)

Les BCAs offrent de multiples bénéfices comparés aux autres options chimiques de contrôle des pathogènes. Par exemple, puisqu'ils sont une ressource naturelle, ils peuvent être utilisés à la fois pour en agriculture biologique et en protection biologique intégrée (PBI). Ils peuvent également augmenter la biodiversité car la majorité des BCAs sont des microorganismes naturels du sol et sont plus spécifiques que les agents chimiques utilisés pour des applications sur le sol. En fait, le vide biologique est l'un des pires effets de l'application de pesticide au sol (désoffestation du sol) comme celui causé par le bromure de méthyle (maintenant interdit). En outre, le risque de recolonisation du vide biologique par des pathogènes est grand, et peut mener à d'autres et plus sérieuses incidences de maladies. Ceci dit, certains genres comme *Trichoderma* (Fig. 4,16) et *Gliocladium*, sont souvent moins sensibles aux fumigants et autres produits chimiques utilisés en désinfection, menant à ce qu'ils recolonisent le sol en plus grand nombre après la désinfection. Puisqu'il n'est pas possible de restaurer l'équilibre microbien présent lors des conditions natives, non perturbées, un nouvel équilibre d'organismes du sol qui s'adaptera aux conditions du sol altéré et la gestion des sols devrait tendre vers le résultat souhaité de la prévention des maladies.

4,5 Biodiversité du sol et biotechnologies

Virtuellement, tous les groupes de microorganismes du sol (bactéries, champignons, virus, algues et protozoaires) ont le potentiel pour une large gamme d'applications environnementales, commerciales et industrielles, beaucoup d'entre eux restent largement inexploités. La capacité des microorganismes à décomposer des substrats et à transformer des matériaux et composés en de nouvelles substances est une ressource valorisable dans des industries pharmaceutiques, agroalimentaires, chimiques et même minières. L'exploitation des microorganismes dans l'intention de générer un produit utile ou un changement environnemental désiré est généralement considéré comme une biotechnologie. Au sens large, les biotechnologies couvrent des domaines plus étendus. Par exemple, c'est également un outil pour l'acquisition de connaissances scientifiques dans des domaines comme les processus d'information génétique, le métabolisme, les systèmes cellulaires ou les organismes (ex : adaptations environnementales, immunologie, endocrinologie, etc.). Cette section se concentre sur les applications biotechnologiques des organismes des sols.

Biodiversité et biotechnologie microbiennes sont intimement liées et interdépendantes. En fait la biodiversité est à la fois la base et le moteur de la biotechnologie. En d'autres termes, c'est la multitude de caractéristiques microbiennes, traduite dans une nuée de traits métaboliques qui permet toutes les applications et donne tous les produits disponibles (voir Tableau 4,4). Tandis que le terme est relativement nouveau, la biotechnologie en tant que concept existe depuis longtemps pour la levée du pain, le brassage de la bière, la fermentation de produits alimentaires (Fig. 4,17) et l'intervention directe pour la reproduction animale et végétale. La révolution industrielle a permis l'implantation d'unités de fermentation à grande échelle, l'ère des biotechnologies modernes pouvait donc commencer (Fig. 4,19).

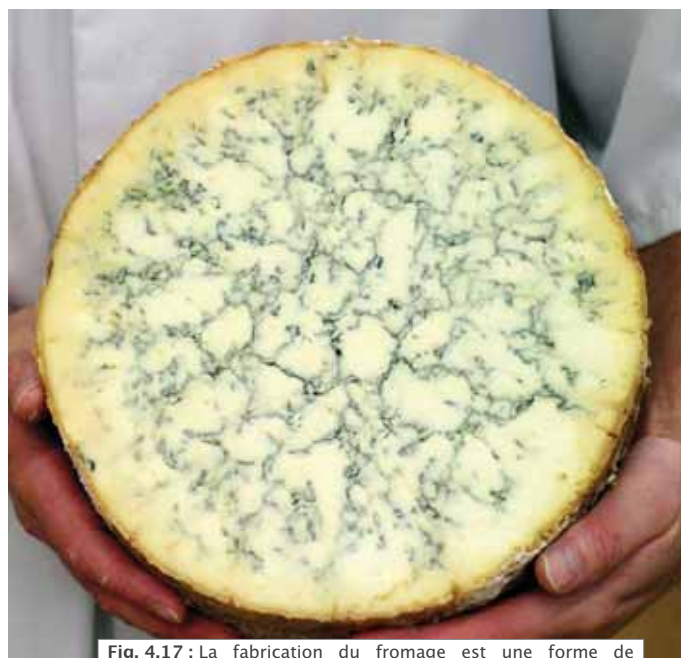


Fig. 4,17 : La fabrication du fromage est une forme de biotechnologie qui existe depuis des milliers d'années. (PDI)

Récemment, la biotechnologie a connu une expansion spectaculaire avec l'augmentation de la compréhension et de l'exploitation de la biologie moléculaire (i.e. l'étude des interactions entre les différents systèmes d'une cellule) et la technologie de l'ADN recombinant (i.e. la création d'un 'nouvel' ADN en combinant des séquences qui n'interviendraient normalement pas ensemble). En fait, les cellules microbiennes peuvent être manipulées par le transfert de gènes spécifiques d'un organisme à un autre, au sein d'une même espèce ou vers des espèces différentes. Ce processus apparaît naturellement chez les populations microbiennes dans l'environnement et brouille la ligne de séparation entre espèces dans le monde bactérien. Le transfert de gènes provenant de groupes disparates comme les cellules animales ou végétales dans des bactéries, champignons ou levures est également possible. Dans ce contexte, le rôle de l'ingénierie génétique microbienne est de créer du 'sur mesure' ou des super-souches microbiennes ayant des caractéristiques biochimiques ou métaboliques spécifiques, en vue d'améliorations nouvelles ou d'applications, renforçant ainsi encore davantage la gamme 'naturelle' de la biodiversité.

Sans aucun doute, les microorganismes sont essentiels à la vie que nous connaissons. Par exemple, les cellules microbiennes elle mêmes peuvent être utilisées comme nutriments, facteurs immunisants ou agents nettoyants. Les enzymes et autres macromolécules, ainsi que les composés synthétisés par les cellules viables sont des ressources inestimables dans l'amélioration de notre qualité de vie. Le tableau 4,4 donne une vue d'ensemble des applications industrielles et environnementales les plus établies des microorganismes du sol dans le domaine de la biotechnologie.

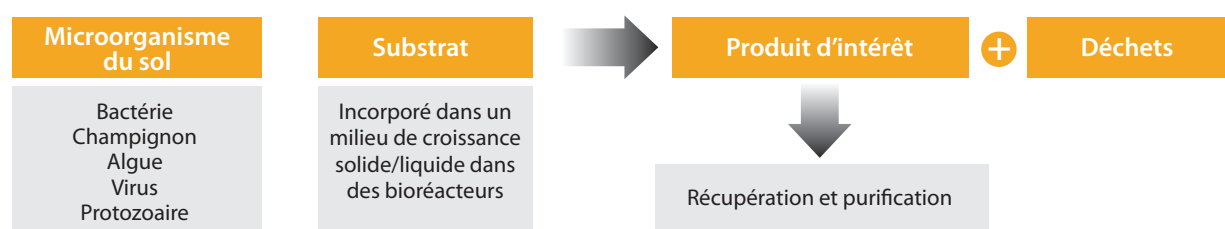


Fig. 4,18 : Etapes typiques de la production industrielle microbienne de composés d'intérêt.

Tout commence avec un criblage microbien « intelligent » afin d'identifier les microorganismes ayant une fonctionnalité spécifique désirée. Ces microorganismes peuvent être isolés soit à partir des collections de culture commerciales soit d'échantillons environnementaux (ex : sol et eau à partir d'un large éventail micro- et macro-habitats naturels et perturbés). Les microorganismes sont ensuite cultivés dans des bioréacteurs, parfois sous la forme de cellules immobilisées sur un support inorganique (comme la terre de diatomées). Dans le réacteur, les paramètres clés comme l'aération, le pH, les nutriments et la température sont contrôlés automatiquement pour correspondre à leurs besoins nutritionnels et environnementaux.

Quand l'application est la production d'un composé spécifique d'intérêt, plusieurs étapes d'isolation et de purification du produit final sont requises (Figure 4,18) afin de le retirer du milieu de croissance. Il est clair que la production microbienne doit avoir lieu à grande échelle de préférence industrielle afin d'être commercialement viable. La mise à l'échelle de la production microbienne peut être souvent difficile, car elle dépend de nombreux facteurs, tels que le type de microorganisme et le produit d'intérêt, ainsi que les caractéristiques du milieu de croissance, entre autres. Idéalement, le microorganisme doit avoir un taux de croissance élevé, une capacité élevée à produire le composé désiré dans de grandes quantités, être facile à cultiver dans des milieux peu coûteux et facilement disponibles et ne doit pas être pathogène. À son tour, le produit désiré devrait être facile à isoler des milieux de culture, tandis que les étapes de récupération et de purification doivent être rapides et rentables.

Bioremédiation

Les organismes du sol consistent en beaucoup d'organismes différents, la majorité d'entre eux étant des décomposeurs. Ceux sont des organismes hétérotrophes qui décomposent les matières organiques pour obtenir de l'énergie, et, ce faisant recyclent le carbone et l'azote dans l'environnement. Ce procédé peut également être utilisé comme une forme de biotechnologie connue sous le nom de bioremédiation, qui est le procédé utilisant des organismes (« bio ») pour ramener une zone contaminée à son état naturel (« remédiation »). Malgré cette large définition, la plupart des bioremédiations sont entreprises à travers l'usage de microorganismes en raison de leur capacité à utiliser une large gamme de sources carbonées comme substrat. Bien sûr, tandis que la bioremédiation peut être utilisée dans certains cas pour éliminer la pollution des sols, ce n'est pas toujours possible, dépendamment du polluant, du sol et des conditions climatiques. Il est toujours mieux pour éviter d'avoir recours à la bioremédiation d'éviter en priorité la contamination des sols et de l'environnement.

Différents décomposeurs du sol sont capables de dégrader plusieurs types de substances organiques. Les composés facilement dégradables, d'origine naturelle ou anthropique (ex : sucres, acides aminés), sont sensibles à la décomposition par une large gamme de groupes microbiens du sol. Au contraire, les substrats complexes comme la lignine, la cellulose et les hémicelluloses sont très récalcitrants et peuvent uniquement être dégradés par un groupe sélectif de microorganismes, tels que les champignons de la pourriture blanche et certaines bactéries. De façon intéressante, de nombreux polluants organiques anthropiques comme les hydrocarbures (pétrole brut), qui sont composés de longues chaînes de carbone et d'hydrogène sont similaires à la lignine d'un point de vue structurel. Les hydrocarbures restent généralement plus longtemps dans l'environnement mais de telles similitudes signifient que les champignons peuvent souvent être utilisés pour leur capacité de bioremédiation dans les sols ou les eaux contaminés. Déterminer le bon type bactérien ou fongique pour un programme de bioremédiation donné est la clé pour s'assurer du succès, qui est, le métabolisme/ l'élimination efficace du contaminant.

La bioremédiation se produit, ou est mise en œuvre sous trois formes différentes :

- **La bioremédiation intrinsèque:** Ce procédé apparaît naturellement dans les sols ou les eaux contaminés et est effectuée par les microorganismes natifs du site contaminé. Aucune intervention humaine n'est requise.
- **La biostimulation:** Dans ce procédé, des nutriments et/ou de l'oxygène sont ajoutés au sol (ou à l'eau) contaminé(e) pour encourager la croissance et l'activité des microorganismes vivant sur le site contaminé et par conséquent, pour augmenter le taux de dégradation du composé contaminant.
- **La bioaugmentation:** C'est le procédé d'ajout d'organismes, généralement, de microorganismes, au sol (ou à l'eau) pour aider la bioremédiation intrinsèque, ou pour introduire des organismes capable de dégrader le contaminant contrairement à la population intrinsèque.

La bioremédiation peut être très efficace dans l'élimination des contaminants des sites affectés. Dans un cas, environ 38 000 m³ de sol au Canada ont été contaminés par un sous-produit du goudron contenant des hydrocarbures aromatiques polycycliques, du cyanure, du xylène, du toluène et des métaux lourds par une usine de gazéification. Après l'application d'une mixture de bactéries et de nutriments azotés (une combinaison de techniques de biostimulation et de bioaugmentation), les différents polluants constituants du goudron ont été réduits de 40-90% en seulement 70-90 jours (les polluants organiques ont été dégradés tandis que les métaux lourds ont été enfermés dans les communautés microbiennes et n'étaient donc plus biodisponibles pour d'autres organismes moins tolérants). Une autre preuve de l'efficacité de la bioremédiation des hydrocarbures peut être vue sur la Fig. 4,21.



Fig. 4,19 : Unité de fermentation à échelle industrielle. (PDI)

Tableau 4,4 : Une sélection de biotechnologies qui reposent sur les organismes du sol, y compris des exemples d'espèces utilisées.

Catégorie d'application	Exemple de produit ou d'application microbienne	Microorganisme de production représentatif (B = Bactérie; C = Champignon)	Information et description additionnelle
Produits pharmaceutiques, agents et compléments thérapeutiques	Antibiotiques (ex : pénicilline et composés connexes comme les μ -lactames, streptomycine, céphalosporine, etc) Stéroïdes et hormones stéroïdes Vitamines (ex : riboflavine - vitamine B2, cobalamine - vitamine B12 et acide ascorbique - vitamine C)	<i>Penicillium chrysogenum</i> (C), <i>Streptomyces griseus</i> (B) et <i>Acremonium chrysogenum</i> (C) (respectivement) <i>Rhizopus nigricans</i> et <i>R. arrhizus</i> (C) <i>Streptomyces olivaceus</i> (B), <i>Pseudomonas denitrificans</i> (B) et <i>Bacillus megatherium</i> (B), et certaines espèces de <i>Gluconobacter</i> (B) (respectivement)	Les antibiotiques sont les plus populaires parmi les produits pharmaceutiques produits par les microorganismes du sol. <i>Streptomyces</i> et <i>Penicillium</i> produisent ensemble plus de la moitié des antibiotiques utilisés dans le monde entier. Cortisone, hydrocortisone et aldostérone, aident à réguler les niveaux de glycémie, ainsi que le sodium et le potassium. <i>Rhizopus</i> est utilisé en tant que médiateur dans la bioconversion de la progestérone en composés à base de cortisone En règle générale, les vitamines ne sont pas synthétisées en quantité suffisante par les organismes supérieurs, bien qu'elles soient métaboliquement essentielles à tous. Les vitamines ont des applications pertinentes dans un large éventail de secteurs (ex : la nourriture humaine et animale, produits pharmaceutiques, cosmétiques, etc).
Produits alimentaires et aliments pour animaux, conservateurs et agents de saveur	Camembert, brie et fromages bleus (ex : Roquefort, Stilton) Champignons et mycoprotéine Les acides organiques (ex : citrique, glutamique) Cultures starter pour les viandes salées et fermentées Biomasse (protéines d'organismes unicellulaires, SCP) Les acides aminés (ex : lysine, thréonine, tryptophane)	<i>Penicillium camemberti</i> et <i>P. roqueforti</i> (C) Champignons comestibles (ex : <i>Agaricus</i> , <i>Pleurotus</i> , Truffes), <i>Fusarium venenatum</i> (C) <i>Aspergillus niger</i> (C) et quelques espèces de <i>Corynebacterium</i> (B) (respectivement) <i>Penicillium nalgiovense</i> (C) Certaines espèces de <i>Bacillus</i> (B) <i>Pseudomonas</i> (B), <i>Trichoderma reesei</i> (C), <i>Penicillium</i> (C) Différentes espèces de <i>Corynebacterium</i> (B) and <i>Bacillus</i> (B)	Les cultures préparées de ces champignons sont introduites intentionnellement lors de la fabrication ou le vieillissement du fromage pour fournir une texture et une saveur unique. Plusieurs espèces de champignons ont une valeur commerciale inestimable. La mycoprotéine (dérivée de <i>F. venenatum</i> cultivés à peu de frais dans des réacteurs industriels), est largement utilisée dans l'alimentation végétarienne et peut être trouvée dans divers produits alimentaires (par exemple Quorn™). L'acide citrique est un conservateur et explique le goût acide de boissons gazeuses, tandis que l'acide glutamique (sous la forme de glutamate monosodique) explique le goût savoureux (umami), lorsqu'il est utilisé comme additif alimentaire et activateur de saveur. <i>P. nalgiovense</i> est ajouté (souvent sous forme de spores) au cours de la production de certains produits alimentaires pour le développement de saveurs spécifiques tout en empêchant la croissance des microbes indésirables. Le procédé utilise des milieux de culture peu coûteux, complétés par des éléments nutritifs facilement disponibles pour les cellules. Bien que SCP soit produit à grande échelle en tant que complément pour l'alimentation humaine et animale, il n'a pas encore été accepté comme alternative alimentaire. Les acides aminés sont principalement utilisés dans les industries de l'alimentation humaine et animale, ainsi que dans les produits pharmaceutiques et cosmétiques. Par exemple, on estime que <i>C. glutamicus</i> produit industriellement 600 000 tonnes de lysine par an.
Enzymes, solvants, détergents et matériaux,	Diverses enzymes protéolytiques, d'hydrolyse et déshydrolytiques Produits chimiques (ex : acétone, acétate, éthanol, propanol, butanol, butyrate) Polysaccharides (ex : bacterial cellulose)	Différentes espèces de <i>Clostridium</i> (B), <i>Bacillus</i> (B), <i>Aspergillus</i> (C), <i>Penicillium</i> (C), <i>Clostridium acetobutylicum</i> (B) <i>Acetobacter xylinus</i> (B)	Ces enzymes sont utilisées dans un large éventail d'applications : transformation des produits alimentaires et aliments pour animaux, produits pharmaceutiques, détergents biologiques et biocarburants (conversion biologique de la biomasse). Cette bactérie produit des composés chimiques par fermentation de carbohydrates (sucres, amidon) depuis 1916. Acétone, acétate, butanol, lbutyrate et éthanol sont tous issus d'un précurseur commun (acétyl-CoA). La cellulose bactérienne se montre prometteuse dans des secteurs tels que la nourriture, le papier, les cosmétiques, le bois et le textile, à condition que le processus de fermentation soit efficacement mis en place à grande échelle.
Hormones végétales, biofertilisants et les agents de lutte biologique	Acide gibbérellique et gibbérellines Biofertilisants Bioinsecticides Biofongicides Bionématocides Bioherbicides	<i>Gibberella fujikuroi</i> (syn. <i>Fusarium moniliforme</i>) (C) <i>Rhizobium</i> (B), <i>Azospirillum</i> (B), champignon mycorhizien (ex : <i>Glomus</i>) <i>Bacillus larvae</i> , <i>B. thuringiensis</i> (B), <i>Verticillium lecanii</i> (C), <i>Hirsutella thompsonii</i> (C) <i>Pseudomonas</i> (B), <i>Bacillus</i> (B), <i>Metschnikowia fructicola</i> (C), <i>Trichoderma harzianum</i> (C) <i>Pasteuria penetrans</i> (B), <i>Bacillus chitinosporus</i> et <i>B. firmus</i> (B), <i>Myrothecium verrucaria</i> (C) <i>Chondrostereum purpureum</i> (C), <i>Phytophthora palmivora</i> (C), <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (C)	Les gibbérellines sont des hormones végétales, dont certaines sont des régulateurs de croissance, contrôlant la germination des graines, l'élongation de la tige, et la floraison. Les biofertilisants augmentent la disponibilité des nutriments du sol par des processus naturels (ex : fixation de l'azote atmosphérique, solubilisation du phosphore, synthèse de promoteurs de croissance des végétaux). Des bombes aérosols commerciales (mélanges de protéines toxiques et / ou de spores microbiennes) sont disponibles pour les maisons et les jardins, les serres et les cultures pour le contrôle de papillons et de larves de coléoptères. Ils sont considérés comme respectueux de l'environnement et des animaux. Les bactéries sont appliquées soit par inoculation directe (ex : immersion des semences dans la culture, pulvérisation aérienne) ou par l'intermédiaire d'inoculants en phase solide. On a vu de bons résultats dans la lutte biologique des maladies du riz (pyriculariose, bakanae). Les bionématocides sont utilisés dans la lutte contre les nématodes (« vers rond ») parasites. Les formulations commerciales, qui sont considérées comme respectueuses de l'environnement, sont disponibles principalement pour la production en serre de légumes, de fleurs et de plantes à feuillage. Les formulations liquides ou solides commerciales sont disponibles respectivement pour le contrôle biologique des arbres à grandes feuilles, (ex : l'aulne rouge, les trembles), la vigne étrangleuse (<i>Morrenia odorata</i>) et les plantes de la famille des Malvacées (par exemple, Malva) respectivement.
Exploitation minière	Biohydrométallurgie (récupération de métaux à partir de minerais de mauvaise qualité)	<i>Thiobacillus thiooxidans</i> and <i>T. ferrooxidans</i> (B), <i>Ralstonia metallidurans</i> (B)	La bactérie tire l'énergie de l'oxydation des composés sulfurés (par exemple le soufre élémentaire, les sulfures, le thiosulfate). Différentes procédures sont en place concernant leur utilisation comme une approche respectueuse de l'environnement et rentable pour la récupération des métaux.
Bioremédiation des contaminants environnementaux	Élimination des composés organiques halogénés et aromatiques (ex : benzène, PCBs, pesticides et herbicides) dans le sol, l'eau et les effluents industriels Nettoyage des sols, eaux, déchets miniers contaminés par des métaux lourds (ex : zinc, mercure, cadmium)	Nombreuses espèces de <i>Pseudomonas</i> (B), <i>Corynebacterium</i> (B), <i>Streptomyces</i> (B) et de champignons xylophages comme la pourriture blanche (ex : <i>Phanerochaete chrysosporium</i> , <i>Trametes versicolor</i>) <i>Thiobacillus thiooxidans</i> et <i>T. ferrooxidans</i> (B), <i>Ralstonia metallidurans</i> (B) et <i>Deinococcus radiodurans</i> (B)	La bioremédiation utilise des bactéries du milieu, ou issues de culture ayant des caractéristiques métaboliques pour neutraliser / immobiliser / métaboliser les contaminants (en une substance moins toxique). Par exemple, les champignons de la pourriture blanche dégradent les xénobiotiques par le biais d'un co-métabolisme, i.e. ils nécessitent la présence de substrats lignocellulosiques (rafles de maïs par exemple, ou paille, sciure, etc), car ils sont incapables d'utiliser les contaminants comme seule source de carbone et d'énergie. <i>T. thiooxidans</i> , <i>T. ferrooxidans</i> et <i>R. metallidurans</i> sont capables de tolérer des niveaux élevés de métaux toxiques, tandis que <i>D. radiodurans</i> prospère dans les environnements radioactifs. Ensemble, ils peuvent se révéler indispensables pour le traitement des déchets radioactifs et / ou de restauration à long terme des sites contaminés par des résidus radioactifs.
Bio-traitement des eaux usées et des boues	Digestion anaérobie et oxydation aérobie	Bactéries et champignons anaérobies et aérobies (ex : <i>Agrobacterium radiobacter</i> , <i>Achromobacter</i> sp.)	La digestion anaérobie et l'oxydation aérobie sont des processus biologiques utilisés à grande échelle (ex : municipal) pour le traitement des eaux usées et des boues, de façon à réduire/enlever la matière organique présente.
Bio-traitement des déchets solides	Bio-traitement des produits agricoles et forestiers (pulpe de fruits par exemple), et des déchets de papeterie Compostage	Champignons de la pourriture du bois (ex : pourriture blanche, comme <i>P. chrysosporium</i> et <i>T. versicolor</i>) Bactéries, champignons et levures aérobies (ex : <i>Bacillus</i> sp., <i>Serratia</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Streptococcus</i> sp.)	Ce type de déchets est riche en lignine, cellulose et hémicellulose, qui sont des substrats majeurs pour les champignons de la pourriture du bois et leur gamme de puissantes enzymes ligninolytiques extracellulaires. Longtemps utilisé dans l'agriculture de subsistance (à petite échelle) et le jardinage, le compostage est de plus en plus important pour réduire les déchets solides municipaux et des déchets verts mis en décharge. Le compostage implique différents groupes de microorganismes méso et thermophiles et compte sur la contribution de nombreux organismes du sol (ex : collemboles, fourmis, nématodes, isopodes).
Les énergies renouvelables	Biogaz	Bactéries anaérobies strictes et facultatives (ex. <i>Cellulomonas</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Ruminococcus</i> , <i>Eubacterium</i> , <i>Methanobacterium</i>)	Le biogaz est produit industriellement par digestion anaérobie de matière organique (ex : biomasse, fumier, cultures énergétiques, eaux usées) dans des réacteurs. L'un de ses éléments clés est le méthane, qui peut être utilisé dans des générateurs pour la production d'électricité et / ou dans les chaudières pour le chauffage.

Antibiotiques

Le sol contient un ensemble complexe de réseaux trophiques et d'interactions entre les divers groupes d'organismes qui s'y trouvent, avec des organismes prédateurs et d'autres compétiteurs pour les ressources. En tant que tel, une foule de processus à la fois pour l'attaque et la survie ont évolué. L'un de ces processus est l'utilisation de substances chimiques comme moyen de lutte chimique entre les organismes du sol. Certains de ces produits chimiques, une fois isolés, peuvent être utilisés à des fins médicales, comme les antibiotiques (Fig. 4,20).

Les antibiotiques isolés à partir de microorganismes du sol incluent (mais ne sont pas limités à) : la pénicilline, isolée de *Penicillium chrysogenum* (souvent appelé « le champignon à pénicilline », qui se trouve dans les sols et qui, avec plusieurs dérivés semi-synthétiques, est encore largement utilisé). Les aminoglycosides, comme la streptomycine et la kanamycine, ainsi que les tétracyclines ont été isolées à partir d'actinomycètes du sol. Les lipopeptides comme la daptomycine proviennent également de *Streptomyces*, un type d'actinomycète.

Les antibiotiques sont généralement classés selon leur effet sur le microorganisme en compétition : ceux qui tuent (i.e. les bactéricides) et ceux qui nuisent à la croissance microbienne (i.e. les bactériostatiques). En outre, chaque classe d'antibiotiques a un

mode d'action différent. Certains attaquent la paroi cellulaire (ex : la pénicilline) ce qui empêche sa formation, tandis que d'autres attaquent d'autres constituants cellulaires comme ceux impliqués dans la synthèse protéique (ex : les aminoglycosides). C'est pour cette raison que certains organismes sont sensibles à certains antibiotiques et pas à d'autres, selon qu'ils ont la forme spécifique du constituant cellulaire que les antibiotiques attaquent.

Résistance aux antibiotiques

En plus de ne pas être sensibles à certains antibiotiques, les microorganismes des sols sont également capables de développer des résistances au fil du temps. Bien que cela soit souvent considéré comme un problème pour la microbiologie clinique, des précédents pour les différents modes de résistance aux antibiotiques vus dans le milieu clinique peuvent souvent être trouvés dans le sol. Cela s'explique par le fait que les microorganismes sont souvent exposés à une large gamme de composés dans leur environnement proche, certains d'entre eux, comme les antibiotiques, pouvant être nocifs. Cela met une pression évolutive sur l'organisme pour qu'il développe une résistance au composé nuisible. D'autre part, les microorganismes produisant des antibiotiques doivent également posséder certains mécanismes de résistance aux antibiotiques pour les empêcher de se suicider par la production de leurs propres composés antibiotiques.

L'environnement du sol, par conséquent, représente un important milieu d'étude pour la recherche des mécanismes sous-jacents de la résistance aux antibiotiques, incluant des mécanismes qui ne sont pas encore connus en microbiologie clinique. L'utilisation de cette ressource pour mieux améliorer notre compréhension des processus biochimiques existant peut permettre le contournement ou la réduction d'un futur développement de la résistance aux antibiotiques. C'est une ère de recherche qui est tout juste en train de gagner en importance. L'évolution a même déjà poussé la résistance aux antibiotiques un peu plus loin. Il a été montré que certains microorganismes du sol sont capables de croître même quand ils sont exposés à plusieurs antibiotiques différents, et même d'utiliser certains composés antibiotiques comme ressource alimentaire.

Les microorganismes sont clairement très adaptables, de manières que nous commençons à peine à comprendre. La résistance aux antibiotiques apparaît car les antibiotiques imposent une sélection évolutive sur une population donnée par laquelle les organismes ayant une résistance naturelle peuvent survivre et se reproduire, ainsi les organismes qui n'ont pas le facteur de résistance meurent. Une fois qu'un facteur de résistance a été développé, il peut se répandre rapidement dans une population ou même dans un peuplement via un processus connu : le transfert horizontal de gènes où l'ADN est transféré d'une bactérie à une autre de la même génération (ceci est opposé au transfert vertical d'un gène d'un parent à sa descendance). Ce transfert horizontal d'ADN contenant des gènes de résistance aux antibiotiques (tout comme d'autres gènes) peut s'opérer par trois processus :

Transformation. Quand une bactérie meurt et lyse (se rompt), d'autres bactéries qui sont en croissance active à proximité peuvent récupérer son ADN.

Transfection. Les phages qui sont des virus infectant les bactéries et les champignons, peuvent parfois récupérer des gènes supplémentaires aux microorganismes qu'ils infectent et vont les transmettre aux organismes qu'ils vont ensuite infecter.

Conjugation. Les bactéries peuvent fusionner leurs membranes cellulaires ensemble et échanger des plasmides ou des fragments de leurs chromosomes.

Ces processus peuvent se produire entre des 'espèces' différentes de bactéries, ce qui signifie que les mécanismes de résistance aux antibiotiques ne peuvent être apparus qu'une fois et être ensuite propagés dans toute la communauté.

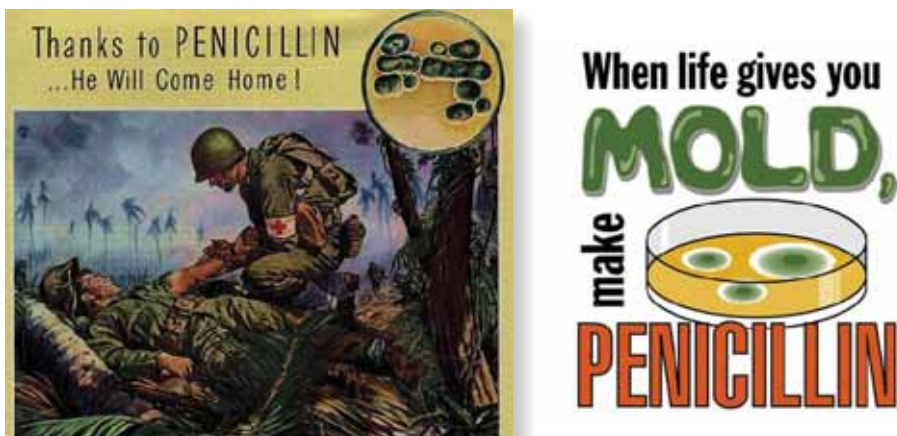


Fig. 4,20 : Les antibiotiques pénicilline ont une valeur historique car ils ont été les premiers médicaments efficaces contre de nombreuses maladies et infections non traitées auparavant. Bien qu'ils soient toujours largement utilisés, divers types de bactéries sont maintenant résistants à la pénicilline. (PD)



Fig. 4,21 : Ces trois images montrent un exemple de bioaugmentation / bioremédiation (tel que décrit à la page 44) d'un rejet de pétrole brut par des souches de champignons du sol combinées *Trametes versicolor* et *Pleurotus ostreatus* (mieux connu sous le nom de pleurotes comestibles). (LDe)

(a) montre le déversement de pétrole au jour 1. En raison de la nature poreuse du sol, il ne serait pas possible d'éliminer cette tache de pétrole sans enlever une grande quantité de sol qui devrait alors être traité comme un déchet contaminé. En raison de la nature toxique du pétrole brut, il est très peu probable que les plantes puissent pousser ici avec un sol dans cet état.

(b) montre le déversement de pétrole 14 jours après l'inoculation des souches combinées de *Trametes versicolor* et *Pleurotus ostreatus*. Les hyphes fongiques sont si abondants sur la tache de pétrole qu'ils sont clairement visibles (le blanc) sur le sol. Déjà, après seulement 2 semaines l'huile est fortement réduite.

(c) montre la même zone de sol après 49 jours. Le patch d'origine du sol a presque disparu, ainsi que les champignons. Quelques petites tâches d'huile sont visibles sur les bords, mais une nouvelle application des champignons dans ces zones pourra les supprimer.

Un cadeau de la terre de l'île de Pâques

Un composé important, isolé à partir d'un organisme du sol, dans ce cas, une bactérie du sol appelée *Streptomyces hygroscopicus* est celui connu sous le nom de rapamycine (également connu sous le nom de sirolimus). La bactérie a été découverte dans un échantillon de sol de l'île de Pâques, et a été une trouvaille d'une importance suffisante pour qu'une plaque commémore aujourd'hui sa découverte sur l'île de Pâques (à droite).

La rapamycine a été initialement développée comme agent antifongique, mais de nombreuses autres propriétés potentiellement importantes ont depuis été mises en lumière. Elle est maintenant souvent utilisée comme immunosuppresseur pour empêcher le rejet d'organes chez les patients transplantés.

La rapamycine a aussi des effets anti-prolifératifs. Ces effets ont déjà été présentés pour faciliter le rétablissement après une chirurgie cardiaque et semble potentiellement avoir un rôle dans le traitement du cancer. En outre, une étude récente a montré que la rapamycine avait la possibilité d'étendre l'espérance de vie d'au moins 15% chez la souris. L'ensemble de ces merveilleuses



propriétés provient juste d'un seul composant isolé d'une espèce bactérienne. Avec potentiellement des centaines de milliers d'espèces de microorganismes restant à découvrir, qui sait quels autres composés utiles et sauveurs de vie restent à découvrir !

Biocontrôle des ravageurs

Le biocontrôle des ravageurs est l'usage « d'ennemis » naturels comme agents de contrôle biologique comme les prédateurs, les parasites ou les pathogènes pour contrôler ou réduire la population d'un ravageur donné. Cela est souvent utilisé comme une alternative à l'usage de pesticides. L'utilisation de pesticides à large spectre peut être hautement problématique car ils agissent souvent sur les insectes bénéfiques pour les cultures autant que sur les insectes nuisibles. Il y a également la possibilité pour ces produits chimiques d'être lessivés dans les eaux souterraines ou dans tout cours d'eau avoisinant, entraînant une pollution. Le biocontrôle est une méthode qui peut être utilisée pour réduire le besoin d'applications à grande échelle de pesticides à large spectre (Fig. 4,22). Quand le ravageur est un pathogène, comme dans le cas des maladies végétales, alors l'agent de contrôle biologique est souvent nommé 'antagoniste'. Le contrôle biologique se situe généralement en trois types de stratégies, qui sont :

Conservation, où un soin est donné pour que les agents naturels de lutte biologique ne soient pas éradiqués par d'autres procédés de contrôle des ravageurs;

Contrôle biologique classique, où un agent de contrôle biologique est introduit dans une zone pour contrôler une espèce de ravageur;

Augmentation, ce qui implique la libération supplémentaire d'un agent de lutte biologique.

Un exemple de biocontrôle par augmentation est l'usage de nématodes entomopathogènes qui sont souvent apportés à des taux de millions ou même de milliards par hectare, pour le contrôle de certains insectes nuisibles vivant dans le sol.

Il est généralement reconnu que les organismes de lutte biologique idéaux devraient inclure les caractéristiques suivantes (d'après Kerr 1982):

1. L'organisme doit survivre sur une période de temps prolongée dans le sol sous une forme active ou inactive.
2. L'organisme doit rentrer en contact avec le pathogène soit directement soit indirectement par diffusion de substances chimiques.
3. La multiplication en laboratoire doit être à la fois simple et peu coûteuse.
4. Il convient que les processus d'emballage, de distribution et d'application soient simples, efficaces et peu coûteux.
5. Si possible, il doit être spécifique de l'organisme cible; une spécificité plus élevée signifie moins (à moyen et à long terme) de dommages à l'environnement.
6. Sa préparation, sa distribution ou son application ne doit pas être un danger pour la santé.
7. Il doit être actif sous les mêmes conditions environnementales que celles de l'organisme cible.
8. Il doit contrôler la cible de manière efficace et économique.

La biodiversité des sols est un domaine de recherche actuel et a clairement beaucoup plus d'utilisations potentielles en biotechnologie.

La biodiversité en tant que ressource pour l'innovation biotechnologique est inestimable. Un grand nombre de produits et applications basés sur des microorganismes ont déjà été développés et établis, et des centaines d'autres sont actuellement à divers stades de développement. De plus, c'est un consensus général de dire que la biodiversité microbienne reste largement inexplorée et que les avancées en matière de méthodes d'isolation microbienne révéleront une gamme plus grande de voies métaboliques inconnues et de composés microbiens qui ont des usages potentiels pour l'Homme. En outre, le progrès dans 'l'amélioration des souches' et la biologie moléculaire, y compris sur la question : comment est-il possible d'influencer le développement de nouveaux produits, ou l'amélioration des produits existants actuellement, sont susceptibles d'avoir de larges implications dans le monde entier. On espère grandement que dans un futur proche, de nouvelles souches microbiennes émergeront pour offrir des solutions potentielles aux problèmes allant du manque de nourriture aux pollutions, en passant par les biocarburants et le contrôle des maladies. Déjà, l'application des biotechnologies en agriculture a donné lieu à des nouvelles variétés de plantes cultivées avec de plus grandes résistances aux ravageurs et aux

maladies, ou avec une plus forte valeur nutritionnelle (ex : riz doré). Cependant, il n'y a pas encore de consensus solide entre les scientifiques, quant à l'innocuité de l'utilisation généralisée de la manipulation génétique d'organismes à des fins biotechnologiques, en particulier les cultures génétiquement modifiées. Il s'agit d'un domaine de recherche et d'un débat politique actuel dont les spécificités sont au-delà de la portée de cet atlas.

Les recherches portant sur les microorganismes du sol ont conduit à des progrès excitants dans le domaine des énergies renouvelables. Par exemple, la bactérie *Ralstonia metallidurans* a été le centre d'une attention croissante dans la recherche sur les piles à combustible, en raison de sa capacité à supporter des niveaux élevés de métaux lourds et à précipiter les métaux de la solution. En outre, beaucoup considèrent les microorganismes du sol et leur diversité sous-jacente d'être une intéressante source potentielle de biogaz et de biocarburants (ex : bioéthanol, biodiesel) en plus de la biomasse végétale. Par exemple, le bioéthanol est industriellement produit par des microorganismes du sol ou leur enzymes par la fermentation de sucres, amidons ou (moins communément) de cellulose, même si actuellement ce processus repose encore largement sur des « super-souches » de levures capables de fermenter des carbohydrates et de la bactérie entérique *Escherichia coli* génétiquement modifiées pour augmenter la production d'alcool.

Néanmoins, les progrès et les applications de la biologie moléculaire ne sont pas sans inconvénients et certains restent controversés. Des protocoles et des régulations strictes ont déjà été mis en place afin de minimiser les dangers potentiels associés à la manipulation génétique et à la propagation d'organismes transgéniques, parmi lesquels la menace directe pour la santé humaine ou animale et le danger potentiel pour la biodiversité 'naturelle' sont peut-être les plus préoccupantes, bien que les preuves scientifiques précises de ces menaces soient limitées, quand elles existent ! Il y a par conséquent une pression forte et une motivation pour utiliser la biodiversité naturelle pour répondre à la demande croissante des consommateurs pour de tels produits dans notre société de plus en plus tournée vers l'environnement. Cependant, les sols, qui soutiennent une telle diversité microbienne sont de plus en plus menacés, principalement en raison de l'intervention humaine. Pour chaque organisme qui disparaît dans le sol, comme dans d'autres écosystèmes, disparaissent également des biotechnologies encore non découvertes. Il est vital, par conséquent, que la biodiversité du sol soit conservée autant que possible et que la prise de conscience de cette nécessité soit soulevée au sein de la communauté scientifique, des législateurs et du public en général. La conservation et l'exploitation judicieuse de la biodiversité microbienne soulèvent des questions urgentes à traiter en leur nom propre, non seulement de la part des conservateurs de la nature, mais aussi du point de vue microbiologique et biotechnologique. Maintenir la diversité microbienne du sol n'est pas seulement le moyen de préserver l'environnement (et donc l'homme), c'est aussi enrichir la condition humaine.

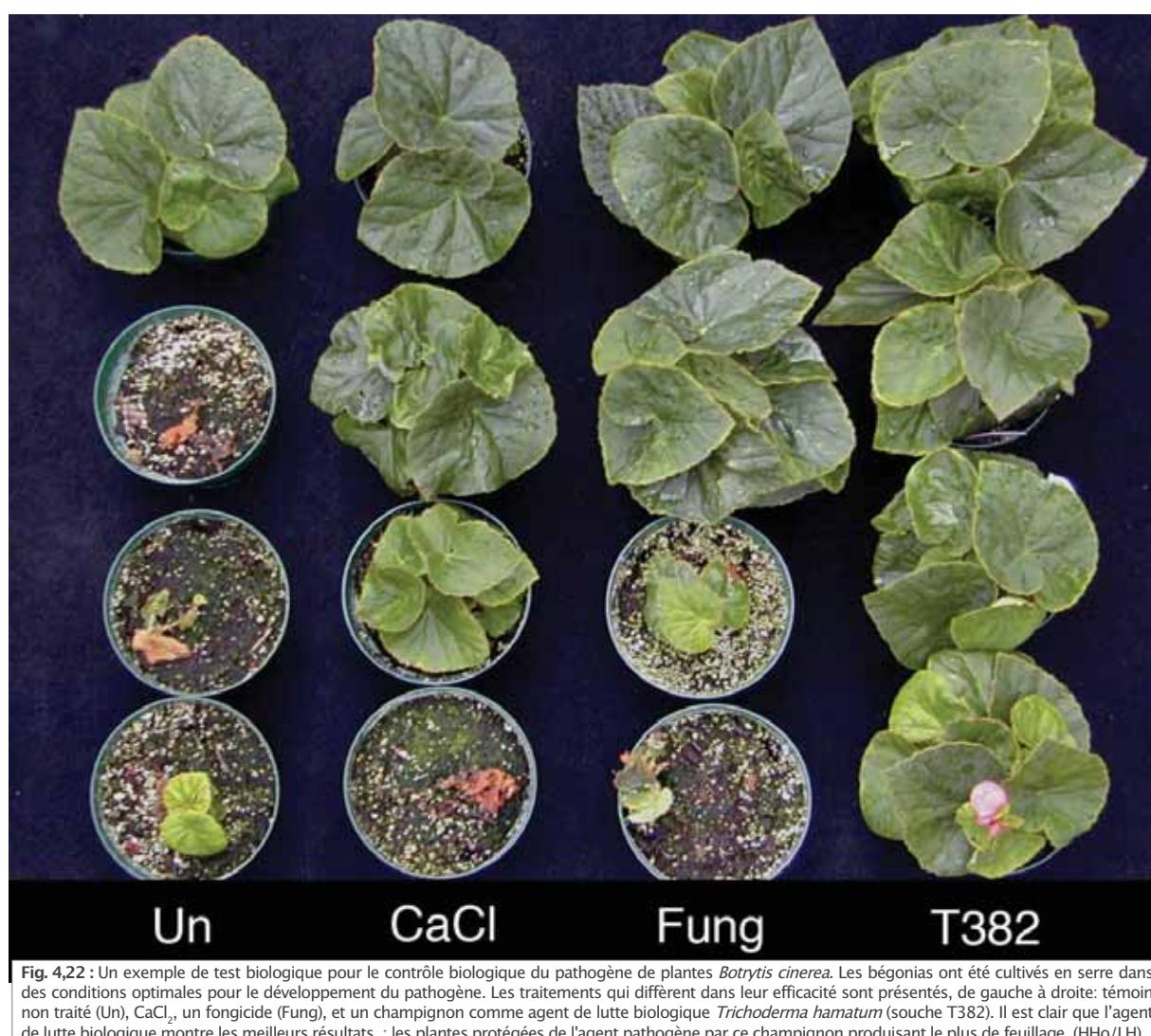


Fig. 4,22 : Un exemple de test biologique pour le contrôle biologique du pathogène de plantes *Botrytis cinerea*. Les bégonias ont été cultivés en serre dans des conditions optimales pour le développement du pathogène. Les traitements qui diffèrent dans leur efficacité sont présentés, de gauche à droite: témoin non traité (Un), CaCl₂, un fongicide (Fung), et un champignon comme agent de lutte biologique *Trichoderma hamatum* (souche T382). Il est clair que l'agent de lutte biologique montre les meilleurs résultats : les plantes protégées de l'agent pathogène par ce champignon produisant le plus de feuillage. (HHo/LH)

4,6 Quelle est la valeur de la biodiversité des sols?

Comme l'ont montré les pages précédentes, on ne peut guère douter des contributions décisives et diverses que la biodiversité des sols fournit pour la santé des écosystèmes et le bien-être de l'homme sous la forme de services générés par l'écosystème. Compte tenu de la très grande importance de la biodiversité des sols, la question est pourquoi n'a-t-elle pas reçu le même niveau d'attention que d'autres ressources naturelles et pourquoi les ressources du sol ont été et continuent à être dégradées de façon si extensive à travers le monde? Avant de répondre à cette question, il est important de noter que cette discussion porte sur la valeur de la biodiversité du sol et non pas la valeur économique de tout organisme individuel. Dans cet esprit, la réponse réside en partie dans le fait que la biodiversité des sols, en raison de son ampleur, de sa nature complexe et des interactions avec la production de divers services écosystémiques, est quelque peu mal comprise et difficile à mesurer et à quantifier. Plus important, la raison de la perte de la biodiversité comme une ressource, est qu'elle se trouve sous-évaluée, sa pleine valeur n'étant pas intégrée dans les processus décisionnels, et d'autre part en raison de l'absence de marchés pour de nombreux services qu'elle offre. Par exemple, il existe très peu ou pas de marchés pour les services écosystémiques tels que le recyclage des déchets, la régulation du cycle du carbone, et la résilience des écosystèmes. Cela est dû aux caractéristiques de « bien public » que plusieurs fonctions et services de la biodiversité affichent.

En économie, un bien public est un bien dont la consommation a deux propriétés: il est non-rival (i.e. la consommation du bien par une personne ne réduit pas la disponibilité du bien aux autres) et non-exclusif (i.e. le fournisseur du bien ne peut pas exclure les non-payeurs de le consommer). Le caractère de « bien public » est l'une des principales raisons pour lesquelles l'évaluation des services écosystémiques est très problématique.

Une autre complication qui se pose lorsqu'on tente de déterminer la valeur des services écosystémiques, est qu'il y a une disparité inhérente entre les coûts privés et sociaux, et les avantages, de la conservation de la biodiversité. Par exemple, la conservation de la biodiversité du sol bénéficie généralement à la société dans son ensemble à travers la fourniture de services écosystémiques. Beaucoup de ces services écosystémiques, tels que le recyclage des nutriments, fonctionnent à une échelle beaucoup plus grande que celle à laquelle les efforts de conservation se produisent généralement, comme à l'échelle d'une ferme ou d'un parc naturel. Comme il n'existe actuellement pas, ou très peu, de mécanismes pour soutenir la conservation de la biodiversité ou d'un service écosystémique donné, il est souvent plus avantageux pour l'utilisateur des ressources de surexploiter et diminuer la ressource (i.e. en maximisant les bénéfices grâce à des rendements élevés, même si cela conduit à une perte de la biodiversité). Par conséquent, les choix économiques privés, ne reflètent pas nécessairement et répondent à d'autres valeurs de la société, comme les conséquences des choix et leurs coûts associés ne sont pas uniquement pris en charge par ceux qui exigent des services (i.e. un agriculteur peut gagner plus d'argent en maximisant les rendements, mais la société dans son ensemble est confrontée aux coûts des services écosystémiques réduits). Toutefois, la perte de biodiversité peut aussi être le résultat d'incitations mal jugées fournies aux utilisateurs de la ressource par des politiques gouvernementales bien intentionnées, mais dont les règlements sont mal conçus. Parmi les exemples notables des échecs de politiques qui ont conduit à la dégradation de l'environnement et la perte de services écosystémiques, on trouve les incitations financières, les subventions et les systèmes de tarification qui cause la déforestation, l'épuisement des ressources en eau et la dégradation des terres agricoles.

Les économistes de l'environnement ont longtemps essayé de mesurer la valeur économique de la biodiversité et des services non marchands des écosystèmes tels que la régulation de l'eau et la réduction de l'érosion. De tels efforts découlent de la conviction que, si ce n'est pas possible de démontrer la valeur de la biodiversité à ceux qui contrôlent son devenir, les gens seront peu enclins à supporter les coûts "d'opportunité" de cette conservation (le coût d'opportunité étant, dans ce cas, l'occasion manquée d'utiliser les habitats conservés ou les organismes du sol à des fins autres que la conservation, i.e. l'agriculture, le développement industriel, etc.). Par conséquent, l'objectif de l'évaluation économique de la biodiversité est d'imputer une valeur pour ses nombreux services écosystémiques et, ce faisant, d'informer et de guider le processus décisionnel afin d'accroître l'efficacité de l'allocation des ressources entre les différentes utilisations avec des objectifs différents.

On peut faire valoir, cependant, que démontrer la vraie valeur économique est une condition nécessaire, mais non suffisante, pour assurer l'utilisation durable de la biodiversité. Il est également nécessaire de trouver des moyens pour les décideurs d'utiliser ces valeurs et pour les utilisateurs des ressources de s'accaparer cette valeur. Divers instruments économiques ont déjà été appliqués dans de nombreux cas, tels que le revenu provenant de l'écotourisme, les paiements pour éviter la déforestation à des fins de séquestration du carbone, des servitudes de conservation, les échanges dettes-nature, etc. Indépendamment des instruments utilisés, ce qui importe est que toutes les mesures prises fassent partie d'un cadre de décision éclairé tel que celui proposé dans la figure 4,23. Ce que montre cette figure c'est que la mesure de la valeur économique n'est pas une fin en soi, mais que le but de valoriser le capital naturel et les services écosystémiques est de faciliter la prise de décision, permettant ainsi des actions meilleures relatives à l'utilisation des terres, de l'eau et d'autres ressources naturelles.

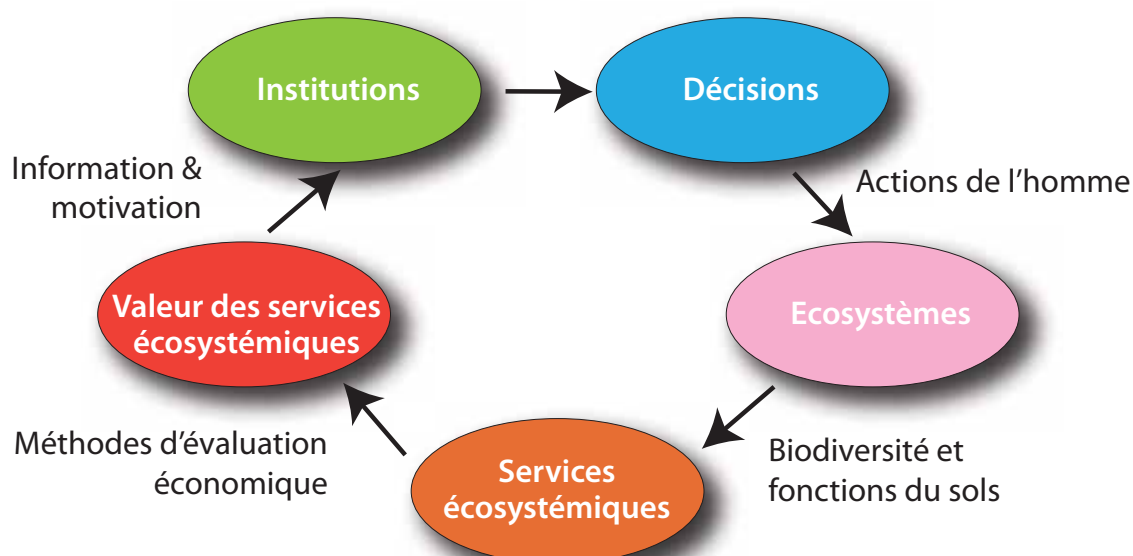


Fig. 4,23 : Boucle de décision afin de faciliter la prise de décisions concernant les ressources naturelles. Proposé par Daily et al. (2009)

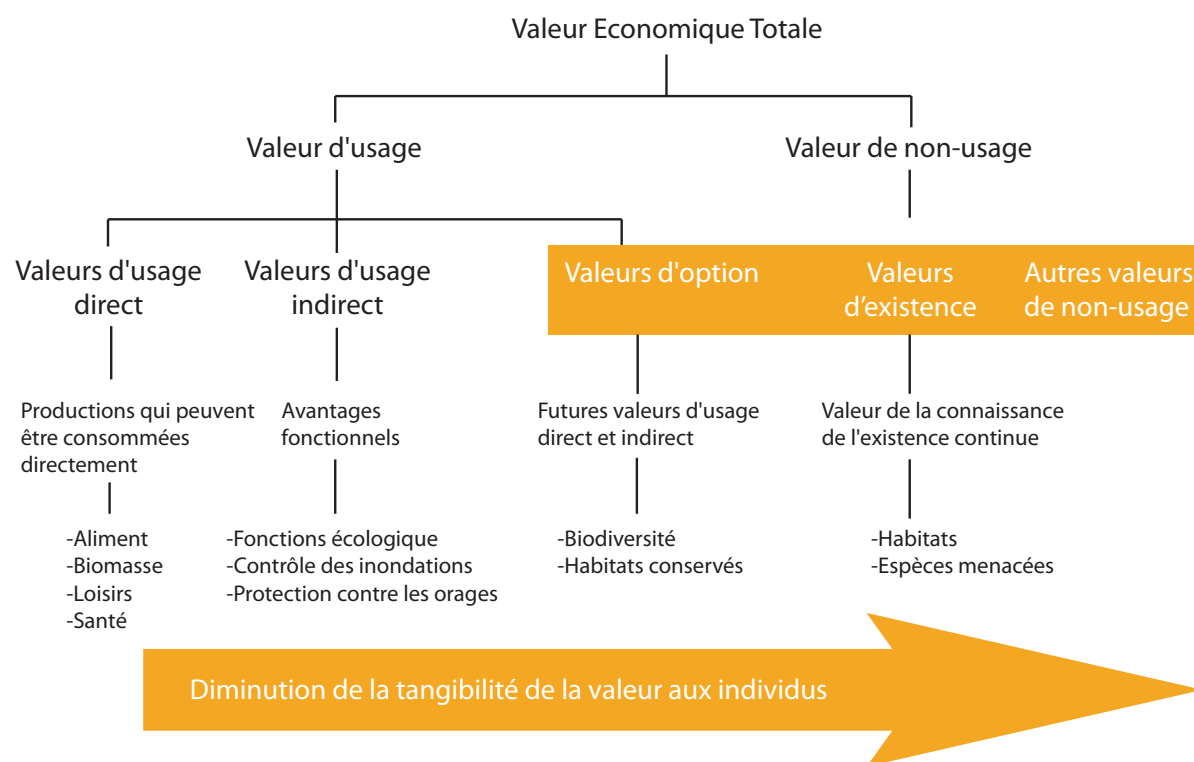


Fig. 4,24 : Représentation schématique du cadre de la Valeur Economique Totale. (www.eoearth.org)

La valeur économique totale (VET)

Dans l'évaluation des biens et services environnementaux, les économistes utilisent souvent le cadre de la valeur économique totale (VET) (Fig. 4,24). Selon ce cadre, la VET peut être divisée en « valeur d'usage » (VU) et en « valeur de non-usage » (VNU). Les valeurs d'usage proviennent d'une utilisation réelle d'une ressource donnée, i.e. l'utilisation d'une forêt pour le bois, ou l'utilisation d'un lac pour les loisirs ou la pêche. Les valeurs d'usage peut être subdivisée en « valeurs d'usage direct » (VUD), qui se réfèrent à des utilisations réelles telles que la pêche, l'extraction du bois, etc. ; les « valeurs d'usage indirect » (VUI), qui se réfèrent à des bénéfices découlant de services écosystémiques, tels que la fonction du sol de recyclage des nutriments ; et « les valeurs d'option » (VO), qui sont exprimées comme la volonté des individus à payer pour préserver un atout pour l'option de pouvoir l'utiliser à une date ultérieure c'est-à-dire au fond une valeur d'assurance. Enfin, les valeurs de non-usage sont celles détenues par des personnes qui apprécient la simple existence d'une ressource sans avoir l'intention d'en faire usage maintenant ou à l'avenir, i.e. les personnes qui vivent dans une ville peuvent se donner une valeur dans le fait d'avoir un parc naturel, même si ce parc est loin et qu'ils ne le visiteront jamais.

Donc, au total on a :

$$VET = VU + VNU = (VUD + VUI + VO) + VNU$$

Schématiquement, cela peut être représenté comme dans la Fig. 4,24.

Dans la pratique, bien que la mesure des valeurs d'usage direct et indirect a été relativement efficace dans différents contextes, l'identification et la mesure des valeurs d'option et des valeurs de non-usage ont été plutôt problématique, principalement en raison de leur caractère insaisissable. Il convient de noter ici que la VET de différents types de ressources de l'environnement consiste en différents types de valeurs économiques et que plus la ressource est globale, grande et familière, plus sa VET aura de composants. Par exemple, dans la mesure de la valeur économique pour conserver une zone particulière de la forêt tropicale, il est nécessaire d'être capable d'identifier les valeurs d'usage direct et indirect, ainsi que les valeurs de non-usage. Les valeurs d'usage direct comprendraient l'exploitation forestière durable, les produits non ligneux et l'écotourisme, tandis que les valeurs d'usage indirect comprendraient tout le potentiel de régulation de l'eau et de séquestration du carbone de la forêt. La valeur de non-usage de cette forêt serait la volonté de payer de la part de personnes qui tireraient satisfaction de savoir que cette forêt continuera d'exister et seraient donc potentiellement prêts à payer pour sa conservation.

La VET de la biodiversité des sols, et en particulier les services écosystémiques qu'elle fournit, implique principalement des valeurs d'usage indirect, puisque les services indirects tels que le recyclage des nutriments et la résilience des écosystèmes ne sont pas utilisés directement, mais les organismes qui accomplissent ces services fournissent une réelle valeur à l'écosystème. Les organismes du sol fournissent également des valeurs d'usage direct, par exemple sous la forme d'information génétique qui a été extraite et utilisée par les industries biotechnologiques et pharmaceutiques dans le développement de nouveaux produits tels que les antibiotiques. La valeur de non-usage est, cependant, peut-être plus limitée en ce qui concerne la biodiversité des sols car il manque généralement d'espèces charismatiques avec lesquelles les gens sont familiers comme c'est le cas pour les écosystèmes épigés avec les éléphants et les lions, etc.

Outils et études d'évaluation

En ce qui concerne les différentes méthodes d'évaluation économique, il est possible de distinguer deux grandes catégories, chacune composée d'un certain nombre de techniques: les approches directes (ou préférences déclarées) et indirectes (ou des préférences révélées). L'approche directe utilise des méthodes qui tentent d'obtenir des valeurs directement c'est-à-dire par l'utilisation d'enquêtes et de techniques expérimentales. Essentiellement, ces méthodes demandent aux répondants d'exprimer leur consentement à payer (CAP) ou la volonté d'accepter une compensation (WTA) pour des changements dans la fourniture de certains biens environnementaux. Le principal avantage de cette approche est la capacité, du moins en théorie, à estimer les valeurs de non-usage, bien qu'elle ait été régulièrement utilisée aussi pour mesurer les valeurs d'usage.

Le principal inconvénient est la nature hypothétique des techniques ce qui signifie que les biais possibles peuvent être introduits lorsqu'elles appuient sur des processus de la pensée subjective et sur des interprétations.

L'approche indirecte fait usage de la notion de complémentarité faible, qui permet la déduction de la valeur d'un bien non marchand ou d'un service à partir de l'influence qu'il exerce sur le marché d'un produit bien connu. Par exemple, par la connaissance de la pollution atmosphérique et du bruit qui affectent les prix des logements, il est possible d'améliorer la connaissance du marché du logement. Les gens dépensent de l'argent pour des voyages dans les parcs et réserves naturels, il est possible de regarder ces dépenses pour voir si nous pouvons en déduire la valeur récréative de tels sites. Enfin, les dégâts économiques de la dégradation des sols dans l'agriculture peuvent être quantifiés en évaluant la perte de revenu due à la production réduite.

Il est à noter qu'aucune technique d'évaluation n'est sans défauts et que les qualités de chacune d'elles dépendent de questions telles que les données requises, le contexte politique, l'échelle visée et bien d'autres. En outre, différents types de valeurs se prêtent à différents types de techniques d'évaluation. Une analyse compréhensive des questions ci-dessus est présentée au chapitre 5 de la rapport D0 du programme TEEB « Fondements écologiques et économiques ». Pour plus d'informations, visitez le site Web <http://www.teebweb.org>.

Les études visant à mesurer la valeur économique des ressources et services environnementaux abondent dans la littérature. L'étude la plus célèbre a été entreprise par Costanza et ses collègues en 1997, et a été rapportée dans Nature. L'étude visait à estimer la valeur économique des services écosystémiques dans

le monde. Les auteurs suggèrent qu'une estimation minimale de telles valeurs est de 33 milliards \$ US par an ce qui représente plus de la moitié du PIB annuel mondial (estimé par la Banque Mondiale à 57 milliards \$ US en 2007). Dans le même sens, bien que mettant l'accent sur les services de l'écosystème terrestre, par opposition aux services de l'écosystème mondial qui englobe les milieux marins, l'ouvrage publié par Pimentel et ses collègues en 1997, sous le titre « Avantages économiques et environnementaux de la biodiversité » (Tableau 4,5), est axé sur la valeur économique mondiale de la biodiversité terrestre. Selon cette étude, la contribution annuelle de la biodiversité pour l'économie mondiale est estimée à 3 milliards \$ US. Sur ce montant, environ 1,5 milliard \$ US sont attribuables aux services fournis par la variété des organismes du sol. Bien que le document de Costanza ait essayé de mettre une valeur sur tous les services écosystémiques et pas seulement les écosystèmes terrestres et leurs services comme c'était le cas dans l'article de Pimentel, un grand écart est encore visible dans les valeurs produites. Cela souligne la difficulté d'essayer de mettre une valeur monétaire précise sur les services écosystémiques, ce qui nécessite de faire diverses hypothèses.

En outre, ces études ont suscité un débat intense, certains économistes soulignant des défauts sur plusieurs fronts. La critique la plus fondamentale porte sur le fait que ces études confondent les valeurs marginales et totales. Lorsque l'on considère la valeur économique, c'est la valeur marginale des changements progressifs dans la fourniture de biens et de services qui doit être estimée. Car en économie la valeur d'une marchandise est déterminée par les avantages que nous tirons de la consommation d'un peu plus de ce produit, exprimée en termes d'autres biens (typiquement de l'argent), et dont nous serions prêts à céder pour l'obtenir. Il est clair que les écosystèmes naturels et la biodiversité sont d'une valeur économique considérable pour les humains, avec une valeur qui s'approche de l'infini, parce que sans eux la vie comme nous la connaissons ne serait pas possible en raison des nombreux services écosystémiques vitaux qu'ils fournissent. En mettant un prix sur des écosystèmes entiers, le principe de la marginalité est évité, puisque les compromis implicites sont loin d'être marginaux. Par conséquent, lors de l'estimation de la valeur économique pour le maintien des écosystèmes naturels et de ses services, ces études ont effectivement sous-évalué les systèmes qui ont une valeur infinie, sans qui la vie telle que nous la connaissons ne pourrait exister. Cela dit, même en fournissant des chiffres approximatifs, ce travail a eu un rôle important et un impact positif, car il a contribué à rehausser le profil de la biodiversité et des services écosystémiques et a tenté de les

mettre dans un contexte qui est facilement compréhensible par les décideurs et les législateurs, le contexte de la valeur monétaire.

Une autre lacune que plusieurs études ont montré lors de la tentative d'évaluer la valeur des services écosystémiques, surtout à l'échelle mondiale, est l'utilisation considérable et quelque peu arbitraire du transfert de bénéfices, qui est la technique de l'application des estimations de valeur dérivées dans un contexte d'évaluation des services produits dans un autre réglage. Cela est souvent réalisé par l'obtention de données provenant de diverses études antérieures pour l'estimation des valeurs économiques de services, générés par les écosystèmes particuliers dans des endroits spécifiques et en extrapolant ces estimations, sur une base par hectare, à superficies similaires, mais en réalité différentes, à travers le monde.

Dans le cas de la biodiversité, ces critiques suggèrent que sa VET n'est pas un indice de la performance économique globale. Elle est plutôt une mesure des conséquences économiques de certains des changements marginaux de la biodiversité et des services qui en découlent. À ce stade, il convient de noter, bien que les études qui estiment la valeur économique de divers biens et services environnementaux abondent, que, de nos jours, parmi ces centaines voire milliers d'études, celles strictement sur les bénéfices économiques de la biodiversité du sol sont très rares. En fait, la plupart des études se focalisent sur la mesure de la valeur économique des ressources biologiques et des habitats qui les soutiennent, plutôt que de leur diversité en tant que telle.

À l'origine, les tentatives de monétarisation de la biodiversité ont été approchées en utilisant la fonction de la diversité, qui est définie en termes de distances génétiques entre les espèces. L'approche de la fonction de la diversité repose sur l'hypothèse implicite que la diversité est souhaitable. Toutefois, il ne précise pas pourquoi elle est souhaitable, ni un mécanisme permettant de lier la taille des distances génétiques à un concept bien défini de l'utilité ou de la désirabilité. D'autres travaux en économie de l'environnement sont maintenant entrepris pour regarder la biodiversité comme une marchandise.

La biodiversité en tant que marchandise

D'un point de vue économique, le principe fondamental de la valorisation de la biodiversité devrait être l'association de la diversité avec quelques traits utiles qu'elle possède ou les services utiles qu'elle fournit ou met en valeur.

Tableau 4,5 : Proposition de valeurs économiques de divers services écosystémiques fournis par les organismes du sol (Pimentel *et al.* 1997)

Activité	Biodiversité impliquée dans cette activité	Bénéfices économiques mondiaux dus à la biodiversité (en milliards de \$/an)
Le recyclage des déchets	Divers invertébrés saprophytes et saprophages (détritivores), champignons, bactéries, actinomycètes et autres microorganismes	760
La formation des sols	Divers organismes du sol facilitent la formation des sols, ex : les vers de terre, les termites, les champignons, etc.	25
La fixation d'azote	La fixation biologique de l'azote par les organismes diazotrophes	90
La bioremédiation des produits chimiques	Le maintien de la biodiversité dans les sols et l'eau est impératif pour maintenir et améliorer l'efficacité de la bioremédiation et du biotraitement	121
Biotechnologie	Près de la moitié du bénéfice économique actuel de la biotechnologie liée à l'agriculture impliquant des bactéries fixatrices d'azote, l'industrie pharmaceutique, etc.	6
Lutte biologique	Le sol fournit des microhabitats pour les ennemis naturels des ravageurs, les organismes du sol (ex : mycorhizes) contribuent à la résistance des plantes hôtes et au contrôle des pathogènes des plantes	160
Pollinisation	Beaucoup de pollinisateurs peuvent avoir une phase édaphique dans leur cycle de vie	200
Autres aliments naturels	Par exemple, champignons, vers de terre, petits arthropodes, etc.	180
Total		1542

Aucune espèce n'est une île et le sol n'est pas une boîte noire – Analogie avec une montre de poche

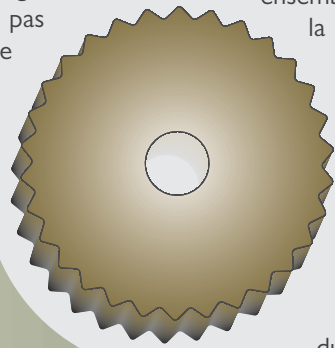
Une analogie utile lorsque l'on pense au système sol, qui est très compliqué, est de penser à une montre de poche. C'est parce que de nombreuses personnes considèrent le sol de la même manière que la plupart des gens considèrent les montres de poche : nous savons que si nous remontons l'horloge elle donnera l'heure, mais la plupart des gens ne savent pas vraiment comment, et regardent un peu l'intérieur d'une montre comme une 'boîte noire'. Le sol est souvent perçu de la même manière. Si l'on met des graines dans le sol, elles se transforment en plantes, si on met du compost dans le sol il peut améliorer la croissance des plantes, mais comme avec la montre, la plupart

des gens ne savent pas vraiment comment cela fonctionne, et considèrent de la même façon le sol comme une boîte noire.

Dans une montre il y a un arrangement très précis de rouages et de ressorts qui, lorsque l'énergie les fait tourner, sont liés ensemble et permettent à la montre de réaliser la fonction de maintien de l'heure exacte.

Les organismes du sol sont semblables dans la mesure où ils comprennent différentes espèces, tous reliés entre eux et interagissant. Quand l'énergie est mise dans le système sous la forme de lumière solaire (soit directement par les exsudats des racines des plantes ou indirectement par la matière organique morte qui contient de l'énergie provenant du soleil et stockée au moment où les organismes étaient vivants), le sol fonctionne pour fournir une gamme de différents services écosystémiques, y compris des éléments nutritifs.

Bien sûr, les montres ne sont pas vraiment des 'boîtes noires' et les experts comprennent les subtilités de leur fonctionnement, mais ce sont juste ces gens qui sont capables de réparer les montres quand elles se cassent. Le système sol est le même. C'est seulement en comprenant toutes les complexités et les interactions des organismes du sol que nous pouvons espérer être en mesure de le protéger, et de le remédier, si jamais il 'fonctionnait mal', y compris pour le cycle des éléments nutritifs et la croissance des plantes.



(K)

Valeur de la biodiversité des sols

L'évaluation d'une montre et de ses éléments constitutifs peut être plus problématique qu'il n'y paraît au premier abord. Une bonne montre peut avoir une valeur de plusieurs centaines ou milliers d'euros. Acheter une crémaillère qui est utilisée dans le mécanisme de la montre coûte seulement quelques dizaines d'euros, mais si ce rouage est retiré de la montre, la montre devient inutile. Par conséquent, quelle est la valeur globale (par opposition aux prix) du rouage?

Il en est de même pour les organismes du sol. Ils fournissent des services qui peuvent être évalués, tels que la fourniture d'azote aux plantes à travers le cycle de l'azote. Il est possible de calculer la réduction des besoins en engrais azotés sur un champ donné compensée par la fixation de l'azote par les organismes du sol.

Toutefois, dans le cycle de l'azote il y a plusieurs étapes qui doivent se produire pour que le cycle continue. L'évaluation de ces étapes est plus problématique que l'évaluation d'un rouage dans une montre de poche. Si on enlève les organismes clés, le cycle de l'azote s'arrête. Pour ajouter de la complication, certains processus naturels peuvent montrer une redondance fonctionnelle (comme cela a été discuté dans la Section 4,1). De toute évidence, la valorisation des services écosystémiques et des espèces qui en sont responsables, est loin d'être une tâche triviale !



(MJ)

La biodiversité est aujourd'hui souvent considérée par les économistes comme étant un produit précieux dans une perspective économique. Ceci parce qu'elle possède les qualités suivantes :

Assurances à l'égard des services futurs

Par exemple, il y a la possibilité de trouver des gènes dans les espèces utilisées de façon non commerciale qui peuvent être utilisés pour renforcer la résistance contre les maladies mortelles qui affectent d'autres espèces cultivées. Par conséquent, la diversité génétique peut être considérée comme une assurance contre les événements catastrophiques ou les infections. Plus important encore, l'assurance est fournie par l'amélioration de la résistance et de la résilience des propriétés des systèmes caractérisés par une diversité fonctionnelle élevée car une diversité accrue est généralement associée à une redondance fonctionnelle accrue.

Le maintien de la résilience des écosystèmes nous protège des pertes de bien-être incalculables qui seraient encourues en raison de bouleversements exogènes ou anthropiques. L'importance économique de la résilience des écosystèmes réside principalement dans sa fonction de minimiser les risques de tels bouleversements. La valeur de la diversité biologique comprend donc une composante d'assurance significative. Les services d'assurance de la biodiversité des sols proviennent principalement du maintien de la stabilité des écosystèmes et de la résilience à travers la diversité fonctionnelle. Malgré l'importance économique évidente de ce service, il est très difficile de le quantifier. Récemment, quelques études ont tenté de donner une valeur à la résilience des écosystèmes, sans toutefois faire explicitement le lien entre la résilience des écosystèmes et la biodiversité.

Pour estimer la valeur de la résilience, il faudrait d'abord établir le lien entre différents niveaux de la biodiversité et différents niveaux des services écosystémiques des sols, et identifier des seuils critiques dans la fourniture de ces services et le fonctionnement des écosystèmes des sols. Bien entendu, de tels seuils ne peuvent endosser une valeur stricte, absolue, mais dépendent plutôt des attitudes et du niveau de tolérance des différentes parties prenantes dont les préférences devraient également être prises en compte. Les niveaux de biodiversité (exprimés par l'utilisation d'indicateurs de la biodiversité) qui sont plus élevés que les seuils nécessaires pour un service écosystémique donné à effectuer peuvent être considérés comme possédant un « stock de résilience ». Plus un indicateur est loin du seuil perçu, plus grand est le stock de résilience, ce qui signifie une probabilité réduite de passage à un état indésirable, et par conséquent une probabilité de survie du service écosystémique plus grande. La valeur de la résilience est le prix caché d'un changement dans le stock de la résilience. Pour parler crûment, cette valeur est estimée en calculant la perte économique attendue (ex : la baisse des profits agricoles ou les prix des terrains) à cause d'un changement du système en le

multipliant par la probabilité de survie qui a augmenté, en raison de la diversité biologique améliorée.

Augmentation de la productivité de l'écosystème

Ceci se rapporte à l'observation que des systèmes plus diversifiés sont plus productifs que les moins diversifiés. Il existe plusieurs études empiriques reliant le nombre d'espèces de plantes dans les écosystèmes et la productivité des plantes et qui ont établi que la diversité fonctionnelle est un facteur clé expliquant la productivité végétale. En outre, la plus grande disponibilité de matériel génétique trouvée dans les systèmes de plantes diversifiés a été utilisée par la communauté d'amélioration des plantes ce qui a largement contribué à l'augmentation des rendements agricoles des dernières décennies. De la même façon, les gains économiques de productivité des plantes et des cultures peuvent être attribués à des services comme la formation des sols, la répression des pathogènes et le recyclage des éléments nutritifs qui sont accomplis par les organismes du sol. Le défi est ici de mieux comprendre et quantifier la relation entre le niveau de la biodiversité des sols et la productivité en améliorant les services, et par la suite d'estimer la valeur économique de ces services.

Augmentation des services écosystémiques

En plus de fournir des services qui touchent directement la productivité des écosystèmes, la biodiversité est responsable des services écosystémiques qui ont des effets positifs sur le bien-être et diffusés vers différentes parties prenantes. Par exemple, les sols sont connus pour leur capacité à atténuer la pollution, réduisant ainsi les risques de contamination de l'eau et par conséquent les impacts négatifs sur la santé. Une partie de cette capacité est due à des propriétés physiques et à l'acidité des différents types de sol ainsi qu'à l'activité microbienne. Par conséquent, bien que la biodiversité des sols fournisse des services qui sont clairement bénéfiques d'un point de vue économique, le fait que ces avantages aillent au-delà du niveau de la ferme fait qu'il est difficile d'isoler l'effet de la biodiversité des sols sur, par exemple, l'atténuation de la pollution ou toute autre service écosystémique à grande échelle.

Connaissances

Ceci fait référence au rôle de la biodiversité comme une source de connaissances par lesquelles de nouveaux produits dans les industries biotechnologiques et pharmaceutiques peuvent être développés. Il y a peu de doutes que les produits agricoles et pharmaceutiques de grande valeur économique et leur importance pour notre bien-être ont été élaborés en faisant usage de la diversité génétique des plantes et autres organismes vivants. Les estimations de la contribution de la biodiversité à l'économie mondiale, sous la forme de nouvelles souches de plantes cultivées et de médicaments sont environ de 6 milliards \$ US; près de 40% de la valeur des produits pharmaceutiques vendus aux Etats-Unis sont tirés directement ou indirectement

à partir de plantes et autres organismes vivants. Ces chiffres marquants, cependant, ne sont pas particulièrement utiles pour guider la décision publique ou privée en ce qui concerne l'acheminement des fonds dans la protection de la biodiversité, car elles n'adhèrent pas au principe de marginalité dont il a été question précédemment.

L'évaluation

Dans le contexte de la diversité génétique, l'évaluation à la marge a été réalisée sous la forme d'études de motivations de bioprospection pour investir dans la conservation de la biodiversité dans les tropiques. Malheureusement, du point de vue d'un investisseur en biotechnologie ou en produits pharmaceutiques intéressés par la rentabilité économique de l'information génétique, l'investissement dans la conservation perd souvent face à d'autres utilisations possibles des terres. La raison en est que pour l'évaluation de la valeur marginale de la diversité des espèces, la possibilité de remplacer les espèces doit être prise en compte. On peut admettre qu'il y a de grandes redondances concernant la valeur de production au sein du pool d'espèces, ce qui découle du fait que des composés chimiques identiques peuvent être produits par différentes espèces et que des composés chimiques différents peuvent même avoir des fonctions similaires quant à leur utilisation pour le développement de produits pharmaceutiques. Compte tenu de ces possibilités de substitution, la valeur d'une espèce ne dépend pas seulement de la probabilité que la prospection d'une espèce mènera au développement commercial d'un produit commercialisable, mais aussi de la probabilité que toutes les autres espèces ne peuvent pas contribuer au développement de ce produit. En conséquence, pour un nombre estimé de un million d'espèces, on estime la valeur marginale à moins de 0,1 cents.

Il y a des millions d'organismes qui peuvent fournir une information génétique de grande valeur, et, comme il n'est pas possible de déterminer a priori lesquels d'entre eux pourront fournir une telle information - car le coût pour le faire est prohibitif -, il y a potentiellement une quantité énorme de pistes génétiques, qui sont probablement plus importantes que ce que les entreprises pharmaceutiques peuvent traiter actuellement (voir Section 4,5). Dans ces circonstances, le prix du marché pour de telles pistes serait faible, tout comme le prix de l'eau qui dans certains cas peut être proche de zéro, en raison de son abondance relative à la demande observée. Cela démontre que la valeur marginale de la diversité des espèces pour l'industrie pharmaceutique est faible, même si les avantages économiques pour l'ensemble de l'industrie et de la société sont clairement très importants. Compte tenu de l'immense diversité des organismes du sol et de l'étendue des redondances fonctionnelles, il est fort probable que la valeur de la biodiversité des sols en tant que contribution à la biotechnologie et à l'industrie pharmaceutique est également faible, même si, comme formulé précédemment, la valeur des services fournis par les organismes du sol à la société tend vers l'infini.

Par conséquent, les appels à la conservation des sols devraient être fondés sur des sources autres que le développement de nouveaux produits pharmaceutiques et de produits biotechnologiques, tels que la nécessité de protéger les services écosystémiques que le sol fournit, qui, comme mentionné précédemment a une valeur infinie. De toute évidence, les difficultés à quantifier la valeur économique de la biodiversité du sol ne doivent pas décourager l'investissement dans la conservation des sols. C'est parce que les sols (et donc la biodiversité des sols) font partie des écosystèmes plus vastes tels que les forêts, les terres agricoles et les pâturages, qui génèrent également de nombreux services écosystémiques bénéfiques et bien documentés. Cela signifie que les services issus de la biodiversité des sols affectent, et sont affectés par, les écosystèmes plus larges dont les sols font partie. Par conséquent ils influent sur la fourniture de biens et de services que les gens finalement estiment (comme la nourriture, du bois, etc.). Dans de nombreux cas, la valeur économique de ces services écosystémiques (par opposition à la biodiversité en soi), ou le coût de les perdre, est connu ou relativement facile à estimer. Il a été démontré que la considération de ces valeurs est souvent assez suffisante pour permettre la décision et justifier la conservation. Ainsi, pour les cas où les avantages économiques liés à la biodiversité du sol sont difficiles à quantifier, la grande valeur générée par des services écosystémiques plus larges dont

les sols font partie, et qui ne fonctionnerait pas bien sans l'apport de la biodiversité du sol, suffit à garantir que la protection des sols et la fourniture associée des services liés à la biodiversité a un sens du point de vue économique (Fig. 4,25).

TEEB

Comme indiqué brièvement, une évaluation économique des services écosystémiques appelée « L'Economie des Ecosystèmes et la biodiversité » (TEEB) est actuellement réalisée par un groupe international d'experts, dirigé par le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE), avec le soutien financier de la Commission européenne, du Ministère Fédéral Allemand de l'Environnement, du Ministère Britannique de l'Environnement, de l'Alimentation et des Affaires Rurales, du Ministère Norvégien des Affaires Etrangères et du Ministère Néerlandais du Logement, de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, en partenariat avec le Gouvernement du Japon et de nombreuses organisations privées et non gouvernementales. Les principaux objectifs de l'étude, qui donnera ses conclusions à la Conférence des Parties (COP) de la Convention sur la Diversité Biologique (CBD) à Nagoya en 2010, sont:

- L'intégration des connaissances écologiques et économiques pour structurer l'évaluation des services écosystémiques sous différents scénarii

- La recommandation de méthodes d'évaluation appropriées pour différents contextes
- L'examen des coûts économiques du déclin de la biodiversité et les coûts et les avantages des mesures visant à réduire ces pertes
- Le développement de "boîtes à outils" pour les décideurs politiques aux niveaux international, régional et local afin de favoriser le développement durable et une meilleure conservation des écosystèmes et la biodiversité
- Une facilitation de l'accès à l'information de premier plan et aux outils pour une utilisation améliorée de la biodiversité pour les milieux d'affaires - du point de vue de la gestion des risques, proposer des opportunités, et mesurer les impacts.
- Sensibiliser le public à l'impact de la biodiversité et les écosystèmes sur l'individu, et identifier les domaines où une action individuelle peut faire une différence positive.

L'étude est toujours en cours, tous les rapports n'ayant pas encore été publiés au moment de l'impression de cet atlas. L'état d'avancement et les rapports disponibles sont accessibles sur le site Web du TEEB : <http://www.teebweb.org>.



(CG)



(LJ)



(N)



(CN)



(Du)

Fig. 4,25 : Comme cette section l'a clairement montré, bien que d'une importance vitale, l'évaluation de la biodiversité des sols et de ses services écosystémiques associés est aussi compliquée et difficile que les usages nombreux et variés dont le sol est sujet. Que ce soit les plantes cultivées (**en haut à gauche**), la valeur esthétique des jardins urbains (sans compter la valeur des jardins urbains dans la conservation d'espèces vivant au-dessus et au-dessous du sol ; **en haut à droite**), l'utilisation pour le sport et les loisirs (**au milieu**), ou en tant que support sur lequel on peut construire des maisons, des routes et autres infrastructures vitales pour le bon fonctionnement de nos villes et villages (**en bas**).

5,1 Quelles sont les principales menaces pesant sur la biodiversité des sols?

Le déclin possible de la biodiversité des sols préoccupe de plus en plus, même si peu de données disponibles le démontrent. Une perte de diversité globale est bien connue et largement rapportée, avec un taux réel d'extinction des espèces de plusieurs ordres de grandeur plus élevé qu'il ne le serait en l'absence d'activités humaines. Mais peu de données spécifiques aux organismes du sol existent.

Ceci dit, on peut supposer que si le rythme d'extinction des mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens, etc. s'accélère, c'est sans doute également le cas pour les divers organismes vivant dans le sol.

L'écologie et la biologie des sols sont des disciplines relativement nouvelles, raison pour laquelle les données historiques sur les organismes du sol sont limitées. Il existe certaines preuves de la diminution du nombre d'espèces de champignons dans certains pays européens. Par exemple, une diminution de 65% des espèces de champignons a été signalée sur une période de 20 ans aux Pays-Bas, et l'Office Fédéral suisse de l'Environnement a publié la toute première « Liste Noire » de champignons détaillant 937 espèces connues pouvant être menacées d'extinction dans le pays.

En outre, il a été montré que des espèces invasives peuvent causer un déclin de la biodiversité des sols. L'alliaire officinale, une plante invasive d'Amérique du Nord, est responsable du déclin des champignons mycorrhiziens arbusculaires (CAM) dans de nombreuses forêts de feuillus indigènes. D'autre part, au Royaume-Uni, un ver plat de Nouvelle-Zélande (*Arthurdendyus triangulatus*), est probablement l'une des principales menaces pour les vers de terre indigènes. Ces exemples ainsi que les menaces spécifiques des espèces invasives sur les organismes du sol sont traitées plus en détail dans la Section 5,1,2.

Un point de départ nécessaire pour atteindre l'objectif de préservation de la biodiversité des sols est d'acquérir un niveau de connaissances suffisant sur son niveau actuel, sa distribution spatiale et temporelle, ainsi qu'une compréhension approfondie des « pressions » auxquelles les organismes du sol font face.

L'évaluation des pressions environnementales peut être réalisée en appliquant le modèle DPSIR (forces motrices (drivers)-pressions-état (state)-impacts-réactions; Figure 5,1), qui est largement utilisé pour évaluer et gérer les problèmes environnementaux.

- Les « forces motrices » sont les forces socio-économiques et socio-culturelles dirigeant les activités humaines, qui peuvent augmenter ou atténuer les pressions sur l'environnement ;
- Les « pressions » sont les contraintes que les activités humaines font peser sur l'environnement ;
- L'« état » se réfère à l'état ou aux conditions environnementales ;
- Les « impacts » sont les effets de la dégradation de l'environnement ; et
- Les « réponses » se réfèrent aux réponses de la société à la situation environnementale.

L'utilisation du modèle DPSIR a été initialement proposée pour l'évaluation globale des pressions menaçant la biodiversité, mais il a été appliqué ci-dessous dans le contexte de la biodiversité des sols en particulier.

Pour l'Europe, les principaux facteurs de perturbation anthropique (pressions) ont été identifiés pour les trois niveaux de la biodiversité : les écosystèmes, les espèces et les gènes.

A l'échelle des écosystèmes, les principales pressions proviennent de:

- Changement d'affectation des sols
- Surexploitation
- Changement de régime climatique et hydrologique
- Changement des propriétés géochimiques

Au niveau des espèces, les principales pressions sur la biodiversité des sols proviennent de:

- Changement des conditions environnementales
- Changement des propriétés géochimiques
- Concurrence avec les espèces invasives
- Effets des écotoxines

Au niveau des gènes, les principales pressions proviennent:

- Changement des conditions de l'environnement
- Effets des écotoxines
- "Pollution génétique"

D'autres facteurs de pression qui peuvent être importants pour la biodiversité en général, le sont moins pour la biodiversité des sols dans la majorité des cas. C'est le cas de la fragmentation de l'habitat, qui peut théoriquement être très préjudiciable pour la biodiversité des sols. Mais, en raison de la taille habituellement petite et des capacités de migration limitées des organismes du sol, cette fragmentation de l'habitat n'est menaçante qu'à des échelles spatiales qui existent rarement en pratique. En fait, il existe certaines preuves scientifiques des effets de la fragmentation de l'habitat des organismes du sol à petite échelle. Mais la dimension des fragments d'habitat utilisés dans cette recherche (de l'ordre de quelques centimètres carrés) est loin de l'échelle à laquelle la fragmentation de l'habitat est susceptible de se produire dans le 'monde réel'.

Il est important de considérer qu'en plus des pressions mentionnées ci-dessus, toute altération physique du sol, ou d'autres processus de dégradation des sols, peuvent entraîner une perte de la biodiversité. Sur la base de l'approche DPSIR, la Fig. 5,1 détaille les principales pressions sur la biodiversité des sols, et les forces motrices liées.

Evaluation d'experts des menaces pesant sur la biodiversité des sols

Un groupe de travail d'experts de la biodiversité des sols a été invité au Centre commun de recherche (JRC), une direction générale de la Commission européenne, pour conseiller la Commission sur les domaines de recherche sur la biodiversité des sols qui apparaissent particulièrement pertinents, ainsi que plusieurs autres sujets. L'opportunité a été saisie d'interroger les experts afin de tester et quantifier leurs opinions en ce qui concerne le poids relatif de la plupart des menaces énumérées ci-dessus. Chacun des 20 experts a été invité à attribuer à chaque menace une valeur

sur une échelle de 1 à 10, 1 signifiant pratiquement aucune menace et 10 une menace très grave. Les notes attribuées par les experts à chaque menace ont été additionnées et un pourcentage de la note maximale que chaque menace aurait pu recevoir (200) a été calculé. Cela a permis la suppression des biais qui pouvaient avoir été introduits en raison de la subjectivité de l'échelle des menaces. Les résultats apparaissent sur la page ci-contre dans la Figure 5,2. Cette enquête a été effectuée en raison des nombreuses difficultés qui existent dans l'évaluation des menaces pesant sur la biodiversité des sols. La principale difficulté que l'enquête a permis de surmonter est la subjectivité qui est normalement liée à la personnalité et au domaine d'expertise de chaque individu. De plus, la biodiversité des sols est un domaine de recherche relativement nouveau ; il existe donc relativement peu de données empiriques concernant les menaces pesant sur la biodiversité des sols.

En règle générale, les connaissances sur les fonctions précises, la capacité à répondre aux pressions environnementales, les interactions avec d'autres organismes et la distribution spatiale au sein de la matrice du sol sont très limitées pour la plupart des espèces. Les niveaux actuels de biodiversité des sols dans la plupart des régions sont encore inconnus et bien que leur quantification soit difficile, elle est essentielle pour permettre l'évaluation des impacts futurs. La redondance fonctionnelle rend également difficile l'évaluation des effets d'une menace donnée sur un système de sol car la fonction peut perdurer, même si la diversité des espèces est réduite (voir Section 4,1).

L'évaluation par les experts a conduit à la réalisation d'une carte des menaces potentielles pesant sur la biodiversité des sols (Section 5,2), ces menaces étant décrites dans la légende de la carte (voir page 62).

L'agriculture et l'exploitation humaine intensives

L'abondance et la diversité des organismes du sol sont influencées par un large éventail de pratiques de gestion des sols.

Les pratiques de gestion agricole, par exemple, les variations dans le travail du sol, le traitement des résidus des récoltes et des pâturages, la rotation des cultures, les applications de pesticides, herbicides et engrais, de fumier, d'eaux usées, d'amendements comme l'argile et la chaux, le drainage et l'irrigation, et le contrôle de la circulation des véhicules dans les champs. D'autre part, il a été démontré que des systèmes de production agricole différents, tels que les systèmes intégrés, biologiques ou conventionnels, affectent les organismes du sol en termes de biomasse globale ainsi que de biodiversité.

Le travail du sol entraîne des modifications profondes de l'environnement édaphique, notamment en termes d'architecture du sol (structure du sol, porosité, densité apparente, capacité de rétention d'eau, etc.), de distribution des résidus de récolte et de teneur en carbone organique. L'environnement du sol lui-même influe directement sur les populations du sol, leur nombre (leur biomasse) et leur composition (leur biodiversité). Les impacts du travail du sol sur les organismes sont très variables, selon le système de travail du sol adopté et les caractéristiques intrinsèques du sol.

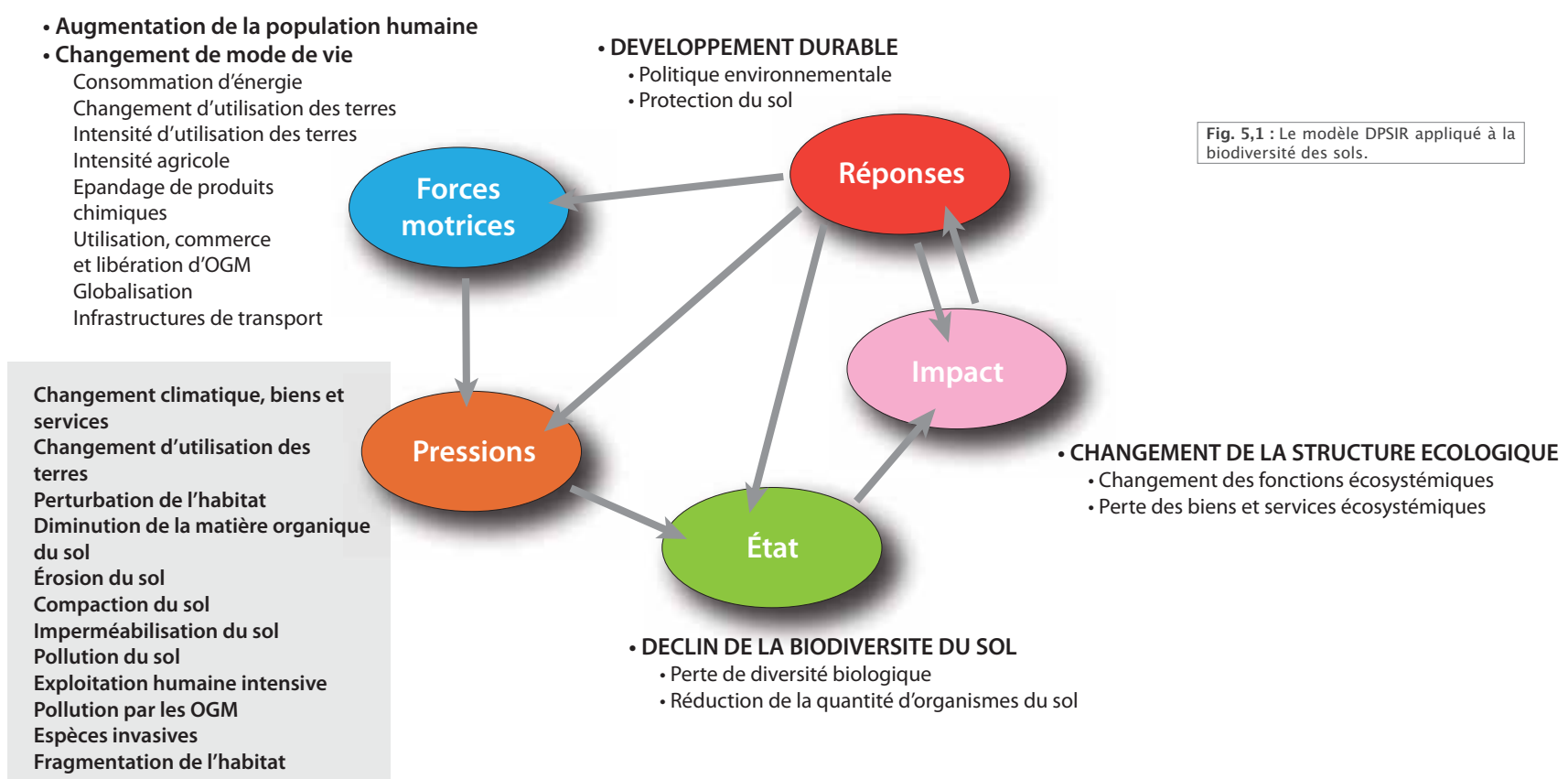


Fig. 5,1 : Le modèle DPSIR appliqué à la biodiversité des sols.

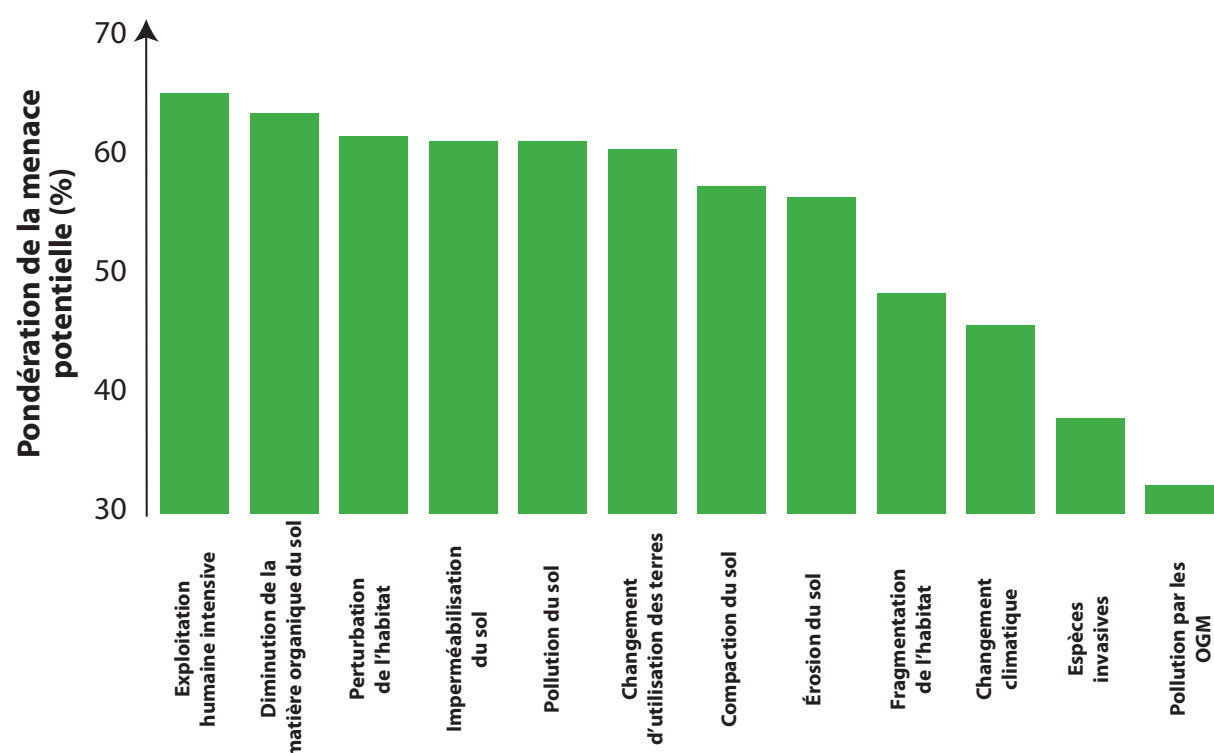


Fig. 5.2 : Le poids potentiel d'une menace donnée par rapport à une sélection de menaces possibles pesant sur la biodiversité des sols mis en évidence par le groupe de travail d'experts du JRC, le 2 Mars 2009. (JRC)

En ce qui concerne l'application d'engrais minéraux, il a été observé que des apports élevés ont tendance à entraîner une baisse de la biodiversité alors que les systèmes avec des apports plus faibles ont tendance à conserver la biodiversité. D'autre part, les systèmes à apport élevé ont tendance à favoriser les processus de décomposition bactérienne (par opposition aux champignons), majoritairement à substrats labiles (qui sont des produits chimiques facilement utilisés pour l'énergie, tels que les sucres, par opposition à ceux qui sont plus difficiles à briser tels que la cellulose) et la faune opportuniste, qui se nourrit de bactéries. À l'opposé, l'épandage de fumier ou d'autres sources de matière organique, tend à aboutir à des populations du sol plus importantes et diversifiées.

Le déclin de la matière organique du sol

La matière organique du sol est à la fois le principal « carburant » alimentant le « moteur » de la chaîne alimentaire du sol et le résultat de l'activité des organismes du sol. Une réduction de la matière organique du sol est généralement associée à une plus faible abondance des organismes du sol et une plus faible diversité.

La biodiversité des sols est intimement liée à la matière organique du sol. Chaque type d'organisme du sol occupe une place différente dans la chaîne trophique et préfère un substrat et une source d'éléments nutritifs différents. Par conséquent, une source importante et variée de matière organique bénéficiera généralement à un plus grand nombre d'organismes du fait qu'elle contient une plus large gamme de substrats et de nutriments.

Le déclin de la matière organique du sol est un phénomène fréquent dans de nombreuses régions de la planète en raison de l'intensification ou la modification des pratiques agricoles et des changements climatiques. D'autre part, la réduction de la quantité de matière organique dans les sols contribue largement à d'autres processus de dégradation des sols, tels que l'érosion et le compactage.

Changement d'exploitation des terres et perturbation de l'habitat

Le changement des méthodes d'exploitation des terres est considéré comme susceptible d'être l'une des principales manifestations du changement global dans le futur et la principale cause du changement de la biodiversité des écosystèmes tropicaux, méditerranéens et prairiaux. Il est probable que la biodiversité des sols différera sensiblement de la biodiversité à la surface du sol en réponse aux effets du changement d'utilisation des terres, même si le sol est généralement considéré comme un environnement plus conservateur et résistant que les écosystèmes situés à la surface du sol.

Les forêts, qu'elles soient tropicales ou tempérées, représentent généralement les biomes dont les niveaux de biodiversité des sols sont les plus forts. Par conséquent tout changement d'utilisation des terres incluant la suppression de la végétation pérenne forestière est susceptible d'entraîner une réduction de la biodiversité des sols. Dans certains cas, les forêts sont converties en pâturages ou en prairies permanentes, alors que dans d'autres cas elles sont converties en terres arables. Les changements de la biodiversité des sols dépendront du type d'utilisation des terres succédant à la déforestation. La culture, par exemple, est connue pour réduire le nombre et la diversité des populations de microarthropodes, tels que les collemboles et les acariens (voir la section 2) par rapport aux niveaux observés dans les forêts naturelles ou dans les prairies. L'urbanisation des

terres peut conduire à des réductions encore plus importantes des niveaux de biodiversité des sols.

L'érosion des sols

L'érosion des sols affecte les écosystèmes naturels et gérés, et les conséquences de ce processus sur la biodiversité des sols seront à la fois directes et indirectes. L'effet direct de l'érosion des sols consiste en la disparition des organismes du sol et de leur habitat par la perte de sol du site érodé. Les effets indirects apparaissent au travers de la régulation de la végétation car cette dernière est liée à et affecte la biodiversité du sol. La végétation aérienne est affectée par l'érosion des sols à cause de la perte de nutriments sous forme de matière organique qui est présente à des concentrations plus élevées dans les couches superficielles des sols qui sont les zones les plus sensibles à l'érosion ; ceci affecte négativement la biodiversité endogée.

L'imperméabilisation des sols

L'imperméabilisation des sols est le processus de couverture du sol par du béton ou de l'asphalte qui « imperméabilise » littéralement le sol en le déconnectant des écosystèmes de la surface du sol. C'est une conséquence de l'urbanisation.

Le processus d'urbanisation a conduit à la conversion des écosystèmes naturels sous diverses formes d'utilisation anthropiques des terres, qui entraîne une fragmentation de l'habitat et un isolement dus à l'augmentation de la densité de population humaine locale. Le processus d'urbanisation a été identifié comme étant l'une des principales causes du déclin de la

biodiversité des sols, affectant particulièrement les arthropodes du sol et réduisant à la fois leur diversité et leur abondance dans les zones où les sols sont imperméabilisés. Le processus d'imperméabilisation interrompt le contact entre le système du sol (pédosphère) et d'autres compartiments écologiques, y compris les écosystèmes au dessus du sol et l'atmosphère. Cela supprime ou réduit de façon spectaculaire l'infiltration de l'eau, la diffusion des gaz et l'apport de matières organiques. Il en résulte une modification des caractéristiques chimiques et physiques des sols affectant fortement les communautés biologiques dans le sol, et conduisant à une réduction du nombre et de la variété des organismes du sol.

La pollution des sols

La pollution des sols peut avoir des effets très néfastes sur les organismes du sol, réduisant à la fois leur abondance et leur diversité. Ce processus est généralement causé par la présence de substances chimiques artificielles ou d'autres substances, qui ne se trouvent normalement pas dans le sol. Les produits chimiques les plus fréquemment impliqués sont des pesticides, des engrais, des hydrocarbures pétroliers, des solvants, des composés organiques récalcitrants et des métaux lourds. Certaines de ces substances sont appliquées délibérément sur le sol, tels des herbicides et des engrais alors que d'autres finissent dans le sol par accident, mauvaise gestion ou déversement délibéré de déchets chimiques.

Les effets d'un polluant donné sur les organismes du sol peuvent être très variables en fonction des polluants. Certains sont très spécifiques, et en tant que tels ne touchent qu'une partie des organismes du sol, que ce soient des invertébrés ou certains microorganismes du sol comme les champignons. D'autres polluants ont des effets biocides plus larges et affectent ou tuent une grande partie des organismes du sol, portant atteinte à tous les organismes, des bactéries aux invertébrés du sol tels les collemboles et les acariens, tout comme aux plantes.

En raison de l'impact négatif possible sur les organismes du sol qui peut persister pendant de longues périodes pour certains contaminants, les réglementations sur ce qui peut être appliqué au sol existent à travers l'Europe depuis au moins deux décennies.

Le compactage du sol

L'utilisation de machines lourdes dans l'agriculture, surtout lorsqu'elle est combinée avec la réduction de la teneur en carbone organique du sol peut entraîner la compaction du sol là où la porosité du sol est réduite et la densité apparente du sol est augmentée. Les fortes densités apparentes du sol affectent la pénétration des racines, le volume des pores du sol, l'infiltration de l'eau et les taux de diffusion d'air, ainsi que la réduction de l'espace poral global qui est un habitat potentiel pour les organismes du sol. Les effets du compactage du sol ne sont pas les mêmes pour les différents groupes d'organismes du sol, mais généralement une augmentation du compactage conduit à une réduction de la biodiversité des sols, ainsi qu'à une modification de la composition des populations. Le compactage réduit généralement les taux d'infiltration de l'eau (Fig. 5,3) et rend également les sols de plus en anaérobies localement, ce qui peut avoir des impacts très importants sur le type et la répartition des organismes du sol présents.



Fig. 5.3 : Le compactage du sol réduisant l'infiltration d'eau à l'entrée d'un champ (FV)

La fragmentation de l'habitat

La fragmentation de l'habitat peut avoir un impact très important sur le niveau de biodiversité à la surface du sol. La biodiversité diminue avec l'augmentation de la fragmentation des habitats. Toutefois, il est généralement considéré comme un facteur moins important que d'autres affectant la biodiversité des sols. Il est théoriquement possible que la fragmentation de l'habitat soit très préjudiciable pour la biodiversité des sols, mais seulement à des échelles spatiales qui se retrouvent rarement en pratique. Des recherches scientifiques ont été menées sur les effets d'une fragmentation des habitats à petite échelle sur les organismes du sol, mais l'échelle des fragments d'habitats utilisés était de l'ordre de quelques centimètres carrés, bien loin de l'échelle de la fragmentation des habitats qui se produit généralement en réalité.

Les changements climatiques

Les changements climatiques, qui comportent à la fois le changement des températures moyennes et les variations de précipitations dans le temps et l'espace, sont susceptibles de jouer un rôle important parmi les menaces pesant sur la biodiversité du sol. Toutefois, il est difficile de faire des prévisions précises des effets induits car il est nécessaire de prévoir la modification des modèles de biodiversité des sols due aux changements climatiques mondiaux, qui dépasse nos connaissances scientifiques actuelles. Cela dit, les recherches menées dans des environnements extrêmes tels que les sols de l'Arctique et du désert peuvent fournir des informations importantes sur les effets possibles du changement climatique sur la biodiversité des sols et les écosystèmes. Les résultats expérimentaux obtenus dans ces environnements extrêmes ont démontré qu'une augmentation des températures moyennes entraîne généralement une augmentation du nombre de bactéries, champignons et nématodes, mais une réduction globale de la biodiversité. Les effets possibles des changements climatiques sur la biodiversité des sols sont abordés plus en détail dans la Section 5,1,3

Les organismes génétiquement modifiés

La superficie des terres couvertes par des cultures génétiquement modifiées (GM) a atteint 117 millions d'hectares en 2007 (équivalent à la superficie totale du Royaume-Uni, de la France et de l'Allemagne). Il y a une grande inquiétude en Europe sur les effets potentiels des organismes génétiquement modifiés (OGM) tant sur la santé humaine que sur l'environnement. Une des plus grandes incertitudes est l'effet des cultures GM sur la biodiversité et le devenir de l'ADN modifié dans le sol. Les cultures GM résistantes aux pesticides représentent environ 70% des cultures OGM dans le monde, alors que les cultures GM résistant aux insectes, y compris les cultures *Bacillus thuringiensis* (Bt), telles que le maïs Bt et le coton Bt, représentent environ 20% de ces cultures. Les cultures Bt produisent continuellement la protéine Bt, nocive pour les insectes, et en libèrent une partie dans le sol. Toutefois, dans plusieurs rapports (par exemple, le rapport de l'agence de protection de l'environnement, 2000), aucune mention n'est faite de la sensibilité de la flore microbienne vivant dans le sol à cette protéine. La plupart des recherches sur les effets de la protéine Bt ont été effectuées en utilisant comme organismes tests des lépidoptères (des papillons comme *Helicoverpa virescens*, *Helicoverpa punctigera*), ou des nématodes du sol. Par conséquent, peu d'information existe sur les effets de la protéine sur les microarthropodes du sol. Les quelques études portant sur l'évaluation des effets des cultures GM sur les microarthropodes du sol ont généralement fait état d'une absence d'effet délétère significatif du soja GM résistant aux herbicides sur la communauté de collemboles dans le sol. Toutefois, la rareté des données sur les effets des cultures GM sur les microarthropodes du sol, et sur la biodiversité des sols en général, suggère que d'autres études, indépendantes, sont nécessaires.

Salinisation

La salinisation est l'accumulation de sels solubles de sodium, de calcium, de potassium et de magnésium dans le sol entraînant une détérioration ou la perte d'une ou plusieurs fonctions du sol. La salinisation des sols est issue d'une suite de processus naturels ou d'une mauvaise gestion des pratiques d'irrigation ou encore de mauvaises conditions de drainage. Ce processus, qui en Europe affecte une superficie estimée à plusieurs millions d'hectares (4 dS m⁻¹ est le seuil définissant les sols salins), a des conséquences non seulement sur la productivité des cultures, mais aussi sur les organismes du sol. Plusieurs études menées en laboratoire et sur le terrain, montrent les effets de la salinisation sur la survie et l'activité de reproduction des organismes du sol. Dans des sols « normaux », une conductivité électrique (CE) supérieure à 1 à 1,5 dS m⁻¹ peut avoir des effets significatifs sur les collemboles, les

enchytréides et surtout les vers de terre. Les sols naturellement salés présentent une grande diversité biologique de surface et il existe des preuves que les populations microbiennes du sol ont évolué pour vivre en présence de sel (bactéries halophiles et halotolérante ; voir la Section 3,7). Ceci peut avoir des applications intéressantes.

Les incendies

Les incendies peuvent être délibérément déclenchés dans les terres gérées (brûlage de la paille par exemple), ou être des feux de forêts et de pâturages de causes naturelles. L'effet le plus évident du feu est la mort de presque toutes les plantes de la surface du sol et d'autres organismes vivants, mais les organismes des sols peuvent aussi être affectés à des degrés variables.

Les effets sur les communautés microbiennes du sol sont largement liés à l'intensité du feu, et peuvent conduire à la stérilisation totale des couches superficielles du sol dans le cas de feux de forêt très chauds. Dans tous les cas, la structure et la fonction des communautés microbiennes du sol peuvent être profondément modifiées. Dans certains cas, il y a une augmentation du taux de processus microbien (c'est-à-dire la dénitrification, la respiration, la méthanogénèse) dans les mois suivant l'incendie.

Les études des effets sur les microarthropodes décomposant les débris (par exemple les acariens, les collemboles) ont généralement montré une diminution de leur abondance, en particulier en cas de feux fréquents, due à la perte de leur habitat. D'autres études ont suggéré que les modifications de taille de la population de microarthropodes des sols des zones brûlées, pourraient servir d'indicateur de l'intensité du feu. Les effets du feu sur la biodiversité des sols sont détaillés dans la Section 5,1,1

La désertification

La désertification, parfois représentée de façon spectaculaire sous la forme de dunes mobiles avançant vers des zones peuplées, est en fait la dégradation des terres dans les zones arides, semi-arides et sèches subhumides due à divers facteurs, parmi lesquels les variations climatiques et les activités humaines. Pour la biodiversité des sols, la désertification est une menace multiforme qui comprend la diminution des matières organiques, le compactage, la salinisation, l'érosion des sols (par l'eau, le vent et le labour) et l'imperméabilisation des sols. La fragmentation de l'habitat peut être un effet majeur de la désertification avec la dégradation d'une couverture végétale continue en une couverture discontinue, éventuellement en îlots. Les feux de forêt, d'origine humaine en général, constituent un facteur important de la désertification mais ont aussi un impact direct sur la biodiversité des sols (voir Section 5,1,1). En raison de son importance à travers le monde, l'Organisation des Nations Unies a formulé la Convention sur la Lutte Contre la Désertification (UNCCD), dont l'Union européenne est signataire. Chacune de ces menaces a une composante d'origine humaine, qui est susceptible d'avoir une proportion différente, selon la menace et en fonction du lieu. Par conséquent, la cartographie du « risque de désertification » est plus qu'une simple cartographie des facteurs environnementaux, comme par exemple l'indice d'aridité (Fig. 5,5).

L'influence des facteurs environnementaux et la gestion (historique) par l'Homme deviennent claires quand on se focalise sur une zone relativement petite comme l'île grecque de Lesbos (Fig. 5,4), où il y a de grandes différences de risques de désertification entre des zones proches les unes des autres.

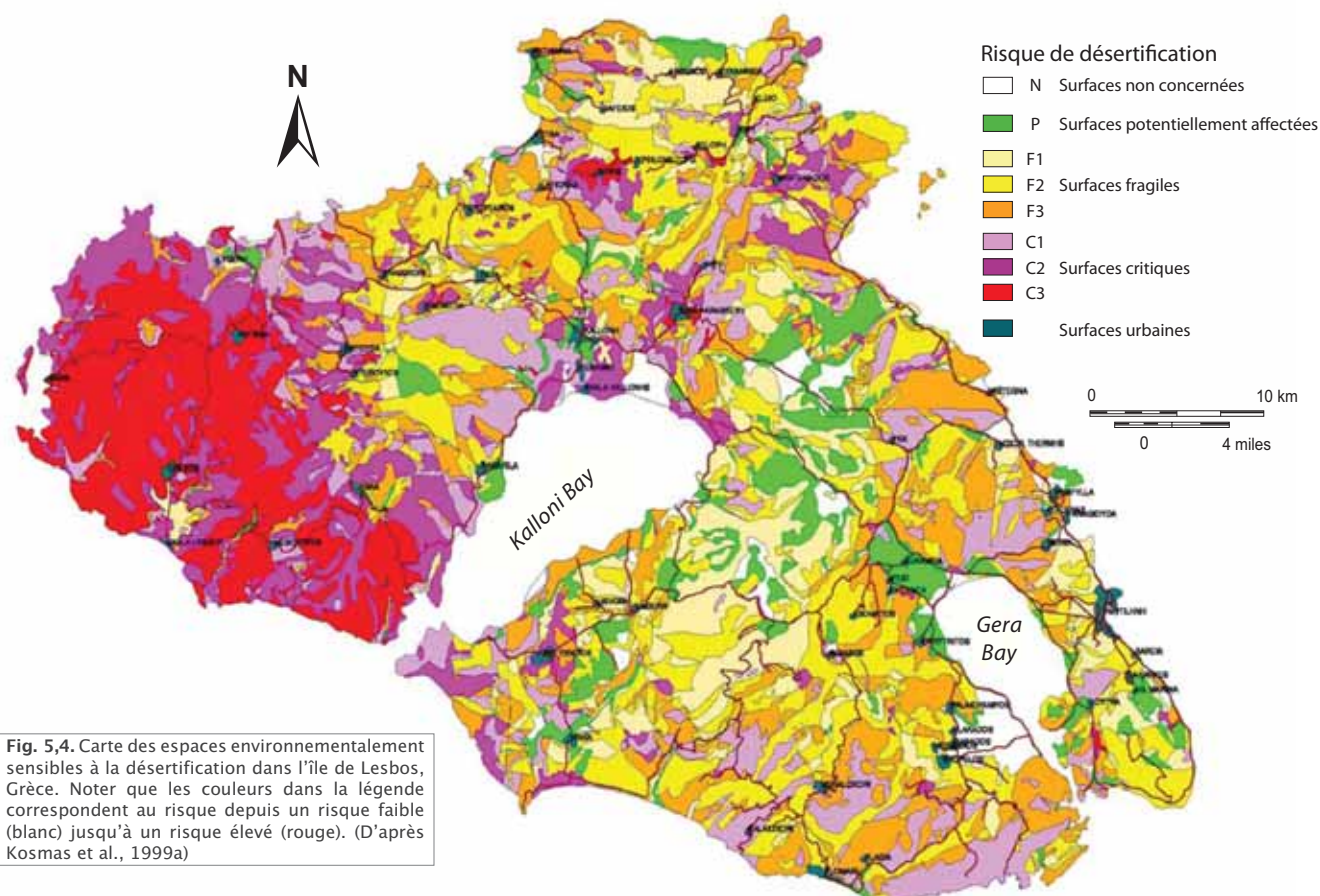
La biodiversité des sols peut aussi bien être touchée par la désertification qu'affecter la désertification elle-même par des mécanismes de rétroaction, mais il reste encore beaucoup à découvrir sur les seuils critiques. Par exemple, l'utilisation inappropriée de pesticides peut réduire l'activité de certains organismes du sol, ce qui ralentit la décomposition de la matière organique et provoque une réduction de la disponibilité d'un élément nutritif, ce qui a un effet limitant pour la végétation. Lorsque cela coïncide avec, par exemple, une longue période de sécheresse, la végétation peut mourir et ne jamais se rétablir complètement, laissant le sol nu, vulnérable à l'érosion (Fig. 5,4).

Conclusions

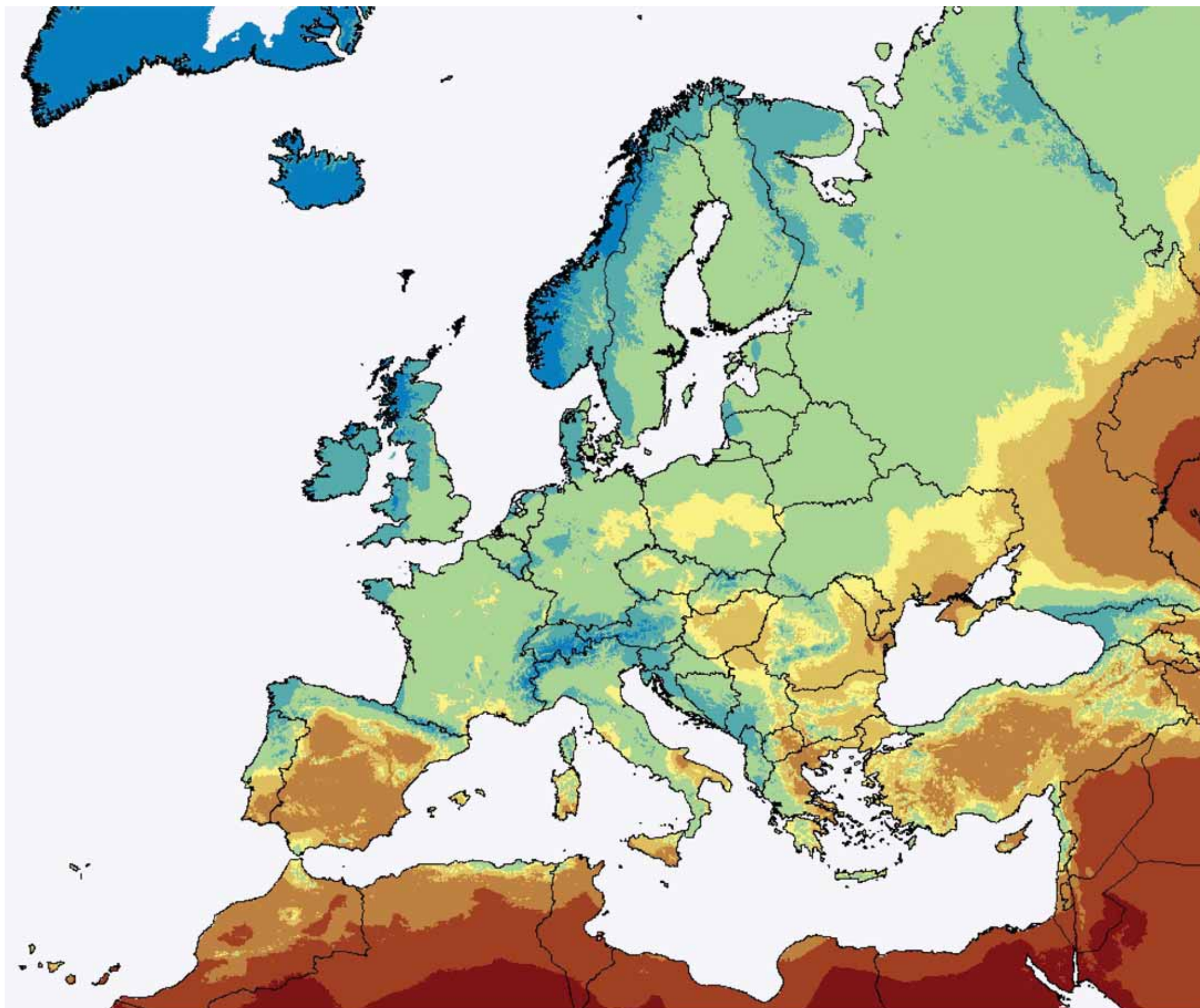
Les menaces traitées jusqu'ici ne constituent en aucun cas une liste exhaustive, et seulement un très bref aperçu en a été donné. L'exploitation intensive des terres, les processus de dégradation des sols, la pollution des sols, le compactage du sol, l'imperméabilisation des sols, les perturbations de l'habitat, le déclin de la matière organique, les espèces invasives et les changements climatiques représentent quelques-unes des principales menaces pesant sur la biodiversité des sols. De nouvelles menaces émergentes sont susceptibles d'affecter la biodiversité des sols agricoles, en particulier l'utilisation des OGM et le secteur des biocarburants, dont les effets potentiels sont peu connus. Il est donc évident que des recherches plus approfondies quant aux diverses pressions exercées sur la biodiversité des sols sont nécessaires pour permettre une protection efficace. Comme cet atlas le montre clairement, la biodiversité des sols est nécessaire pour le fonctionnement global et fournit des services écosystémiques qui valent des milliards de dollars par an et sa protection est donc clairement nécessaire.

Une politique efficace pour la conservation de la biodiversité des sols devrait intégrer à la fois la protection des sols et des stratégies plus larges concernant l'environnement et le développement durable. Pour l'Union européenne, cet objectif pourrait être atteint par une large application de la Stratégie thématique en faveur de la protection des sols détaillée plus loin dans cet atlas, et par l'application efficace de la version révisée de la stratégie de développement durable de l'UE (EUSDS II).

Les trois sections suivantes traitent plus en détail de trois menaces spécifiques à la biodiversité des sols. Il faut noter que ces trois menaces n'ont pas été choisies parce qu'elles représentent les plus grandes menaces pour la biodiversité des sols. Ce sont plutôt des menaces qui sont mentionnées assez régulièrement dans les médias non spécialisés, soit : les incendies de forêt qui sont largement commentés par les médias pendant les mois d'été, les espèces invasives qui sont un sujet de discussions pour beaucoup de jardiniers et écologistes, et les changements climatiques qui sont largement abordés mais rarement, voire pas du tout du point de vue de la biodiversité des sols.



Indice d'aridité (P/ETP) pour la désertification



Zones de l'indice d'aridité

	Pas de données	
	Hyper aride	(<0.03)
	Aride	(0.03 - 0.2)
	Semi-aride	(0.2 - 0.5)
	Sub-humide sec	(0.5 - 0.65)
	Sub-humide	(0.65 - 0.75)
	Humide	(0.75 - 1.25)
	Très humide	(1.25 - 2.5)
	Très très humide	(>2.5)

Indice d'aridité = Précipitation / Potentiel d'Evapotranspiration

UNEP (1997) World atlas of desertification (2nd. edition).
Programme des Nations Unies pour l'Environnement, Nairobi, Kenya.

Données adaptées d'une figure de :
Trabucco, A., and Zomer, R.J. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and
Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database.
CGIAR Consortium for Spatial Information.
Publié en ligne, disponible sur le GeoPortal CGIAR-CSI à
<http://www.csi.cgiar.org/>

Fig. 5,5 : Carte européenne de l'indice d'aridité. Ceci a d'importantes implications à la fois pour le risque de désertification et pour le risque d'incendies. (RH)

Trois exemples de menaces sur la biodiversité du sol

5,1,1 Incendies : Effets sur la biodiversité du sol

Comme mentionné à la fin du dernier chapitre, les trois chapitres suivants ont pour objectif de fournir une vue d'ensemble plus détaillée de trois menaces spécifiques envers la biodiversité. Ces menaces ont été choisies car relevant probablement du plus grand intérêt pour des lecteurs non spécialistes. Elles n'ont pas été choisies parce qu'elles représentent les principales menaces envers la biodiversité.

Les incendies peuvent affecter la vie du sol de façon directe ou indirecte et à court ou long termes. Les effets directs sont des blessures ou la mort d'organismes du sol par la vague de chaleur du feu pénétrant dans le sol, par combustion (partielle) par le feu ou par perte d'habitat. Les effets indirects incluent des changements dans la disponibilité des nutriments, le pH, la matière organique du sol et le comportement hydrologique des sols affectés. Les effets à court terme peuvent inclure, par exemple, un flux de nutriments en provenance des cendres. Les effets à moyen terme peuvent inclure la formation de couches hydrophobes à une certaine profondeur dans le sol, et ceux à long terme incluent la destruction du sol par le feu ou par l'érosion du sol causée par des événements de pluie intense survenant après qu'un feu a laissé le sol sans couverture (Fig. 5,7, en bas à gauche).

Pour apprécier l'impact des incendies, il est nécessaire de prendre en compte trois types d'incendies : les feux de cimes, les feux de surface et les feux de sol. Ces derniers brûlent le sol lui-même. Ils se rencontrent dans les sols organiques (ex : tourbes, couches de litière des forêts et des bosquets ; Fig. 5,7, en haut à droite) et diffusent très lentement, mais consomment littéralement les organismes du sol en même temps que la matière organique, détruisant ainsi à la fois la vie dans le sol et l'habitat dans lequel elle vit. Les feux de surface représentent le type de feux le plus commun et se déplacent relativement vite en fonction des conditions de combustion (ex : teneur en eau) ou météorologiques (ex : vent attisant les flammes). En fonction des conditions, les incendies de surface peuvent initier des feux de sol, ou, dans les forêts et les bosquets, entraîner une combustion de la canopée de la végétation, i.e. feux de cimes qui peuvent s'étendre très rapidement et brûler de façon très intensifs. En revanche, les feux de cimes n'affectent généralement pas directement les organismes du sol, mais seulement indirectement et de manière relativement mineure.

Les feux de sol se rencontrant de façon naturelle sont relativement rares (ex : Fig. 5,6). En revanche, le brûlis volontaire (ou géré) de forêts pour éviter de grands incendies, ou dans les bosquets pour favoriser la repousse de tiges fraîches (ex : pour le pâturage), est commun et peut affecter à la fois la couche de litière au dessus du sol minéral, et les organismes qui y vivent ou en dépendent. Lorsqu'elle est suffisamment intense et se déplace assez lentement, la vague de chaleur de feux de surface peut pénétrer le sol, tuant ou blessant les organismes du sol dans les premiers cm et altérant la matière organique du sol conduisant à des effets induits sur les organismes qui la consomment.

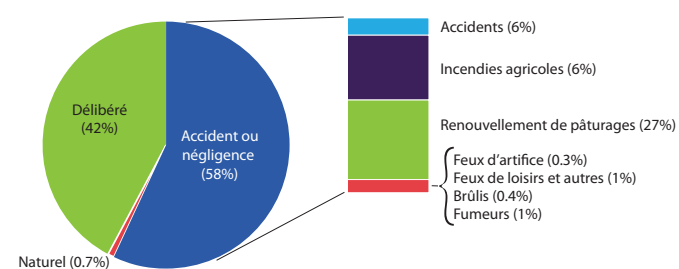


Fig. 5,6 : Principales causes de feux de forêt au Portugal en 2008. (JRC)

La biologie du sol est affectée à des températures bien inférieures à celles nécessaires à une modification des propriétés physicochimiques. Même à des températures inférieures à 50°C, les racines de plantes et les petits mammifères peuvent être tués. A 60°C les champignons dans les sols très humides commencent à mourir, à 70°C les graines, à 80°C les bactéries nitrifiantes et à environ 95°C les mycorhizes vésiculaires. La teneur en eau du sol joue un rôle tout aussi important. Dans les sols plus secs, le seuil des températures est plus élevé : 80°C pour les champignons et 90°C pour les graines, en partie à cause de la plus grande conductivité thermique de l'eau par rapport à l'air et en partie puisque les sols secs contiennent une plus grande proportion de spores résistantes à la sécheresse.

Les organismes du sol ont trois stratégies pour faire face aux incendies : courir, se cacher ou se protéger (i.e. former des spores ou des cystes résistants). En fonction de la vitesse de déplacement du feu, les vertébrés comme les amphibiens, reptiles et rongeurs ont une bonne chance de survie car leur mobilité leur permet d'échapper aux températures létales en creusant dans le sol ou en s'enfuyant à la surface du sol. En revanche, des effets indirects peuvent affecter nombres de vertébrés par une perte d'habitats ou des ressources en nourriture, mais aussi une augmentation de la prédation dans un environnement plus exposé aux prédateurs, présentant un couvert végétal réduit. Les invertébrés du sol comme les fourmis, les scarabées



Fig. 5,7 : Incendies. En haut à gauche: Violent incendie de nuit, Coimbra, Portugal, 2005 (AF); En haut à droite : Conséquences d'un feu de surface. Les arbres sont faiblement endommagés mais la végétation au sol a été détruite et un léger feu de sol peut être observé (JK); En bas à gauche : l'incendie a complètement retiré le couvert végétal. La surface du sol est maintenant très vulnérable à l'érosion par le vent et la pluie (AF); En bas à droite : Incendie menaçant la population, Coimbra, Portugal, 2005. (AF)

ou les collemboles, ont généralement une mobilité plus faible et, par conséquent, les feux peuvent avoir un effet plus important sur eux. Les invertébrés qui résident dans les litières ou les parties supérieures du sol sont les plus affectés. Ces organismes n'ont nulle part où aller pour se cacher durant le feu. Il a été montré que le rétablissement des populations de scarabées après un feu dépend de la taille et de la forme de la zone incendiée et de la proportion de zones de bordure abritant les mêmes scarabées, d'où une recolonisation peut se faire. Les réponses des microorganismes aux feux sont diverses et complexes tout comme les communautés microbiennes elles-mêmes (voir Section 8,1). Malgré tout, des observations générales peuvent être faites, comme présenté dans le Tableau 5,1.

Pour les bactéries du sol, les températures létales varient entre 50 et 210°C. Les champignons du sol sont plus sensibles à la température que les bactéries, même si certaines études ont montré une augmentation de la diversité fonctionnelle des champignons après un incendie. La colonisation mycorhizienne des racines peut soit diminuer soit augmenter après le feu, en fonction de facteurs environnementaux variés. La recolonisation microbienne du sol se fait essentiellement à partir de populations viables de couches de sol plus profondes ou à partir de tâches non brûlées.

Dégradation des terres et désertification

Les effets directs et indirects des incendies contribuent généralement à un processus de dégradation des terres et peuvent contribuer à la désertification (voir Section 5,1) qui est un résultat combiné de l'érosion, de la salinisation, de la compaction du sol, et de la diminution de la biodiversité du sol. L'érosion du sol après des incendies peut être très intense puisque le couvert végétal et la couche de litière qui protégeaient le sol nu de l'impact des gouttes de pluie n'existent plus (voir Fig. 5,8). De plus, en fonction de la sévérité du feu, la structure du sol est souvent diminuée, accompagnée d'une réduction de la capacité de rétention en eau du sol due à la combustion ou à la volatilisation de matière organique et à la formation combinée de couches hydrophobes dans le sol. Les particules de sol de faible densité, i.e. les matières organiques, sont préférentiellement entraînées par l'érosion (à la fois par la pluie et le vent), ce qui entraîne une perte supplémentaire de substrats. Une érosion sévère peut aussi entraîner physiquement les organismes du sol qui sont retrouvés plus profondément dans le sol.

Tableau 5,1 : Effets de l'intensité du feu sur les températures du sol, la matière organique et la mortalité des racines et des microbes.

Paramètre	Sévérité du feu		
	Faible	Modérée	Forte
Température de surface	250°C	400°C	675°C
Température – 25 mm	100°C	175°C	190°C
Température – 50 mm	<50°C	50°C	75°C
Litière	Partiellement brûlée	Presque entièrement consumée	Totalement consumée
MO du sol – 25 mm	Début de la distillation de la MO	Partiellement brûlée	Consumée/brûlée
MO du sol – 50 mm	Non affectée	Début de la distillation de la MO	Début de la distillation de la MO
Racines de surface	Mortes	Mortes	Mortes
Racines – 25 mm	Mortes	Mortes	Mortes
Racines – 50 mm	Vivantes	Vivantes	Mortes
Microbes de surface	Morts	Morts	Morts
Microbes – 25 mm	Vivants	Mort sélective	Morts
Microbes – 50 mm	Vivants	Mort sélective	Mort sélective



Fig. 5,8 : Faiseurs de pluie : Les incendies peuvent laisser le sol très vulnérable face aux processus d'érosion par l'eau et par le vent, l'une des principales composantes de la dégradation des terres et de la désertification. Ici, les scientifiques simulent une pluie, après un incendie dans une plantation d'eucalyptus, et mesurent l'érosion du sol par l'eau. (MM)

L'évaporation depuis le sol nu de surface tend aussi à accroître la salinisation du sol qui peut avoir des effets très dommageables sur les organismes du sol.

Feux de tourbes

Bien que généralement associés à la Méditerranée, les incendies se rencontrent aussi sous des latitudes plus septentrionales (Figure 5,11) et même dans les tourbes où la matière végétale en décomposition s'accumule (voir Section 3,2). Dans les forêts boréales sur tourbes, le feu est une composante naturelle de l'écosystème avec des intervalles de retour de feu compris entre 60 et 475 ans, même si ces intervalles semblent avoir augmenté de façon substantielle (jusqu'à 10 fois) du fait de l'activité humaine (i.e. augmentation des allumages et drainage). Les tourbes couvrent seulement 3% de la surface des terres mais contiennent 15 à 30% du pool global de carbone organique et, comme l'ont montré les feux de tourbes tropicales à Bornéo en 1997, peuvent entraîner d'importantes émissions de gaz à effet de serre.



Fig. 5,9 : Incendie de surface sur une tourbe dans la région Silver Flower NP, Ecosse, avril 2007. (AM)

Les sols de tourbes sont, en partie, constitués de *Sphagnum sp* (sphaignes), un genre de mousses comprenant de nombreuses espèces (jusqu'à 350) qui peuvent retenir jusqu'à 20 fois leur propre poids sec en eau. Comme elles croissent à la surface, les parties inférieures de la plante deviennent submergées et se compactent éventuellement dans la tourbe. Quand le niveau d'eau diminue suffisamment, des incendies de sol peuvent se mettre en place et brûler pendant des années en libérant de grandes quantités de gaz à effet de serre. Pourtant, même quand le niveau d'eau ne descend pas trop bas, la végétation de surface peut sécher suffisamment pour brûler sous l'effet de feux de surface (voir Fig. 5,9). On a pu observer que même si les sphaignes ne brûlent



Fig. 5,10 : 'Mouton de sphaigne'. Pendant l'incendie, des monticules de mousses (*Sphagnum*) ne brûlent pas. Mais le chaleur du feu provoque un blanchiment (droite; MT) des mousses normalement colorées (gauche; RA) laissant des monticules floconneux blancs qui font penser à des moutons (droite; MT).

pas toujours durant ces feux, la vague de chaleur peut causer un blanchiment créant ainsi des monticules blancs floconneux que certains scientifiques nomment des 'moutons de tourbe' (*sphagnum sheep*) (Fig. 5,10). En fonction de la sévérité du feu, la sphaigne peut ou non se rétablir.

Pour les vertébrés, les invertébrés et les microbes du sol, des effets similaires peuvent être attendus, comme nous l'avons vu pour les sols minéraux ci-dessus, même si très peu de données sont disponibles sur les effets des feux sur la vie du sol dans les tourbes. Les tourbes étant des écosystèmes sensibles avec de faibles concentrations en nutriments, un faible pH, et un fort endémisme, on peut s'attendre à ce que des augmentations dans les incendies aient des effets plus importants sur les organismes du sol que dans d'autres écosystèmes. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour en élucider les effets et les mécanismes.

Futurs incendies en Europe ?

L'incendie est une composante naturelle de la plupart des écosystèmes. Pourtant, comme nous pouvons le voir sur la Fig. 5,6, la grande majorité des incendies est causée par les humains. Le Système Européen d'Information sur les Incendies de Forêts (EFFIS) a été mis en place par le Centre commun de recherche (JRC - Joint Research Centre) et la Direction Générale de l'Environnement de la Commission européenne pour fournir une information complète sur les feux de forêt en Europe, incluant un suivi historique des feux (voir Fig. 5,11). Ce système aidera aussi à détecter les tendances dans les incendies au cours du temps.

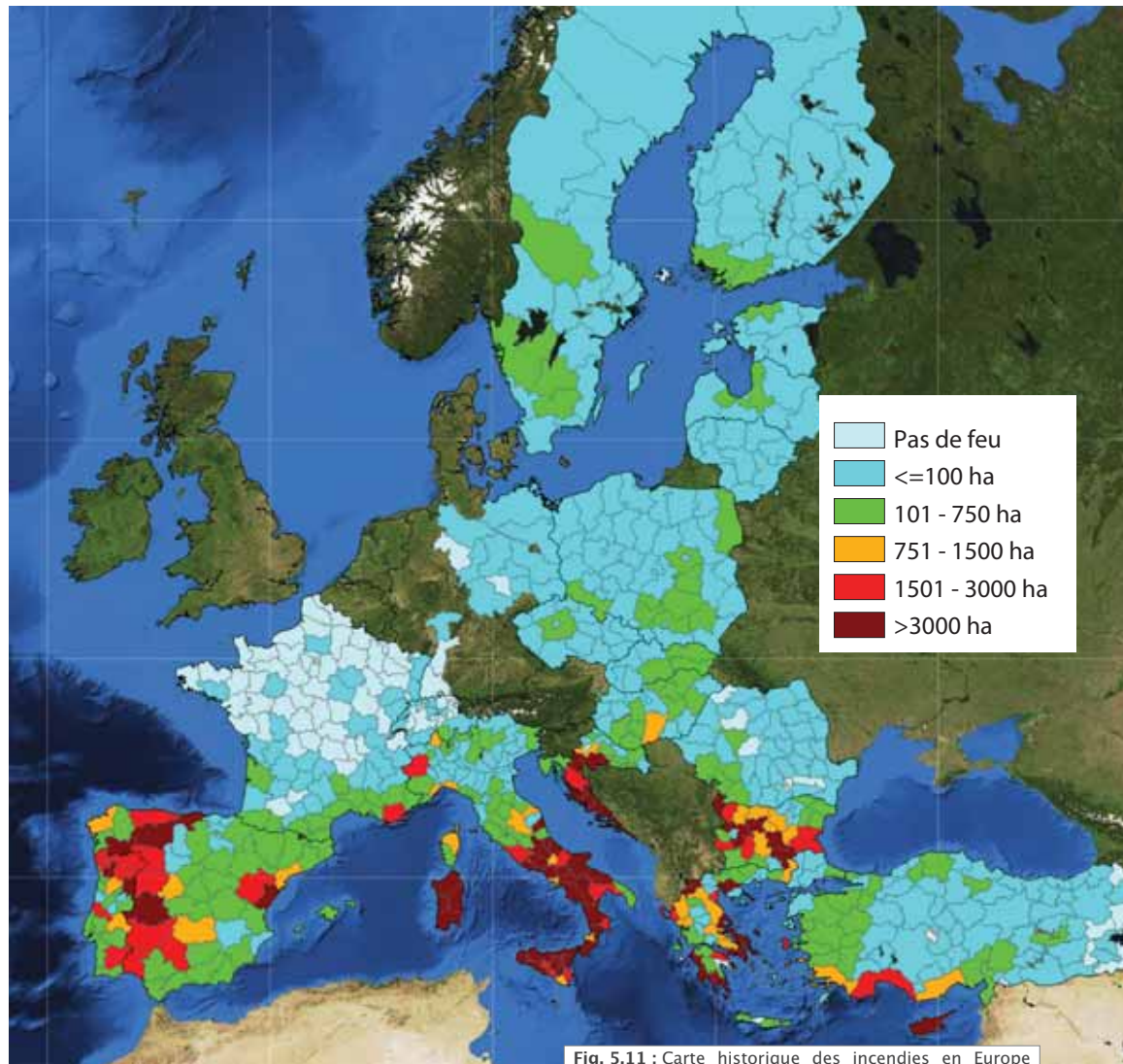


Fig. 5,11 : Carte historique des incendies en Europe (surface brûlée) au niveau NUTS3 pour 2007. (JRC)

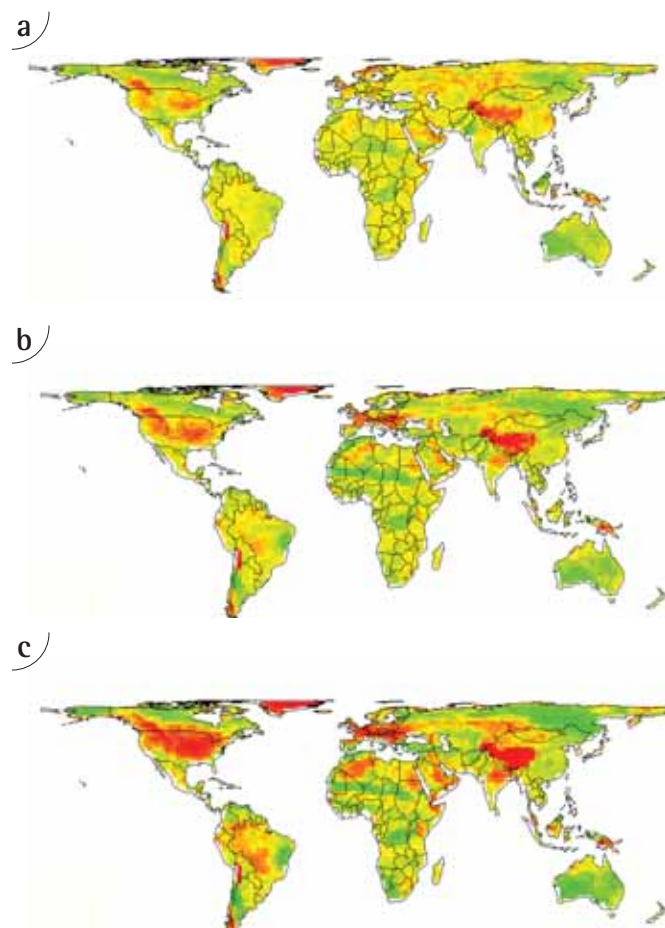


Fig. 5,12 : Augmentation des incendies en Europe ? Changements modélisés de la distribution globale des incendies. Les couleurs indiquent un changement relatif du risque. Le vert indique une diminution de l'occurrence des feux, le jaune, pas de changements, et le rouge une augmentation. A=2010-2039; B=2040-2069; C=2070-2099 (Krawchuk *et al.*, 2009)

L'augmentation de l'occurrence des incendies (fréquence, surfaces, etc.) en Europe dans le futur, en lien avec le changement climatique, est incertaine et est le sujet de nombreuses études en modélisation. L'une des difficultés réside dans la modélisation des activités humaines et des réponses. La Fig. 5,12 montre une grande variation régionale dans la distribution estimée des incendies, résultat d'une modélisation qui utilise un scénario de changement climatique modéré, l'influence humaine, l'occurrence des éclairs et la production primaire nette (disponibilité en combustible) à des échelles spatiales et temporelles grossières. Dans ce cas, on estime que l'Europe subira une augmentation substantielle de l'occurrence des feux au cours du 21^e siècle.

5,1,2 Invasions biologiques et biodiversité du sol

Que sont les invasions biologiques ?

Les invasions biologiques correspondent à des espèces exotiques introduites qui deviennent un problème dans les zones envahies car elles développent se excessivement. Un bilan des espèces invasives en Europe peut être trouvé sur le portail DAISIE des espèces invasives européennes (<http://europealiens.org>) où l'estimation actuelle donne 11 000 espèces invasives en Europe.

Des exemples classiques d'espèces invasives sont le rat noir et la berce géante (*Heracleum mantegazzianum*) (Fig. 5,13), une espèce de plante originaire du Caucase qui cause de sévères cloques quand elle entre en contact avec la peau.



Fig. 5,13 : Berce géante (*Heracleum mantegazzianum*). (MBe)

Malgré tout, il y a relativement peu d'exemples connus d'organismes du sol invasifs. Cela inclut le ver plat de Nouvelle-Zélande (Fig. 5,15) qui entraîne une forte réduction dans la diversité des vers de terre de certaines régions du Royaume-Uni, mais aussi certains pathogènes du sol invasifs. Il est probable que le nombre d'organismes du sol invasifs soit beaucoup plus important que ce qu'on suppose, mais la plupart de ces espèces, comme tous les organismes résidant dans le sol, sont difficiles à échantillonner et identifier.

Les problèmes causés par les espèces invasives peuvent être écologiques et/ou économiques. Des exemples de coût économique sont perceptibles pour des espèces qui empêchent ou réduisent les activités économiques en cours, et qui requièrent beaucoup d'efforts pour être contrôlées. Par exemple, la jacinthe d'eau bloque la circulation des bateaux, le souchet comestible (*Cyperus esculentus*) est une adventice nuisible dans les champs de plantes à tubercules, et les eucalyptus en Europe méridionale augmentent l'incidence des feux de forêt car leurs feuilles se décomposent lentement et agissent comme combustibles pendant les feux.

Les coûts écologiques deviennent évidents lorsque des espèces invasives remplacent des espèces natives. Par exemple, on peut citer le remplacement des écureuils rouges natifs au Royaume-Uni par des écureuils gris invasifs originaires des Etats-Unis, ou des plantes exotiques qui suppriment les champignons symbiotiques du sol pourtant essentiels à l'établissement des jeunes pousses d'arbres. Un autre coût écologique apparaît quand des espèces exotiques altèrent le fonctionnement de l'écosystème, par exemple quand l'invasion par des plantes à croissance rapide produit une litière facilement décomposée, augmentant ainsi le recyclage des nutriments entre le sol et la végétation. Ceci peut entraîner des changements majeurs dans la composition de la communauté des plantes dans les zones affectées, avec des changements conséquents dans la biodiversité du sol.

Les activités humaines sont les principales causes d'invasions biologiques, car ce sont généralement elles qui permettent aux espèces exotiques de franchir des barrières naturelles dans le paysage, comme les océans ou les chaînes de montagne. La colonisation de l'Amérique du Nord, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande par les colons européens est la principale raison du très grand nombre d'espèces invasives exotiques dans le Nouveau-Monde. Elles ont été introduites et libérées par les colons. Alors que de nombreuses introductions n'étaient pas intentionnelles, un certain nombre a été délibéré. Par exemple, l'introduction de la cerise noire (*Prunus serotina*) (Fig. 5,18) en Europe a été faite dans le but d'augmenter la fertilité du sol, car cette espèce de cerise produit de grandes quantités de feuilles. On pensait que les feuilles tombées au sol permettraient d'accroître la fertilité de sols sableux pauvres en augmentant la matière organique du sol quand les feuilles se décomposent. Malheureusement, la cerise noire est devenue un fléau qui est maintenant contrôlé en enlevant les jeunes pousses à la main ou par d'autres activités coûtant du temps et de l'argent.

Les introductions d'espèces invasives sont souvent le résultat du transport ou du tourisme. Par exemple, la chrysomèle des racines du maïs (*Diabrotica virgifera*) en Europe est fréquemment trouvée initialement autour des aéroports et de là, les insectes se sont étendus dans le pays. D'autres exemples d'introduction incluent le contrôle biologique d'organismes, des organismes étant introduits pour contrôler une autre espèce nuisible (ex : la coccinelle noire), des maladies fongiques ou des insectes vecteurs (insectes capables de



Fig. 5,15 : Ver plat de Nouvelle-Zélande (*Arthurdendyus triangulatus*). (KRB)

transmettre des maladies) dans du sol de plantes tropicales en pots ex : le moustique tigré d'Asie), les crabes chinois (*Eriocheir sinensis*) ont été introduits dans différents endroits via l'eau des ballasts de bateaux et de nombreuses graines d'adventices ont été dispersées par les cars et les trains.

L'introduction seule n'est pas suffisante pour qu'une espèce exotique devienne invasive. En fait, seule une espèce introduite sur cent devient vraiment invasive. Ce pourcentage est faible car il y a de nombreuses conditions nécessaires pour qu'une espèce devienne invasive dans une nouvelle localisation. Par exemple, les circonstances nécessaires à un établissement doivent correspondre à ses exigences, à la fois d'un point de vue biotique (relié aux organismes vivants) et abiotique (non relié aux organismes donc habituellement physique ou chimique). L'invasion requiert, entre autres, que l'espèce exotique introduite ne soit pas mise en contact avec les facteurs variés qui contrôlaient leur abondance dans leur milieu natif, et que les bonnes conditions de croissance, que ce soit le sol ou le climat, soient présentes.

Avec le changement climatique actuel, de nouvelles aires deviennent appropriées pour des espèces qui jusqu'à présent ont vécu à la limite de leur préférence climatique. Par exemple, depuis 1889, la jacobée (*Senecio*) à feuilles étroites d'Afrique du Sud a été introduite à trois endroits en Europe du Sud et du Nord (Fig. 5,17). Actuellement, cette espèce s'étend rapidement vers le nord et l'est, ce qui suggère qu'elle profite de conditions climatiques actuelles relativement plus douces dans cette partie de l'Europe.

Le réchauffement climatique est aussi responsable de changements dans la répartition d'espèces animales et végétales (voir Section 5,1,3). Récemment, il a été montré que certaines plantes accroissant leur répartition, comme le cresson d'Autriche (*Rorippa austriaca*) (Fig. 5,14) se sont déplacées vers le nord tandis que leurs ennemis naturels n'ont pas encore migré ou n'ont pu réussir à s'établir dans ces zones plus septentrionales induisant un contrôle réduit de la plante en expansion.

Il est aussi possible pour les organismes nuisibles de changer de plantes hôtes lorsqu'ils agrandissent leur zone de répartition. Dans ces cas-là, l'espèce en expansion montre des propriétés invasives notamment lorsqu'elle ne montre plus de contrôle par les ennemis naturels. Les ennemis de plantes peuvent être présents à la surface du sol (insectes, pathogènes, grands herbivores) ou dans le sol (insectes, nématodes, pathogènes). La plupart de la théorie développée pour les espèces exotiques invasives peut être aussi utilisée pour étudier les possibles conséquences des changements de répartition induits par le réchauffement climatique : ces espèces vont-elles se comporter comme des espèces invasives ou comme les espèces natives ? Ceci reste pour l'essentiel un grand mystère mais il semble déjà clair que le sol et sa biodiversité jouent un rôle crucial dans les réponses des écosystèmes au changement climatique et aux espèces invasives.

Effets des invasions biologiques sur la biodiversité du sol et le fonctionnement des écosystèmes

Si l'on considère l'immense biodiversité des organismes présents dans un gramme de sol, il est impossible de décrire simplement comment les espèces invasives influent le nombre total d'espèces d'organismes du sol. Il est plus pertinent de considérer le type d'envahisseur exotique et ses fonctions. Ici, les effets de plantes, d'animaux et d'organismes du sol invasifs sur la biodiversité du sol sont discutés.

Les vers de terre européens, par exemple, bien que très bénéfiques pour les sols Européens, sont souvent considérés comme des espèces invasives aux Etats-Unis car on a montré qu'elles étaient capables de changer la structure des communautés végétales. Une espèce particulièrement invasive d'organisme du sol est le ver de terre *Pontoscolex corethrurus*. Cet organisme est originaire du plateau Guyanais et a maintenant envahi pratiquement tous les sols tropicaux anthropisés ; il a même été retrouvé dans des serres en Finlande !



Fig. 5,14 : Cresson d'Autriche (*Rorippa austriaca*). (TE)



Fig. 5,16 : Eucalyptus (*Eucalyptus globulus*). (LB)

Les invasions de plantes

Les plantes influencent directement les organismes du sol en étant des hôtes pour les pathogènes, de la nourriture pour les herbivores, et des partenaires pour des symbiotes mutualistes (lorsque deux organismes existent dans une relation où les deux tirent des bénéfices). D'autres organismes du sol, comme les microbes et la faune du sol qui sont impliqués dans la décomposition de la matière organique du sol, sont influencés par les plantes d'une façon plus indirecte, à travers leur alimentation sur la matière organique morte, principalement la litière de feuilles et les exsudats racinaires. Les plantes exotiques ont plus de chances de devenir invasives lorsqu'elles ne sont pas attaquées par des pathogènes locaux du sol ou par des ravageurs de racines et quand elles peuvent utiliser (ou n'ont pas besoin), les symbiotes mutualistes dans leur nouveau milieu. Ceci fournit à la plante exotique un avantage compétitif en comparaison avec la flore native et contribue à leur abondance disproportionnée. Lorsque les plantes exotiques sont des hôtes défavorables pour les organismes symbiotiques du sol, elles peuvent indirectement réduire les possibilités de croissance des espèces de plantes natives qui dépendent des relations symbiotiques en raison de la réduction des organismes du sol capables de soutenir la croissance des plantes natives.

Les plantes exotiques qui grandissent vite et produisent une litière de haute qualité vont augmenter l'abondance et probablement aussi la diversité des organismes décomposeurs, ce qui en retour, augmente la fourniture de nutriments pour les plantes. Lorsque la composition chimique de la litière des plantes invasives est très différente de celle de la communauté native, on peut aboutir à un changement important dans la composition et le fonctionnement de la communauté du sol car les communautés de décomposeurs n'ont pas évolué en présence de ces nouveaux produits chimiques et n'ont généralement pas la capacité à les décomposer, ou peuvent même les trouver toxiques.

Souvent, les plantes exotiques augmentent leur abondance invasive par une accélération du recyclage des nutriments. Un exemple célèbre d'une plante invasive qui a complètement changé la disponibilité des nutriments est celui de l'invasion d'Hawaï par l'arbuste *Myrica faya*. Cette plante étant capable de convertir l'azote de l'air (non utilisable par les plantes) en azote minéral (utilisable par les plantes) par le processus de fixation de l'azote, elle a considérablement augmenté les pools et les flux d'azote à Hawaï. Avant que *Myrica* ne commence à envahir Hawaï, aucune plante indigène n'était capable de fixer l'azote ; par conséquent, cette plante invasive a complètement changé l'écosystème sur presque toute l'île d'Hawaï. Il y a aussi de nombreux exemples où les plantes exotiques n'influencent pas le recyclage des nutriments différemment de celui des espèces de plantes natives. Dans d'autres écosystèmes, l'effet des espèces exotiques semble limité à des changements dans des groupes spécifiques d'organismes : il a été montré que la spartine à feuilles alternes (*Spartina alterniflora*), invasive, réduisait la diversité de nématodes dans les marais, alors que la renouée du Japon (*Fallopia japonica*) décroît l'abondance et la diversité des escargots et des cloportes mais augmente les prédateurs.

En conclusion, certaines plantes exotiques invasives peuvent réduire, et d'autres augmenter, la diversité et l'abondance des organismes du sol, mais aussi les flux de nutriments liés à l'activité de la communauté du sol, dans leur nouvel habitat. La raison pour laquelle tant de plantes exotiques ne deviennent pas invasives est probablement due, en partie, au fait que ces plantes sont contrôlées par les pathogènes du sol local, déjà présents dans les sols ou les écosystèmes du nouvel habitat. L'utilité des pathogènes du sol local dans le contrôle des plantes invasives présente par conséquent un grand potentiel mais ceci nécessite de nouvelles recherches pour tester l'efficacité et assurer l'innocuité.

Questions actuelles et futures

Effets des invasions biologiques sur le fonctionnement des écosystèmes en Europe

Les études écologiques au cours des deux dernières décennies ont soulevé une prise de conscience concernant les effets de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans le cas des invasions biologiques, les effets sont évidents. En plus de la perte potentielle de biodiversité (ce qui n'a pas été montré si souvent), la dominance invasive des écosystèmes par quelques espèces peut avoir un impact énorme sur le recyclage des nutriments, la capacité de rétention en eau des sols, la fréquence des incendies (comme l'introduction des eucalyptus en Europe du Sud – Fig. 5,16), et sur la résistance des écosystèmes à la sécheresse, à l'érosion ainsi qu'à d'autres perturbations de grande échelle. De plus, les espèces invasives peuvent supplanter des espèces indigènes à très forte valeur écologique et ainsi réduire indirectement la fourniture de biens et de services écosystémiques. Jusqu'à récemment, la vision généralement acceptée était que le Nouveau-Monde était plus sensible aux invasions, mais en réalité, l'Europe a également été inondée d'espèces exotiques, certaines d'entre elles étant devenues des envahisseurs notoires.



Fig. 5,17 : Jacobée à feuilles étroites (*Senecio inaequidens*). (TE)

La biodiversité du sol offre-t-elle une protection contre les invasions biologiques ?

La théorie écologique prédit que les ressources seront utilisées de façon optimale par les communautés biologiquement diverses. Ainsi, dans les communautés présentant une forte richesse spécifique, on s'attend à ce que la plupart des niches disponibles soient occupées.

Par conséquent, la perte de biodiversité entraîne probablement une augmentation de la probabilité que les espèces exotiques deviennent invasives en raison de la disponibilité des niches dans un écosystème présentant une biodiversité réduite. En fait il y a peu d'éléments permettant de soutenir ou de rejeter cette hypothèse, mais il vaudrait la peine de considérer la biodiversité du sol comme une assurance contre les invasions biologiques. Cet « effet d'assurance » de la biodiversité du sol peut aussi exister d'autres manières. Par exemple, la biodiversité du sol peut augmenter la chance que les pathogènes et les ravageurs de racines soient présents et puissent potentiellement contrôler l'abondance des plantes exotiques. De tels contrôles peuvent être immédiats comme dans le cas de pathogènes du sol qui sont préadaptés à percer la résistance de plantes exotiques au début d'une invasion. Il se peut aussi que les pathogènes s'adaptent par sélection naturelle de façon à ce qu'ils puissent faire échouer les gènes de résistance des plantes invasives. Le résultat est que ces pathogènes du sol adaptés peuvent supprimer l'invasion avec le temps. Un déclin du potentiel invasif de plantes exotiques avec le temps a été reporté, mais le rôle de l'adaptation des pathogènes du sol n'a pas encore fait l'objet d'études.

Le retour à la normale après des invasions est-il possible ?

Les envahisseurs exotiques qui changent la structure, la chimie ou la biodiversité du sol peuvent entraîner des changements dans les écosystèmes envahis qui sont difficiles à inverser. Ainsi, les plantes exotiques qui causent une perte de champignons mycorhiziens symbiotiques (champignons qui interagissent avec les racines de plantes et augmentent l'acquisition de nutriments à partir du sol) peuvent avoir des effets très négatifs sur le rétablissement des espèces de plantes natives dépendant de ces mycorhizes comme les orchidées et les jeunes plants d'arbres. Souvent, la gestion des envahisseurs exotiques est réalisée avec l'objectif de les éradiquer. Pourtant, ceci ne peut suffire à restaurer l'écosystème original et son fonctionnement. On prend de plus en plus conscience que la biodiversité doit être restaurée pour permettre la restauration de la végétation d'origine, les propriétés de l'écosystème et, ainsi, les services écosystémiques associés. Les interactions écologiques dans les sols peuvent être extrêmement complexes et des recherches complémentaires doivent être entreprises pour développer des options de gestion efficaces. Par exemple, dans les dunes côtières d'Europe du Nord-Ouest, l'oyat natif est protégé des nématodes phytoparasites grâce à un réseau d'interactions multi-factoriel extrêmement complexe. Si cet équilibre était rompu par un envahisseur exotique, le réseau d'interactions d'origine pourrait être difficile à rétablir. Il est possible que les envahisseurs changent les propriétés de l'écosystème de façon si profonde que le retour à l'état d'origine est simplement impossible.



Fig. 5,18 : Cerise noire (*Prunus serotina*). (SW)

5,1,3 Biodiversité du sol et changement global

Le cycle du carbone

Les processus du sol ont un effet important sur le cycle global du carbone. Ceci principalement parce que les sols contiennent approximativement deux fois la quantité de carbone (C) de l'atmosphère. Des flux de l'ordre de centaines de gigatonnes de carbone s'opèrent annuellement entre le sol et l'atmosphère (Fig. 5,19). Une compréhension complète du cycle du carbone est vitale pour augmenter notre compréhension des échanges entre le sol et l'atmosphère et déterminer si, ou comment, ils peuvent être contrôlés ou utilisés pour une atténuation du changement climatique.

La Fig. 5,19 est clairement un schéma simplifié du cycle du carbone mais les données présentées sont bien établies et non sujettes à controverse. La figure montre que si tous les apports de carbone dans les puits sont totalisés, la quantité totale de carbone rejoignant les puits depuis l'atmosphère s'élève à 213,35 Gt par an. A l'inverse, quand tout le carbone émis vers l'atmosphère à partir de sources non anthropogéniques est totalisé, on obtient 211,6 Gt par an. Ceci aboutit

à une perte nette de carbone depuis l'atmosphère de 1,75 Gt de carbone par an. C'est pour cette raison que les flux relativement limités de CO₂ à partir de sources anthropogéniques (5,5 Gt par an) ont un impact fort car ils inversent le flux de carbone depuis l'atmosphère d'une perte de 1,75 Gt par an, à un gain net de 3,75 Gt par an!

L'impact des organismes du sol sur le CO₂

On estime qu'environ 13 millions de tonnes de carbone sont perdues par les sols chaque année au Royaume-Uni. C'est l'équivalent de 8% des émissions totales de carbone pour ce pays. On peut penser que ces pertes de carbone organique du sol (COS) sont indépendantes des propriétés du sol qui amènent à l'hypothèse que la stabilité du COS est dépendante de l'activité et de la diversité des organismes du sol. Bien qu'il apparaisse que les sols du Royaume-Uni fonctionnent comme une source de CO₂, il y a des preuves que d'autres sols fonctionnent comme des puits de CO₂ dans certaines zones. La Fig. 5,21 montre la distribution actuelle du carbone dans les sols pour toute l'Europe.

Des études à différentes latitudes ont montré que le taux de décomposition de matière organique double pour chaque augmentation de température annuelle moyenne de 8-9°C. Puisque cette augmentation de température est plus importante que les augmentations prédites en raison du changement climatique, tous les autres facteurs étant égaux par ailleurs, l'augmentation des températures globales va augmenter les taux de décomposition de la matière organique et entraîner ainsi de plus grandes pertes de CO₂ à partir du sol. En revanche, il est important de noter que des résultats contradictoires ont été produits par des études en laboratoire et au champ. Sous des conditions de laboratoire, il a été montré qu'une augmentation à long terme de la température augmente la respiration microbienne du sol. C'est important puisque la respiration microbienne est l'un des principaux mécanismes par lequel la matière organique du sol est libérée du sol sous forme de CO₂. C'est contraire à des études qui ont examiné la respiration microbienne dans des sols forestiers à différentes latitudes, avec des différences dans les températures moyennes, et qui ont trouvé que la respiration microbienne, et par conséquent la décomposition de la matière organique, sont plus ou moins constantes à différentes latitudes.

La biodiversité du sol peut aussi avoir des effets indirects sur le fonctionnement d'un sol en tant que source ou puits de carbone. Il a été souvent montré que la biodiversité affecte l'érodibilité d'un sol grâce à différents mécanismes parmi lesquels l'influence des exsudats extracellulaires et la liaison physique des particules du sol par les hyphes fongiques, par exemple. Il a aussi été démontré que l'érosion du sol peut suffire à faire passer le sol d'un puits à une source de carbone. Malgré tout, cet effet demeure controversé et nécessite de nouvelles recherches.

L'impact des organismes du sol sur d'autres gaz à effet de serre

Les processus réalisés par les organismes du sol sont responsables de l'émission de différents gaz à effet de serre. La production de méthane (CH₄) fait partie également du cycle du carbone. Il est produit par des microorganismes du sol en conditions anaérobies par un processus nommé méthanogenèse. Les conditions anaérobies se produisent généralement quand les sols deviennent imbibés d'eau sur de longues périodes, ainsi les zones marécageuses et les rizières sont des zones où les émissions de méthane sont plus importantes que dans les zones telles que les forêts et les champs agricoles. Le méthane est environ 21 fois plus puissant comme gaz à effet de serre que le dioxyde de carbone (Fig. 5,21) et la recherche de moyens pour limiter ses émissions à partir du sol grâce à des pratiques de gestion du sol demande des études complémentaires. Par exemple, les microorganismes sont capables de consommer le méthane et peuvent donc aider à réduire ces émissions de méthane.

L'oxyde nitreux (N₂O) est produit au cours du cycle de l'azote par des processus appelés nitrification et dénitrification qui sont réalisés par des microorganismes du sol. L'oxyde nitreux est un gaz à effet de serre environ 310 fois plus puissant que le dioxyde de carbone et la recherche de techniques de gestion du sol pour limiter son émission est capitale.

Si on s'intéresse aux émissions totales, 80% du N₂O et 50% du CH₄ sont produits par des processus du sol dans les écosystèmes anthropisés. Ces plus fortes émissions, comparées aux écosystèmes naturels, soulignent l'influence des techniques de gestion des sols sur les gaz à effet de serre.

Bien que ces gaz soient plus puissants comme gaz à effet de serre que le CO₂, environ 8% des gaz à effet de serre émis sont du CH₄ et seulement 5% sont du N₂O, le CO₂ représentant environ 83% du total des gaz à effet de serre émis. Lorsque la puissance de chaque gaz à fonctionner comme un gaz à effet de serre est ajusté à la quantité de gaz émise, il est possible de calculer la contribution de chaque gaz à effet de serre au changement climatique. Ceci est montré sur la Fig. 5,20b.

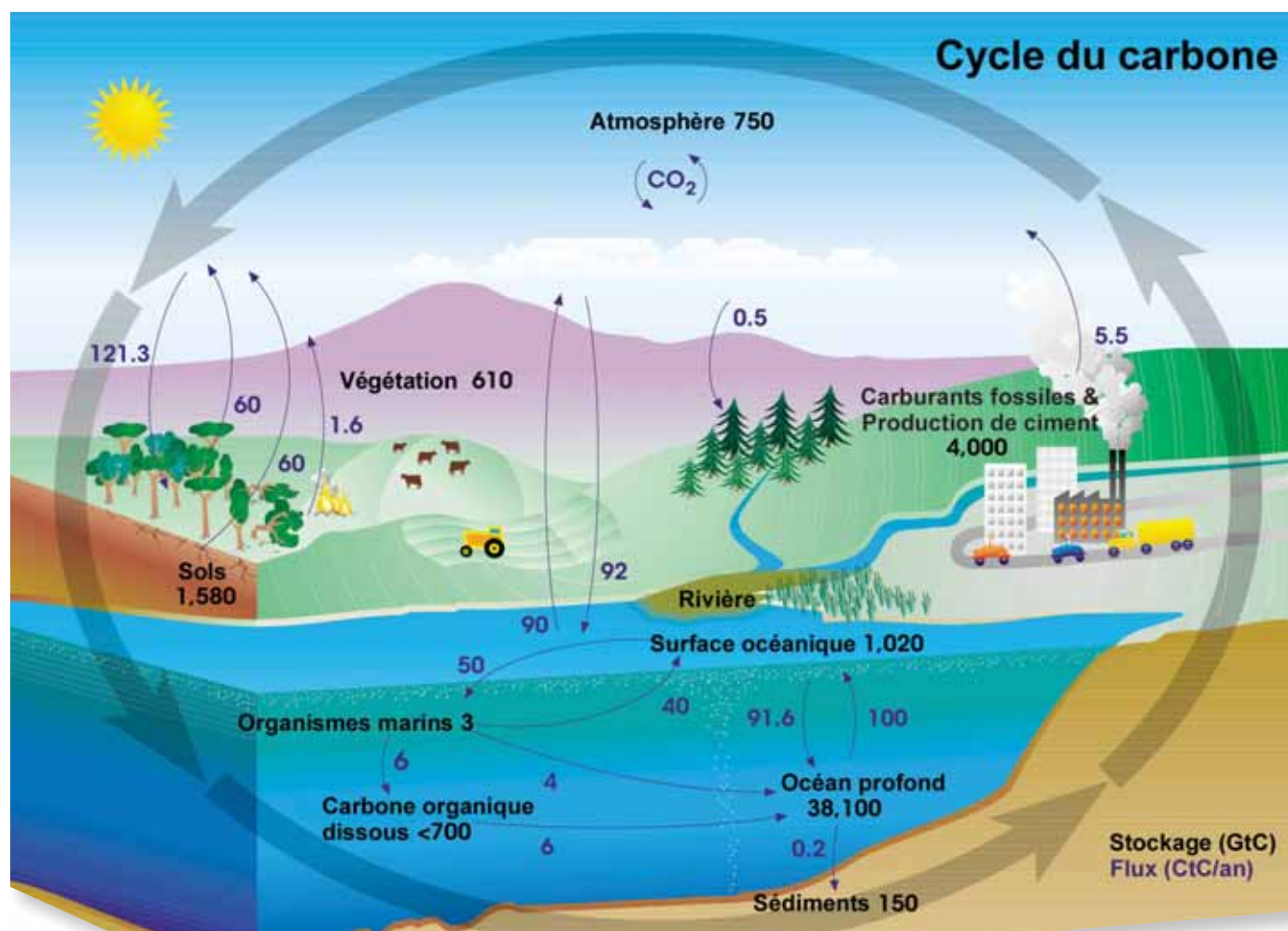


Fig. 5,19 : Schéma montrant le cycle du carbone. Les nombres noirs indiquent combien de carbone est stocké dans différents réservoirs, en milliards de tonnes (« GtC » signifiant Gigatonnes de carbone et les données sont pour 2004). Les nombres pourpres indiquent les flux annuels de carbone entre les réservoirs. Les sédiments, comme définis dans le diagramme, n'incluent pas les ~70 millions GtC de roches carbonatées et de kérogène. (NASA)



Fig. 5,20 Il existe beaucoup de preuves de par le monde, que les modèles climatiques généraux sont en train de changer. Dans l'inventaire réalisé en 2000-2005, le Service Mondial de Suivi des Glaciers a rapporté que tous les glaciers suivis depuis très longtemps en Suisse, Autriche, Italie et France étaient en retrait (seuls certains présentaient un état stationnaire). La mer de Glace, le plus grand glacier de France a perdu 8,3% de sa longueur (1 km) au cours des 130 dernières années et a perdu 27% de son épaisseur (150 m) dans sa section moyenne depuis 1907. (GC)

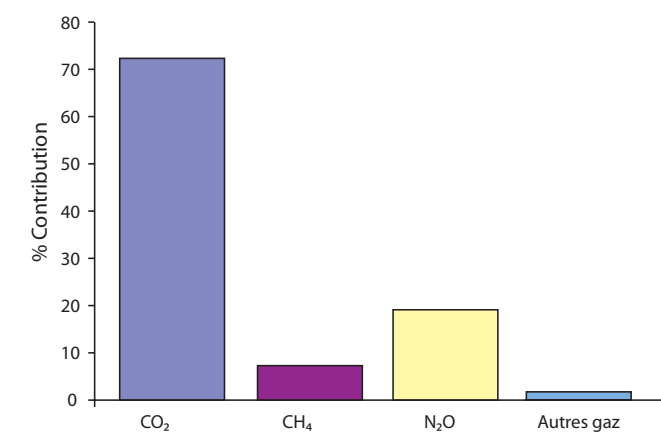


Fig. 5,20b: Contribution des gaz au changement climatique (par des sources naturelles et anthropogéniques; en excluant la vapeur d'eau). (JRC)

L'impact du changement climatique sur la biodiversité du sol

Quantifier les effets possibles du changement climatique sur la biodiversité du sol est très problématique. C'est probablement la raison du faible niveau de menace donné au changement climatique à la Section 5,1. La raison pour laquelle c'est si problématique est que les modèles de changement climatique existants ne sont pas capables de prédire les changements climatiques avec suffisamment de précision, notamment aux petites échelles, et ne peuvent donc déterminer les possibles effets sur les organismes du sol. Il est probable que les changements climatiques, particulièrement les changements dans le régime des précipitations et les changements associés des régimes hydriques du sol, ainsi que les changements dans les températures moyennes, auront un impact. Par exemple, on a quelques preuves que les espèces migrent vers les pôles à cause de températures plus douces et de printemps plus précoces.

Un autre cas où le réchauffement permet la migration d'organismes vers des climats plus froids, est le changement d'altitude dans les régions montagneuses. La plupart des gens sont conscients de l'existence d'écorégions changeant avec l'altitude dans les montagnes, l'élément le plus évident étant la ligne d'arbres, c'est-à-dire l'altitude au-delà de laquelle les conditions climatiques ne permettent plus la croissance des arbres. Des signes évidents montrent que la ligne d'arbres remonte en altitude. Comme il existe des liens étroits entre la diversité épigée et souterraine, le déplacement en altitude des écorégions épigées entraînera des modifications dans les écorégions endogées, aboutissant probablement à des pertes de biodiversité comme décrit dans la Fig. 5,22.

Au-dessus de la ligne d'arbres il y a toujours de la vie ; les broussailles et les prairies de haute altitude abritent une grande variété d'espèces animales et végétales. Plus haut, des lichens peuvent être rencontrés sur les roches, des microorganismes dans le sol et des invertébrés comme les collemboles sont encore présents. Tous les organismes trouvés au-dessus de la ligne d'arbres sont spécialement adaptés à l'environnement généralement froid, souvent très venteux, et avec de fortes radiations solaires. Comme la ligne d'arbres remonte la pente des montagnes, la quantité d'habitat pour ces espèces adaptées à vivre au-dessus de la ligne d'arbres est forcément réduite. Ceci est lié au fait que les sommets des montagnes fournissent une limite supérieure à la migration verticale (voir Fig. 5,22). Les observations et les quantifications de cette migration verticale ont montré des taux de migration verticale de 1 à 4 m tous les 10 ans.

Toutes les autres choses étant égales par ailleurs, une augmentation en altitude de 100 m équivaut à une diminution de température de 0,5°C. Ceci signifie que le réchauffement qui s'est produit au cours des dernières décennies aurait entraîné un changement dans les écozones altitudinales de 8 à 10 m par décennie. Le fait que le déplacement observé soit plus faible est préoccupant car cela signifie probablement que les organismes qui constituent les écozones ne sont pas capables de s'adapter suffisamment rapidement aux augmentations de température, et ceci augmente le risque d'extinctions locales.

Des zones écologiques aussi clairement définies ne sont, généralement, pas facilement visibles sur un plan latitudinal, ainsi la quantification de migration d'espèces vers les pôles est plus problématique. Malgré tout, le fait que la migration verticale existe, dirigée par des augmentations de température, signifie qu'il est presque certain que le même processus se produit sur un plan horizontal, avec des communautés du sol se déplaçant vers les pôles où les températures moyennes annuelles augmentent. Certains arguments scientifiques sont déjà disponibles. Par exemple, il a été prouvé que le cresson d'Autriche, déjà présenté dans la Section 5,1,2 (Fig. 5,14), migre vers le Nord. Quand ce type de migration se produit, la migration des ennemis naturels peut parfois être plus lente, ou peut échouer à s'établir dans des régions situées plus au Nord, ce qui signifie un contrôle réduit de l'espèce de plante en expansion. Le phénomène observé lorsque les communautés biologiques migrent verticalement vers le sommet des montagnes en réponse à une augmentation de température et où les communautés endémiques se retrouvent dans un climat trop chaud conduisant à leur extinction, peut aussi s'observer pour les communautés migrant vers les pôles. Les migrations vers le Nord ou vers le Sud peuvent éventuellement être stoppées soit par l'Océan Arctique, soit par l'Océan Antarctique, conduisant certainement aussi à des extinctions locales.

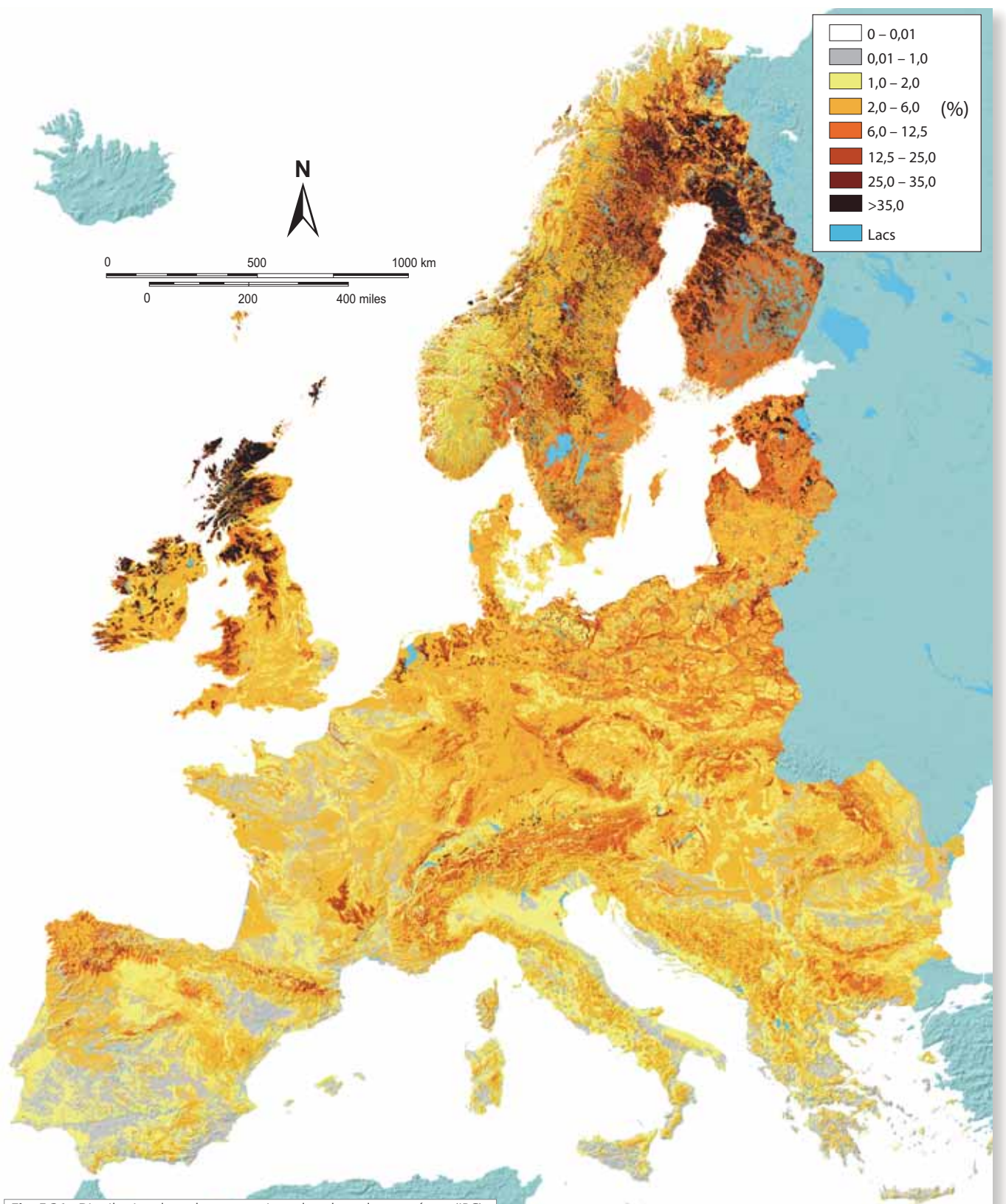


Fig. 5,21 : Distribution du carbone organique dans les sols européens. (JRC)

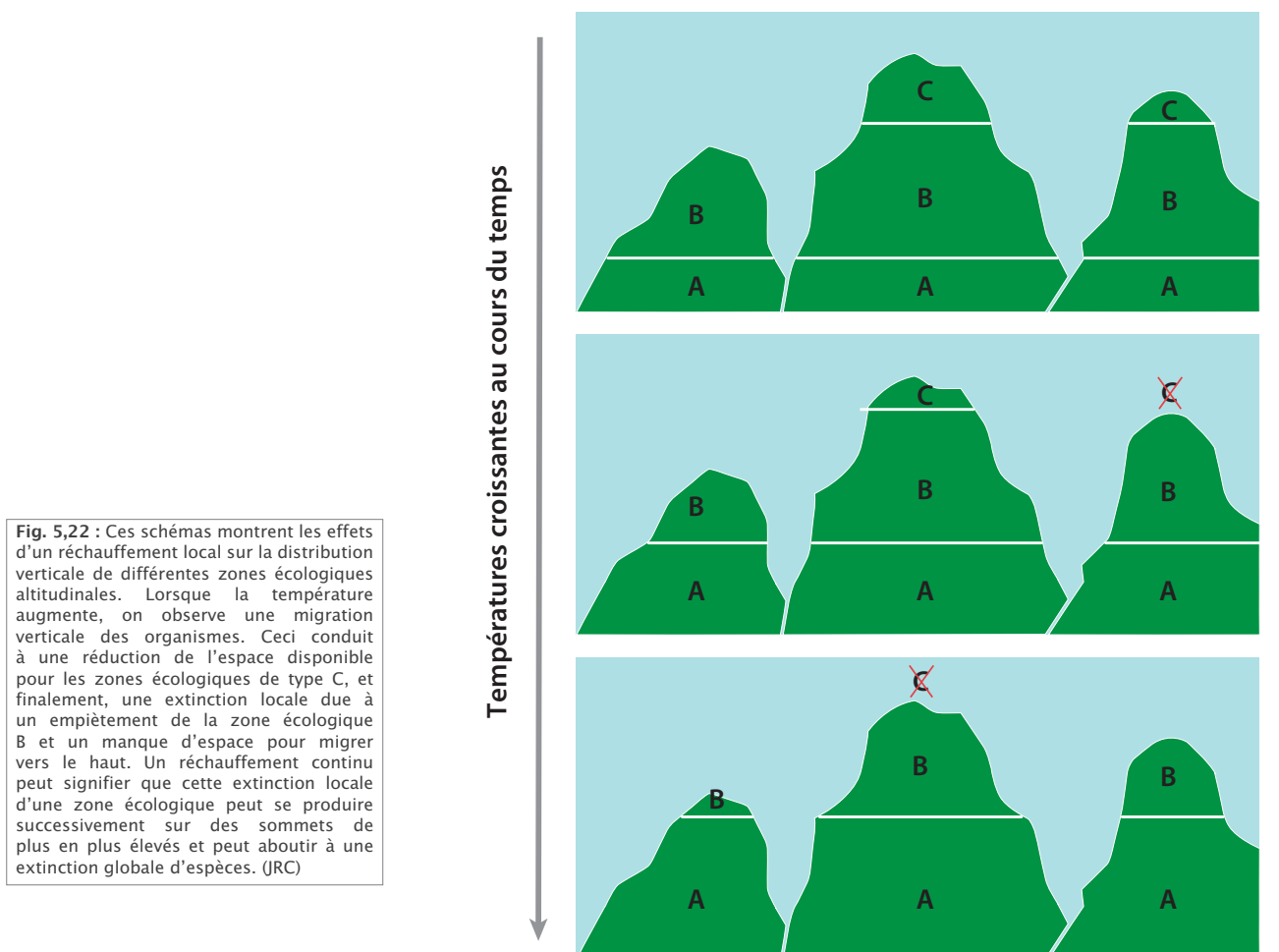
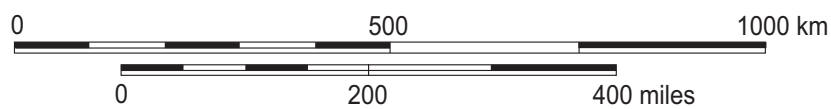


Fig. 5,22 : Ces schémas montrent les effets d'un réchauffement local sur la distribution verticale de différentes zones écologiques altitudinales. Lorsque la température augmente, on observe une migration verticale des organismes. Ceci conduit à une réduction de l'espace disponible pour les zones écologiques de type C, et finalement, une extinction locale due à un empiètement de la zone écologique B et un manque d'espace pour migrer vers le haut. Un réchauffement continu peut signifier que cette extinction locale d'une zone écologique peut se produire successivement sur des sommets de plus en plus élevés et peut aboutir à une extinction globale d'espèces. (JRC)

5,2 Carte des menaces potentielles sur la biodiversité du sol

Menaces sur la biodiversité du sol

- Pas de données
- Pas de menaces
- Extrêmement faible
- Très faible
- Faible
- Modéré/Intermédiaire
- Elevé
- Très élevé
- Extrêmement élevé
- Frontières des pays
- Zones urbaines



PROJECTION: azimutale de Lambert

Les menaces potentielles sur la biodiversité du sol ont été sélectionnées et classées à dire d'experts à partir de l'approche d'allocation budgétaire. Les menaces suivantes ont été considérées dans le calcul de l'indicateur, lorsque les données existaient:

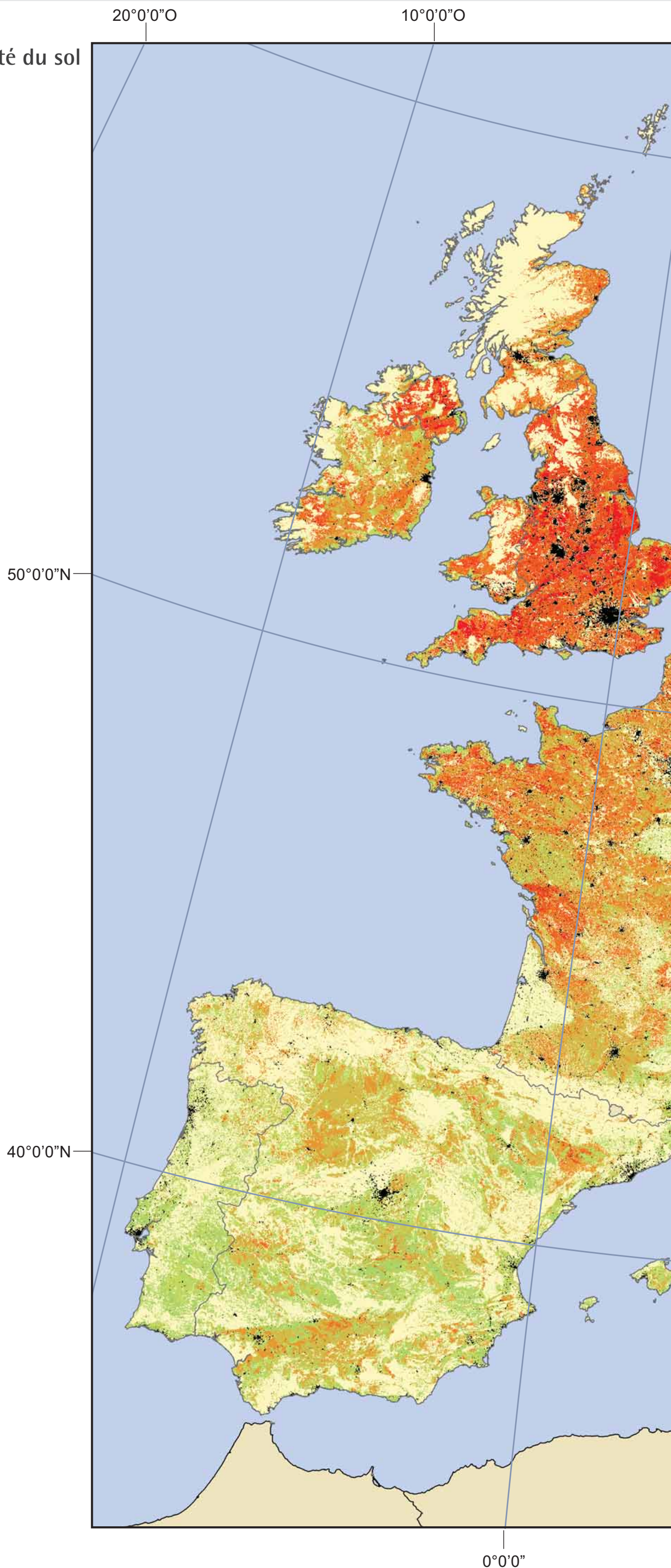
- Changement d'utilisation des terres / Perturbation de l'habitat
- Exploitation humaine intensive
- Espèces invasives
- Tassement invasives
- Erosion du sol
- Diminution de la matière organique du sol
- Pollution du sol

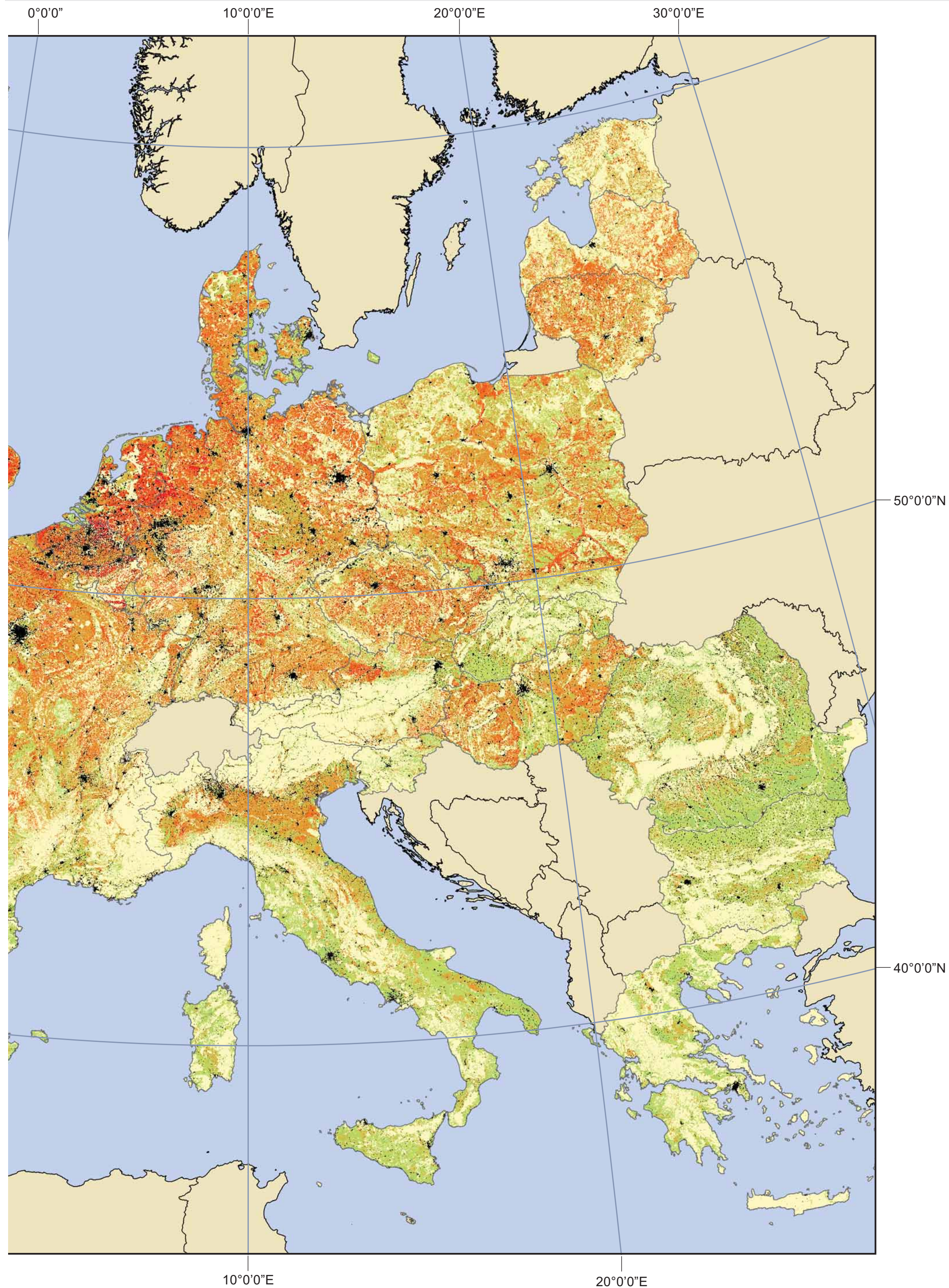
Pour chacun des paramètres ci-dessus, une carte, sous forme d'une couche raster (cellules sur une grille de 1 x 1 km) a été réalisée. Les valeurs présentes dans chaque grille ont été classées en cinq classes. Ces valeurs ont été pondérées en utilisant les coefficients obtenus par l'évaluation des experts (Fig. 5,2).

L'indicateur final a été calculé, par une opération d'algèbre de cartes, comme la somme des valeurs individuelles des rasters. Les valeurs montrées sur la carte sont reliées aux menaces potentielles sur la biodiversité du sol, pour 23 pays de l'Union européenne et ne sont pas représentatives du niveau actuel de biodiversité du sol. Dans les deux pages suivantes, des cartes montrant la distribution de quatre des sept facteurs considérés dans le calcul de l'indice sont présentées.

Le score élevé (menaces potentielles élevées) pour différentes parties du Royaume-Uni et de l'Europe Centrale est déterminé par l'effet combiné d'une agriculture très intensive, avec un grand nombre d'espèces invasives et par le risque de perte de matière organique du sol. Comparées à ces situations, les zones d'agriculture intensive d'Europe du Sud sont moins affectées par le risque de perte de carbone organique et par l'effet des espèces invasives.

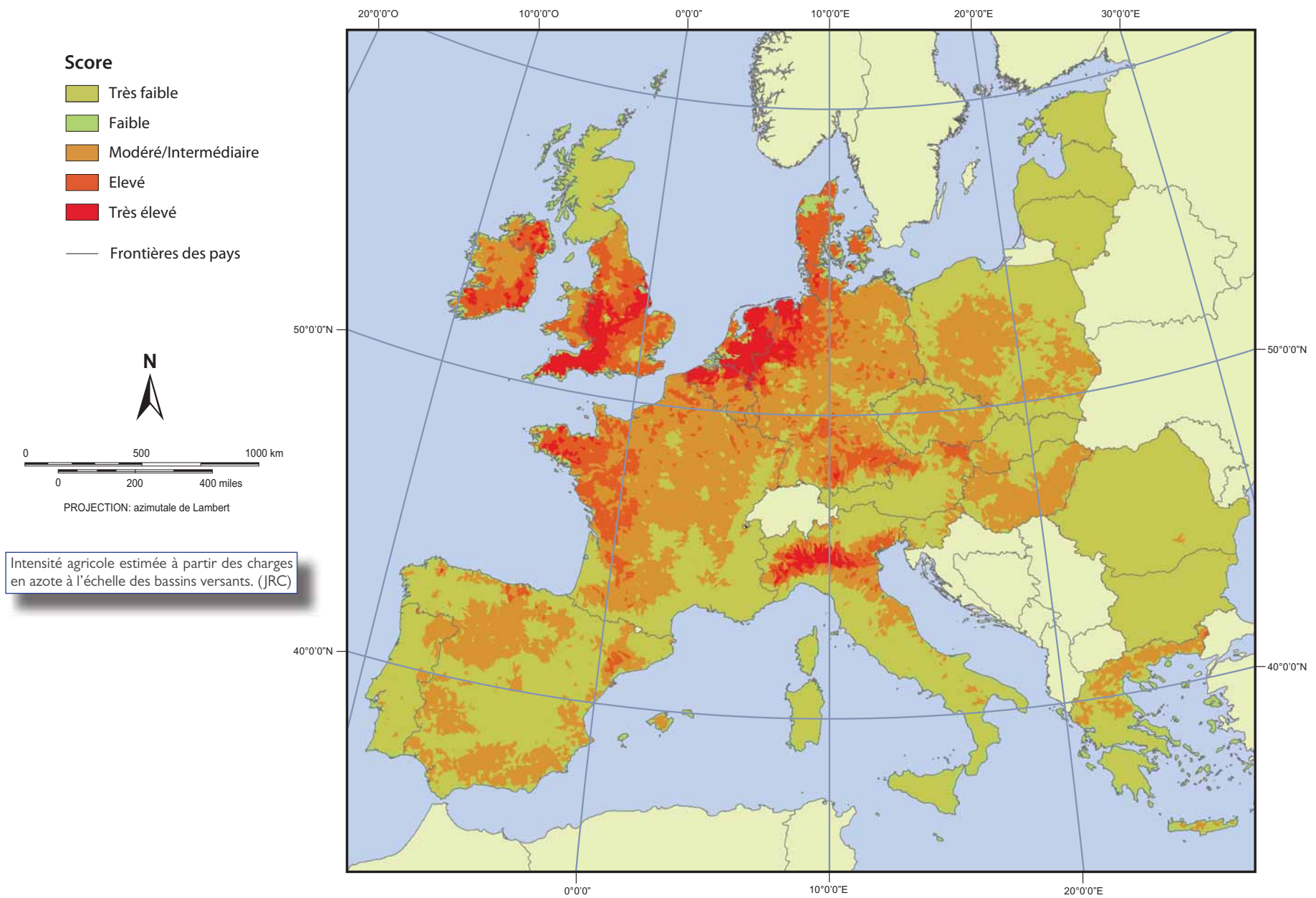
Il faut garder à l'esprit que cette carte indique une évaluation du risque potentiel de déclin de la biodiversité du sol (relativement à la situation actuelle) et n'est pas une représentation du niveau actuel de la biodiversité du sol.



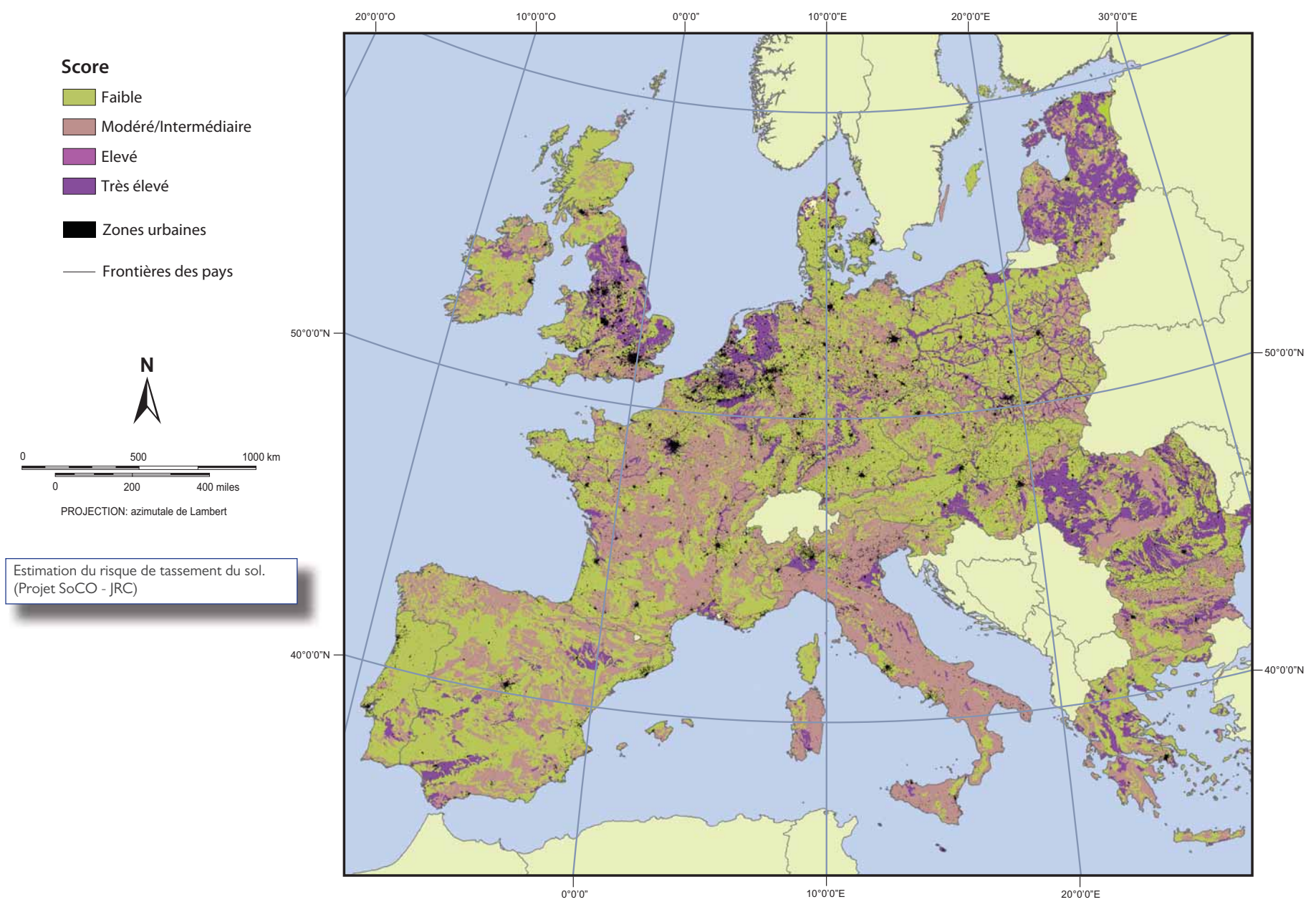


5,3 Cartes montrant les facteurs utilisés pour créer la 'carte des menaces potentielles sur la biodiversité du sol'

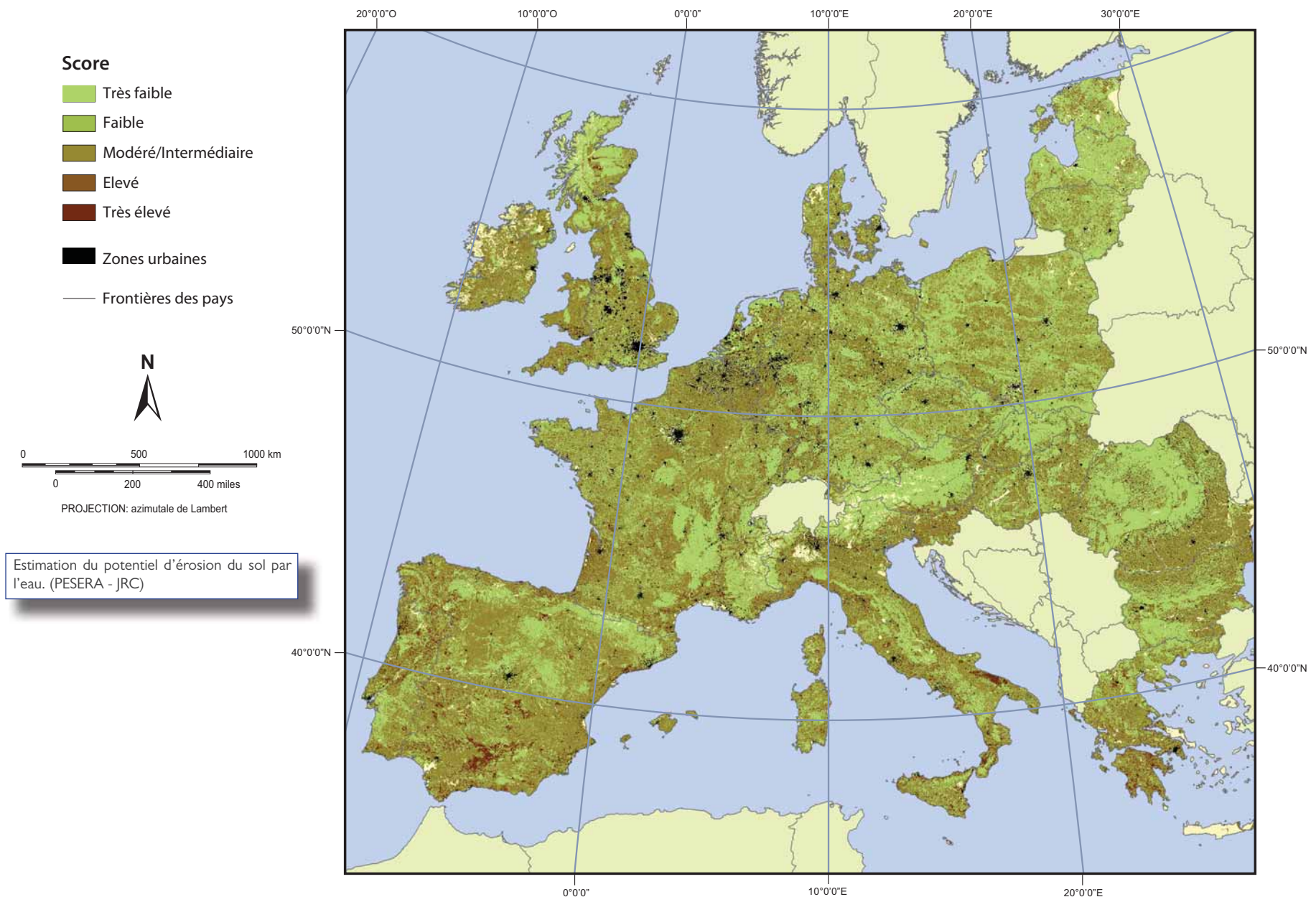
5,3,1 Intensité agricole



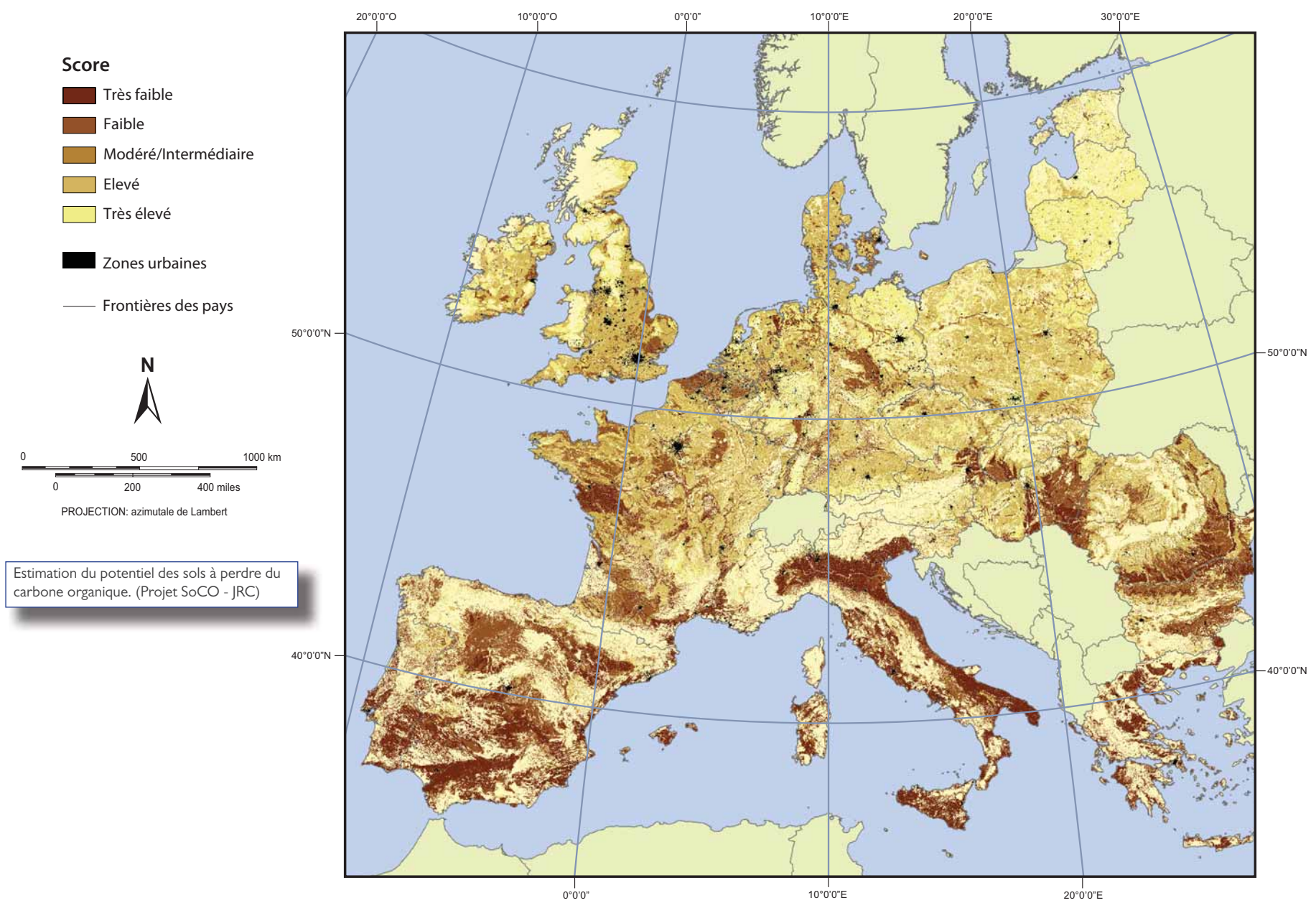
5,3,2 Risque de tassement du sol



5,3,3 Risque d'érosion du sol



5,3,4 Potentiel de perte de carbone organique du sol

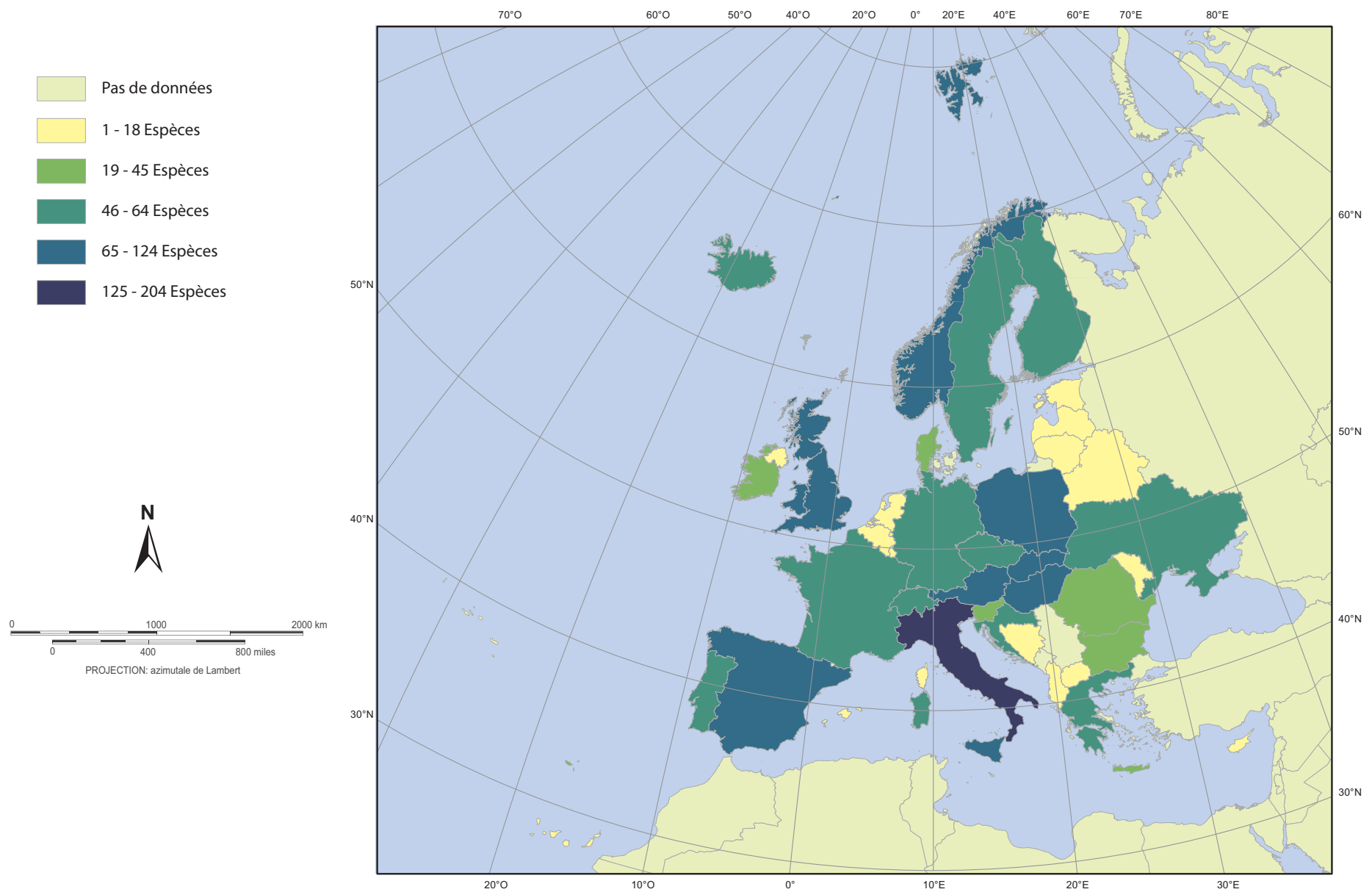


Chapitre 6 : Distribution des organismes du sol en Europe

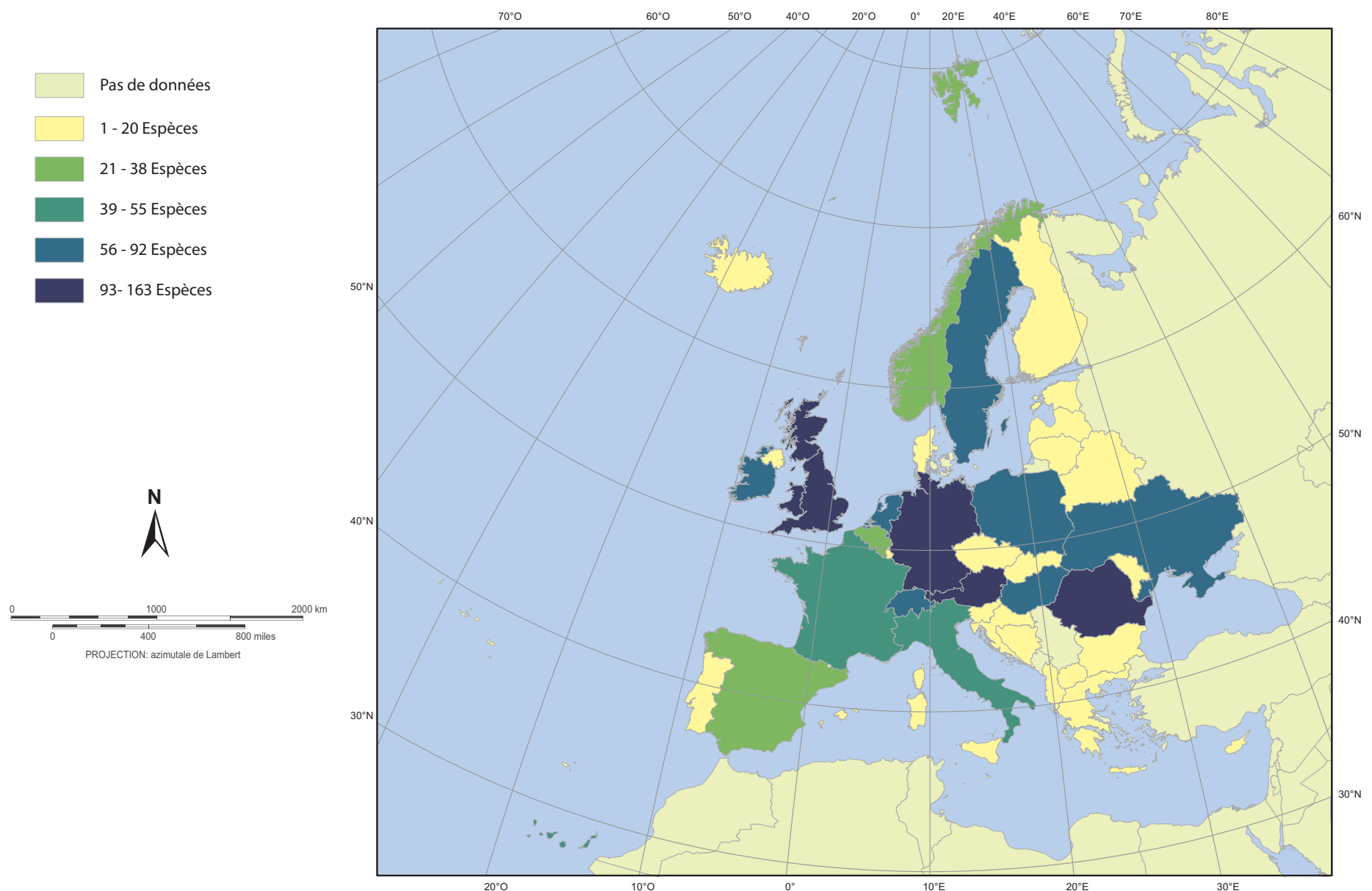
6,1 Cartes de distribution des groupes de faune du sol en Europe

6,1,1 Carte de distribution: Tardigrades

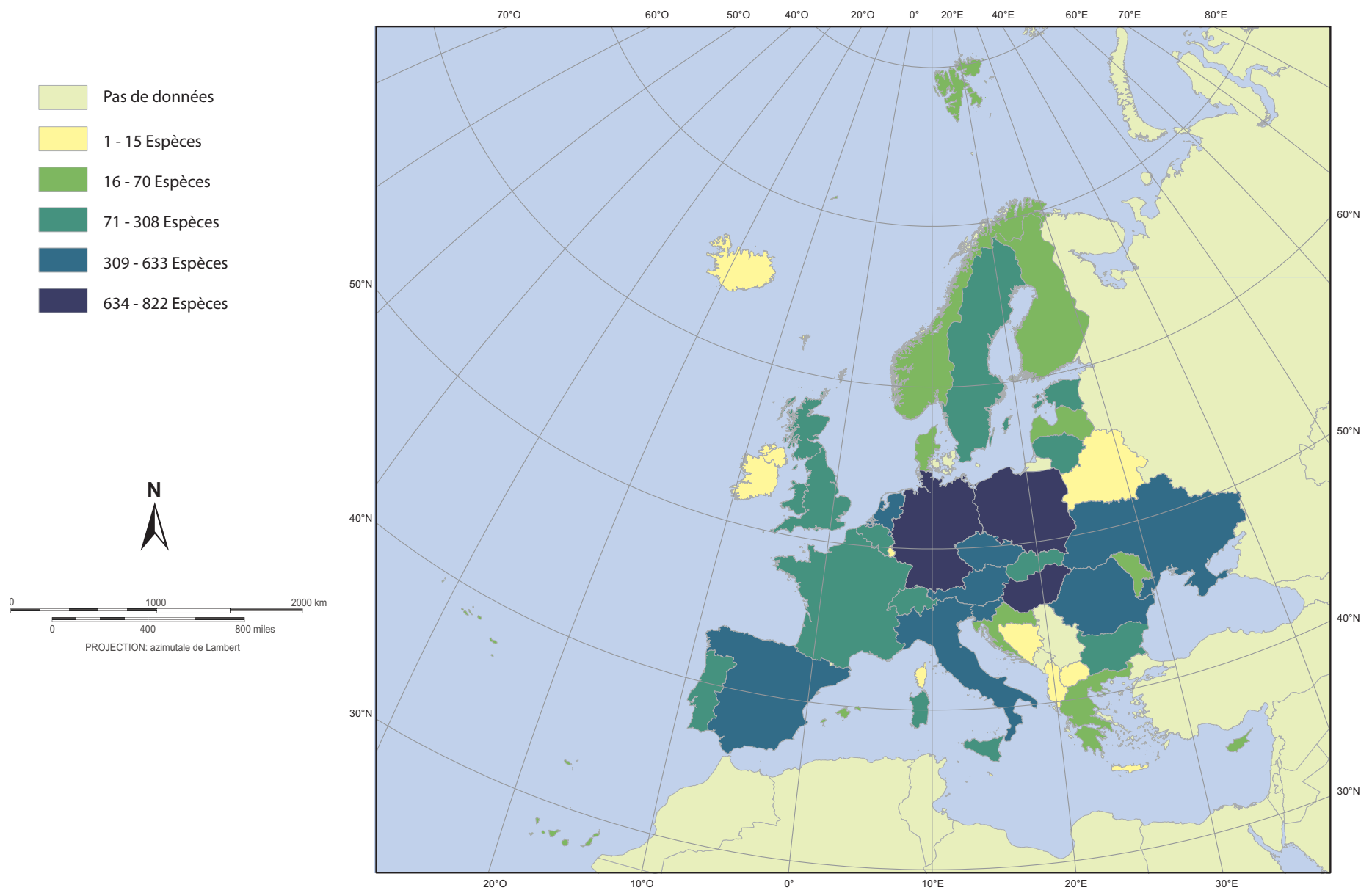
Données fournies par Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org/>) - Les cartes montrent le nombre estimé d'espèces dans des zones biogéographiques ou dans des pays et sont indicatives car de faibles valeurs peuvent être seulement dues à un manque d'observations et de données. Fauna Europaea était financé par la Commission européenne dans le cadre du 5^e Programme-Cadre et a contribué au programme de travail sur le support des infrastructures de recherche avec la thématique prioritaire sur la biodiversité.



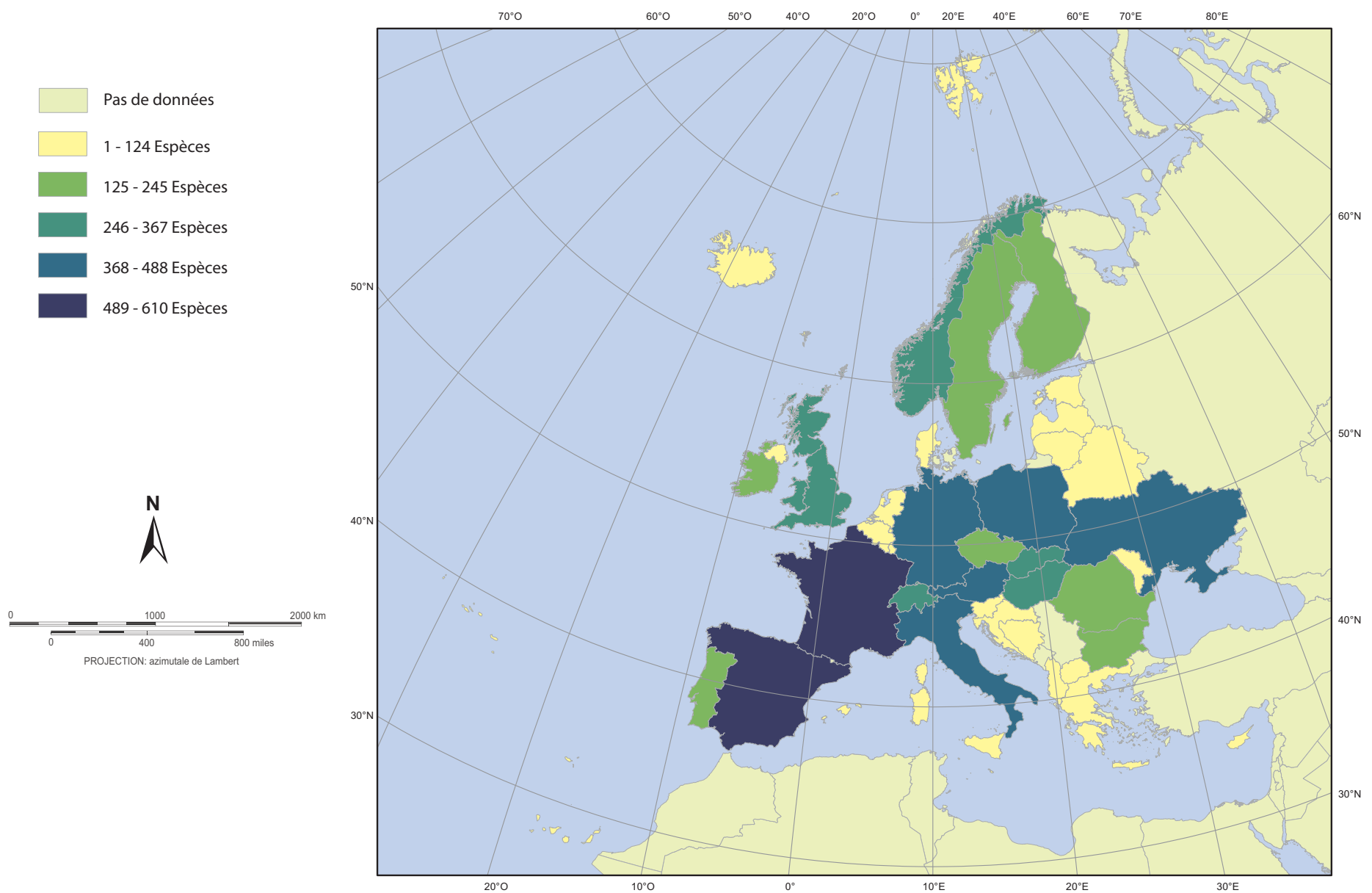
6,1,2 Carte de distribution: Rotifères



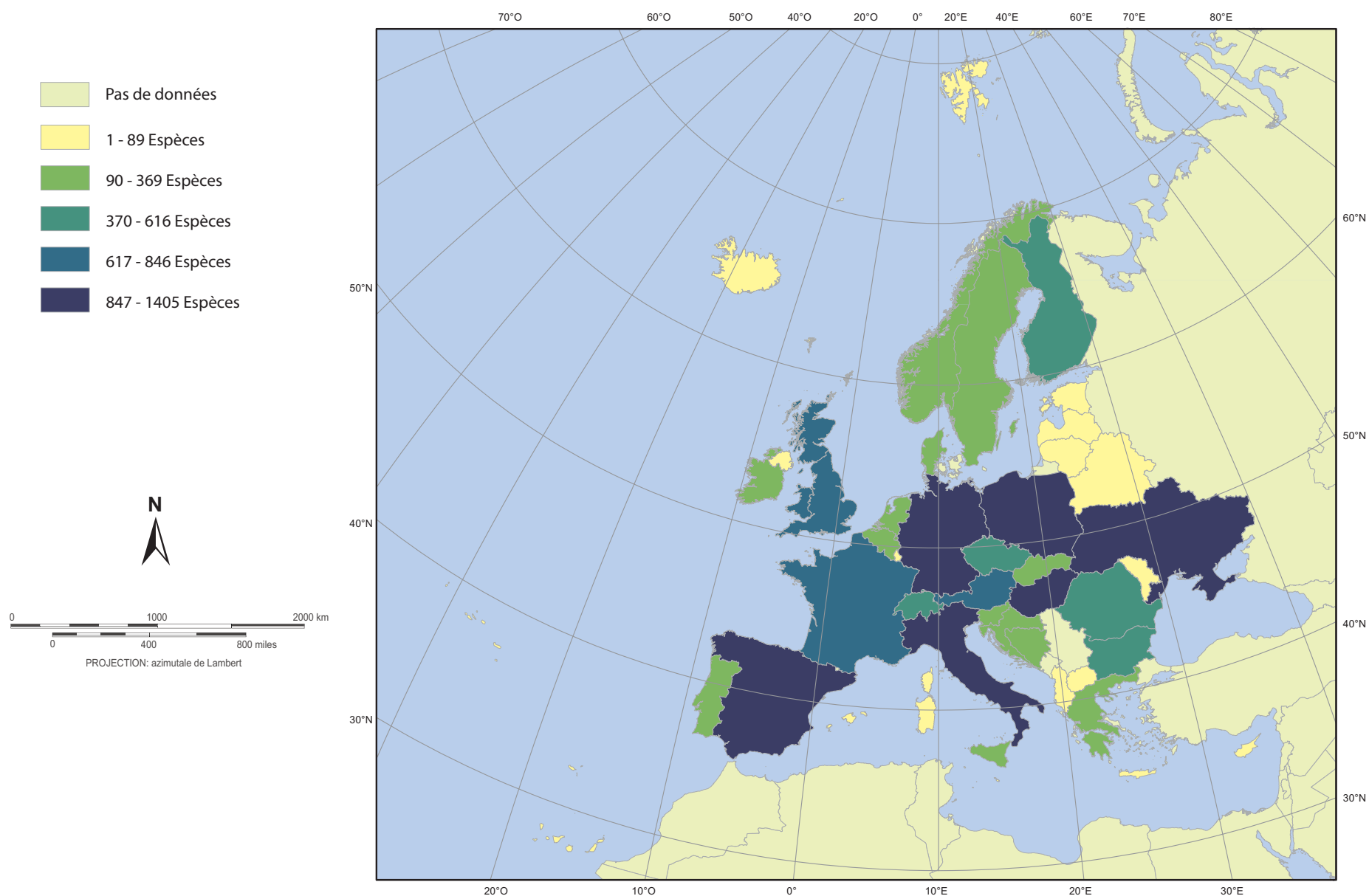
6,1,3 Carte de distribution: Nématodes



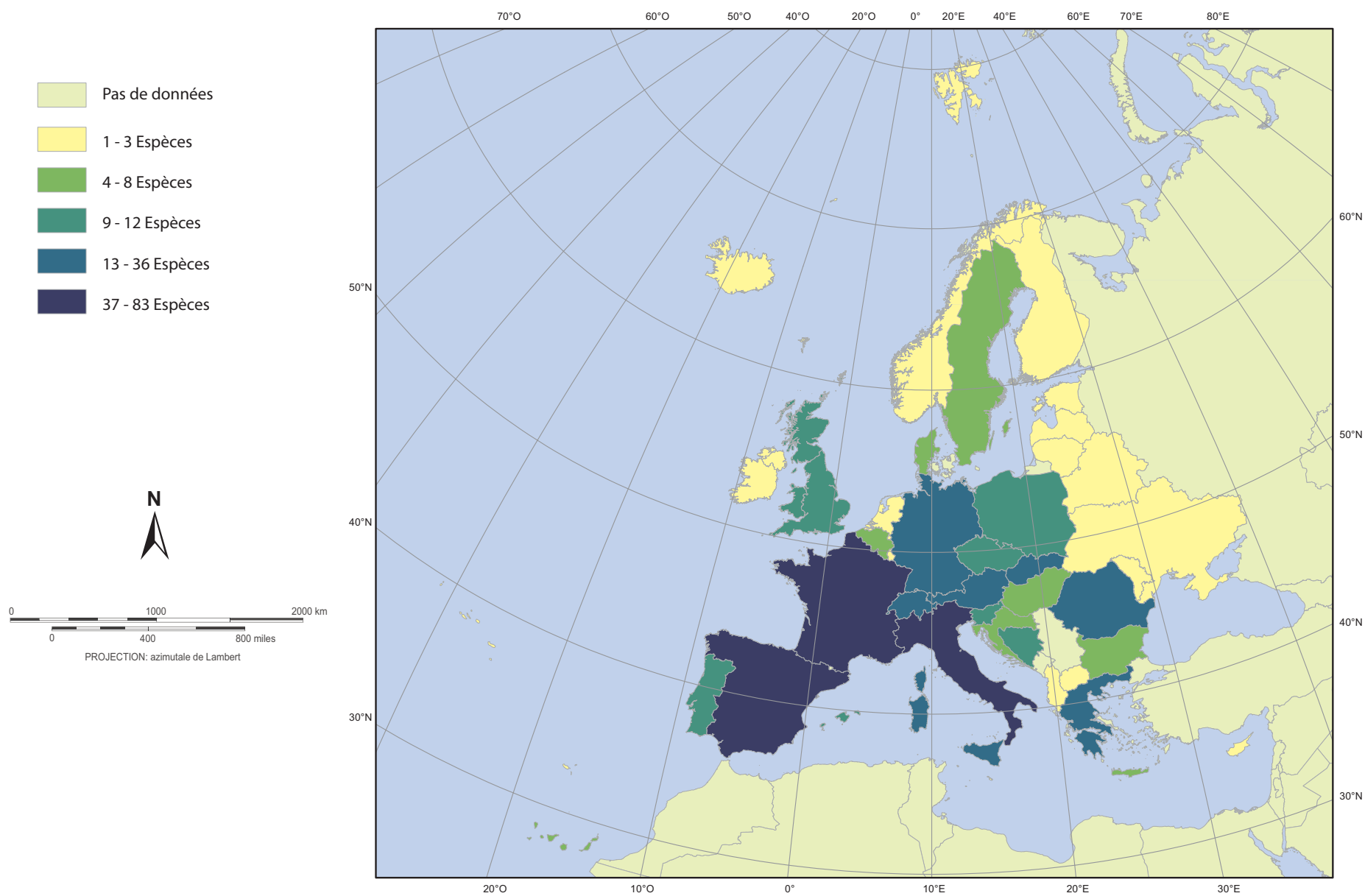
6,1,4 Carte de distribution: Collemboles



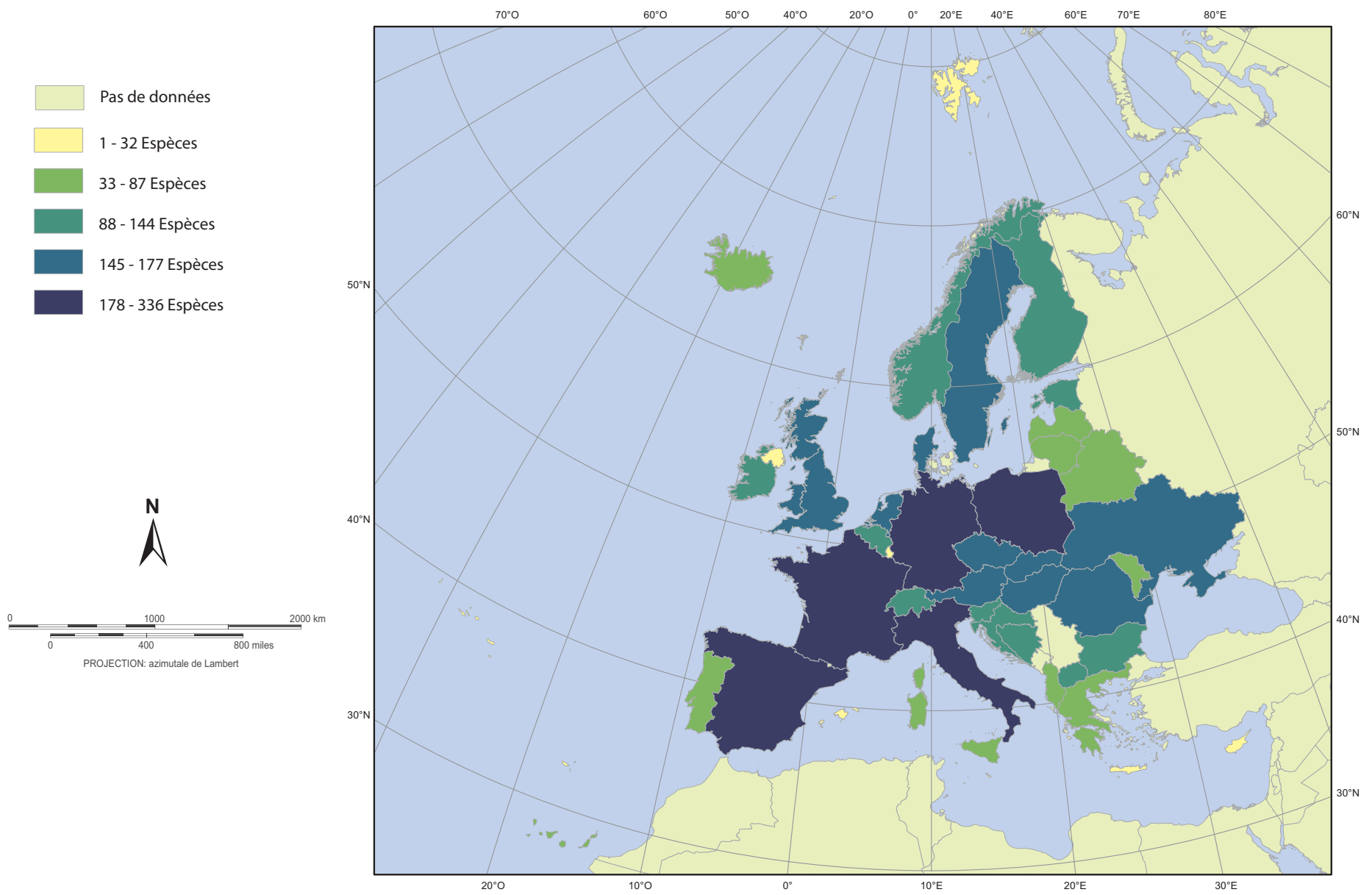
6,1,5 Carte de distribution: Acariens



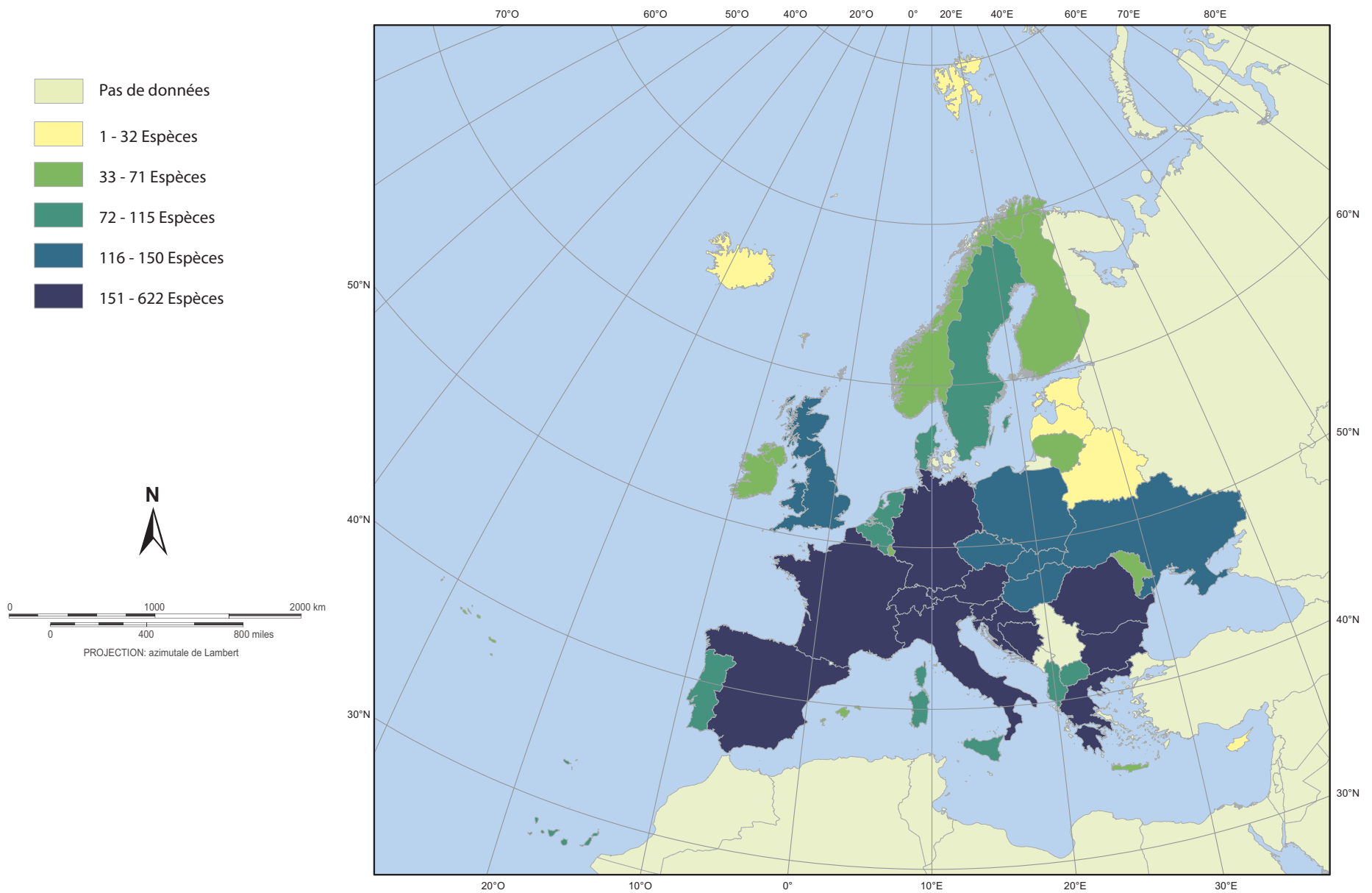
6,1,6 Carte de distribution: Diploures



6,1,7 Carte de distribution: Annélides



6,1,8 Carte de distribution: Myriapodes



7,1 Les micrororganismes du sol

L'écologie microbienne du sol est une science multidisciplinaire avec de fortes interconnexions entre la génétique, la biochimie, la biologie moléculaire, la physiologie, la modélisation, la paléobiologie, la science du sol, la parasitologie, l'épidémiologie et bien d'autres, avec des implications importantes sur les cultures, sur la santé publique et sur l'environnement. L'écologie microbienne est généralement considérée comme une science à part de l'écologie classique en raison des spécificités techniques et conceptuelles du monde microbien. La petite taille des microorganismes, la difficulté à définir les espèces bactériennes et la grande diversité, à la fois génétique et métabolique (étant donnée la diversité des ressources alimentaires pouvant être utilisées), particulièrement dans les environnements du sol qu'ils colonisent, ont contribué au développement de concepts spécifiques et d'approches méthodologiques pour déterminer le rôle des microbes dans le fonctionnement de l'écosystème.

L'écologie microbienne est un domaine scientifique dérivant à l'origine de la médecine et de l'agronomie, en raison du besoin d'élucider les relations et les interactions entre les microbes et leurs habitats naturels (sol, eau, sédiments, rhizosphère, intestin animal et humain, et systèmes circulatoires, etc.). L'analyse des avancées historiques et récentes dans ce domaine scientifique a permis de mettre en évidence une évolution progressive, à la fois des méthodologies et des concepts (Fig. 7,1). Dans les années 1960, la plupart des études étaient focalisées sur des cultures monospécifiques qui ne prenaient pas en compte les interactions avec d'autres microorganismes et leurs habitats.

Dans les années 1980, une des principales avancées fut de prendre en considération, pas seulement les organismes seuls mais également la densité, la diversité et l'activité des populations microbiennes isolées des environnements naturels et, dans les années 1990, beaucoup d'études ont été dédiées à ce type d'approche et ont fourni les bases à la compréhension du monde microbien et son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. En parallèle, beaucoup d'efforts ont été alloués au développement de méthodes moléculaires pour faciliter la caractérisation de l'information microbienne contenue dans les acides nucléiques tels que l'ADN extrait à partir d'échantillons de l'environnement. Ces développements ont facilité la caractérisation des variations de la structure des communautés microbiennes et de la diversité, dans des situations multiples et ont permis l'identification de populations, préférentiellement associées à des habitats variés et à des situations environnementales différentes. L'ensemble de ces méthodes de développement a mené à des méthodologies de criblage à haut débit

et de séquençages qui ont rendu possible l'accès au métagénome (ensemble de l'ADN de tous les microorganismes présents dans l'écosystème), et ont fourni la majorité des séquences ADN remplaçant par: accessibles maintenant dans les bases de données telles que GenBank.

Malgré les avancées récentes de la biologie moléculaire qui ont permis le développement d'outils pour estimer la diversité microbienne dans les échantillons environnementaux sans mise en culture, la plupart des études ont plutôt cherché à cataloguer la diversité bactérienne sur des sites particuliers et ont décrit la façon dont les communautés bactériennes étaient affectées par les perturbations environnementales. Par conséquent, les données obtenues à partir de diverses études sont difficiles à comparer et les tendances déduites sont souvent incohérentes, ce qui démontre la faible généralité de beaucoup d'études dans le domaine de l'écologie microbienne.

De la communauté microbienne à la biogéographie

Bien que les microorganismes soient les organismes les plus divers et les plus abondants sur Terre, les avancées concernant la diversification et la distribution de la diversité microbienne à partir des petites échelles comme le micromètre et des échelles millimétriques jusqu'aux plus grandes échelles comme des paysages entiers et même des continents, ont été pauvrement documentées et sont mal comprises. En ce qui concerne la diversification des procaryotes, presque toutes les études se sont concentrées sur les variations dues à des mutations (changement dans le code génétique) et/ou aux transferts horizontaux de gènes (transfert du matériel génétique vers d'autres organismes de la même génération et non vers la progéniture) et la sélection résultant de stress environnementaux et de compétitions pour les ressources. Beaucoup moins d'études ont considéré d'autres mécanismes plus neutres tels que la dérive génétique due à l'isolation physique, par laquelle une communauté microbienne pourrait se diviser en deux communautés génétiquement distinctes en raison des mutations aléatoires se produisant à l'intérieur de chaque communauté. Jusqu'à présent, il y a eu généralement un manque crucial d'intégration de l'échelle spatiale dans les études sur les assemblages de communautés microbiennes.

Les écologues, étudiant les végétaux et les animaux, ont reconnu depuis longtemps qu'étudier les modifications de la diversité à travers le paysage est fondamental pour comprendre les facteurs environnementaux qui définissent à la richesse et à la variabilité de la biodiversité. Cependant, cette vision conceptuelle est

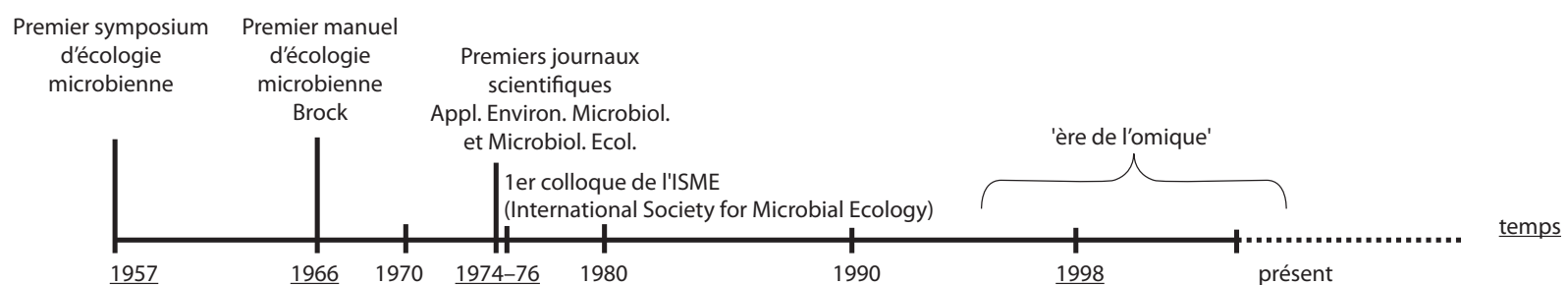
également pertinente pour les microorganismes puisqu'elle offre des aperçus intéressants sur l'influence relative des limitations de la dispersion, de l'hétérogénéité environnementale aussi bien que des changements environnementaux et évolutifs dans la détermination de la structure des communautés écologiques.

Malgré l'affirmation que la répartition spatiale de la diversité microbienne peut avoir d'importantes conséquences au regard de la structure de la communauté végétale et du fonctionnement de l'écosystème, très peu d'études destinées à intégrer une grande échelle spatiale ont été effectuées et les facteurs environnementaux qui affectent la biodiversité restent largement méconnus. De plus, la relation entre le nombre d'espèces et la superficie échantillonnée (relation taxon-superficie) n'a pas été explicitement examinée pour les microorganismes contrairement aux plantes et aux animaux. Les écologues microbiens décrivant la biodiversité à grande échelle spatiale (i.e. la biogéographie microbienne), invoquent souvent une des plus anciennes hypothèses en écologie microbienne : « *Tout est partout mais l'environnement sélectionne* », déduite par Baas Becking en 1934 et élaborée à partir d'un travail initialement publié par Beijerinck en 1913. L'hypothèse « *Tout est partout* » est soutenue par diverses particularités du modèle microbien, c'est-à-dire que les microorganismes :

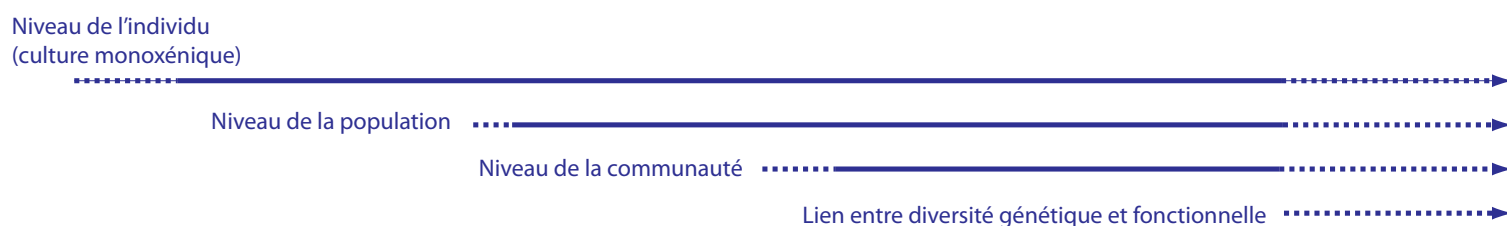
1. sont petits et transportés facilement,
2. ont la capacité de développer des formes physiologiques résistantes qui leur permet de survivre dans des environnements hostiles,
3. ont des tailles de populations extrêmement grandes avec une forte probabilité de dispersion et une faible probabilité d'extinction locale.

On a estimé que $10^{18} - 10^{20}$ microorganismes étaient transportés annuellement par l'atmosphère, entre les continents, ceci supportant l'hypothèse d'une grande dispersion des microbes. Il a également été possible d'isoler des bactéries dans des sites où elles n'étaient pas attendues, telles des bactéries thermophiles dans de l'eau de mer froide. Puisque des bactéries peuvent être trouvées où on ne les attend pas, on peut faire l'hypothèse qu'elles sont présentes en très petit nombre, souvent en dessous des limites de détection et sous des formes dormantes et que l'environnement a sélectionné les populations microbiennes les mieux adaptées et différentes pour prospérer dans un tel site. En développant l'hypothèse, on devrait par conséquent s'attendre à des changements des communautés avec des modifications des conditions environnementales. Si de l'eau de mer froide était collectée et ajoutée à une source chaude, les bactéries préalablement en dormance pourraient devenir dominantes. Ceci a été observé expérimentalement dans une certaine mesure.

Fig. 7,1 : Evolution historique de l'écologie microbienne (d'après Maron *et al.*, 2007)

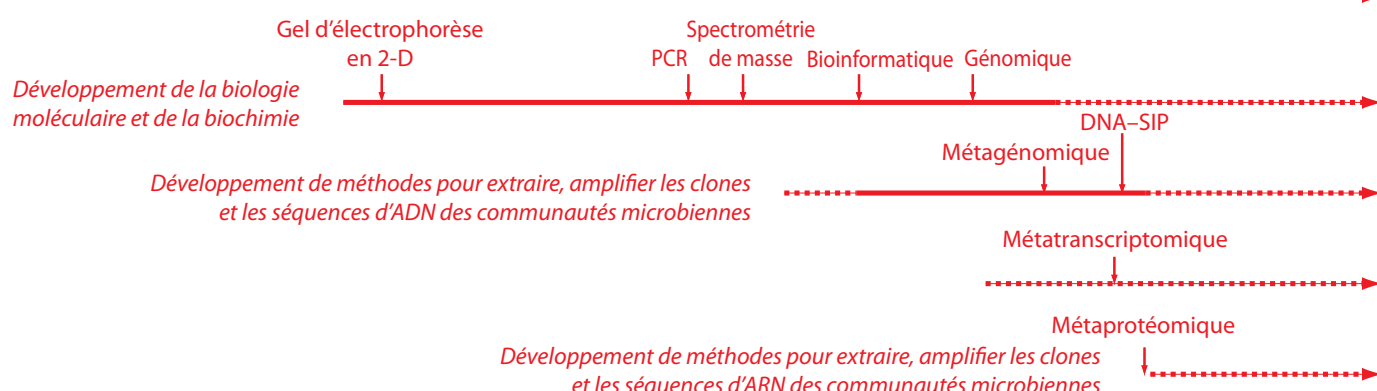


Niveaux d'intégration des études en écologie microbienne :



Développements méthodologiques :

Développement de milieux de culture pour isoler les organismes microbiens



L'hypothèse contraire est que « Tout n'est pas partout », ce qui suggère que les populations géographiques peuvent être isolées en raison du fait que quelques microorganismes ou peut être la majorité d'entre eux ont une dispersion limitée. Par conséquent, il y aurait un éventail limité d'espèces qui pourrait aboutir à une spéciation locale et particulière.

A ce jour, le nombre d'études traitant de la biogéographie de la communauté microbienne du sol reste faible et insuffisant pour répondre aux différentes questions qui surviennent quand on considère la distribution spatiale des microbes :

- Est-ce que les communautés microbiennes ont une structure spatiale de la même nature que celles des macroorganismes ? c'est-à-dire, est-ce qu'elles sont distribuées d'une façon particulière avec des modèles prévisibles, agrégés d'une échelle locale à régionale? En d'autres termes, est ce qu'une relation taxon-surface existe en biogéographie microbienne ?
- Les variations spatiales sont-elles dues aux facteurs environnementaux contemporains ou à une occupation historique des sols ou des événements imprévus ?
- Lequel des facteurs environnementaux (édaphique, climatique, occupation des terres, anthropogénique) contribue le plus à la structure et à la diversité des communautés bactériennes dans les sols quand on considère de grandes échelles géographiques ?

Dans une tentative pour répondre à ces questions, une compilation globale des données d'études traitant de la biogéographie des communautés microbiennes du sol a été analysée et a démontré que :

- malgré une diversité locale élevée, les microorganismes du sol pourraient avoir seulement une diversité régionale modérée
- la diversité bactérienne du sol apparaît être sans lien avec la température du site, la latitude et d'autres variables qui typiquement influencent fortement la diversité des plantes et des animaux, et que la composition de la communauté est largement indépendante de la distance géographique.
- le facteur environnemental influençant le plus la diversité bactérienne apparaît être le pH du sol avec une diversité plus élevée dans les sols neutres et plus faible dans les sols acides.

Les patrons biogéographiques de diversité microbienne ont été définis à l'échelle régionale en France où il a été trouvé que ces patrons étaient plus reliés à des facteurs locaux comme le type de sol et le couvert végétal qu'à des facteurs plus globaux comme les caractéristiques climatiques et géomorphologiques.

Dans l'ensemble, ces études ont démontré les faibles relations taxon-surface pour les microorganismes du sol ce qui montre, par conséquent, que la biogéographie microbienne diffère fondamentalement de la biogéographie des macroorganismes.

Le faible nombre d'études disponibles pourrait s'expliquer par les limitations de nos propres capacités à déterminer l'énorme diversité microbienne dans les écosystèmes naturels aussi bien que la difficulté à détecter les populations mineures en dessous des limites de détection.

Une autre explication est la grande difficulté à constituer et à gérer des stratégies d'échantillonnage adéquates, qui doivent combiner de grandes échelles d'échantillonnage (région, territoire...) avec une représentativité précise des modifications du paysage, ce qui implique le besoin de prélever et analyser un grand nombre d'échantillons (plusieurs milliers). Ce travail n'a pas encore été entrepris à un degré suffisant.

Les champignons

La partie précédente de ce chapitre était principalement focalisée sur l'écologie et la biogéographie des bactéries. Cependant, le monde microbien inclut trois groupes principaux : les bactéries, les champignons et les archées.

Les approches traditionnelles d'étude de l'écologie des champignons du sol sont similaires à celles d'étude des bactéries, dans la mesure où elles sont essentiellement basées sur l'isolement et la croissance des champignons en culture ou sur l'apparence des carpophores (champignons) au-dessus du sol. Cependant, ces deux approches donnent une vue très biaisée des communautés fongiques présentes, car comme pour les bactéries, seulement une très faible proportion des champignons est cultivable et seulement une faible proportion de champignons produit des carpophores. Ceci signifie que les recherches initiales se sont focalisées sur les espèces cultivables ou celles produisant des carpophores alors que bien d'autres ont été négligées.

La chronologie de la progression de notre capacité à examiner la diversité et les fonctions des communautés fongiques est très similaire à celle des bactéries (Fig. 7,1). Cependant, contrairement aux bactéries, la vision traditionnelle des communautés fongiques dominées par quelques espèces communes, le reste des espèces étant rares, n'a que peu changé avec nos capacités à détecter et à caractériser la communauté. Ce qui a



Fig. 7,2 : Un rond de sorcières (cercle des fées) avec des organes de fructification à l'avancée du front mycélien. (KR)

changé est la résolution à laquelle nous pouvons examiner les espèces et estimer la richesse spécifique totale.

Les avancées les plus récentes en analyses moléculaires des communautés fongiques ont montré qu'il pouvait y avoir plus de 1000 espèces dans un gramme de sol forestier. Les champignons ont été traditionnellement classés en fonction de leurs structures reproductives: sexuées ou asexuées. Maintenant, les bases de données ADN, constituées de séquences d'espèces fongiques identifiées morphologiquement, forment la base pour comparer des données de séquences d'ADN fongiques dérivant d'échantillons environnementaux bien qu'un grand nombre d'espèces connues reste à être inclus dans ces bases de données. Le plus grand obstacle à l'amélioration de nos capacités à caractériser les communautés fongiques est le nombre d'espèces fongiques qui reste à décrire; il a été estimé que seulement 5% des espèces ont été décrits jusqu'à présent.

Les champignons du sol pourraient être considérés comme les constituants de plusieurs groupes fonctionnels différents, même si une espèce n'est pas toujours limitée à un seul groupe fonctionnel. Beaucoup d'espèces sont saprophytes, vivant sur des matériaux organiques morts, mais un petit nombre significatif d'entre eux sont des parasites de plantes et d'animaux, à l'origine d'un éventail de maladies à fort impact économique. De plus, beaucoup de champignons du sol sont symbiotiques avec les plantes, soit en formant des mycorhizes impliquées dans l'absorption des nutriments (voir Section 2,4), soit en colonisant les tissus des plantes sans aucun signe visible d'une infection, connu sous le nom d'endophytes racinaires.

Les champignons existent sous deux formes différentes, soit comme organismes unicellulaires appelés levures soit sous forme d'hyphes, grâce auxquels ils se développent pour former des réseaux ramifiés étendus (voir Section III). La taille des champignons peut varier considérablement, les levures unicellulaires ayant généralement un diamètre de 4-5 µm, alors que les hyphes individuels des champignons filamenteux pouvant former des mycélium pouvant s'étendre sur des échelles kilométriques. Par exemple, les cercles des fées, pouvant apparaître sur les pelouses et les prairies en été et en automne, sont de bons exemples des extensions d'individus fongiques, avec les cercles d'herbe plus foncée marquant les limites de l'avancement du front mycélien (Fig. 7,2). Certains peuvent croître à des valeurs supérieures à 1 m par an et peuvent former des structures en anneau de plus de 200 m de large !

L'individu fongique connu le plus grand, qui est un parasite infectant les racines d'arbres forestiers, couvre une superficie de 890 ha et son poids incroyable a été estimé à 80 tonnes. Ces structures étendues suggèrent que les individus de quelques espèces fongiques peuvent vivre des centaines voire des milliers d'années. Les longueurs d'hyphes fongiques dans les sols peuvent être très importantes avec des estimations variant de 100-700 m.g⁻¹ ce qui équivaut à des biomasses de 700-900 kg.ha⁻¹, avec les valeurs plus élevées dans les sols forestiers (voir Section 3, I et III).

Biogéographie des champignons

Depuis de nombreuses années, on croyait que la versatilité écologique des champignons et l'adaptation physique de leurs spores à de grandes dispersions pourraient les rendre peu fiables en tant qu'indicateurs biogéographiques. De plus, comme il fut supposé qu'ils n'y avait pas un grand nombre d'espèces, on pensait que leur distribution correspondait à l'hypothèse que tout est partout mais que l'environnement sélectionne.

Cependant, cette vision est en train d'être contestée avec les marqueurs moléculaires, utilisés pour détecter les patrons géographiques au sein des espèces, à la fois à l'échelle globale et à l'échelle plus locale à l'intérieur des continents. De récents travaux ont montré que des migrations postglaciaires peuvent être détectées chez les champignons. Par exemple, la migration de la truffe du Périgord (*Tuber melanosporum*) du Sud de la France vers le Nord a été documentée à partir de zones refuges qui ont apparemment survécus durant la dernière glaciation. De plus anciens patrons de distribution sont liés à la séparation de l'Eurasie entre l'Amérique du Nord et l'Europe, entraînant la fragmentation de la population et probablement un isolement génétique à l'origine de l'émergence de nouvelles espèces.

Les archées

Le troisième groupe des microorganismes est celui des archées. Ce sont des organismes ressemblant à des bactéries, dans la mesure où ils ne possèdent pas de noyaux cellulaires et sont des organismes unicellulaires microscopiques. Mais, c'est là que les similitudes s'arrêtent. Les archées ont en fait plusieurs voies métaboliques et plusieurs gènes plus proches des eucaryotes que des bactéries, même si elles sont capables d'utiliser une grande variété de sources d'énergie que les eucaryotes, les membranes cellulaires des archées diffèrent considérablement de celles des bactéries ou des eucaryotes, ce qui implique que les archées ont une histoire évolutive indépendante des procaryotes et des eucaryotes. En effet, les types de lipides rencontrés dans les membranes cellulaires des archées ont été retrouvés dans d'anciens sédiments du Groenland qui datent de 3,5 milliards d'année. Cela suggère que la lignée des archées serait la plus ancienne sur Terre.

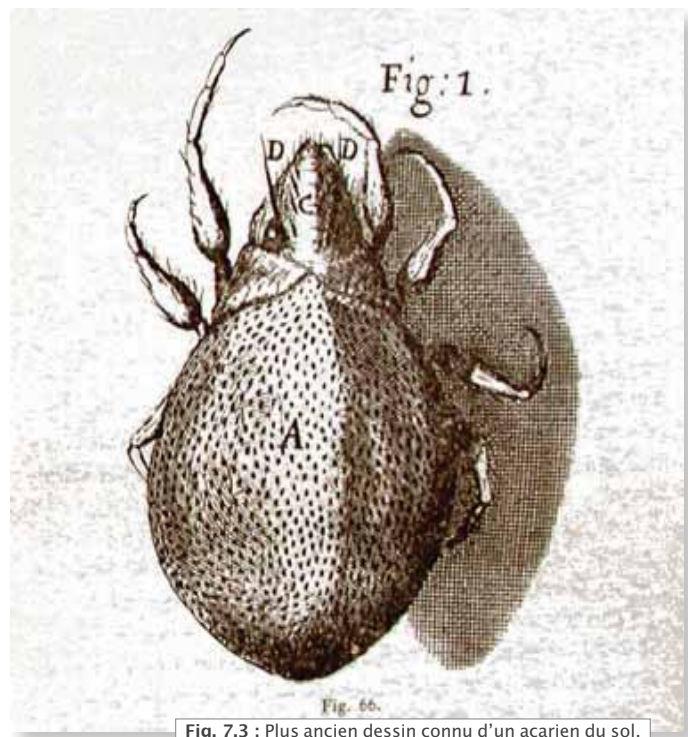
Ces différences sont si fondamentales qu'elles mènent à une révision du système taxonomique habituellement basée sur l'existence de cinq règnes, en une nouvelle approche où la vie est, à la plus faible résolution, divisée en trois domaines : les bactéries, les eucaryotes incluant tous les organismes qui ont un noyau dans leurs cellules, des protozoaires aux plantes, champignons et animaux et les archées.

On pensait au début que les archées étaient des extrémophiles, organismes qui se développent dans des environnements tels que les sources chaudes et les lacs salés. Cependant, grâce aux méthodes moléculaires permettant de maîtriser certains problèmes comme le manque de culturabilité en laboratoire, les archées comme d'autres microbes, ont été retrouvés à peu près partout, y compris dans les sols. On pense maintenant que les archées pourraient constituer jusqu'à 20% de la biomasse vivante totale sur Terre! De plus, comme les recherches sur ces organismes ont été intensifiées durant les dernières années, les archées sont maintenant reconnues comme une partie majeure de la vie sur Terre et jouent un rôle dans les cycles du carbone et de l'azote et dans celui du soufre.

Certaines archées paraissent avoir des variétés d'espèces limitées avec des différences dans la structure des communautés ayant été observées même entre des sources chaudes adjacentes. Ceci fournit quelques indices contre l'hypothèse 'tout est partout' à petite échelle spatiale et temporelle.

7,2 La faune du sol

Les interactions entre les organismes du sol et les facteurs qui les contrôlent sont les principaux objectifs de l'écologie des communautés du sol. L'information sur la diversité réelle des groupes souterrains, appartenant au biote du sol, est maigre comparée à celle des organismes aériens. Le manque de connaissances est compréhensible car les organismes du sol ne sont pas facilement observables, sont difficiles à étudier et manquent d'attraits contrairement à beaucoup d'organismes aériens. Cependant les organismes du sol sont connus depuis le XVII^{ème} siècle (Fig. 7,3).



Les biotes du sol recèlent une grande partie de la biodiversité mondiale et gouvernent des processus qui sont globalement considérés comme des composants importants du cycle de la matière organique, de l'énergie et des nutriments. De plus, ils sont aussi des acteurs clés de plusieurs services écosystémiques de stabilisation et de régulation de l'écosystème comme discuté précédemment (voir Section 4,1). Ce sont aussi des composants clés de la chaîne alimentaire du sol (Fig. 7,4). Des estimations grossières de la biodiversité du sol indiquent qu'il y a plusieurs milliers d'espèces d'invertébrés par site (par exemple entre 1500-1800 espèces d'invertébrés ont été trouvées dans une hêtraie allemande), et des niveaux relativement inconnus de la diversité microbienne et de protozoaires.

Le groupe dominant des organismes du sol, à la fois en nombre et en biomasse, est de loin celui des microorganismes, c'est-à-dire les bactéries et les champignons. Les estimations du nombre d'espèces microbiennes (génotypes) dans le sol varient de 10⁴ à 10⁵ par gramme de sol. En plus de ces organismes, les écosystèmes du sol contiennent généralement une grande variété d'animaux comme des nématodes, des microarthropodes tels que des acariens, des collemboles, des enchytréides et des vers de terre. De plus, un grand nombre d'espèces de la macrofaune (principalement les arthropodes tels que les coccinelles, les araignées, les diplopodes et les chilopodes, ainsi que les escargots) vivent dans les horizons supérieurs du sol, la surface du sol et la litière. En général, les invertébrés du sol sont classés selon leur taille en trois classes que sont la microfaune, la mésofaune et la macrofaune.

Malgré plusieurs décennies d'études de la biologie du sol, il est encore très difficile de fournir des valeurs moyennes de la biomasse et l'abondance des invertébrés du sol. Ceci est en partie dû à leur grande variabilité spatio-temporelle, ainsi qu'aux différences entre les méthodes d'échantillonnage utilisées. De plus, la plupart des travaux a été effectuée dans les sols forestiers des régions tempérées, tandis que d'autres écorégions comme les tropiques ou d'autres occupations du sol comme l'agriculture, ont été largement négligées. Ceci est particulièrement vrai pour les sites cultivés.

Le tableau 7,1 présente l'éventail de l'abondance de plusieurs groupes d'organismes dans des sites forestiers. Les nombres maximaux sont basés sur les conditions optimales (ex. le nombre le plus élevé d'enchytréides fut trouvé dans un sol des landes acides où presque aucun invertébré n'est normalement trouvé). Dans les sols agricoles, caractérisés par plusieurs facteurs nuisibles pour les invertébrés du sol (ex. le labour, les fertilisants, le tassement, pesticides), ces valeurs sont plus faibles (Tableau 7,1). En Europe Centrale, une population « moyenne » de vers de terre est caractérisée par une densité de 80 individus par m², une biomasse de 5 g de poids sec par m² et en moyenne 4 espèces par m². Ces chiffres devraient également être similaires pour le sol de votre jardin!

La faune du sol est très variée et la majorité d'entre elle a également une grande capacité d'adaptation en termes de stratégies d'alimentation, allant des herbivores aux carnivores en passant par les omnivores. En fonction de la disponibilité des ressources alimentaires, la faune du sol est capable de modifier plus ou moins sa stratégie alimentaire avec notamment, beaucoup d'espèces de carnivores capables de se nourrir de matière organique morte lorsque la disponibilité de la ressource est faible.

Les interactions au sein de la faune du sol sont nombreuses, complexes et variées. Tout comme la relation prédateur / proie et dans certains cas le parasitisme, le commensalisme se produit également. Un exemple est la méthode de dispersion de plusieurs espèces de pseudoscorpions, qui sont comme des scorpions auxquels il manque la longue queue et l'aiguillon. Il a été noté que certaines espèces de pseudoscorpions se dispersent elles-mêmes en se dissimulant sous les ailes de grands scarabées. A travers ce type d'interaction, dont un type d'organismes bénéficie sans que l'autre ne soit blessé, ni n'en tire un bénéfice, commensalisme, les pseudoscorpions peuvent être dispersés sur une grande superficie tout en étant protégés des prédateurs. Le scarabée, malgré le fait d'avoir porté un petit poids supplémentaire pendant son vol, n'est pas affecté.

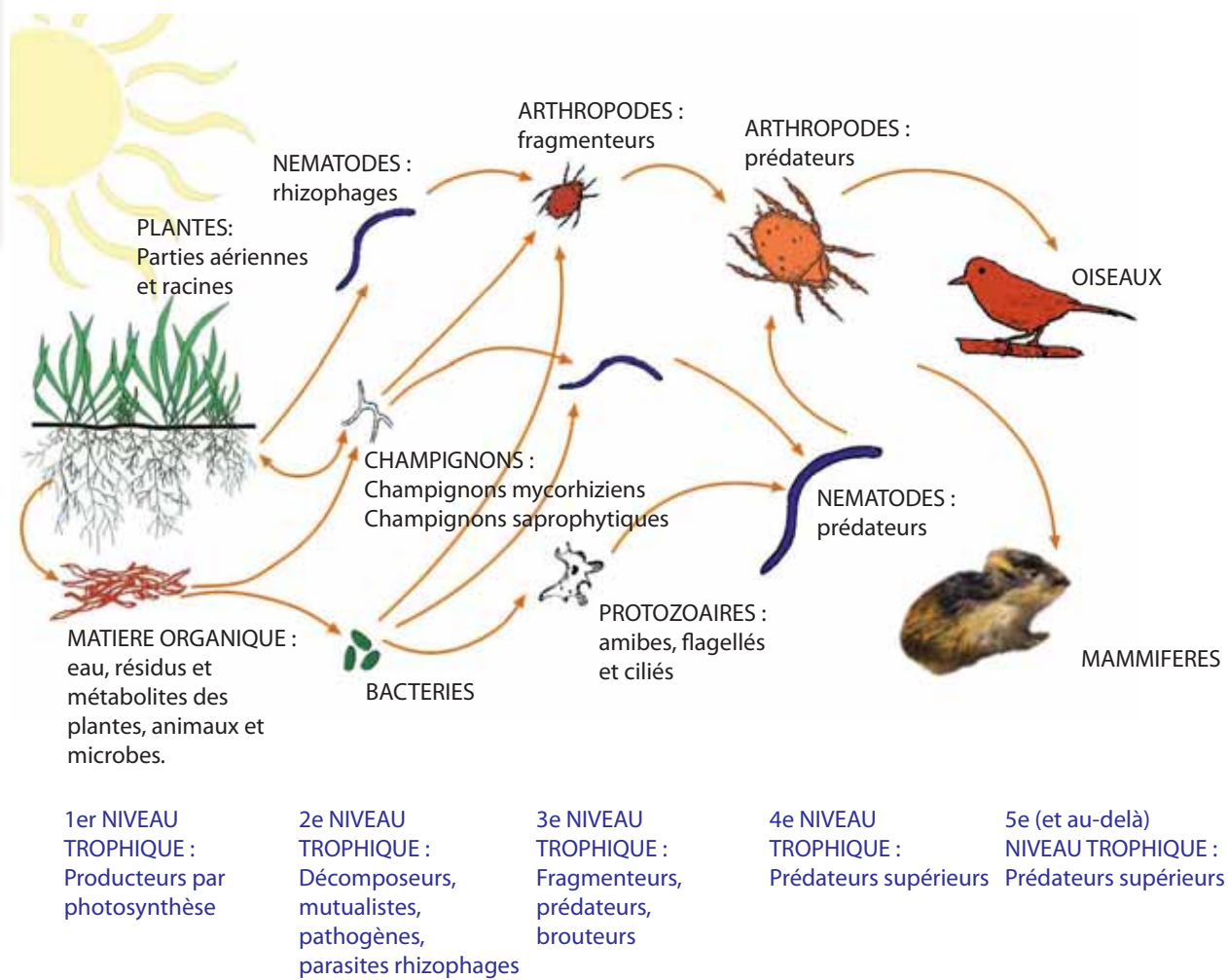


Fig. 7,4 : Représentation schématique d'une chaîne trophique du sol.

Tableau 7,1 : Abondance des groupes d'invertébrés les plus importants en régions tempérées (principalement en forêt) ; valeurs moyennes et maximales

Classe de taille	Groupe d'organismes	Moyenne individus/m ²	Maximum individus/m ²
Microfauna	Flagellata	100 000 000	10 000 000 000
	Nematoda	1 000 000	100 000 000
Mésofaune	Acari	70	400
	Collembola	50	500
	Enchytraeidae	30	300
Macrofaune	Lumbricidae	100	500
	Gastropoda	50	1000
	Isopoda	30	200
	Diplopoda	100	500
	Scarabées (larves)	100	600
	Diptera (larve)	100	1000

Tableau 7,2 : Abondance d'une sélection de groupes d'organismes du sol dans les sols méditerranéens.

* nombre en kg de MS (Matière Sèche) de sol; ** familles, pas d'espèce; ≈ valeurs déduites des sites de prairies

Groupe d'organisme	Abondance (ind/m ²)	Biomasse (mg MS/m ²)	Nombre d'espèces
Nématode*	3 000 - 13 000	≈ 440	17 - 20**
Acarien	<1 000 - 5000	≈ 120	3 - 10
Collembole	1 500 - 33 000	≈ 120	17 - 38
Enchytréide	2 000 - 30 000	110 - 640	3 - 22
Lombic	0 - 200	100 - 12 100	1 - 7

La composition de la communauté des organismes du sol d'une forêt de chênes méditerranéenne typique (Portugal – Fig. 7,5) est décrite ci-dessous (Fig. 7,6). En Méditerranée, les sols sont souvent habités par des macroarthropodes tels que les coléoptères, les araignées et les fourmis. Les collembolés sont également à la fois divers et abondants, avec une communauté dominée par les espèces eu-édaphiques et héli-édaphiques (les espèces de la litière sont moins abondantes) (Fig. 7,7).

Dans l'encadré en bas de page, deux communautés typiques sont décrites.

A gauche de l'encadré, la communauté des organismes du sol d'une forêt de conifères en Scandinavie implantée sur un sol acide (profil d'un mor) : Ces sites sont caractérisés par une absence presque totale de vers de terre et de macroarthropodes tandis que les enchytréides, les collembolés et les acariens peuvent atteindre des densités très importantes.

A droite de l'encadré, une communauté d'organismes du sol d'une forêt de hêtres en Europe centrale (profil d'un mull) : Sur de tels sites, les vers de terre sont largement dominants, mais d'autres organismes de la macrofaune comme les escargots ou les diplopodes sont aussi courants. Les groupes de la mésofaune sont divers mais moins abondants que dans les sols acides.



Fig. 7,5 : Forêt portugaise typique de chênes-lièges. (JPS)

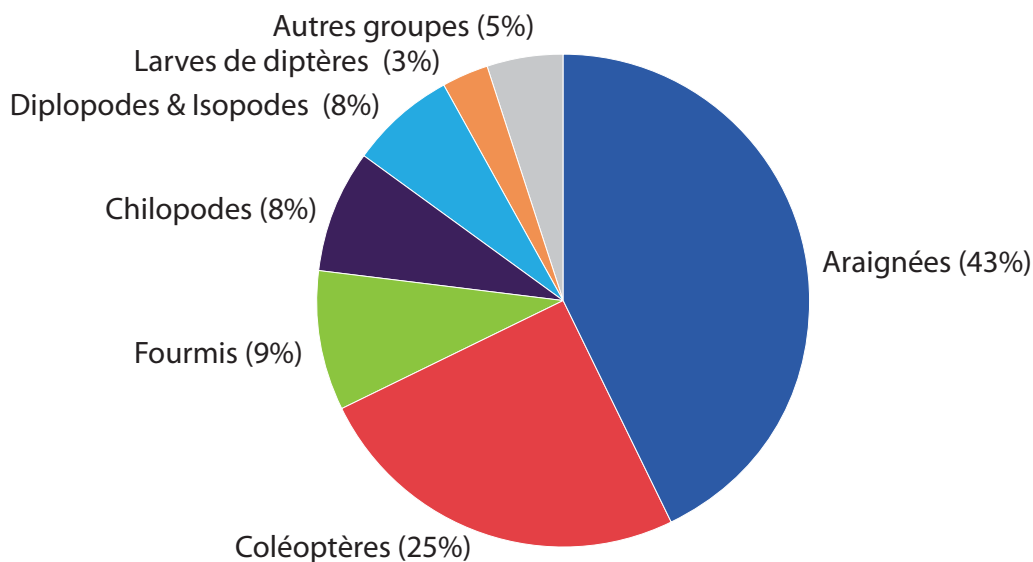


Fig. 7,6 : Pourcentage de richesse spécifique des macroarthropodes du sol dans une aire de forêt de chênes-lièges dans le sud du Portugal (échantillon pris selon la méthode ISO). (JPS)

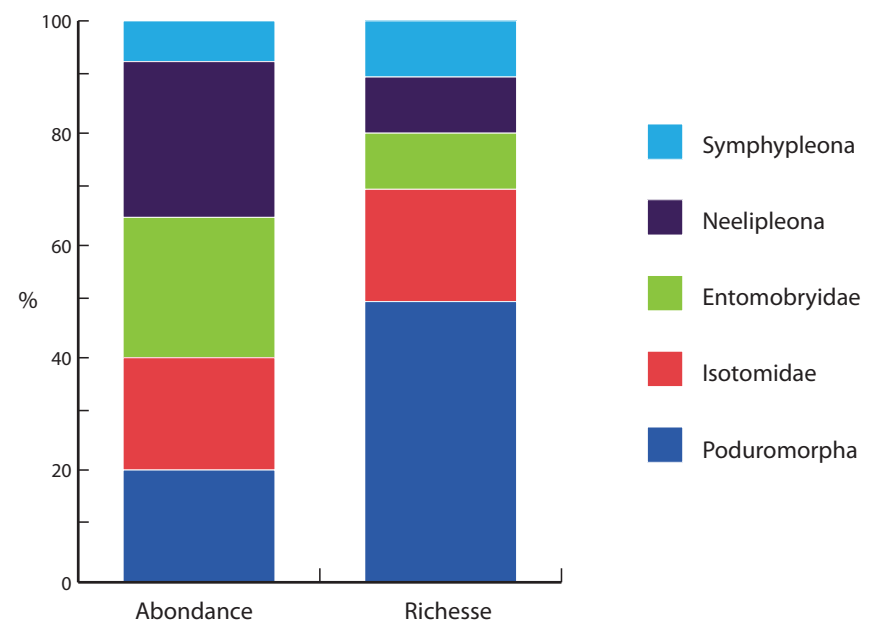


Fig. 7,7 : Profil d'une communauté de collembolés en termes d'abondance et de richesse spécifique dans une aire de forêt de chênes-lièges dans le sud du Portugal (échantillon pris avec un carottier stratifié selon la méthode ISO). (JPS)

La faune du mor et du mull

En Europe centrale et du Nord, les communautés d'organismes du sol diffèrent considérablement le long d'un gradient de types d'humus, de pH et d'autres caractéristiques du sol (voir schéma ci-dessous). Les extrêmes sont les sites 'mor' (partie gauche du schéma, Fig. 7,8), se rencontrant souvent dans les forêts de

conifères ou dans les landes, caractérisées par des sols acides et une litière épaisse et bien stratifiée. La macrofaune est normalement absente de ces types de sites mais les collembolés, les acariens et les enchytréides peuvent être extrêmement abondants. A l'inverse, dans les sites 'mull' (partie droite du schéma, Fig. 7,9),

la matière organique n'est pas concentrée à la surface du sol mais est incorporée dans le sol en raison de l'activité de vers de terre et d'autres organismes de la macrofaune. Ici, le sol n'est pas acide et la litière forme seulement un horizon relativement fin. (L'humus est décrit plus en détail dans la Section 2,3)



Fig. 7,8 : Profil mor typique: décomposition lente de la matière organique, d'où l'accumulation de couches épaisses de matière organique. (JFP)

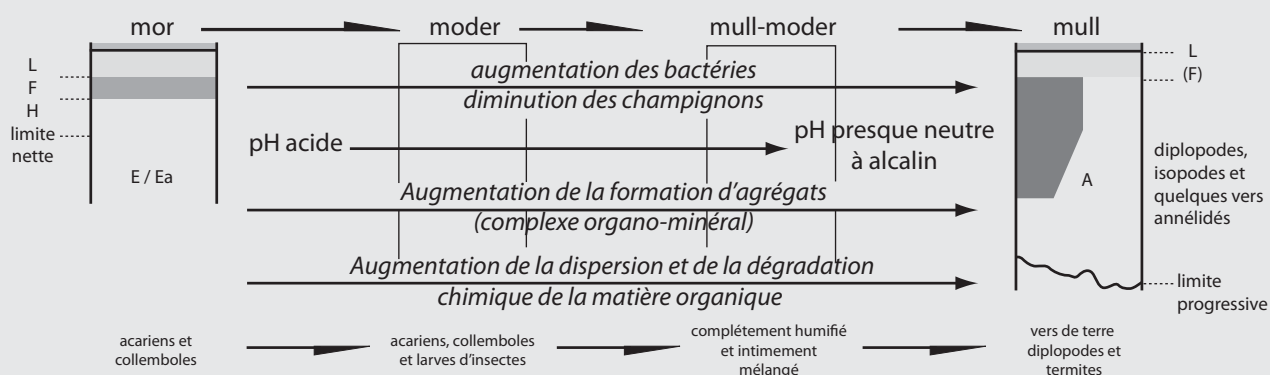


Fig. 7,9 : Profil mull typique: activité biologique importante, d'où une décomposition rapide de la matière organique; les couches de litière est absentes. (JR)

7.3 Les stratégies de vie de la faune du sol

Le degré d'interactions entre les organismes du sol et le sol lui-même peut être extrêmement variable en fonction des taxons et dépend de la partie du cycle de vie qui se déroule dans le sol. En combinant les adaptations morphologiques et les fonctions écologiques des organismes, il est possible de classer la faune du sol en quatre grands groupes : les géophiles temporairement inactifs, les géophiles temporairement actifs, les géophiles périodiques et les géobiontes (Fig. 7,10). Il faut noter que ces groupes n'ont aucune signification taxonomique mais sont utiles quand on étudie les stratégies de vie des invertébrés du sol.

Les géophiles temporairement inactifs sont des organismes qui vivent dans le sol seulement au cours de quelques étapes de leur cycle de vie comme pour passer l'hiver ou pour se métamorphoser, quand la protection contre les instabilités climatiques est la plus nécessaire. En raison de leur relative inactivité, les organismes appartenant à ce groupe ont une faible influence sur les fonctions écologiques du sol, bien qu'ils puissent être importants en tant que proies pour les autres organismes.

Les géophiles temporairement actifs vivent dans le sol de façon stable pendant une grande partie de leur vie (c'est-à-dire pour une ou plusieurs phases de développement et sortent du sol à l'âge adulte). La plupart de ces organismes sont des insectes tels que les cicadelles, les névroptères, les diptères, les coléoptères et les lépidoptères. Les organismes ayant un stade pupal dans leur cycle de vie, jouent un rôle mineur dans le sol pendant cette phase, alors que le stade larvaire est beaucoup plus important pour l'écologie du sol, plus particulièrement quand la densité de la population est élevée. Beaucoup de larves peuvent être à la fois détritivores et prédatrices.

Les géophiles périodiques passent une partie de leur cycle de vie dans le sol, généralement en tant que larves, mais tout au long de leur vie, ils reviennent occasionnellement dans le sol pour pratiquer leurs multiples activités telles que la chasse, pour déposer leurs œufs ou pour échapper à des dangers. Plusieurs groupes de coléoptères (ex. carabidae, scarabaeidae, cicindelidae) passent leur stade larvaire dans la litière ou dans les horizons supérieurs du sol minéral et, une fois adultes, utilisent le sol en tant que ressource alimentaire, refuge et pour d'autres buts.

Les géobiontes sont des organismes qui sont très bien adaptés à la vie dans le sol et ne peuvent pas quitter cet environnement, même temporairement. Ils ont des caractéristiques qui ne permettent pas de survivre à l'extérieur du sol en raison du manque de protection contre la dessiccation et les fluctuations de températures et de l'absence des organes sensoriels nécessaires pour survivre au-dessus du sol afin de trouver de la nourriture et d'éviter les prédateurs. Plusieurs espèces de myriapodes, d'isopodes, d'acariens, de mollusques et la majorité des collembolés, diploures et protozoaires appartiennent à ce groupe.

Ces différents types de relations entre les organismes du sol et le milieu sol déterminent différents niveaux de vulnérabilité parmi les divers groupes en fonction des conséquences de tous les impacts possibles sur le sol. Par exemple, si une contamination du sol se produisait, l'impact serait plus élevé sur les géobiontes (parce qu'ils ne peuvent pas quitter le sol et doivent passer toute leur vie dedans) et serait plus faible sur les géophiles temporairement inactifs. Ces principes ont été appliqués à l'utilisation de la mésofaune du sol en tant qu'indicateur de la qualité biologique du sol comme c'est le cas pour l'indice IBQS, développé par l'université de Parme, Italie.

Les relations entre le sol et les vertébrés:



Bien que quelques vertébrés passent une partie de leur temps dans le sol, leur importance dans la chaîne alimentaire des écosystèmes du sol est souvent ignorée ou considérée comme mineure. Certains vertébrés ont un impact prononcé sur les écosystèmes du sol.

Plusieurs vertébrés créent des tanières ou des nids près de la surface et ont souvent peu ou pas d'impact sur les communautés du sol. Dans cette catégorie, sont inclus les oiseaux, les rongeurs, les lézards, les grenouilles, les crapauds et les mammifères comme les renards et les blaireaux. Dans la plupart des cas, de telles tanières ou de telles chambres deviennent des mini-écosystèmes pour les animaux non-fouisseurs comme les coccinelles et les grenouilles. Le développement des débris organiques dans les tanières permet de promouvoir la croissance des champignons, qui, à leur tour, sont mangés par les insectes et les acariens et deviennent des proies pour les vertébrés. Cependant, l'effet global des tanières sur les communautés du sol est probablement faible.

Les vertébrés qui créent leurs terriers dans le sol ont probablement un impact considérable sur les communautés du sol. Les rongeurs fouisseurs, les taupes et les chiens de prairie amènent du sol, depuis la profondeur vers la surface, où il se décompose et s'incorpore à la matière organique et est emporté par l'eau et le vent. Le mélange de matériaux profonds et de surface pourrait également avoir des effets significatifs sur la texture et la composition des horizons de surface du sol. Les vertébrés peuvent également influencer le sol par l'ajout de matière organique supplémentaire. Les fèces, l'urine et les restes d'animaux sont une source riche en éléments chimiques du sol.

Cependant, les associations de mammifères ne sont pas toutes bénéfiques pour le sol. Les perturbations causées par les animaux fouisseurs, peuvent augmenter l'érosion, empêcher la revégétalisation naturelle et diminuer les nombres des autres espèces du sol. Le bétail peut causer un tassement menant à une hydromorphie, une augmentation du ruissellement de surface et au final de l'érosion.

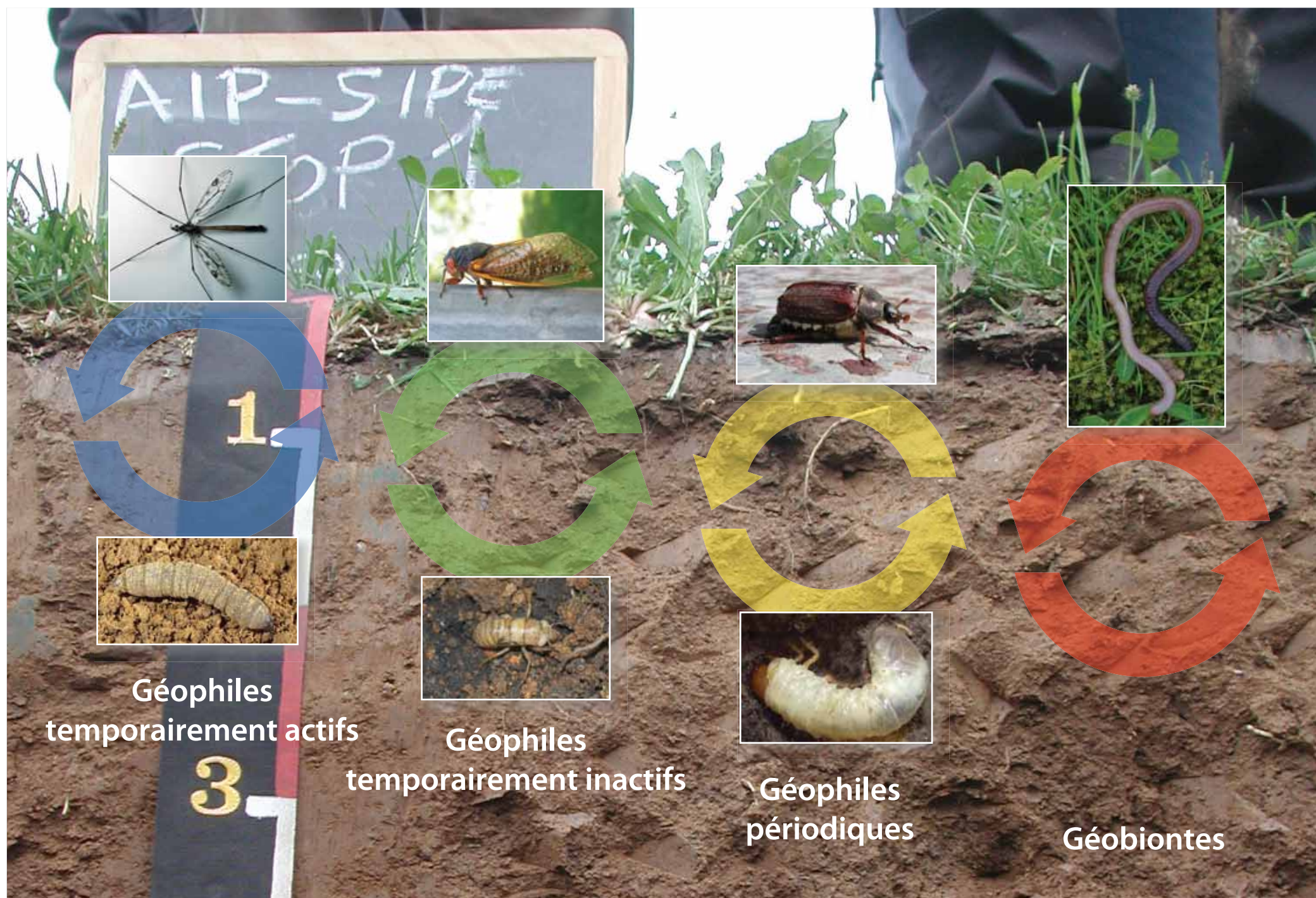


Fig. 7,10 : Les quatre principaux groupements constitués par des organismes invertébrés du sol en fonction de leurs stratégies de survie et leur degré de proximité avec le sol. L'image contient des exemples d'organismes de chaque groupe, montrant des états de larvaires et adultes pour chaque organisme auquel ces stades s'appliquent. On utilise parfois une autre terminologie avec les organismes du sol temporaires, transitoires et permanents. La signification est synonyme avec ceux listés ci-dessus. (A, D, LW et GP)

7,4 La diversité des microarthropodes du sol et les phénomènes de convergence évolutive

Pour la biologie évolutive, un phénomène de convergence est défini comme étant « une évolution indépendante de phénotypes similaires par des espèces généalogiquement distantes ». Les relations entre évolution et écologie en ce qui concerne les phénomènes de convergence restent un point scientifique relativement peu exploré. Traditionnellement, les phénomènes de convergence sont expliqués par la doctrine de l'adaptation. En d'autres termes, l'évolution des phénotypes convergents pour des espèces sans aucun lien est déterminée par la tendance à avoir des solutions morphologiques similaires dans des conditions environnementales similaires (Fig. 7,11).



Fig. 7,11 : Scorpion (gauche) et pseudoscorpion (droite) montrent des chélates similaires sur les pedipalpes. (CM)

Des différences de morphologie semblent être le produit d'une coévolution des organismes à l'intérieur de leurs environnements respectifs, combinée avec les processus qui ont liés ces animaux avec les autres composants de l'écosystème depuis plus de 600 millions d'années.

Parmi les divers groupes qui ont colonisés le sol, les microarthropodes sont les organismes qui s'avèrent être de plus en plus importants dans la compréhension des fonctions des sols de nombreux écosystèmes terrestres. Il y a de nombreux groupes extrêmement vieux de microarthropodes dans le sol, tels que les collemboles et les acariens, datant de la période du Dévonien (plus de 350 millions d'années). Concernant l'origine des microarthropodes dans les sols, il est possible de formuler deux groupes d'hypothèses:

1. Le premier groupe a pour origine des habitats épigés (au-dessus du sol) et s'est adapté au sol seulement par la suite. Sont inclus dans ce groupe par exemple : les coléoptères (coccinelles), les chilopodes (centipèdes), les diplopodes (mille-pattes) et les diptères (mouches).
2. Le second groupe a pour origine directe le sol. Ce groupe contient des organismes tels que les protozoaires (Fig. 7,12), les diploures (Fig. 7,13), les symphyles (Fig. 7,14), les pauropodes (Fig. 7,15) et les palpigrades (Fig. 7,16) qui n'ont pas de formes dans les habitats épigés ou aquatiques (quelques exceptions sont trouvées dans les grottes où les conditions environnementales sont très similaires à celles des sols).

Au cours de cette longue période d'adaptation à la vie sous terre, les corps des microarthropodes eu-édaphiques se sont adaptés et présentent des caractéristiques qui leur permettent de survivre à l'intérieur de l'habitat sol. Pendant ce processus d'adaptation, des niveaux de convergence impressionnants se sont produits avec de nombreuses caractéristiques d'adaptation morphologiques facilement explicables et compréhensibles. Par exemple, la réduction du système visuel, la perte de la pigmentation ou de la coloration cryptale (camouflage), la réduction des

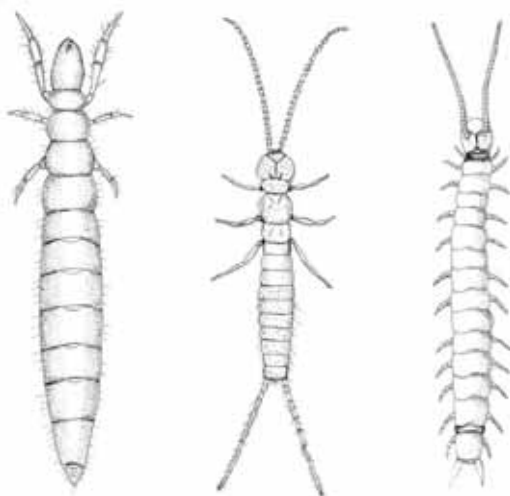


Fig. 7,12 : Protozoaires. (CM) Fig. 7,13 : Diploures. (CM) Fig. 7,14 : Symphyles. (CM)



Fig. 7,15 : Pauropodes. (CM)

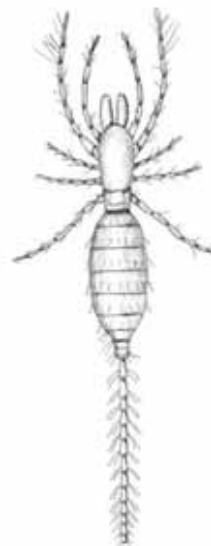


Fig. 7,16 : Palpigrades. (CM)

appendices et l'acquisition de structures spéciales, essentielles à la vie sous terre. Quelques unes de ces caractéristiques comme la réduction de la longueur du corps (miniaturisation), la perte des appendices (bras, antennes, etc.) et la perte de la fonctionnalité des yeux, qui dans certains cas, mène à la disparition complète des yeux, sont des conséquences directes des processus de dégénérescence de structures importantes dans les habitats aériens mais inutiles dans le sol. Inversement, les microarthropodes du sol ont développé des caractéristiques qui leurs permettent de vivre dans des conditions particulières, présentes dans le sol telles que les chimio et hydrorécepteurs, qui sont souvent distribués non seulement dans la région orale, comme pour beaucoup d'organismes aériens, mais aussi sur d'autres structures du corps.

Le confinement de ces groupes dans les sols, c'est-à-dire l'incapacité de ces groupes à les quitter, est dû à la stabilité relative de ces habitats. En effet, divers facteurs tels que l'eau, la température et la matière organique varient seulement légèrement à court et moyen termes par rapport aux grandes variations des environnements aériens. De plus, il n'y a manifestement aucune lumière dans le sol au-delà de quelques millimètres de profondeur. Du fait de la combinaison de tous ces facteurs, les microarthropodes eu-édaphiques sont sensibles et incapables de survivre à des variations brutales des facteurs environnementaux. Ils sont particulièrement sensibles à la dégradation du sol et aux perturbations causées, par exemple, par les cultures et le piétinement.

Les collemboles représentent un des groupes de microarthropodes du sol, qui du fait du nombre d'espèces et le d'individus, sont généralement présents dans les sols. Ils ont certaines caractéristiques qui font que leur groupe taxonomique est très intéressant et utile pour étudier le phénomène de convergence de l'évolution du sol (voir l'encadré ci-dessous ; Fig. 7,17). De plus, ils sont très utiles comme indicateurs de la qualité du sol comme leur biodiversité et leur densité sont influencées par de nombreux facteurs du sol (en particulier la matière organique et le contenu en eau mais également par d'autres facteurs comme la contamination).

Quel âge ont les acariens? ▶

Bien plus vieux que les dinosaures ! Les fossiles des acariens du sol ont été découverts dans des roches qui ont environ 400 millions d'années. Pendant cette période, le premier poisson développait des bras et commençait à marcher sur la terre et les premières spermatophytes sont apparues. Les premiers dinosaures ne sont apparus que 100 millions d'années plus tard.

Fig. 7,17 : Différents niveaux d'adaptation au sol chez cinq espèces de Collembole



Lepidocyrtus paradoxus:
Forme épigée vivant en surface. A des appendices bien développés, des soies (structures capillaires) bien développées et un couvert de protection avec un gradient de couleur ainsi qu'un appareil de vision bien développé. (CM)



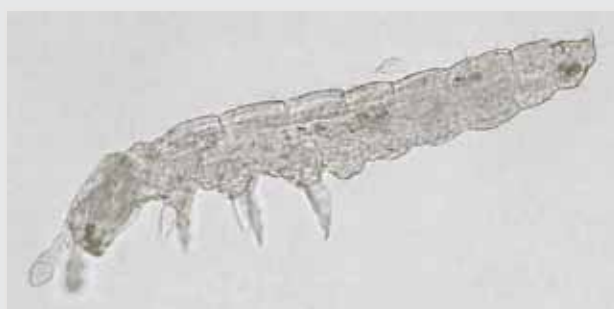
Isotoma violacea:
Forme hémiedaphique. A toujours un appareil visuel développé et une cuticule avec pigmentation mais pas d'appendices allongés. (CM)



Ceratophysella denticulata:
Forme hémiedaphique. A un nombre réduit d'ommatidies (unités sensibles à la lumière au niveau des yeux), des appendices peu développés, courtes furcules (l'organe 'sauter' des collemboles), présence de pigmentation. (CM)



Mesaphorura krausbaueri:
Forme clairement eu-édaphique, pas de pigmentation, pas de furcules, courts appendices, présence de structures typiques comme des pseudo-yeux, structures sensorielles apomorphique. (CM)



Folsomia candida:
Forme eu-édaphique sans pigmentation, présence de furcules mais réduit. (CM)

8,1 Comment mesure-t-on la diversité microbienne du sol?

Les organismes vivant dans le sol ne sont pas seulement les plantes avec lesquelles tout le monde est familier, mais également des animaux qui utilisent le sol comme habitat et source de nourriture (ex. blaireaux, taupes, divers petits herbivores), des plantes non ligneuses (mousses), des invertébrés comme les coléoptères, les araignées, les acariens et les vers et aussi des formes de vies microscopiques « cachées » comme les champignons, les bactéries et les protozoaires. Il y a donc une communauté d'organismes dans le sol qui varie d'un sol à un autre.

Comment mesure-t-on la vaste diversité des microorganismes dans le sol ? Les estimations actuelles suggèrent que dix fois plus de cellules vivent dans le sol que dans l'océan, et qu'une poignée de terre d'une prairie contient plus de microbes qu'il y a d'hommes sur Terre. En plus de constituer une réserve valant des centaines de milliards d'Euros pour les industriels, les microbes jouent un rôle vital dans le fonctionnement et la durabilité des cycles biogéochimiques (Voir chapitre 4,1). Les organismes qui constituent la biodiversité du sol cohabitent en interagissant de manière variée: en se nourrissant les uns des autres, en s'engageant dans une guerre biochimique, en partageant des nutriments et en modifiant les sources de nutriments et d'énergie et l'espace dans lequel ils vivent à l'avantage des uns et des autres. Comprendre la structure et la diversité de la communauté microbienne, ainsi que ses fonctions écologiques, est essentiel pour comprendre les stratégies de vie, l'évolution et le fonctionnement du sol et donc pour comprendre la durabilité de la vie sur Terre. Mesurer la biodiversité et la composition de cette communauté est un vrai défi et une frontière scientifique actuelle.

Il existe différents moyens pour observer la biodiversité du sol. Pour les plantes supérieures, les animaux et la plupart des invertébrés, l'identification taxonomique est simple et presque complète. Ces organismes peuvent être décrits et comptés à l'œil nu. Cette approche taxonomique conventionnelle est cependant loin de permettre une identification des microorganismes du sol, par conséquent des approches différentes sont utilisées pour décrire et quantifier cette diversité d'un point de vue fonctionnel et génétique.

Pour la majorité de ces organismes, nous avons une compréhension très incomplète de la biodiversité et en proposons seulement une estimation. Cela concerne essentiellement les formes de vies microscopiques. Alors qu'ils peuvent être observés au microscope et que certains peuvent être reconnus, décrits et comptés, notamment grâce à leur ornementation (Fig. 8,1), la plupart, comme les bactéries, sont morphologiquement difficiles à discriminer de cette façon.

Certains microbes peuvent être cultivés en laboratoire, isolés sur des supports de croissance spécifiques et identifiés d'après des caractéristiques de la colonie (Fig. 8,2). Cependant, grâce aux observations au microscope et aux nouvelles techniques d'empreinte de l'ADN, il est maintenant reconnu que les organismes qui sont capables de croître dans des conditions artificielles de laboratoire ne représentent qu'un faible pourcentage du nombre total d'organismes. En effet, le nombre d'espèces peut être estimé grâce à des méthodes d'extraction d'ADN réalisée directement sur le sol, en analysant la complexité de l'ADN de l'ensemble de la communauté.

Des techniques biochimiques permettent d'extraire les composants cellulaires afin de caractériser les différents groupes et de les classifier. Les composés biochimiques produits par les organismes peuvent être extraits du sol et analysés par des procédés chimiques classiques afin d'obtenir des marqueurs ou des signatures biochimiques. Par exemple, la signature des lipides (Fig. 8,3) qui varie dans les parois cellulaires des différents groupes microbiens, est une méthode utilisée couramment. Elle permet de déterminer de façon quantitative les proportions relatives de champignons, bactéries et différents phylums au sein des bactéries. Cela élimine le problème de détection partielle de la population comme avec la méthode de mise en culture au laboratoire.

Il est également possible d'utiliser des attributs fonctionnels de la communauté pour étudier les différences de fonctionnement des communautés, par exemple la façon dont les substrats peuvent être transformés par des enzymes ou métabolisés et réduits en dioxyde de carbone. Souvent, les attributs métaboliques sont mesurés en utilisant des indicateurs colorimétriques pour les différentes réactions (Fig. 8,4). Les organismes du sol produisent toute une variété d'enzymes, dont certaines sont conservées au sein de la cellule et d'autres excrétées dans le milieu extérieur. Les enzymes sont un exemple parmi les nombreuses protéines produites par la biodiversité du sol. Il est possible de les analyser en extrayant la protéine directement puis en utilisant un protocole appelé « gel d'électrophorèse » qui les sépare les unes des autres et permet leur détection. Les protéines peuvent être analysées de façon plus détaillée pour déterminer leur structure et leur composition. Leur fonction peut ainsi être identifiée. Cette approche protéomique commence à être appliquée aux sols même si elle constitue un réel défi en raison du grand nombre de substances qui inhibent ou interfèrent avec l'extraction des protéines.

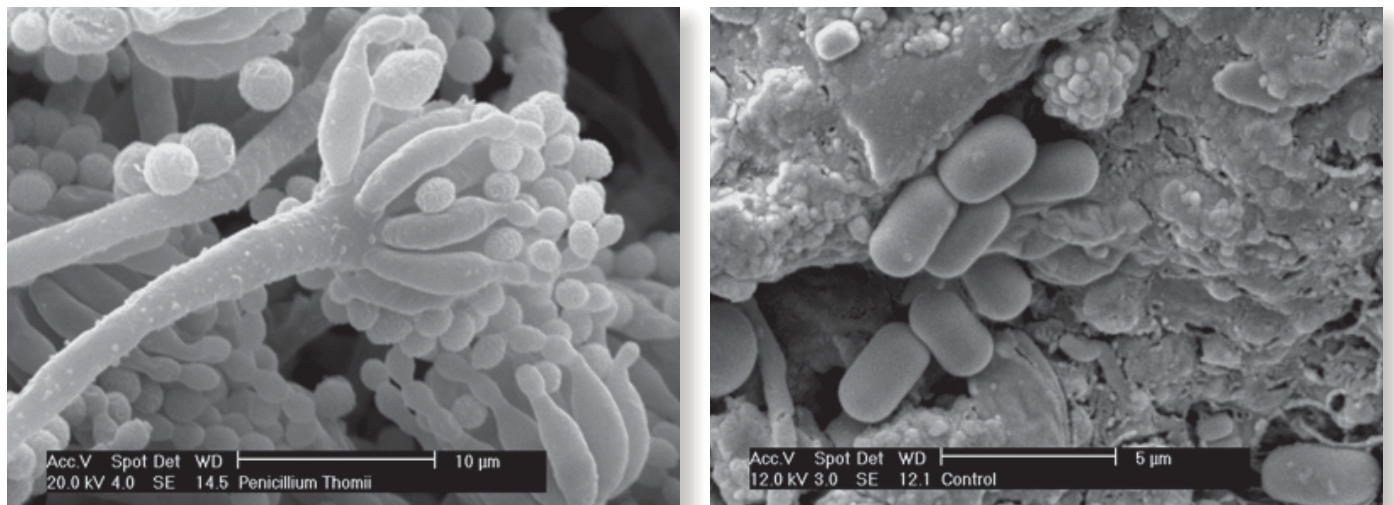


Fig. 8,1 : Dans certains cas, des différences morphologiques distinguent deux espèces comme illustré ci-dessus avec des structures de spore de champignon à gauche, mais la plupart des bactéries ont une morphologie identique comme illustré à droite. (PDI)



Fig. 8,2 : Cultures bactériennes isolées du sol et élevées sur un milieu synthétique. Chaque point représente une colonie de microorganismes qui s'est développée à partir d'une cellule unique. (PDI)

Les estimations de l'étendue de la diversité des microorganismes dans le sol sont révisées de façon permanente et varient entre des milliers et des millions d'espèces par gramme de sol. En raison de cette biodiversité importante il n'est pas surprenant que de nombreux scientifiques voient le sol comme la zone primordiale de recherche de nouvelles traces de vies, d'enzymes, de composés bioactifs et de gènes. Le sol est donc un système avec de réelles opportunités pour faire des découvertes si nous parvenons à décrire et à comprendre entièrement sa biodiversité.

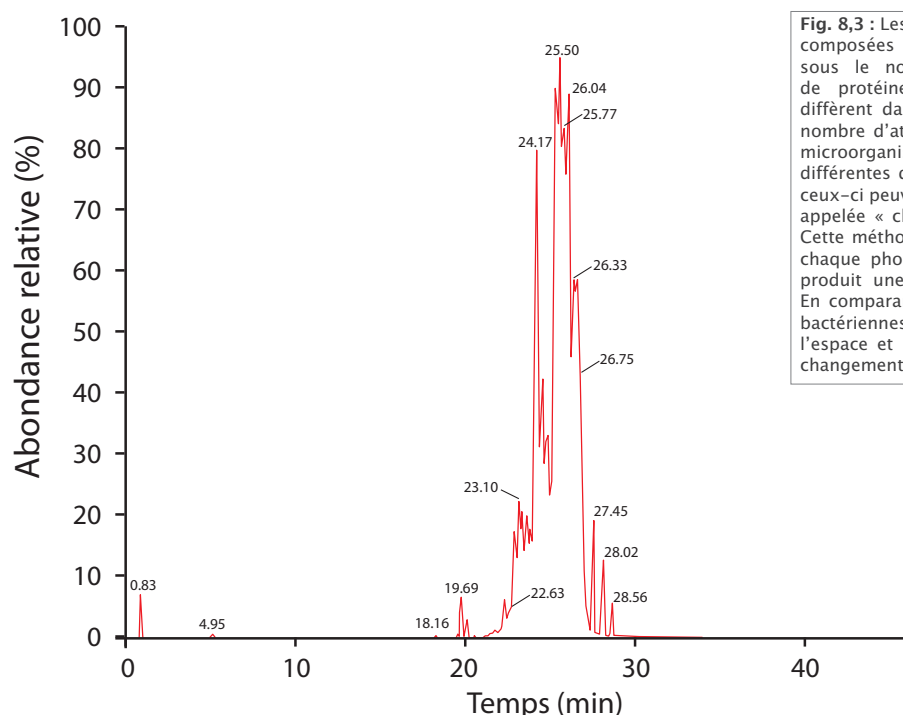
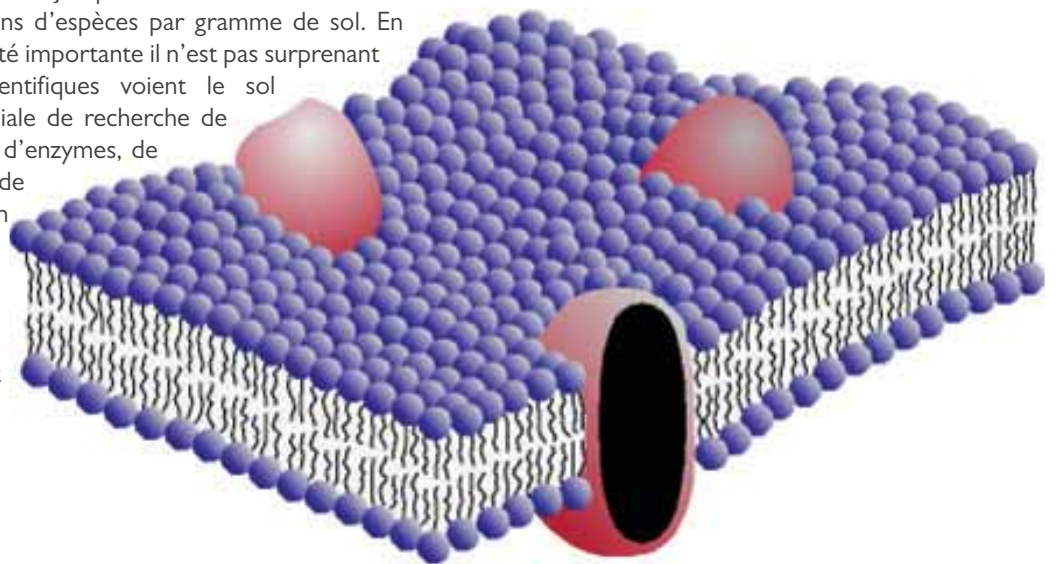


Fig. 8,3 : Les membranes des cellules vivantes sont composées de deux couches de phospholipides connues sous le nom de bicouche lipidique (bleu), ainsi que de protéines (rouge) (ci-dessus). Les phospholipides diffèrent dans leur structure moléculaire. Par exemple, le nombre d'atomes de carbone qu'ils contiennent varie. Des microorganismes différents contiennent des proportions différentes de ces lipides dans leur membrane cellulaire et ceux-ci peuvent être extraits et quantifiés par une technique appelée « chromatographie en phase gazeuse » (gauche). Cette méthode permet la quantification des proportions de chaque phospholipide dans un échantillon de sol, ce qui produit une 'empreinte' de la communauté microbienne. En comparant les empreintes de différentes communautés bactériennes, il est possible d'étudier et de quantifier dans l'espace et le temps les effets de différentes variables ou changements de la structure de la communauté. (PDI)

ADN:

L'acide désoxyribonucléique, plus communément appelé ADN, est une molécule très longue qui contient les instructions génétiques pour le développement et le fonctionnement de tous les organismes vivants. Il est souvent comparé à un ensemble d'empreintes.

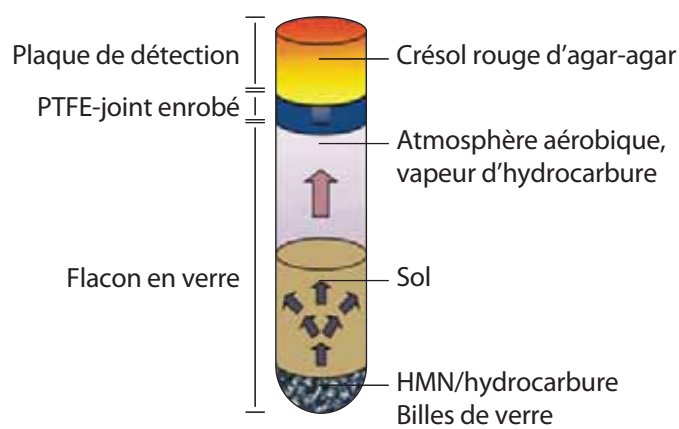


Fig. 8,4 : Des tests biochimiques peuvent être réalisés sur du sol brut ou après extraction afin de mesurer les taux de réaction et d'établir un profil métabolique. Par exemple, dans un type de test biochimique, du sol homogénéisé est placé dans des plaques contenant divers substrats (en haut à droite). Après un temps d'incubation, la communauté utilise les différents substrats en respirant du CO₂. Ce CO₂ réagit avec un composé chimique qui induit le changement de couleur du gel (droite). En évaluant l'importance du changement de couleur, il est possible de calculer la quantité de CO₂ respiré par la communauté en présence de différents substrats. Il est ainsi possible de quantifier les différentes capacités métaboliques des communautés microbiennes provenant de régions différentes ou soumises à différent stress. (PDI)



Fig. 8,5 : ADN extrait du sol, purifié et marqué avec un traceur fluorescent. Cette petite quantité d'ADN contient des séquences de dizaines de milliers d'espèces. (PDI)

Premièrement, le sol est extrait en utilisant des surfactants, des tampons et/ou des solvants. Cet extrait est ensuite séparé et lavé pour que l'ADN précipite (Fig. 8,5). L'ADN peut alors être soumis à plusieurs traitements et méthodes d'analyses. Une approche classique consiste à amplifier l'ADN de façon sélective via des amorces de réaction de polymérisation en chaîne (PCR, Polymerase Chain Reaction). Il s'agit de courtes séquences d'ADN synthétiques et spécifiques, qui sont caractéristiques de gènes taxonomiques ou fonctionnels. Durant le processus d'amplification, les enzymes de polymérisation, les amorces et l'ADN du sol correspondant sont soumis à des cycles de température qui provoquent la réplication des brins d'ADN, ce qui enrichit des séquences spécifiques d'ADN pour les rendre plus faciles à détecter et à analyser. La longueur et la composition des produits d'ADN amplifiés sont analysées avec un séquenceur d'ADN ou par électrophorèse afin de les séparer sur un gel et de produire une empreinte (Fig. 8,6). Ces ADN amplifiés peuvent être séparés en bandes individuelles coupées dans le gel, afin d'être séquencés.

D'autres méthodes permettent de supprimer la phase de polymérisation et donc d'éliminer le biais sélectif engendré par cette étape. Ainsi, des marqueurs fluorescents peuvent être fixés à l'ADN du sol pour y détecter des séquences particulières, indiquant la présence des gènes recherchés. Ces molécules marquées sont montées sur des lames ou des « microchips » de verre pour être analysées par des microsondes capables de faire des dizaines de milliers de tests sur un seul échantillon. Cette approche est très pratique pour déterminer quels sont les gènes très actifs et est utilisée couramment dans des études médicales. Il existe des abaques pour déterminer la composition de la communauté ('polychips') et un abaque fonctionnel, appelé 'geochip', a été développé pour le sol. Cet abaque permet de déterminer quels sont les gènes fonctionnels les plus actifs dans un échantillon de sol. Ces techniques apportent une connaissance beaucoup plus approfondie de la biodiversité fonctionnelle des communautés du sol.

L'analyse de séquence d'ADN avec un séquenceur détermine le code ADN en terme de paires de bases (pb), ex. A-T-G-C et leur ordre dans la séquence. Ceci peut être utilisé pour rechercher dans des bases de données les séquences connues afin d'identifier les gènes et les organismes. Une nouvelle génération d'instruments pouvant séquencer une plus grande part de l'ADN total très rapidement (séquenceurs massifs en parallèle) est maintenant utilisée pour obtenir de plus en plus de détails sur les grandes quantités d'ADN présentes dans les génomes des organismes ainsi que dans des échantillons de l'environnement constitués de mélanges complexes d'ADN d'espèces différentes. Ce processus est maintenant utilisé pour des centaines d'échantillons à un coût raisonnable et sur des milliers de séquences afin d'obtenir une image interprétée des communautés, même les plus diverses.

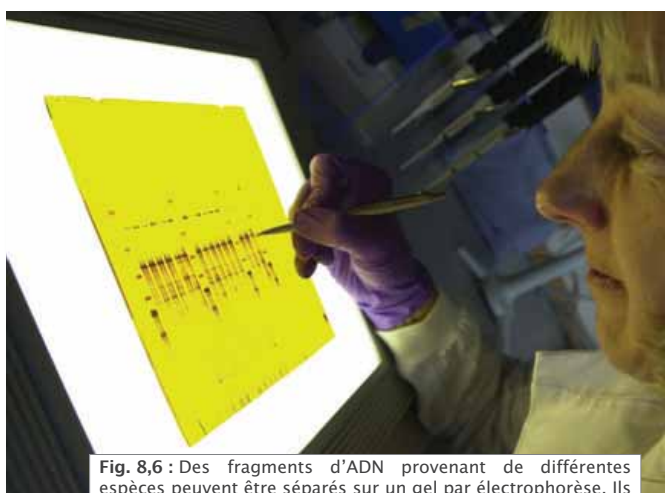
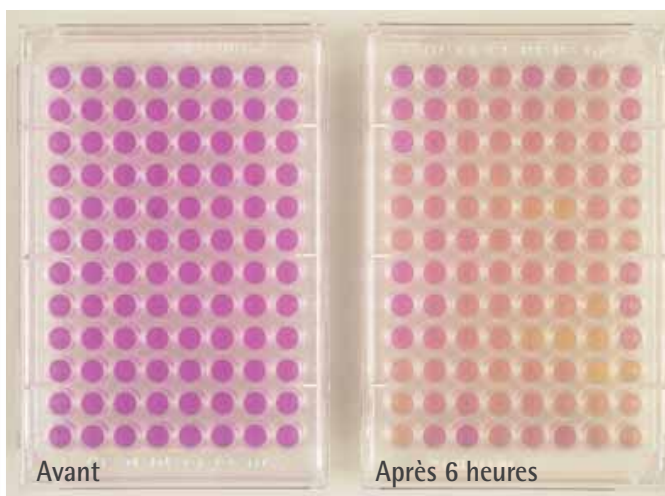


Fig. 8,6 : Des fragments d'ADN provenant de différentes espèces peuvent être séparés sur un gel par électrophorèse. Ils sont ici observés sous une lampe UV pour mettre en évidence l'ADN fluorescent. (PDI)

Le principal inconvénient de ces approches est que la longueur des séquences obtenues est actuellement limitée à 200-500 paires de bases (pb), ce qui peut restreindre la résolution taxonomique. Cependant de nouveaux analyseurs pourraient lire jusqu'à 1000 pb, ce qui est susceptible de révolutionner notre connaissance de la diversité des espèces et la découverte de gènes fonctionnels dans le sol.

Alors qu'il est devenu concevable de pouvoir caractériser le génome de l'intégralité de la communauté d'un sol (métagénome), traiter les données générées et comprendre toutes les implications écologiques et les différences entre les principaux types de sols demandera un long travail. Caractériser la communauté de génomes microbiens du sol avec la même précision que ce qui a été fait pour le génome humain ou sur le site de la mer Sargasso est un réel défi, car la biodiversité du sol est extrêmement diversifiée (on parle de méga-diversité). Cependant, la communauté scientifique commence à travailler ce point notamment à travers le projet 'Terragénome' en cours de mise en place pour décrire le génome complet du sol sur des expérimentations agronomiques de long terme sur le site de Park Grass, en Angleterre.

Alors qu'il est connu que les communautés microbiennes diffèrent selon les propriétés du sol, le couvert végétal et la gestion du sol, une compréhension systématique des variations à l'échelle du champ, de la région ou du continent n'existent pas encore. Il faudra pour cela étudier des milliers d'échantillons. Certaines des nouvelles techniques sont capables de produire un grand nombre de résultat à des niveaux de précision intermédiaires.

Ces nouvelles techniques de mesure de la composition de la communauté microbienne sont de plus en plus utilisées dans le cadre des programmes de surveillance systématique dans les pays membres de l'Union européenne. Une nouvelle trame de fond pour comprendre comment la communauté microbienne varie dans le paysage et comment la biodiversité est affectée par les différentes propriétés du sol sera donc bientôt disponible. De plus, comme l'ADN est relativement stable, des archives d'ADN sont en cours de constitution afin de faciliter non seulement les études actuelles, mais également les études futures qui pourraient vouloir faire des études rétrospectives avec des techniques moléculaires encore plus sophistiquées.

Microbes:

Un microorganisme (du grec *mikrós*, signifiant petit et *organismós* signifiant organisme) ou microbe est un organisme trop petit pour être vu à l'œil nu et qui peut seulement être observé au microscope. Les microorganismes sont très divers et incluent les bactéries, des champignons, les archées, les protistes, des plantes microscopiques (algues vertes) et des animaux comme les protozoaires.

Certains microorganismes participent à la partie biologique du cycle de l'azote car ils peuvent fixer l'azote dans les nodules des racines des légumineuses qui contiennent des bactéries du genre *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium*, *Bradyrhizobium*, et *Azorhizobium*.

Méthodes pour mesurer la biodiversité du sol

- Observation directe et comptage
 - microscopie
- Tests fonctionnels
 - Analyse enzymatique
 - Profil d'utilisation du carbone
 - Analyse des protéines
 - Gamme des gènes fonctionnels
- Tests taxonomiques
 - Analyse des acides gras phospholipidiques (PLFA)
 - Techniques d'empreintes des acides nucléiques
 - Clonage
 - Séquençage des gènes
 - Analyse en séquence parallèle massive

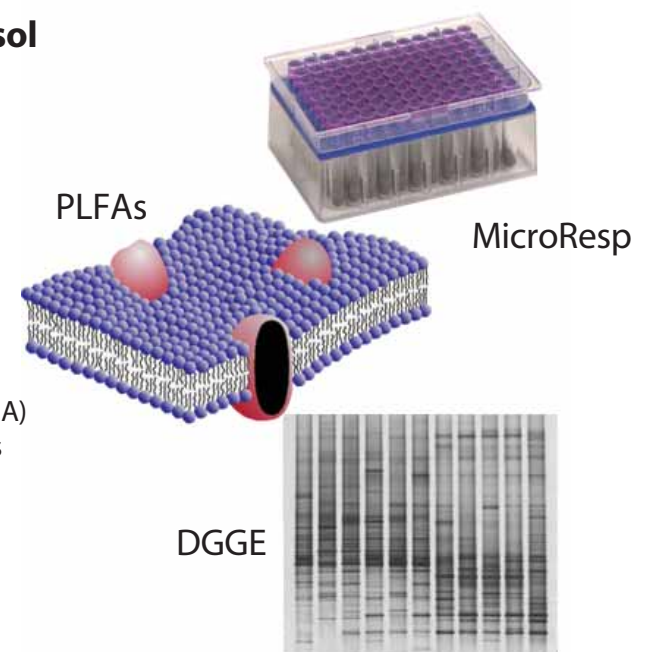


Fig. 8,7 : Un résumé de quelques méthodes qui peuvent être utilisées pour quantifier des différences entre les communautés bactériennes ou pour identifier des espèces et des gènes fonctionnels dans certains cas. (PDI)

8,2 Méthodes d'étude de la faune du sol

Les communautés d'organismes du sol sont très diverses, comportant souvent des milliers d'espèces sur un site. La plupart d'entre elles sont des microorganismes (voir Section 8,1), alors que très peu de vertébrés vivent en permanence dans le sol. En Europe, la taupe est l'exemple le plus connu, mais dans d'autres régions du monde, à l'instar des mammifères comme les taupes, certains amphibiens et reptiles passent également la plus grande partie de leurs cycles de vie dans le sol.

Compris entre les niveaux de densité et de diversité des populations de microorganismes et de vertébrés du sol, se trouvent les invertébrés tels que les vers de terre et les collemboles. Ils sont échantillonnés et identifiés au moyen de techniques très différentes de celles décrites précédemment pour les microorganismes.

Ci-dessous, sont présentées les méthodes les plus importantes et les plus largement utilisées pour la collecte des invertébrés du sol. Avant la collecte des échantillons, il est important de considérer dans quels buts les organismes du sol sont échantillonnés, dans la mesure où cela peut influencer la méthode utilisée. Si on veut un aperçu des espèces vivant dans le sol, un échantillonnage qualitatif est approprié (c'est-à-dire des individus collectés par une méthode quelconque. Par exemple, le sol et la litière peuvent être étudiés manuellement afin d'attraper les animaux les plus grands tels que les vers de terre ou les cloportes à l'aide d'une pince).

Dans d'autres cas, les invertébrés du sol sont souvent collectés pour des raisons écologiques et dans un but de surveillance, ce qui signifie dans les deux cas que leur nombre, la biomasse et/ou la composition de la communauté sont étudiés. Dans ces cas, des méthodes sont nécessaires pour être capable de relier par exemple le nombre d'animaux attrapés sur une surface donnée (le plus souvent 1 m²) ou le poids (souvent 100 g de sol sec). De plus, ces méthodes doivent être standardisées pour permettre de comparer les résultats d'une étude avec ceux d'autres études conduites ailleurs ou au même endroit, mais à des instants différents. De plus, comme les informations biologiques concernant les sols d'un site donné peuvent être utilisées pour des régulations spécifiques du site (ou éventuellement pour guider la remédiation de ce site), toute méthode de surveillance doit être standardisée pour avoir une validité légale. Par conséquent, les méthodes destinées à être appliquées à ces fins devraient être fondées sur des méthodes écologiques qui ont été bien établies depuis des décennies. En réponse à un besoin de méthodes convenant à ces questions écologiques, l'Organisation Internationale de Normalisation (ISO) est actuellement en train d'harmoniser les lignes directrices normalisées connues sous le nom « qualité des sols – échantillonnage des invertébrés du sol ».

Puisqu'il est impossible de standardiser les méthodes pour tous les groupes d'invertébrés du sol, il a été convenu d'établir ces lignes directrices uniquement pour les groupes considérés comme les plus importants : les vers de terre, les enchytréides, les nématodes, les microarthropodes (les collemboles et les acariens par exemple) et les macroarthropodes (les cloportes ou les diplopodes par exemple). Toutes ces lignes directrices couvrent les détails techniques des méthodes les plus appropriées mais contiennent aussi les modifications dont ces méthodes ont besoin dans certains cas (par exemple lorsque l'on travaille dans des régions climatiques différentes telles que celles des tropiques).

Il est proposé d'utiliser ces méthodes dans toutes les études où les données recueillies sur les communautés d'organismes du sol seront utilisées dans un but juridique, comme par exemple la surveillance ou l'évaluation de la qualité des sols. Les cinq méthodes sont décrites brièvement ci-dessous.

Echantillonnage de vers de terre

Les vers de terre sont considérés comme le plus important groupe d'organismes du sol dans beaucoup de régions du monde, principalement tempérées. En outre, ils représentent le seul groupe pour lequel il existe une méthode de test écotoxicologique au champ.

Approche standard : combinaison de deux méthodes

1. Tri manuel; 2. Extraction au formol

Caractérisation du tri manuel : taille des surfaces échantillonnées : 50 x 50 cm (=0,25m²). Profondeur des surfaces échantillonnées : 10-20 cm. Le nombre d'échantillons dépend des propriétés du sol et de l'abondance en vers (Fig. 8,8).

Avantages : Pas d'utilisation de produits chimiques toxiques, pas besoin d'eau.

Inconvénients : Une forte perturbation du sol, nécessite beaucoup de travail et de temps.

Procédure de travail : Excavation de sol au moyen d'une bêche ou d'une pelle puis en étalant le sol sur un morceau de plastique (dans le champ ou en salle), et avec précaution, la recherche de vers de terre s'effectue (à la main ou avec des pinces).

Caractérisation de l'extraction au formol : L'utilisation de la même surface échantillonnée que celle pour le tri manuel (= 0,25 m²). Concentration : 0,5% = dilution de 25 mL de formol (37%) dans 5 L d'eau.

L'extraction au formol fonctionne particulièrement bien avec les vers de terre anéciques qui ont des galeries connectées à la surface du sol. Quand la pluie ou le formol entrent dans la galerie, les vers de terre les détectent à travers leur peau. Dans le cas de l'eau, le ver de terre se déplace vers la surface car il se noierait si sa galerie se remplissait d'eau. Dans le cas du formol, le ver de terre tente de s'éloigner et il le fait en quittant sa galerie en allant vers la surface. Quand il arrive en surface, il peut être collecté manuellement.

Procédure de travail : Application de la solution de formol sur la surface d'échantillonnage. Ceci est répété jusqu'à ce que 20 litres soient apportés (la quantité peut être adaptée selon les propriétés du sol), puis on réalise une observation de la parcelle, et on collecte tous les vers qui apparaissent. La fin de l'échantillonnage a lieu 30 minutes après l'application du dernier arrosage (Fig. 8,8).

Avantages : Une haute efficacité surtout pour les espèces anéciques.

Inconvénients : L'utilisation de produits chimiques et la nécessité d'une grande quantité d'eau.

Manipulation des vers après le prélèvement : La fixation immédiate se fait dans de l'éthanol à 70% dans des pots en plastique de 250/500 mL, par exemple, pour au moins une demi-heure mais pas plus de 24 heures. Les vers peuvent ensuite être conservés dans du formol à 4% pendant au moins 4 jours (dans l'idéal : 1 à 2 semaines). Après cela, les vers peuvent être stockés pendant un temps illimité dans de l'alcool à 70%.

La méthode Tropical Soil Biology and Fertility (TSBF) (modification pour les sols tropicaux) : tri manuel d'un monolithe de sol (25 x 25 x 15 cm) pour la macrofaune du sol (longueur du corps > 2 mm) à la fin de la saison des pluies. La couche de litière est traitée séparément. Tous les vers (>10 cm) situés dans chaque tranche de 20 cm de profondeur sont pris en compte. Le sol est divisé en trois couches (chacune de 10 cm de haut) et le sol de chaque couche est trié à la main. Les organismes (ou les vers) sont conservés dans du formol à 4% ou de l'alcool à 50°.

Avantages : Une haute efficacité.

Inconvénients : Un grand nombre de reliquats (Demande beaucoup de temps) et une efficacité dépendante de la teneur en argile

Extraction électrique : Huit électrodes (52 cm de diamètre) sont placées dans le sol. Elles génèrent un champ électrique qui conduit les vers hors du sol (Fig. 8,8).

Avantages : Pas d'utilisation de produits chimiques toxiques, pas besoin d'eau.

Inconvénients : L'équipement est cher, les résultats sont variables, il est difficile à utiliser en sol pierreux, l'efficacité est dépendante de l'humidité du sol.



Fig. 8,8 : Différentes techniques pour l'extraction du sol de la faune du sol. Les techniques présentées sont : extraction au formol et tri manuel des vers de terre (photographie de gauche). La méthode électrique pour l'échantillonnage (ci-dessus au centre) et une tarière pour l'extraction des groupes appartenant à la mésofaune (à droite). (Toutes les photographies – JR)

Echantillonnage des enchytréides

Les enchytréides sont souvent utilisés pour les études de terrain en écologie et écotoxicologie, par exemple comme indicateurs de l'acidification ou pour leur rôle dans le cycle des nutriments du sol. Ces petits vers du sol sont échantillonnés en utilisant un carottier stratifié (diamètre utilisé habituellement d'environ 5 cm ; Fig. 8,8). Après échantillonnage, les échantillons de sol contenant les enchytréides sont transportés au laboratoire. Là, ces derniers sont extraits du sol par une méthode d'extraction humide (Fig. 8,9) ; une approche qui est utilisée depuis de nombreuses années. Cette méthode repose sur le fait que les enchytréides bougent préférentiellement des environnements chauds et secs vers les environnements plus frais et humides. Dans le cas de l'extraction humide, des prélèvements de sol sont submergés d'eau et exposés à la lumière et à la chaleur pendant plusieurs heures. Généralement, les enchytréides s'éloignent des sources lumineuses et chaudes telles qu'une ampoule, en passant à travers le sol qui habituellement est suspendu au-dessus d'un béccher d'eau. Quand ils sortent du fond de la terre, ils sont collectés dans un récipient rempli d'eau. Ensuite, ils sont identifiés vivants et, si nécessaire, conservés et stockés de façon permanente dans une collection (par exemple dans un but taxonomique). Finalement, les valeurs d'abondance et de biomasse peuvent être extrapolées à partir de la surface de la carotte de sol ou, plus rarement, des paramètres de volume.



Fig. 8,9 : Extraction humide d'enchytréides. (JR)

Echantillonnage des micro-arthropodes

Parmi les nombreux groupes de micro-arthropodes du sol, les collemboles et les acariens sont les plus étudiés en écologie des sols. Par leur forte abondance et diversité, ils représentent une part importante du système sol et influencent des processus biologiques clés (par exemple en agissant comme catalyseurs de décomposition de la matière organique). Ces caractéristiques

en font des organismes appropriés pour être utilisés comme bioindicateurs de changements de qualité des sols, en particulier dus aux pratiques d'utilisation des terres et à la pollution. Là encore, des méthodes écologiques utilisées de longue date ont été prises comme point de départ pour les méthodes de surveillance standard.



Fig. 8,10 : Collecte de microarthropodes utilisant la méthode de l'entonnoir Berlese-Tulgren. (CG)

Ces microarthropodes sont collectés en utilisant un carottier stratifié (Fig. 8,8) dans lequel chaque échantillon de sol peut-être divisé en différentes sections étudiées séparément si nécessaire. Après la collecte, les animaux sont extraits des échantillons de sol par l'utilisation des méthodes comportementales (par exemple en utilisant un entonnoir Tulgren ou un extracteur à haut gradient MacFadyen). Ces méthodes tirent parti de la préférence de ces animaux pour les environnements humides ; dans l'extracteur MacFadyen les échantillons de sol sont placés sous un gradient de température et les animaux ont tendance à se déplacer vers le bas où ils sont capturés dans un vase récepteur (Fig. 8,10).



Fig. 8,11 : Méthode de tamisage et décantation modifiée. (JR)

Comment capturer des vers de terre géants ?

La méthode standard d'échantillonnage des vers de terre convient presque partout, mais dans certains cas, elle ne fonctionne tout simplement pas. Par exemple, comment faire quand les vers à attraper sont deux ou trois fois plus larges que le trou qui est utilisé pour le tri manuel ? Alors qu'en région tempérée les vers de terre ne mesurent habituellement pas plus de 50 cm de long, dans les régions tropicales d'Amérique du sud, d'Afrique et d'Australie, certaines espèces présentes peuvent faire plus d'1,5 m (voir Section 3,4). Évidemment, dans ces circonstances, les méthodes standardisées ne fonctionnent pas – mais deux options sont à étudier : creuser de grands trous, ce qui demande beaucoup de travail et est rarement efficace puisqu'il est difficile de savoir où ces vers peuvent se trouver. Ou encore, la technique suivante, utilisée avec succès dans la forêt tropicale humide amazonienne (Brésil). Premièrement, une surface d'au moins 2 x 2 m est nettoyée des particules de litière. Deuxièmement, une solution de formol est pulvérisée sur la surface minérale du sol (de préférence plusieurs fois) et dans les 30 minutes qui suivent, ces vers géants viennent à la surface. Enfin, ils sont attrapés à

la main. Cela doit être fait avec soin car plusieurs espèces sont capables de se séparer de leur queue en cas de danger. En France – des vers peuvent atteindre 1 mètre, au Chili des vers peuvent atteindre 3 mètres de long !



8,3 Surveillance de la biodiversité du sol

Surveillance des sols

Le sol est un système fondamental pour la production agricole et plus généralement la biosphère, ses fonctions et sa qualité doivent donc être maintenues pour la survie de l'humanité. Il est donc essentiel d'observer le fonctionnement des sols et de détecter le moindre changement de qualité dans le cadre d'une surveillance générale de notre environnement. L'utilisation des données de surveillance permet également d'inverser les tendances négatives grâce à la mise en place de mesures de conservation et de protection des sols ou de gestion durable des terres. La surveillance des sols, partie intégrante de systèmes plus généraux de surveillance de l'environnement, peut être définie comme la détermination systématique de paramètres du sol afin d'enregistrer son état et ses changements en fonction du temps. Les actions de surveillance nationale sont généralement réalisées à l'aide d'un réseau de sites ou de placettes sur lesquelles les changements des caractéristiques du sol sont documentés grâce à des échantillonnages et des analyses périodiques d'un ensemble de paramètres du sol. Pour être considéré comme site de surveillance, celui-ci doit remplir les conditions minimales suivantes :

- i) le géoréférencement du site doit présenter une précision adaptée à l'échelle spatiale d'échantillonnage,
- ii) un ou plusieurs échantillonnages et des campagnes de mesures ont été réalisés ou sont planifiés.

Les données brutes doivent être enregistrées dans un format utilisable, sauvegardées de manière transparente dans une base de données accessible pour n'importe quelle sorte d'analyse ou d'évaluation à des fins scientifiques et politiques ou dans un objectif de gestion des sols.

Pourquoi surveiller la biodiversité du sol ?

À l'échelle internationale, le besoin de surveiller la biodiversité du sol a été identifié dans une recommandation de l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO : Food and Agriculture Organisation of the United Nations) lors de la Conférence des Parties pour la Convention sur la Diversité Biologique qui a débouché sur la mise en place d'une Initiative Internationale pour la Conservation et l'Utilisation durable de la biodiversité du sol (COP 6 Décision VI/5). Dans cet accord, la surveillance de la biodiversité est encouragée afin d'évaluer la qualité et la santé du sol, dans l'objectif de mieux renseigner les politiques d'usage et de gestion des sols et des terres. Ceci est également essentiel pour détecter précocement de possibles dégradations et rendre possible l'adoption de mesures qui inverseraient cette tendance.

L'adoption de programmes de surveillance de la biodiversité du sol est motivée à la fois par l'augmentation des menaces sur la biodiversité du sol et par nos connaissances encore limitées sur ce sujet. Les principaux facteurs affectant la biodiversité du sol sont la surexploitation du sol, les changements des régimes climatique et hydrologique, les changements d'usage des terres et l'intrusion d'espèces invasives compétitrices. De plus, toute dégradation du sol comme l'érosion ou le tassement, la contamination et la diminution de la quantité de matière organique contenue dans les sols peuvent conduire à une perte de biodiversité (ceci est d'avantage détaillé dans le chapitre 5).

Comment surveiller la biodiversité du sol ?

Les méthodes spécifiques à l'échantillonnage et à la caractérisation des organismes des sols et à leurs activités sont disponibles. Certaines sont employées en routine sur les réseaux de surveillance, d'autres sont utilisées plus occasionnellement, lors de la demande d'analyse d'agriculteurs pour caractériser leurs sols ou pour l'évaluation des risques liée à la contamination des sols et des sites.

La sélection des sites pour les programmes de surveillance peut être organisée selon un ordre hiérarchique, ou un selon une grille (régulière, irrégulière, stratifiée, etc.). Dans le cas d'une structuration hiérarchique, les facteurs qui affectent principalement la biodiversité du sol sont les facteurs de choix de premier ordre (i.e. usage et occupation des terres, type de sol, conditions climatiques, hydrologie, etc.). La surveillance commence par un inventaire de la biodiversité du sol (ex: estimation de la diversité taxonomique et fonctionnelle), souvent accompagné de la mesure de l'activité des organismes du sol (ex: activités enzymatiques, nombre de galeries) sur les sites sélectionnés et à un temps donné (voir Fig. 8,13). L'analyse initiale peut être utilisée pour répertorier l'état actuel des sols et pour établir les différences entre divers types de sol, usages ou gradients d'intensification. Les campagnes suivantes de surveillance permettront d'établir des tendances. Cependant, lorsque les modifications d'usage des terres sont connues depuis longtemps, la tendance peut être dégagée dès cette étape initiale de surveillance. Par exemple, si l'intensité de labour s'accroît depuis des décennies, et qu'un cycle de surveillance dépeint clairement une relation entre l'intensification

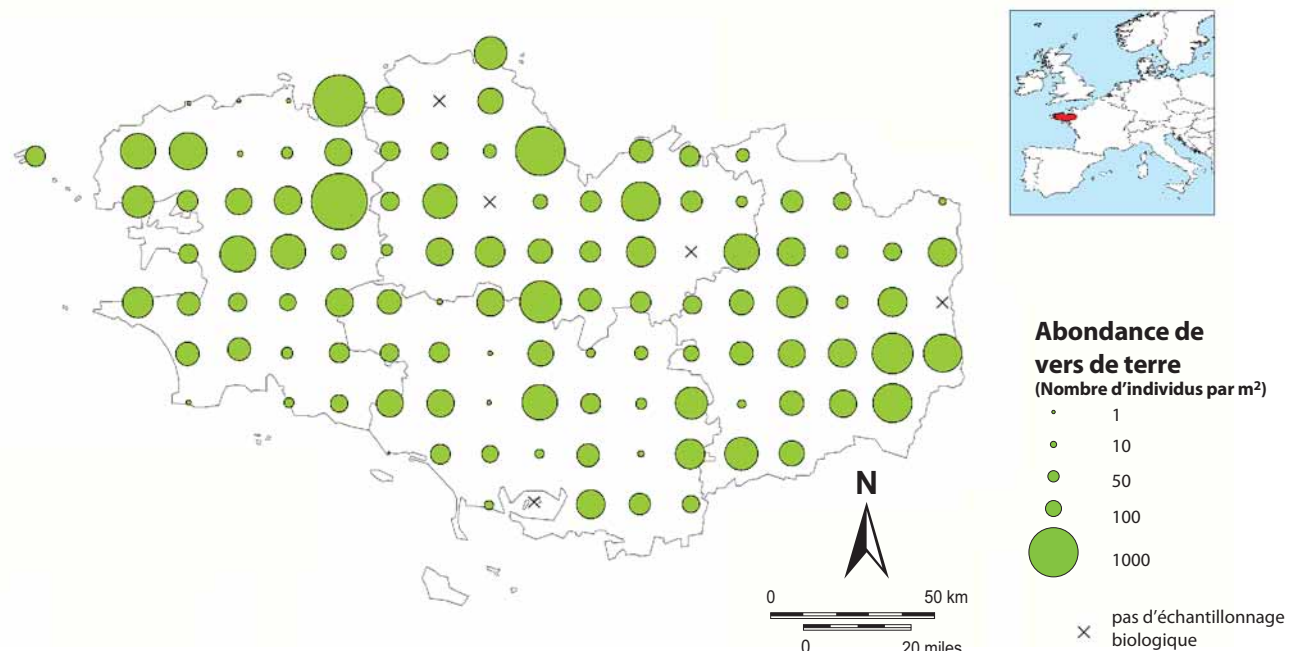


Fig. 8,12 : Carte d'abondance des vers de terre à partir du réseau de surveillance qui couvre l'ensemble de la Bretagne. De tels réseaux sont d'une importance capitale dans le but de contrôler les changements de la biodiversité dans le temps et en relation avec les variations de facteurs tels que le changement climatique ou les pratiques d'usage des terres. (GP) D'après Cluzeau et al. (2009).

du labour et la perte de biodiversité du sol, il est raisonnable de penser qu'une perte a dû avoir lieu. Les mesures devraient être basées sur des protocoles standardisés, quantitatifs et répétables d'échantillonnages et d'analyses de la biodiversité, comme ceux publiés par l'organisation internationale de standardisation (ISO : International Organisation for Standardisation, séries 23611). L'utilisation de méthodes harmonisées est essentielle pour produire des données comparables entre les sites et dans le temps. Ces méthodes devraient permettre de mieux représenter la complexité et la grande variabilité temporelle et spatiale qui caractérise le biotope du sol.

Le début de la surveillance du sol au sein de l'UE

Un recensement européen des systèmes de surveillance du sol a été réalisé récemment où il apparaît que les indicateurs liés à la biodiversité du sol ne sont mesurés que très rarement (ex: seulement 5 pays sur 29 possèdent des sites de surveillance pour les vers de terre) à l'exception des Pays-Bas (voir encadré 2) ou de quelques autres pays (ex: France, Allemagne, Irlande, Portugal, voir Fig. 8,13).

En principe, si la biodiversité du sol est considérée, tous les organismes du sol et les fonctions biologiques qu'ils exercent sont importants pour le système « sol ». En fonction de politiques ou des questions scientifiques spécifiques, il n'est néanmoins pas nécessaire de surveiller tous les organismes. Pour des raisons pratiques (ex: facilité de réalisation, budget, standardisation et manque d'expertise), il a été récemment proposé de mesurer au minimum cet ensemble de trois

indicateurs, considérant qu'ils pouvaient renseigner sur la biodiversité des sols : a) l'abondance, la biomasse et la diversité spécifique des vers de terre – macrofaune ; b) l'abondance et la diversité spécifique des collemboles – mésofaune ; et c) la respiration microbienne. La biodiversité classique (échelle des espèces) comme les fonctions écologiques (ou services) des organismes du sol sont couverts par ces groupes et ces niveaux d'observation. Ces indicateurs clés ont été choisis en considérant trois critères rigoureux ; un bon indicateur doit : (i) avoir un échantillonnage et/ou des méthodes de mesures standardisées ; (ii) être complémentaire d'autres indicateurs ; et (iii) être simple à interpréter tant sur le point scientifique que politique. Bien sur, si les ressources techniques et financières sont disponibles, cette batterie d'indicateurs peut être étendue afin d'inclure la diversité et l'abondance de la macro-faune, des nématodes et des microorganismes (bactéries, champignons et protozoaires).

En plus du développement à l'échelle nationale d'initiatives impliquant les citoyens dans la surveillance du sol en tant qu'un acteur vital pour notre environnement (voir encadré 1), le suivi de la biodiversité du sol est un besoin urgent car ces organismes sont responsables de son fonctionnement et procurent des services écosystémiques à l'homme (voir chapitre 4). En conséquence nous devons mettre en place un échantillonnage et des analyses à travers l'UE pour produire un atlas de l'état actuel du sol. Cet état initial devra alors être considéré comme notre héritage commun et notre assurance pour l'avenir qu'il faudra protéger en développant des plans d'utilisation durable des terres et de restauration des sols dégradés.



Fig. 8,13 : La succession des étapes nécessaires à la réalisation de certaines de technique de surveillance du sol : (a) Marquage du site ; (b) Extraction de vers ; (c) Collecte de vers ; (d) Mesure de respiration du sol ; (e) Extraction de collemboles et (f) Identification des organismes. (CG, PHK, AB)

Encadré 1. Nous avons besoin de vous pour surveiller la biodiversité du sol !

Certains programmes d'éducation scolaire, basés sur des activités scientifiques, ont été conçus pour enseigner l'écosystème du sol aux enfants et pour impliquer des citoyens volontaires à la surveillance des organismes du sol. Tous ces programmes encouragent les élèves à s'amuser hors de l'école en identifiant et en collectant les organismes du sol, comme les insectes et les vers de terre.

Une des premières initiatives, appelée « Wormwatch » (« observation des vers »), a commencé en 2005 au Canada. Le site web dédié décrit l'importance des vers comme indicateur de la biodiversité du sol, explique l'anatomie et l'écologie des vers et propose des outils et des documents pour la collecte, l'identification et la surveillance des vers (<http://www.icewatch.ca/english/wormwatch/>). Des jardiniers, des naturalistes, des agriculteurs, des élèves –tout le monde– peut participer. Les données collectées sont mises à jour par les participants afin de créer une base de données sur les espèces canadiennes de vers, leur distribution de leur habitat. Plus récemment, des initiatives similaires ont eu lieu en Europe.

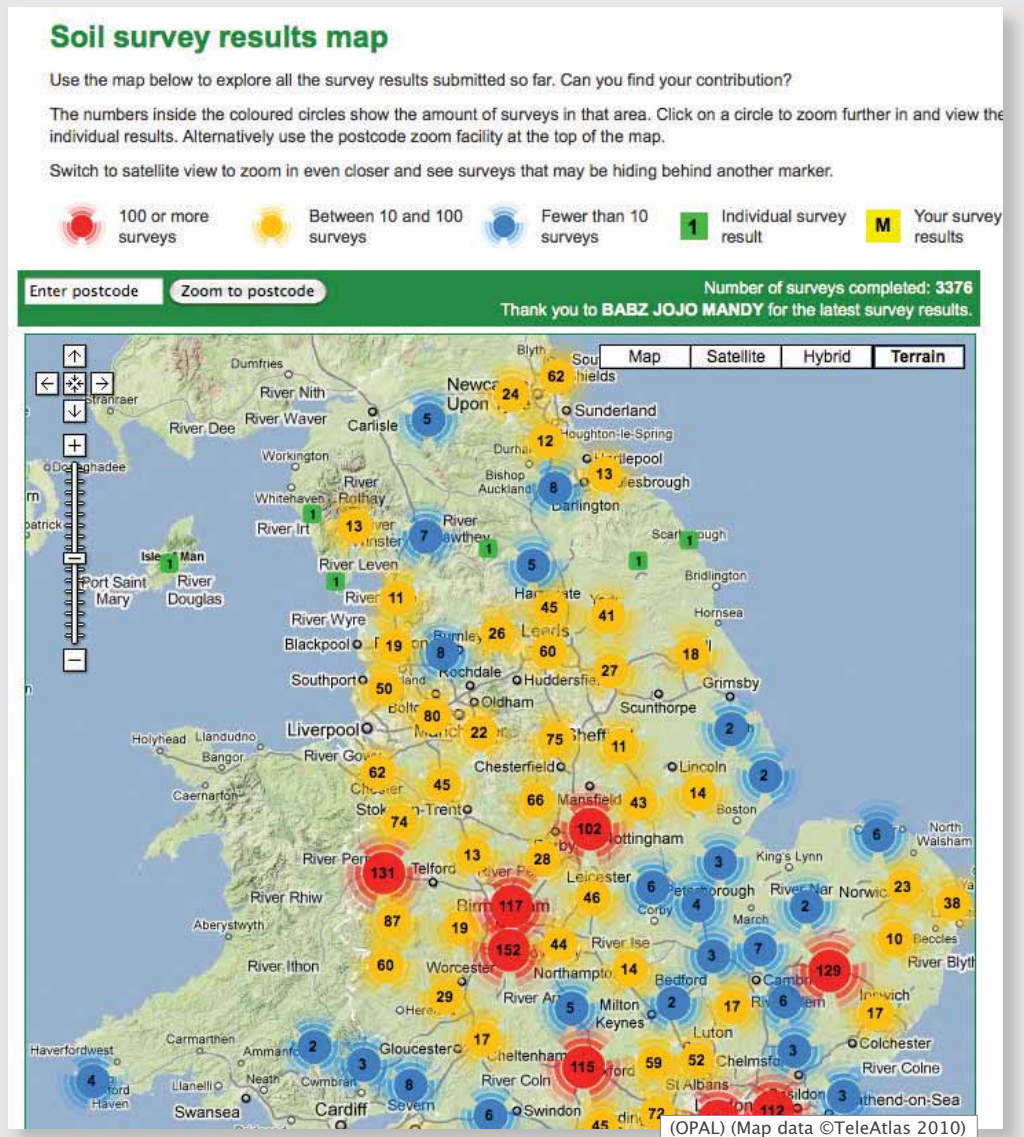
Au Portugal, un protocole d'échantillonnage à l'aide d'un piège a été mis au point pour collecter les insectes du sol et une clé d'identification avec des photos aide les enfants à classer les animaux capturés. Ils sont ensuite capables de décrire l'évolution de la biodiversité des insectes du sol en fonction de l'usage et l'occupation des terres (<http://biotic.bot.uc.pt/index.php?menu=13&language=pt&tabela=geral#44>).

En Angleterre, l'OPAL (Open Air Laboratories, laboratoires de plein air) a mis en place le projet « Soil and Earthworm Survey » qui a pour but de développer les connaissances sur les sols et les vers de terre. Comme pour le Wormwatch canadien, les résultats sont rassemblés dans une base de données qui aidera les scientifiques à comprendre la répartition de chaque espèce. Les données peuvent aussi être directement utilisées sur le site (<http://www.opalexploration.org/?q=soilsurvey>) dessiner des cartes et des figures (voir figure).

En France, une initiative similaire pour la surveillance des escargots et des limaces dans les jardins a également commencée (<http://www.noeconservation.org/index2.php?rub=12&srub=31&ssrub=322&goto=contenu&titre=L%5C%27Op%E9ration+Escargots>).

Ces initiatives améliorent notre compréhension de la biodiversité du sol mais le principal objectif est d'encourager les gens à se rapprocher de la nature et du sol. Ceci leur permet également d'explorer l'environnement qui les entoure et de se rendre compte des principaux facteurs qui conditionnent la distribution des espèces. Ils deviennent des « ambassadeurs » de la biodiversité du sol et permettent d'attirer l'attention de l'opinion sur le système vivant qu'est le sol.

N.B. Tous les liens internet fonctionnaient en avril 2010, mais des changements peuvent avoir eu lieu.



Encadré 2. Du suivi de la biodiversité du sol à la définition d'indicateurs de la qualité du sol

Aux Pays-Bas, des mesures biologiques du sol sont réalisées dans le cadre d'un programme national basé sur le Réseau Néerlandais de Suivi des Sols (NSMN). Environ 300 sites (voir carte, Fig. 8,14) ont été sélectionnés selon un schéma stratifié aléatoire comprenant 35 combinaisons rigoureuses d'utilisation des terres et de type de sol. Tous les sites sont échantillonnés sur un cycle de six ans.

Le rôle de la biodiversité dans le maintien de la qualité du sol est crucial et cela a été traduit à travers le développement d'un indicateur biologique de la qualité des sols (BISQ). Premièrement, les fonctions du sol les plus importantes permettant la vie ont été identifiées : décomposition de la matière organique, recyclage des nutriments, formation de la structure du sol, interactions plantes-sol et stabilité de l'écosystème. Ensuite, les processus écologiques liés à ces fonctions ont été décrits. Finalement, les groupes d'organismes du sol dominants et les paramètres liés aux processus écologiques ont été déterminés et intégrés dans un système pratique d'indicateurs destiné à être utilisés dans un programme national de suivi du sol.

Le BIQS intègre les indicateurs suivants :

Dans des échantillons de sol, de 20x20x20 cm :

- nombre, poids frais et composition de la communauté des vers de terre

Dans des colonnes de sol de 5,8 cm de diamètre et 15 cm de haut :

- nombre et composition de la communauté des microarthropodes (acariens et collemboles)
- nombre et composition de la communauté des enchytréides

Dans des échantillons de sol composites (300 carottes de 10 cm) :

- nombre et composition de la communauté des nématodes
- biomasse bactérienne et fongique
- taux d'incorporation de la thymidine et de la leucine
- profil métabolique de la communauté bactérienne

- minéralisation anaérobie de l'azote, taux de minéralisation de C et N

Le BIQS intègre des indicateurs pour presque tous les organismes et les processus du sol. Pour des raisons budgétaires, les échantillonnages et les analyses n'ont pas été répétés (au cours d'une année ou sur plusieurs années), les espèces de vers de terre creusant des galeries profondes (> 20 cm de profondeur) n'ont pas été échantillonnées, les protozoaires n'ont pas été analysés. Néanmoins, le BIQS inclut un nombre relativement grand de paramètres biologiques du sol et est utilisé depuis plus de 10 années consécutives dans le cadre d'un programme de suivi national. En plus des indicateurs biologiques du sol, de nombreux autres paramètres pertinents sont suivis dans le NSMN, comme les caractéristiques générales du sol (pH, matière organique totale et mesurée par perte au feu, teneur en argile, azote total, différentes fractions de phosphore et concentrations en métaux), résistance à la pénétration, densité apparente, humidité et plusieurs caractéristiques de gestion du sol (unités de charge en bétail, épandage de fumier et d'engrais, travail du sol, fréquence de fauche, niveau de la nappe d'eau, rotation, végétation, conditions climatiques, etc.). Ensemble, ces données peuvent être utilisées comme un point de départ pour calculer les performances du sol à fournir des services écosystémiques.

Localisation des sites de surveillance BoBL-LMB

- Agriculture Biologique
- ◇ Pratiques extensives standard
- △ Pratiques intensives standard
- ▲ Pratiques intensives+ standard
- Nature et loisir

Utilisation des terres par type de sol (% de la surface des Pays-Bas)

- Cultures sur terre sableuse (9,9%)
- Cultures sur terre argileuse (mer) (5,2%)
- Elevage laitier sur terre sableuse (14,9%)
- Elevage laitier sur terre argileuse (rivière) (5,2%)
- Elevage laitier sur terre argileuse (mer) (8,5%)
- Elevage laitier sur tourbière (6,9%)
- Elevage laitier sur tourbière (0,5%)
- Prairie semi-naturelle sur terre sableuse (2,7%)
- Landes sur terre sableuse (0,8%)
- Forêt sur terre sableuse (8,2%)
- Parc urbain (0,7%)
- Autre (10,5%)
- Artificielisé (17,1%)

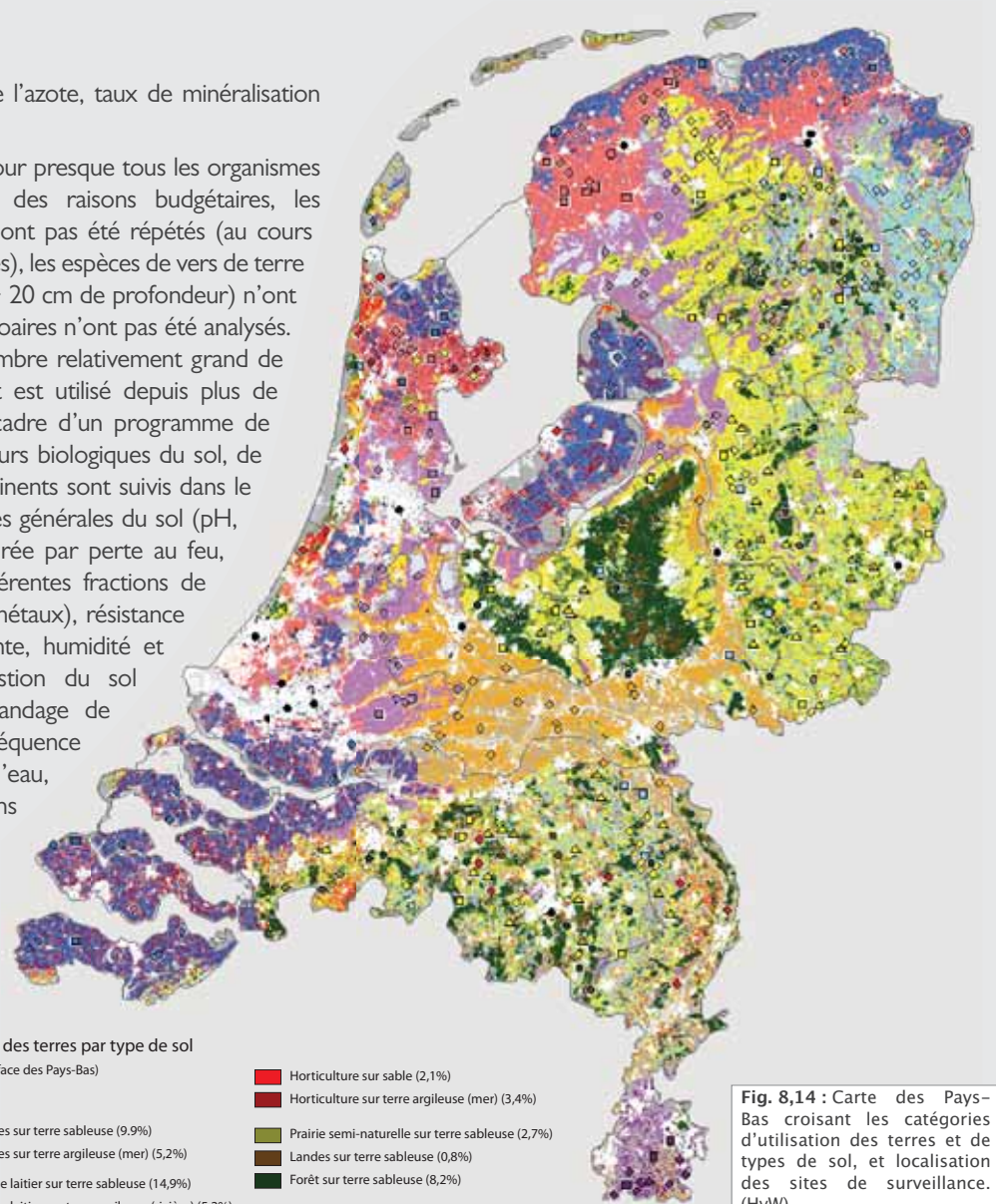


Fig. 8,14 : Carte des Pays-Bas croisant les catégories d'utilisation des terres et de types de sol, et localisation des sites de surveillance. (HW)

9,1 Biodiversité des sols et Convention sur la Diversité Biologique



Convention on Biological Diversity

La mise en place de la Convention sur la Diversité biologique (CDB) a été motivée par les engagements croissants de la communauté internationale en matière de développement durable. Cette Convention est issue de la Conférence des Nations unies sur l'Environnement et le Développement, qui s'est tenue en 1992 à Rio de Janeiro lors du Sommet de la Terre et qui est entrée en vigueur en 1993. La CDB réunit actuellement 193 parties prenantes (192 Etats et la Commission européenne).

Elle a le statut d'accord environnemental multi-latéral légalement contraignant, dont la mise en œuvre est sous la responsabilité des Etats nationaux. Elle a pour objectifs la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses constituants, et un partage juste et équitable des bénéfices dégagés de l'utilisation des ressources génétiques.

Les politiques, en matière de biodiversité, reposent sur des recommandations scientifiques émises par l'Organe subsidiaire chargé de fournir des avis scientifiques, techniques et technologiques (SBSTTA). Les Articles de cette Convention posent les fondements généraux de la conservation et de l'utilisation durable de la biodiversité. Les décisions prises lors des Conférence des Parties tous les 2 ans (COP) définissent en détail les politiques à mener et les complètent par des recommandations sur la manière d'atteindre les objectifs fixés. Divers programmes de travail ont ainsi été adoptés proposant des approches particulières en termes de gestion, de politiques et d'objectifs pour des domaines spécifiques, définissant des biomes ou des secteurs donnés comme par exemple la biodiversité agricole, la biodiversité forestière, la biodiversité des terres arides et sub-humides, ainsi que des problématiques plus transversales liées à la nature, telles que les zones naturelles protégées, les espèces invasives, l'économie, le commerce, les incitations et les usages durables. L'approche écosystémique, qui est un moyen d'intégrer toutes les réflexions pertinentes et d'équilibrer les usages durables et de protection, constitue le cadre de base de la mise en œuvre de ces programmes de travail. Davantage de détails sur la CDB, son histoire, les programmes actuels et la liste intégrale des mesures appropriées, des outils et des recommandations, etc., sont consultables à l'adresse suivante : <http://www.cbd.int>.

L'année 2010 a été une année importante pour la CDB et la biodiversité. Elle a été définie par les Nations Unies comme l'année internationale de la biodiversité, offrant l'occasion de réfléchir sur nos avancées vers la réalisation de l'objectif assigné à la CBD par la sixième réunion de la Conférence des Parties, en 2002, à savoir « atteindre, à l'horizon 2010, une diminution significative du taux d'érosion de la biodiversité aux niveaux mondial, régional et national, afin de contribuer à l'atténuation de la pauvreté et aux bienfaits de la présence de toute forme de vie sur Terre ». Cet objectif avait été par la suite approuvé par le Sommet de la Terre pour le Développement durable et l'Assemblée générale des Nations Unies. La dixième réunion de la Conférence des Parties qui se tiendra à Nagoya (Japon), du 18 au 29 octobre 2010, aura pour objectif d'évaluer ces avancées et de définir les engagements importants visant le maintien de la biodiversité pour la période post 2010. Cet Atlas de la Biodiversité des sols constitue à cet égard une importante contribution à l'atteinte de cet objectif, car il démontre l'importance de la biodiversité des sols et sensibilise l'opinion sur cette question.

A l'occasion de l'élaboration du programme de travail sur la biodiversité agricole entre 1996 (COP-3) et 2004 (COP-7), la biodiversité des sols s'est révélée être un domaine devant faire l'objet d'un intérêt tout particulier. Le rôle positif du sol et de sa biodiversité dans les systèmes de production agricole, et plus particulièrement dans le cycle des nutriments, a notamment suscité une attention spéciale. Les parties prenantes ont été invitées à mener des études sur les questions de relations symbiotiques avec les microorganismes du sol dans l'agriculture, ainsi que sur la biologie des sols en général. Beaucoup d'agences techniques et d'autres partenaires ont participé aux débats. Avant la COP-7, l'Organisation des Nations unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), en collaboration avec différents partenaires a réalisé un résumé détaillé sur ce sujet à l'intention du SBSTTA. Ceci a finalement abouti, lors de la COP-8 (2006), à l'adoption d'une initiative internationale concernant la protection et l'utilisation durable de la biodiversité des sols.

Au sein du programme de travail sur la biodiversité agricole, l'action de coordination de la FAO et le soutien technique qu'elle a fourni, en lien avec d'autres projets thématiques de la CDB (biodiversité des terres arides et sub-humides, diversité biologique des zones forestières et montagneuses, Initiative mondiale pour la taxonomie, transferts de technologies, coopération), confèrent à cette initiative sur la biodiversité

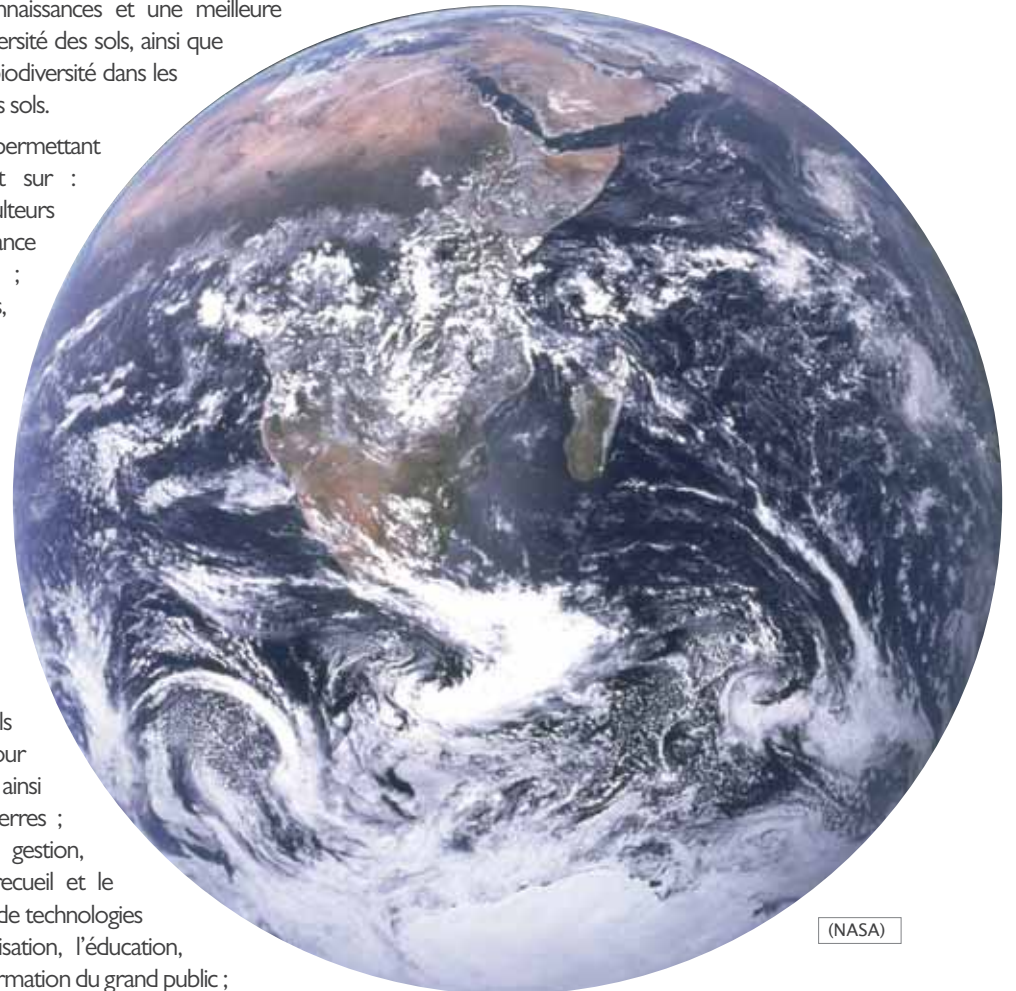
des sols un caractère transversal. Cette Initiative donne une occasion de mettre en œuvre l'approche écosystémique (<https://www.cbd.int/ecosystem>), ainsi que les principes et les recommandations d'Addis Abeba en faveur d'utilisations durables de la biodiversité (<https://www.cbd.int/sustainable/addis.shtml>). Parmi les objectifs que fixe cette Initiative sur la biodiversité des sols, il s'agit de promouvoir la prise de conscience, l'acquisition de connaissances et une meilleure compréhension du rôle de la biodiversité des sols, ainsi que d'intégrer la conservation de cette biodiversité dans les pratiques de gestion des terres et des sols.

Les principes stratégiques permettant d'atteindre ces objectifs reposent sur : l'amélioration des revenus des agriculteurs et une meilleure reconnaissance de leurs savoirs et compétences ; des solutions locales intégrées, adaptatives, holistiques et souples ; le développement participatif de technologies adaptées aux conditions locales ; la construction de partenariats et d'alliances ; la promotion d'approches intégrées et trans-sectorielles ; la diffusion et l'échange d'informations et de données. Les actions stratégiques à mener pour mettre en œuvre ces objectifs comprennent notamment : l'augmentation de la reconnaissance des services essentiels que fournit la biodiversité des sols pour tous les systèmes de production, ainsi que son lien avec la gestion des terres ; l'acquisition de connaissances, la gestion, et diffusion de l'information ; le recueil et le traitement de données ; le transfert de technologies et la mise en réseau ; la sensibilisation, l'éducation, l'acquisition de compétences et l'information du grand public ; la mise en œuvre de l'approche écosystémique ; la mise en place de programmes de partenariats et de coopérations. Dans le cadre du Plan d'action de l'Initiative pour la biodiversité des sols, le portail en ligne de la FAO consacré à la biodiversité des sols (<http://www.fao.org/biodiversity/accueil-biodiversite/fr/>) met à disposition des moyens pour évaluer, gérer et protéger la biodiversité des sols, tout en proposant des orientations pour la recherche, la construction de politiques ou l'acquisition de compétences dans ce domaine.

L'Initiative sur la biodiversité des sols contribue également à attirer l'attention sur l'importance de ce sujet dans les traités intergouvernementaux. A titre d'exemple, la Commission sur les ressources génétiques pour l'agriculture et l'alimentation a officiellement reconnu l'importance du rôle des microorganismes et des invertébrés dans l'agriculture durable. Lors de sa 12^{ème} session permanente, cette Commission a annoncé qu'elle lancera des études d'envergure sur ces organismes. L'Initiative sur la biodiversité des sols participe donc à la prise de conscience et à la mobilisation de l'attention autour de l'importance de la biologie des sols.

La Commission européenne et beaucoup d'autres institutions régionales et nationales en Europe ont apporté leurs contributions au développement de cette Initiative sur la biodiversité des sols. Les parties prenantes au niveau européen y ont apporté un fort soutien politique à travers la Conférence des Parties. L'initiative de la CDB sur la biodiversité des sols ainsi que les politiques et les recommandations européennes dans ce domaine se soutiennent mutuellement en raison de leur histoire récente parallèle. Au delà de l'Europe, l'un des principaux objectifs de l'Initiative sur la biodiversité des sols est aussi d'accroître l'intérêt concernant ce sujet et d'attirer l'attention sur la nécessaire amélioration de sa gestion.

A la suite de la Convention sur la Diversité biologique, la Conférence des Parties a entériné un accord complémentaire en janvier 2000. Cet accord, connu sous le nom de Protocole de Carthagène sur la prévention des risques biotechnologiques, vise à protéger la biodiversité des dangers que peuvent représenter les organismes vivants modifiés (OVM), qui



(NASA)

sont les organismes génétiquement modifiés encore en vie. Ce protocole a mis en route une 'procédure d'accord préalable en connaissance de cause' pour s'assurer que tous les Etats impliqués aient accès à toutes les informations nécessaires à la prise de décisions pleinement réfléchies au regard des méfaits potentiels des OVM sur leurs territoires.

Le 11 septembre 2003, ce Protocole est entré en vigueur suite à sa ratification par 103 Etats. Il instaure une approche préventive et réaffirme le vocabulaire préventif qui avait été employé dans la Déclaration de Rio. Il a également pour objectifs de faciliter les échanges d'informations concernant les OVM et d'aider les Etats à mettre en œuvre le Protocole.

Le Protocole de Carthagène est d'une pertinence toute particulière concernant la biodiversité des sols, étant donné que beaucoup d'OVM sont des espèces végétales pouvant avoir un impact sur la biodiversité des sols. Cependant, l'étendue de l'impact des OVM sur le biome « sol » reste encore largement inconnue, ce qui est corroboré par le fait que les experts interrogés dans la Section 5,1 attribuent un degré de connaissances bas concernant la menace que représentent les OVM sur le sol (Fig. 5,2).

La Fig. 9,1, sur la page suivante, présente la liste des pays ayant signé la Convention sur la Diversité biologique et de ceux qui ont également signé le Protocole de Carthagène.

Parallèlement à la mise en œuvre de la Convention sur la Diversité biologique et du Protocole de Carthagène, qui sont des accords internationaux, les Etats européens travaillent également à la conservation de la biodiversité sur une base multi-latérale. Les avancées réalisées et les orientations futures sont discutées dans les sections suivantes.



2010 International Year of Biodiversity

(CBD)

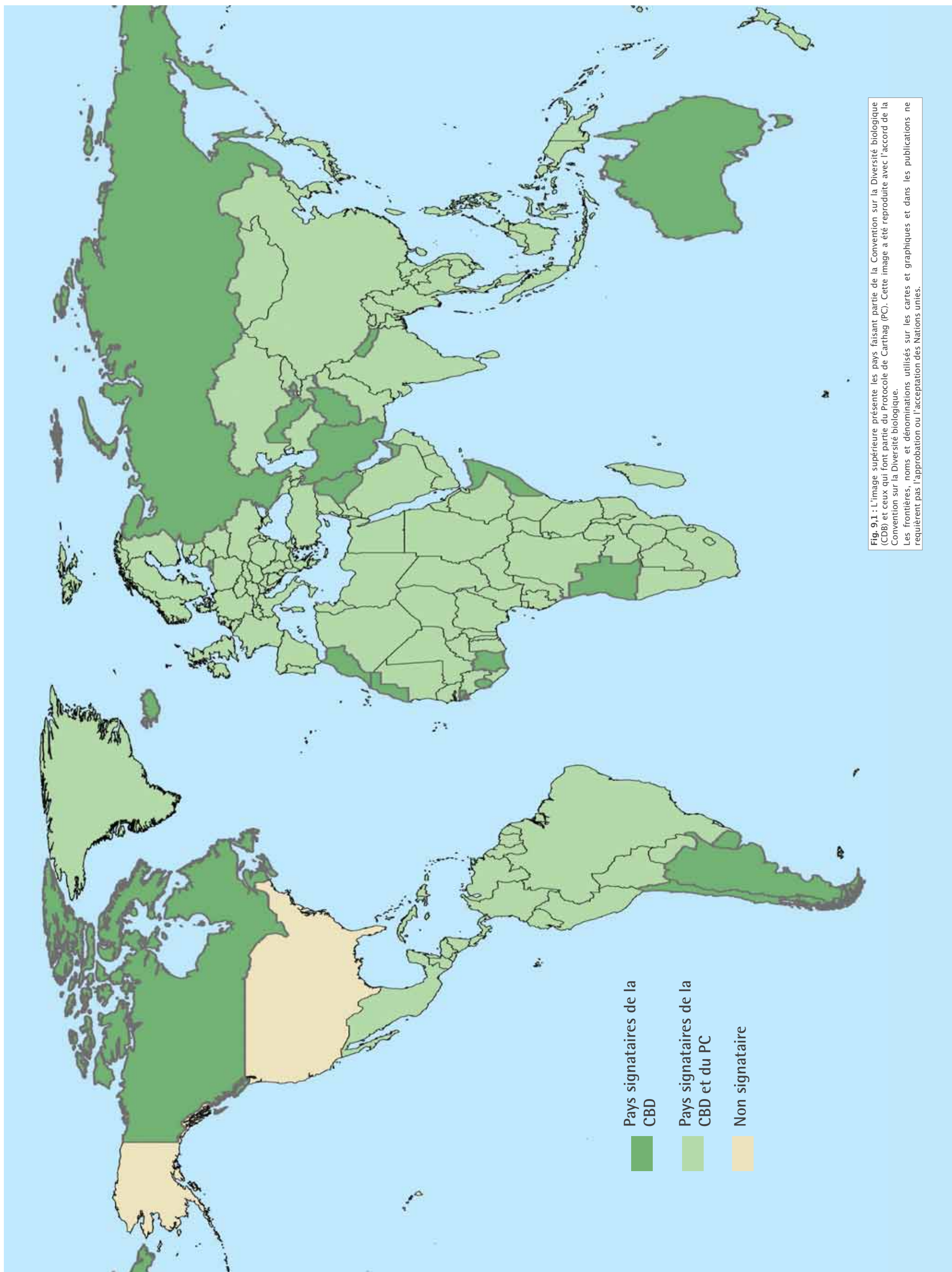


Fig. 9.1 : L'image supérieure présente les pays faisant partie de la Convention sur la Diversité biologique (CBD) et ceux qui font partie du Protocole de Carthag (PC). Cette image a été reproduite avec l'accord de la Convention sur la Diversité biologique. Les frontières, noms et dénominations utilisés sur les cartes et graphiques et dans les publications ne requièrent pas l'approbation ou l'acceptation des Nations unies.

9,2 Biodiversité des sols dans l'Union européenne



Alors que la CDB fonctionne au niveau mondial, des mesures sont également prises au niveau européen pour protéger la biodiversité, et en particulier la biodiversité des sols.

L'état des connaissances sur la vie et sur les différences entre individus, leurs interactions, leurs rôles, leur évolution, leurs risques – en résumé, leur existence – fait encore débat au sein de la communauté scientifique et parmi les décideurs politiques. Cependant, protéger la vie est un but tellement important que tenter quelque chose dans ce domaine en vaut la peine, même au prix d'une sur-simplification ou d'une sur-schématisme. C'est la raison pour laquelle la protection de la nature et la biodiversité font partie des premiers domaines ayant fait l'objet de politiques environnementales parmi les plus élaborées en Europe, ce malgré les difficultés et la complexité résultant de leur ambition de contrôler et de réguler la vie.

Un tel défi est d'autant plus difficile pour la biodiversité des sols, compte tenu de son incroyable diversité, sa complexité et l'actuel déficit de connaissances la concernant. Les sols sont le siège d'une très grande diversité de vie, dont l'ampleur peut s'élever à plusieurs fois celle que l'on peut observer au dessus du sol ou dans la canopée de forêts pluviales tropicales, à unité de surface équivalente. Des milliards de microorganismes sont présents dans l'équivalent d'une cuillerée à café de sol ; une cuillerée de sol prairial contient habituellement plus de microorganismes qu'il n'y a actuellement d'êtres humains sur Terre. Un millier d'espèces d'invertébrés vivraient dans seulement un mètre carré de sol de forêt européenne ; un mètre carré de sol peut également contenir plus de 100 000 individus appartenant à environ dix mille espèces. C'est aussi pour cette raison que la protection de la biodiversité des sols a pris du retard au niveau international, ainsi qu'au niveau de l'Union européenne (UE).

Cependant, des avancées ont été réalisées durant ces dernières décennies, grâce à la mise en place de dispositifs législatifs et politiques qui sont toujours en cours de développement à l'heure actuelle.

Evolution des politiques de protection de la nature et de biodiversité

D'un point de vue historique, les stratégies de conservation reposaient sur la délimitation de zones protégées au sein desquelles la vie sauvage devait, en quelque sorte, être isolée des activités humaines. Des Parcs nationaux ont ainsi été mis en place au XIX^{ème} siècle, et introduits dans les colonies au XX^{ème} siècle, à l'image de ce qui s'est fait dans l'empire britannique. A partir des années 1930 et après la Seconde Guerre Mondiale, ils se sont répandus plus largement sur le continent européen. Aux débuts du développement des politiques de protection de la nature et de la vie sauvage, au niveau national comme au niveau européen, les mesures de conservation se concentraient sur les espèces et les habitats les plus en danger et à propos desquels l'accord et le consensus pouvaient être le plus aisément atteints, grâce à des preuves avérées et abondantes de leur déclin. La Convention CITES (Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction – <http://www.cites.org/fra/index.php>), adoptée en 1975, et la Directive Oiseaux (Directive 79/409/CEE du Conseil de l'Europe), adoptée en 1979, qui définit précisément certaines espèces à protéger sont deux exemples de cette approche.

Cette approche a changé au cours de ces dernières années. Avec le temps, on s'est aperçu que baser la conservation sur certaines espèces présente le risque de concentrer l'attention du grand public, et des décideurs politiques par la même occasion, sur des espèces dites « emblématiques » et qui acquièrent le statut de symbole pour un habitat donné, un problème, une campagne ou une cause environnementale. Le souci avec ce type d'approche est que l'on tend à perdre une vision globale des problèmes environnementaux, ce qui peut induire une protection incomplète de l'environnement. L'attention a donc été portée non seulement sur des espèces particulières, mais aussi sur les habitats qui les abritent. Au niveau européen, cette évolution a abouti à l'adoption de la Directive Habitats (Directive 92/43/EEC du Conseil) en 1992. Elle définit les modalités de la conservation des habitats naturels, ainsi que de la faune et de la flore sauvages, permettant la mise en place d'un réseau de sites méritant une protection spéciale, connus sous le nom de sites Natura 2000 (<http://www.natura.org>). A la fin de l'année 2008, les sites Natura 2000 couvraient 17% de la surface terrestre de l'Union européenne à 27, ce qui correspond environ à une superficie de 730 000 km².

L'évolution des politiques de conservation de la biodiversité n'est pas encore terminée. Elle a donné lieu au développement de politiques reposant sur la conservation d'écosystèmes dans leur ensemble et de leurs fonctions, ainsi que sur la préservation des « Infrastructures Vertes » européennes au sein d'un paysage multifonctionnel. Cette approche est née de l'adoption de la Convention des Nations unies sur la Diversité biologique telle que discutée à la Section 9,1 (<http://www.cbd.int>). La CDB a ouvert la voie à des actions visant à la fois à mettre un terme à l'érosion de la biodiversité, à protéger la diversité biologique de toutes les espèces, et à promouvoir une utilisation durable des ressources naturelles. L'UE a pris des engagements significatifs allant dans ce sens. Les chefs d'Etats et de gouvernements des pays membres de l'UE se sont mis d'accord en 2001 « pour mettre fin au déclin de la biodiversité [dans l'UE] à l'horizon 2010 » et pour « restaurer les habitats et les systèmes naturels ». En 2002, ils ont rejoint les 130 dirigeants mondiaux qui s'étaient mis d'accord pour « réduire significativement le taux d'érosion de biodiversité [au niveau mondial] à l'horizon 2010 ».

Au niveau européen, les politiques concernant la biodiversité sont déjà largement en place à l'heure actuelle et les préoccupations autour de la préservation de la biodiversité ont été intégrées à la Stratégie en faveur du Développement durable (<http://ec.europa.eu/environnement/eussd/>), connue sous le nom de Stratégie de Lisbonne (http://ec.europa.eu/archives/growthandjobs_2009/index_fr.htm), et aux politiques sectorielles et environnementales européennes. Une Stratégie européenne sur la biodiversité (COM(98)42 – 04/02/1998) a été adoptée en 1998, accompagnée de Plans d'actions en 2001 (COM(2001)162 – 27/03/2001) et 2006 (COM(2006)216 – 22/05/2006). La plupart des Etats membres ont aussi développé (ou sont en train de le faire) des stratégies de ce type et/ou des plans d'actions. Ceci a requis la mise au point d'indicateurs de biodiversité pour assurer un suivi dans ce domaine.

Où la biodiversité des sols trouve-t-elle sa place ?

A l'exception notable des sols de tourbe, qui faisaient déjà l'objet d'une certaine protection dans le cadre de la Convention Ramsar (Convention sur les zones humides d'importance internationale - <http://www.ramsar.org>) en 1971, les politiques de conservation de la nature ont généralement négligé les sols et la vie qu'ils abritent. Ce défaut des politiques actuelles de conservation peut être expliqué par diverses raisons. L'un des problèmes réside dans le fait que la littérature en sciences du sol et de la biodiversité

des sols, en lien avec la conservation, est peu abondante : les décideurs politiques n'ont donc pas suffisamment de connaissances à leur disposition pour décider ce qui doit être protégé, où, comment et pourquoi. Un autre problème majeur réside dans le fait que ni une approche « zone protégée », ni une approche « espèces », ne sont réellement possibles concernant les organismes du sol. Pour les organismes vivant au dessus du sol, le nombre d'espèces (i.e. la diversité taxonomique) est l'indice le plus commun pour mesurer la biodiversité. Mais concernant les organismes du sol, parmi lesquels beaucoup d'espèces sont encore inconnues ou difficiles à identifier, la traditionnelle taxonomie est insuffisante pour rendre compte de la biodiversité des sols. Par conséquent, il est largement reconnu que l'identification de « hotspots » où les espèces vivant dans le sol sont soit plus d'intérêt, soit plus à risque que dans d'autres régions de l'UE, est impossible. En raison d'une apparente redondance fonctionnelle des espèces vivant dans le sol (cf. Section 4,1), il a également été impossible d'identifier ou de se mettre d'accord sur des espèces pouvant avoir une influence cruciale sur leur écosystème en lien de leur taille et de leur activité (ce type d'espèces est connu sous le nom d'espèces clé de voûte). Il en est de même concernant d'autres espèces, appelées « espèces parapluies », dont les exigences en matière d'habitat et/ou d'aire de répartition sont telles que leur conservation garantirait la viabilité de beaucoup d'autres espèces. L'identification de telles espèces pour les sols aiderait à établir des priorités d'actions pour combattre l'érosion de la biodiversité des sols.

Pour ces raisons, les stratégies visant à protéger la biodiversité des sols se sont plutôt concentrées sur la protection des fonctions et des services fournis par les écosystèmes pédologiques. Ainsi, elles ont très tôt adopté des concepts et des approches qui prennent de l'importance actuellement pour la biodiversité au dessus du sol. Par ailleurs, les écologues du sol ont récemment réalisé une autre avancée majeure : en développant le concept des liens entre les compartiments souterrain et au dessus du sol, ils ont montré que de nombreux assemblages et processus du monde visible sont dirigés et pilotés par des espèces, des interactions ou des processus qui ont lieu dans le sol.

Ceci a permis de démontrer et d'accroître la prise de conscience de l'importance de la biodiversité du sol. Toutefois, alors que des concepts spécifiques émergent actuellement en écologie du sol, ces progrès ne peuvent être accomplis qu'une fois que les domaines scientifiques les soutenant (physique du sol, dynamique de la matière organique, écologie des populations, etc.) ont atteint une maturité suffisante.



Fig. 9,2 : Tombée de la nuit sur l'Europe et l'Afrique du Nord. L'Union européenne met en place des politiques de suivi pour sauvegarder et augmenter la biodiversité des sols. (NASA)

La Stratégie thématique sur les sols de l'Union européenne

Jusqu'à peu, les sols n'ont pas fait l'objet de politiques de protection particulières au niveau européen, bien que plusieurs politiques communautaires contribuaient déjà à leur protection, notamment dans les domaines de l'agriculture ou de la prévention des pollutions industrielles. Au cours des cinq dernières années, la nécessité d'une approche cohérente dans le domaine de la protection des sols s'est finalement imposée dans l'agenda politique européen. Ceci a abouti à l'adoption de la Stratégie thématique sur les sols (COM(2006)231, http://ec.europa.eu/environment/soil/index_en.htm), dont l'objectif est d'interrompre et d'inverser la dégradation des sols pour ainsi garantir un haut niveau de protection des sols à travers l'Union européenne. Cette stratégie met l'accent sur le fait que le sol est une ressource naturelle essentielle et irremplaçable qui accomplit un grand nombre de fonctions fondamentales à protéger.

L'objectif de cette stratégie est de définir une approche commune et complète, concentrée sur la conservation des fonctions des sols. Cet objectif prend en compte les différentes fonctions que les sols peuvent réaliser, leurs variabilités et leurs complexités, ainsi que les différents processus de dégradation que les sols sont susceptibles de subir. Il repose sur les principes de la protection des sols contre de futures dégradations, de la préservation de ses fonctions, et de la restauration des capacités fonctionnelles des sols dégradés.

Cette stratégie repose sur quatre piliers:

- i. un cadre législatif, sous la forme d'une proposition de Directive cadre sur les sols (COM(2006)232, http://ec.europa.eu/environment/soil/index_en.htm),
- ii. l'intégration de la protection des sols dans d'autres politiques nationales et communautaires,
- iii. le renforcement de la recherche sur les sols comme base pour de futures politiques,
- iv. la sensibilisation du grand public sur la nécessité de protéger les sols. La logique qui sous-tend le développement d'une approche cohérente en matière de protection des sols repose sur la reconnaissance d'une multi-fonctionnalité vitale des sols, qui est en grande partie réalisée par la biodiversité des sols.

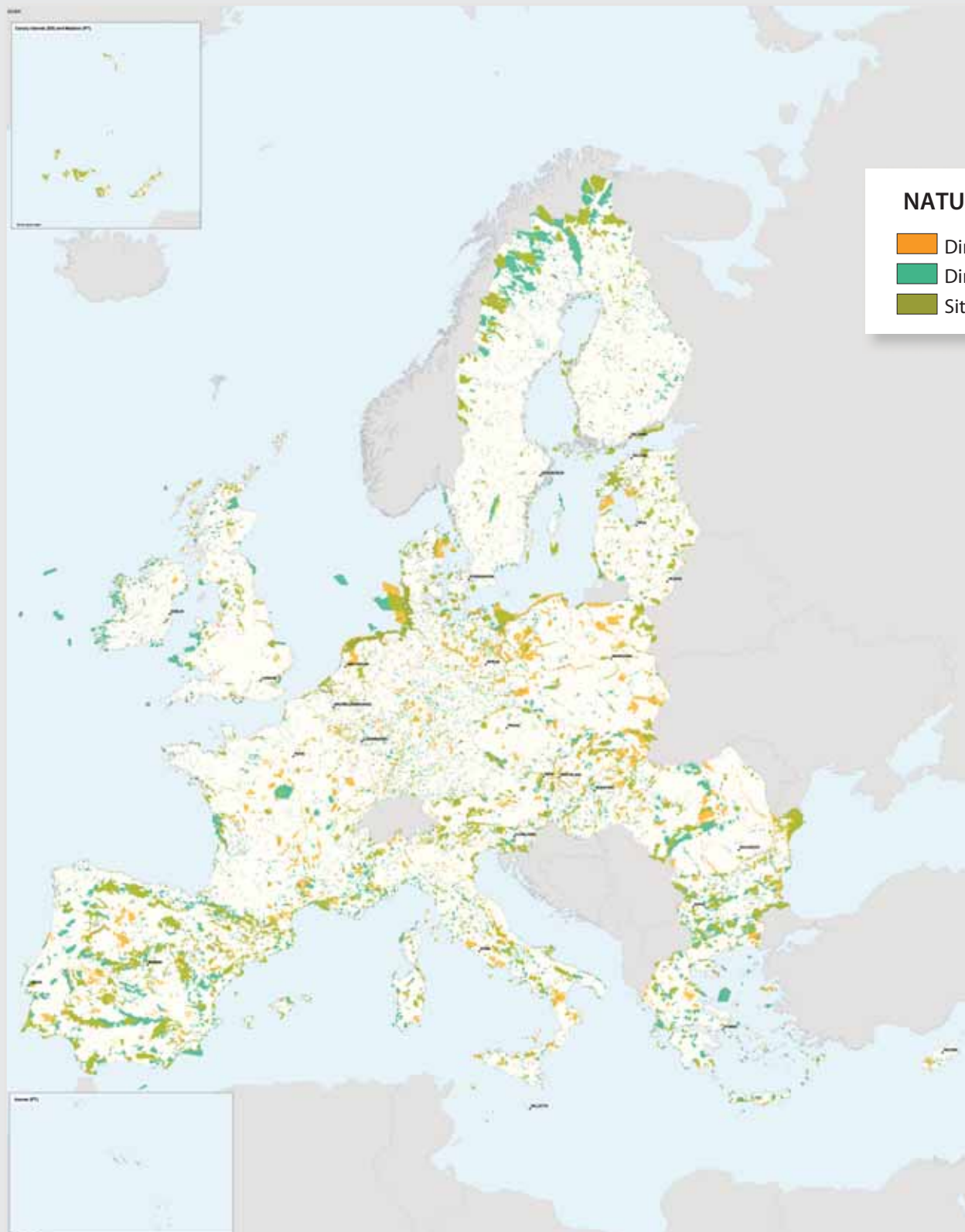
La Commission européenne, qui reconnaît l'importance de la biodiversité des sols mais est en même temps consciente du caractère lacunaire des connaissances actuelles dans ce domaine, a décidé d'intensifier ses efforts pour accroître la compréhension des fonctions de la biodiversité, qui représente un service environnemental. A titre d'exemple, davantage de fonds ont été alloués à des appels à projets spécialisés dans le cadre du Programme cadre de recherche.

Les solutions pour l'avenir

Malgré son importance, le rôle de la biodiversité des sols au sein des écosystèmes et pour le développement économique n'est que très peu perçu. L'expression «loin des yeux, loin du cœur» correspond particulièrement bien à la situation de la biodiversité des sols. Bien que les organismes du sol soient essentiels pour le maintien des fonctions des écosystèmes, ils constituent une des composantes les moins connues et les plus négligées de la biodiversité globale. Toutefois, l'adoption de la Stratégie thématique sur les sols par la Commission européenne et la vague d'initiatives qui s'en est suivie sont sur le point de changer cette situation. Cette stratégie a contribué à initier un processus d'approfondissement de notre compréhension scientifique de la biodiversité des sols et de ses liens avec d'autres fonctions du sol. Elle a parallèlement induit le développement d'initiatives qui ont fait apparaître au grand jour la vie souterraine à destination du grand public et des décideurs politiques. Ces progrès ouvrent la voie à l'intégration de la biodiversité des sols dans d'autres politiques communautaires telle que la Politique Agricole Commune, dans laquelle les synergies entre biodiversité des sols et agriculture durable et productive sont devenues incontestables.

Cet atlas est un des exemples de ce dont nous – Institutions européennes, Etats membres, communauté scientifique, usagers des sols, citoyens européens – auront à faire, dans les années à venir, pour améliorer la perception de la vie dans les sols afin d'accroître l'intérêt qui lui est porté et, par conséquent, l'attention qui lui sera consacrée.

Natura 2000



En mai 1992, les gouvernements de l'Union européenne ont adopté une loi appelée « Directive Habitats » qui vise à protéger le plus complètement possible les habitats et les espèces menacés en Europe (voir la carte ci-contre). Cette directive a été élaborée pour compléter la Directive Oiseaux adoptée en 1979. Au même titre que la Directive Oiseaux imposait la mise en place de « Zones de protection spéciale » pour les oiseaux, la Directive Habitats impose la mise en place de « Zones spéciales de conservation » pour d'autres espèces précises, ainsi que pour les habitats. L'association de ces zones forme le réseau de sites Natura 2000. Tous les Etats membres de l'UE participent à ce réseau au sein d'un partenariat à l'échelle européenne.

A l'heure actuelle, il n'existe pas de sites spécifiquement inscrits au réseau Natura 2000 pour la protection des espèces vivant dans le sol ou de l'habitat « sol ». Néanmoins, étant donné les importants services écosystémiques rendus par divers organismes du sol et les menaces que ceux-ci subissent cette situation est susceptible de changer à l'avenir.

Fig. 9,3 : Carte présentant la distribution des sites Natura 2000 terrestres et marins dans l'UE à 25. (JRC)

9,3 Sensibiliser sur la biodiversité des sols

Le besoin de sensibiliser et de comprendre l'importance des sols et de la biodiversité des sols, en milieu urbain comme en milieu rural, a été souligné à la fois au niveau européen et mondial. En Europe, un certain nombre de menaces pour la qualité des sols ont été définies (compaction, érosion, perte de matière organique, éboulement, contamination, désertification, salinisation, et imperméabilisation). Celles-ci impactent le fonctionnement de nos sols (cf. Chapitres 4 et 5).

Cependant, la perte de biodiversité n'apparaît pas explicitement dans la proposition de loi européenne sur la protection des sols, étant donné le manque de connaissance que nous avons sur les activités et la distribution des organismes dans les sols. Par conséquent, accroître la compréhension de tous sur la biodiversité des sols par la recherche et l'éducation, est la première étape logique permettant à la société dans son ensemble de percevoir et d'apprécier la biodiversité des sols et son importance.

Que signifie « conscience des sols » ?

La conscience des sols signifie développer un comportement responsable vis-à-vis des sols et de la gestion des sols, reposant sur la connaissance. Plus nous en saurons sur le rôle joué par les organismes du sol dans le fonctionnement de notre environnement, plus nous comprendrons combien il est important, et plus nous leur porterons d'attention.

Qui doit apprendre sur la biodiversité des sols ?

Il est essentiel d'enseigner l'importance de la biodiversité des sols à la société dans son ensemble (jeunes enfants, enseignants, agriculteurs, jardiniers, industriels, aménageurs et politiques).

Les enfants de tout âge adorent jouer avec le sol (Fig. 9,4) et possèdent une énorme faculté d'apprentissage grâce à de simples activités manuelles allant de la comparaison de texture à la réalisation de « pâtes de boue », en passant par la création de terrariums de vers de terre ou l'observation au microscope de ce qui vit dans le sol. Le point de vue d'un enfant sur ce que sont un sol, ses fonctions et le rôle des organismes qui y vivent, reflète souvent un jugement plus lucide que celui des adultes. Les dessins réalisés par les enfants montrent la manière dont ceux-ci se représentent le sol et ils le décrivent souvent comme un élément essentiel de l'écosystème, ce qui peut paraître étonnant (Fig. 9,5). De tels croquis ou peintures, particulièrement ceux réalisés par des élèves d'école primaire, témoignent souvent de messages complexes en relation avec la chaîne alimentaire ou l'importance des vers de terre dans le développement du réseau poral souterrain, qui favorise en retour l'infiltration de l'eau de pluie.

Ceci est une leçon pour les chercheurs en sciences du sol qui s'efforcent de communiquer mais qui trop souvent compliquent les choses : la perception que les enfants ont des écosystèmes semble inhérente et la plupart sont fascinés par la vie dans le sol, qu'ils soient en primaire, dans le secondaire ou à l'université (Fig. 9,6, Fig. 9,7).

Autres publics qu'il est nécessaire de sensibiliser et d'éduquer :

Etudiants d'universités

Les connaissances générales sur les sols, sur la biologie et l'écologie des sols, sont souvent lacunaires, ce même dans des filières universitaires ayant un lien direct avec l'étude des écosystèmes terrestres. L'enseignement de la vie des sols est clairement à améliorer au niveau universitaire, non seulement dans des domaines tels que l'agronomie et les sciences de la forêt ou de l'environnement, mais également dans les



Fig. 9,4 : Les enfants adorent jouer avec le sol. Cette scène, tirée du film largement diffusé « Dirt ! The movie », montre un jeu traditionnel joué par des enfants indiens, dans lequel ils se couvrent de sol. (Photograph Courtesy Gene Rosow Common Ground Media, Inc. From DIRT! The Movie www.dirtthemovie.org)



Fig. 9,5 : Biodiversité des sols d'un point de vue différent. Vie souterraine vue par un enfant. Il est intéressant d'observer la diversité des organismes représentés et le fait que les deux organismes en jaune sont représentés comme 'suspendus' par leurs pattes dans le sol ! (KG)

filiales d'ingénieur, d'architecture et d'aménagement du territoire, car celle-ci participent également à la gestion de notre planète

Scientifiques de l'environnement

Les sciences de l'environnement devraient se caractériser par une approche très holistique. Cela peut être obtenu en constituant des équipes multidisciplinaires au sein desquelles des personnes spécialisées dans différents domaines scientifiques sont capables de collaborer et de s'entendre mutuellement. Néanmoins, cette situation optimale est menacée par le fait que certaines disciplines sont délaissées.

Décideurs politiques

Les décideurs politiques sont responsables des mesures politiques qui touchent notre vie quotidienne. Les délais en politique sont souvent calés sur les échéances électorales plutôt que sur les processus du monde réel. Accroître la conscience de la biodiversité des sols dans l'élaboration des décisions politiques serait très bénéfique.

Agriculteurs et gestionnaires terriens

Les agriculteurs ont généralement une bonne connaissance et une bonne intuition de ce qu'est le sol, car celui-ci constitue le fondement de leur activité. Toutefois, le fonctionnement biologique de ce système n'est pas aussi évident et certaines pratiques agricoles devraient être limitées.

Dans beaucoup de situations, les pratiques des agriculteurs qui devraient s'inscrire dans des perspectives à long terme, se font maintenant à plus court terme, ce qui pose problème. Ce phénomène est lié à la transition de systèmes traditionnels vers des systèmes plus industriels.

Grand public

En définitive, l'objectif le plus important est de réussir à sensibiliser le grand public sur ces questions, car dans un régime démocratique, c'est la seule manière d'obtenir un changement de mode de vie par la base, afin de garantir un usage durable de notre planète.



Fig. 9,6 : Enfants d'une école primaire explorant la vie dans une fosse pédologique à proximité de leur école. (KG)



Fig. 9,7 : Même les étudiants d'université apprécient l'échantillonnage de la biodiversité des sols sur le terrain. (CG)



Fig. 9,8 : Vous pouvez observer davantage de vie dans le sol lorsque c'est grossi. (CG)



Fig. 9,9 : L'Union européenne est en train de mettre en place des politiques et des lois visant à protéger la biodiversité, et la biodiversité des sols en particulier. Il est tout aussi important d'éduquer les décideurs politiques. Peut-être un jour, ces enfants seront en situation de protéger les organismes vivant dans le sol. (AJ)

Où pouvons-nous apprendre sur les sols et les organismes du sol ?

Souvent, la meilleure façon d'enseigner les sols aux gens est de les emmener physiquement dans un champ, dans un bois ou tout simplement dans un jardin. Dans ce genre de milieu, les étudiants peuvent examiner par eux-mêmes la biodiversité des sols et le rôle que celle-ci joue dans le fonctionnement de notre environnement. Creuser un petit trou, soulever une pierre pour observer ce qui se cache en dessous, tamiser la litière végétale ou encore fabriquer des pièges avec des pots de yaourt, sont de simples techniques pour entrer en contact avec la vie des sols.

L'utilisation de loupes ou de microscopes pour observer la variété des organismes présents dans quelques grammes de sol est une opération très simple qui laissera de manière certaine une impression durable aux personnes participant à cette observation (Fig. 9,8).

Les supports pédagogiques à destination des étudiants et des enseignants sont toujours plus abondants. Ils comprennent des logiciels informatiques, des plans de cours, des supports d'aides à l'enseignement, ainsi que des activités pratiques en classe et en extérieur (Fig. 9,12).

L'avantage de l'enseignement de la biologie des sols est qu'il peut se faire à destination de tous les âges, des petits enfants, qui construisent des terrariums pour les vers de terre, aux élèves du secondaire et aux étudiants d'université, qui découvrent l'importance de la biologie des sols dans le cycle global des nutriments et dans le fonctionnement des écosystèmes (Fig. 9,10).

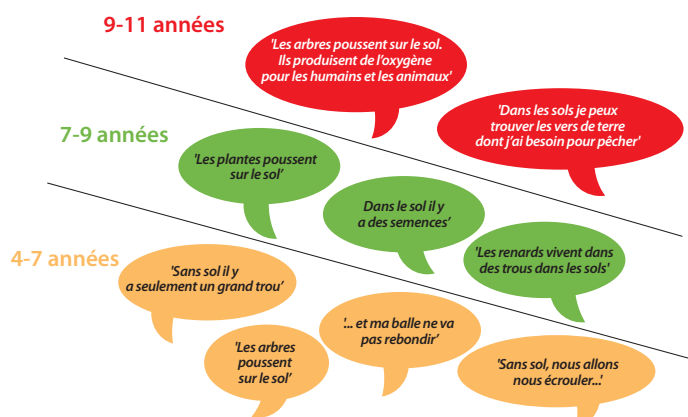


Fig. 9,10 : Les conceptions qu'ont les enfants des sols dépendent de l'âge. (KG)

Un certain nombre d'initiatives éducatives prometteuses à destination du grand public ont vu le jour, en particulier à destination des enfants, pour leur permettre d'apprendre dans des milieux extra-scolaires. Elles comprennent des musées interactifs (Fig. 9,11) ou des promenades savantes dans la nature racontant l'histoire des sols et de leurs rôles dans le paysage.



Fig. 9,11 : Musée du sol souterrain d'Osnabrück, Allemagne. (KG)

Une autre voie intéressante est d'utiliser des photographies d'animaux vivant dans le sol pour illustrer l'importance de la vie souterraine et sensibiliser le grand public sur cet aspect. Un candidat privilégié dans cette perspective est le personnage de Taube, dans le roman *Le Vent dans les Saules* (Fig. 9,13). Cette approche peut également fonctionner avec une créature considérée comme laide ! Un rat taube nu comme le personnage de Rufus, dans la série de dessins animés *'Kim Possible'* de Disney (Fig. 9,13), jouit actuellement d'une large reconnaissance. Beaucoup d'enfants sont terriblement déçus lorsqu'ils se rendent compte qu'ils ne peuvent pas avoir ce rat nu comme animal de compagnie en raison du besoin de cet animal de vivre dans son habitat particulier, le sol sombre et chaud. Ils se consolent alors avec la version peluche de cet animal, qui se vend si bien qu'elle est souvent en rupture de stock chez les détaillants ! Ces exemples montrent très clairement que les organismes du sol peuvent rivaliser avec d'autres animaux plus connus et charismatiques tels que l'éléphant ou le lion, pour sensibiliser le grand public sur la biodiversité des sols.

Plus récemment, l'importance des sols est devenue un sujet international grâce à la sortie du film « *Dirt! The movie* » (<http://www.dirtthemovie.org>) et à l'abondance d'articles de presse, que ce soit dans *National Geographic* ou dans des bandes dessinées (Fig. 9,4, 9,13).

Welcome to Soil-net.com

About Soil-Net.com

- Primary (Key Stage 1 & 2)
- Secondary
- Case Studies
- Activities
- Teachers and Parents

The factory of life
Why soil biodiversity is so important

Fig. 9,12 : Pour de plus amples informations sur les ressources pédagogiques disponibles pour l'enseignement sur les sols et sur la biodiversité des sols, il est possible de se connecter aux sites suivants:
<http://eu-soils.jrc.ec.europa.eu/awareness/Inventory.cfm>
<http://www.soil-net.com/>
http://ec.europa.eu/environment/index_fr.htm

WormWatch

WormWatch is getting the dirt on earthworms

WHAT IS WORMWATCH?

WormWatch is a science based educational program that makes learning about the soil fun and exciting. It is also part of a national volunteer monitoring program used to identify ecological changes that may be affecting our environment. The site describes the importance of worms as an indicator of soil biodiversity, provides you with activities and lessons, and provides tools and resources to enable you to identify and monitor worms.

WHY MONITOR WORMS?

The WormWatch National Earthworm Survey will help scientists determine how many earthworm species are in Canada, and where they live.

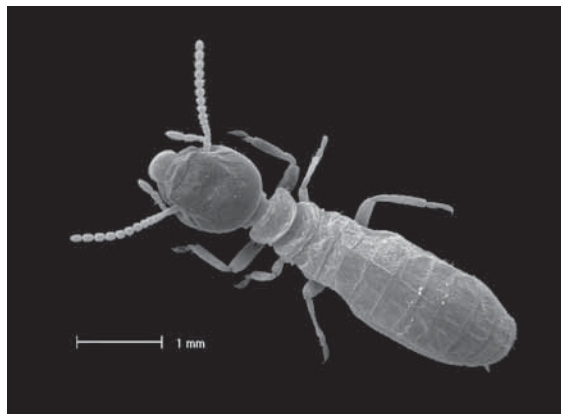
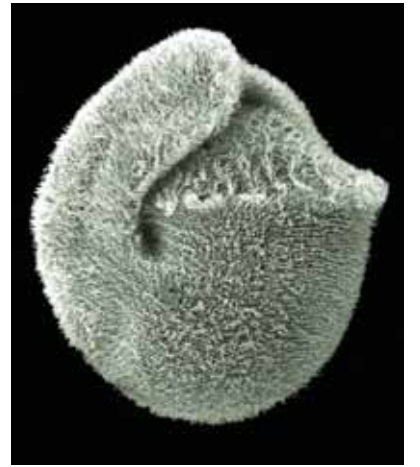
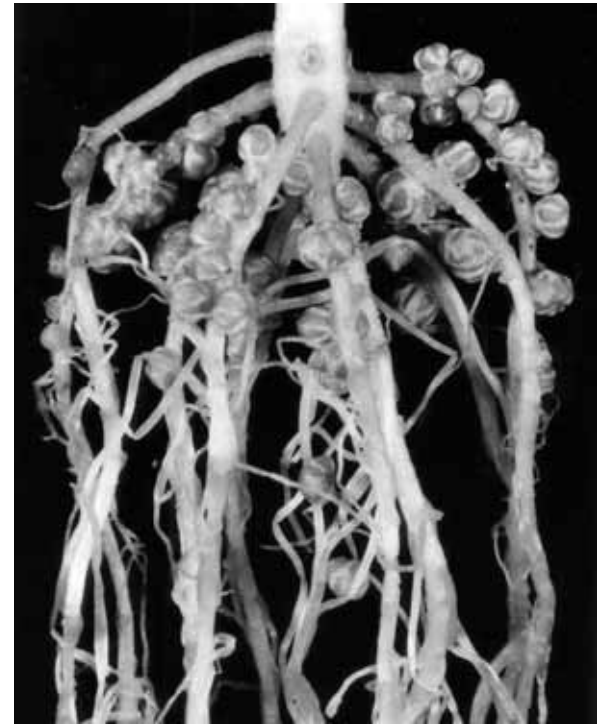
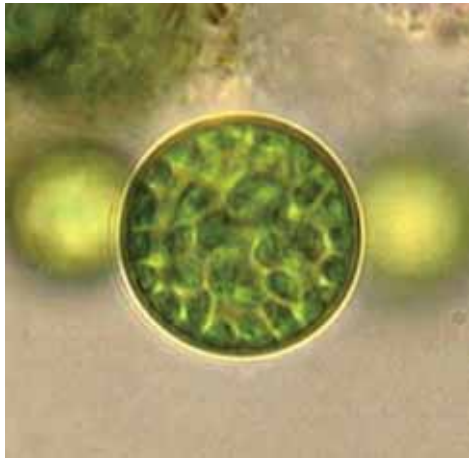
This information is important. The number of worms in a specific volume of soil can tell us a lot about how the habitat is being managed, because earthworms are very sensitive to soil disturbance. Learning more about the distribution of earthworm species can be used to help improve soil health and reclaim degraded sites. Gardeners, naturalists, farmers, arboriculturists, ecologists can participate in the WormWatch survey! The data you collect will be used to create a Canadian database of earthworm species and habitat distribution. We can't see the big picture without you!

Currently, 23 different earthworm species have been found and reported in Canada. Perhaps with your help we can find more!



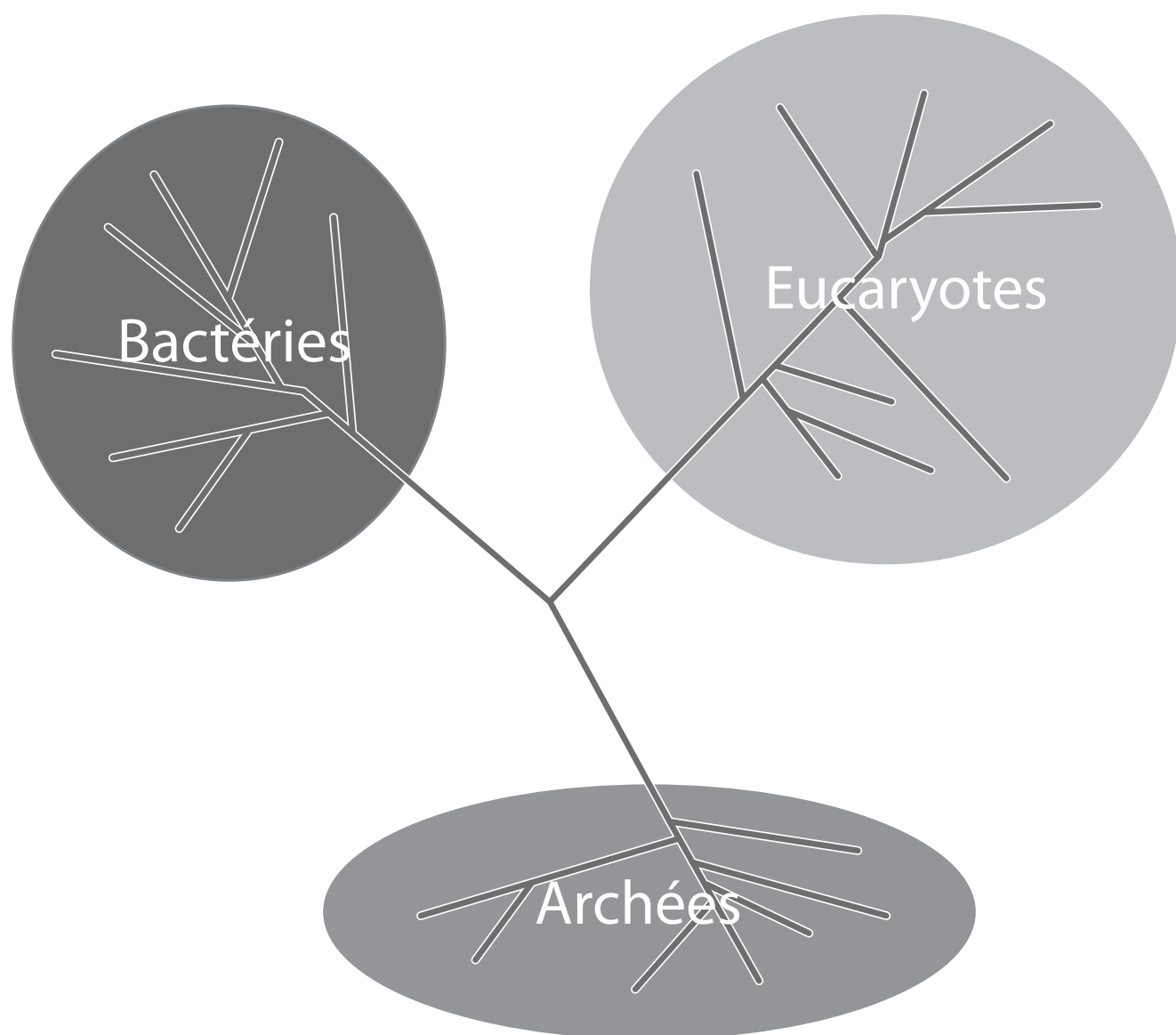
Fig. 9,13 : En haut à gauche : un rat taube nu (RK) ; en haut à droite : deux personnages de bande dessinée utilisés par l'Institut de recherche Macaulay sur l'usage des terres, pour sensibiliser le grand public sur les sols (WT) ; en bas : Taube et Rat, de *Le Vent dans les Saules*. (Sbl)





DEUXIEME SECTION

LES ORGANISMES DU SOL



SECTION 2 : LES ORGANISMES DU SOL

I Les procaryotes

Les « Procaryotes » regroupent tous les organismes vivants qui ne possèdent pas de vrai noyau cellulaire, défini comme une structure généralement sphérique contenant tout le matériel génétique. Ils ne possèdent pas non plus d'organites intracellulaires individualisés par une membrane. Tous les organismes de ce groupe sont unicellulaires et constituent deux des trois groupes d'organismes vivants, les bactéries et les archées (les eucaryotes constituant le troisième groupe). Ces deux types d'organismes sont abondants dans la plupart des sols, les plus abondants étant les bactéries. Les connaissances sur les archées dans les sols sont limitées car, jusqu'à récemment, elles étaient considérées comme présentes uniquement dans les milieux extrêmes comme les sources chaudes. C'est maintenant reconnu comme faux car les archées sont présentes dans la plupart des habitats. Les aspects fonctionnels des archées sont présentés dans la Section 3,5. La présente section se focalise sur les bactéries, qui bien qu'étant très proches morphologiquement des archées au microscope, sont très distinctes du point de vue génétique et biochimique.

Dans les sols, les procaryotes sont généralement plus abondants dans les horizons superficiels, où ils sont associés aux matières organiques et à la rhizosphère (comme présenté dans la section 1,4). Leur nombre diminue significativement avec la profondeur.

Les Procaryotes sont microscopiques, invisibles à l'œil nu. Les bactéries sont difficiles à différencier par leur seule morphologie : un nombre relativement restreint de groupes peut être défini sur la base de la forme des cellules ou des colonies quand elles sont cultivées (Fig. I,1).

L'étude des procaryotes est compliquée par le fait qu'on estime à plus de 90 % le nombre de bactéries du sol non cultivables dans les conditions de laboratoire. Cela signifie que la majeure partie des études sur les bactéries est actuellement conduite au niveau moléculaire. Toutefois, nous présentons ici quelques résultats de travaux d'observation visuelle.

La taxonomie des procaryotes est d'autant plus compliquée qu'il n'existe pas de consensus clair concernant la définition des espèces de bactéries. Cela est dû au fait que les bactéries sont capables d'échanger du matériel génétique entre elles, d'en prélever dans l'environnement et donc ne nécessitent pas de se reproduire pour devenir génétiquement distinctes. Comme si vous préleviez de l'ADN à une carotte et vous l'intégriez dans votre corps ! Ce comportement est commun dans le monde bactérien ce qui entraîne des difficultés pour définir ce qu'est ou ce que signifie une espèce bactérienne. Les fonctions exercées par les bactéries sont incroyablement diversifiées. Certaines sont présentées dans la Section 4,1, avec le nom des espèces qui assurent ces fonctions. Par ailleurs, de nombreuses bactéries du sol et les composés qu'elles produisent, sont largement utilisées dans les biotechnologies et leurs applications. Elles sont détaillées dans la Section 4,5.

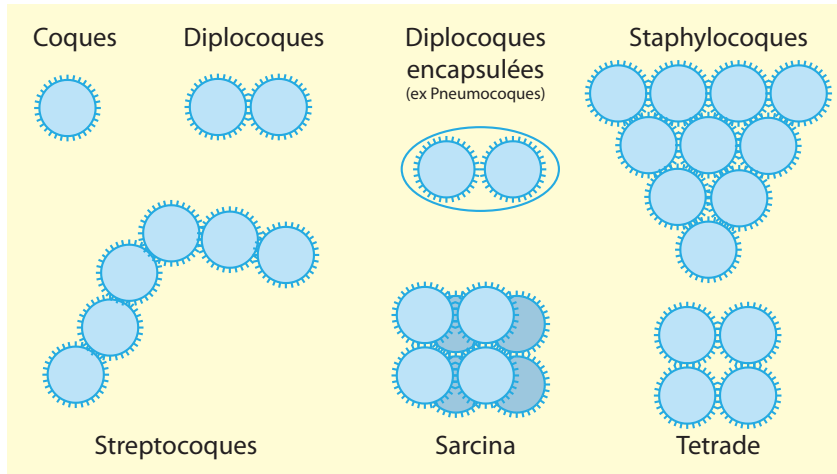
Relations symbiotiques

De nombreux organismes procaryotes sont capables de former des relations symbiotiques avec d'autres organismes. Ainsi, les Lichens sont le résultat d'une symbiose entre un champignon et une cyanobactérie, un organisme procaryote, ou dans certains cas avec une algue.

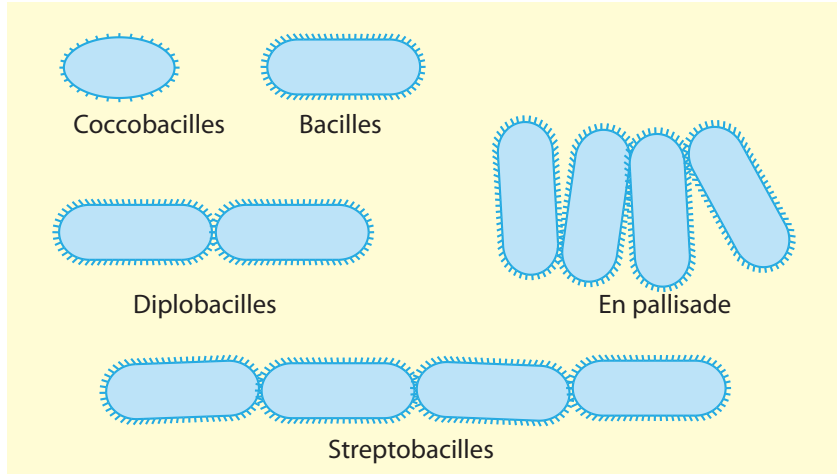


Fig. I,II : Les actinomycètes sont un type de bactérie de la famille des Actinobactéries. Le genre *Frankia* est capable de fixer l'azote en formant des nodules racinaires avec les plantes à actinorhizes, incluant de nombreuses espèces d'arbres. L'image ci-dessus présente la coupe d'un nodule racinaire prélevé sur la racine d'un aulne. (PDI)

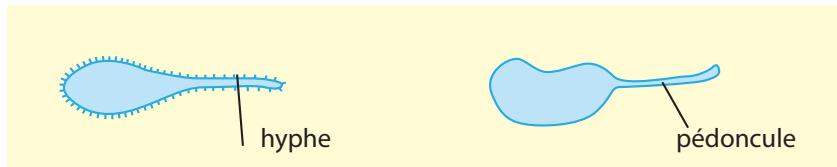
Coques



Bacilles



Bactéries bourgeonnantes et/ou à pédoncules



Autres formes

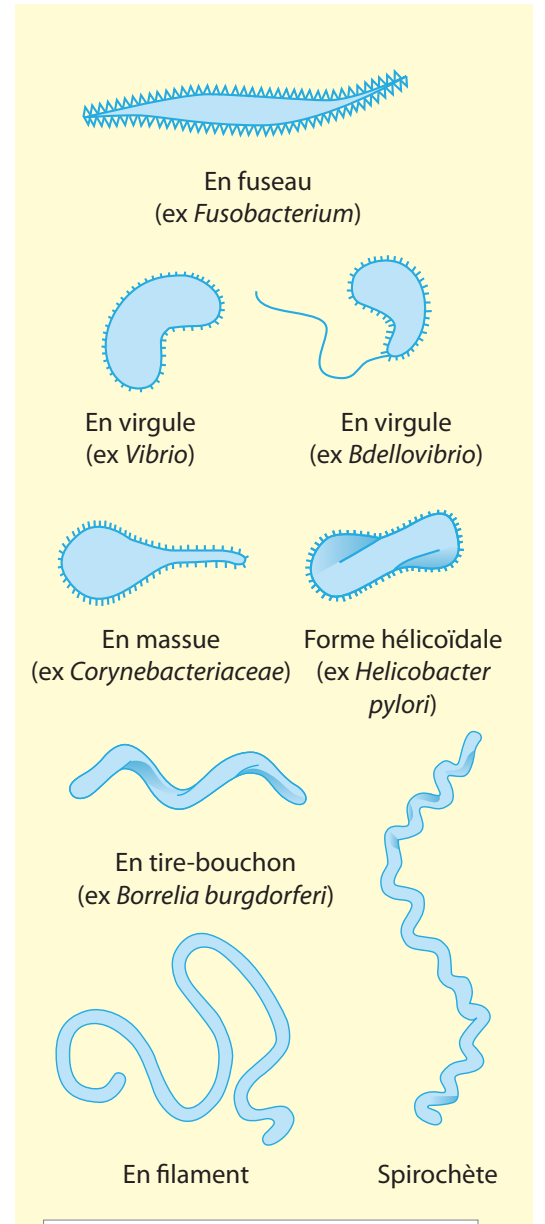


Fig. I,1 : Les différentes formes de cellules procaryotes observables au microscope. (MRV)

Certaines de ces relations ont des conséquences importantes et contrôlent des systèmes à grande échelle. C'est par exemple le cas du cycle de l'azote qui concerne la fixation de l'azote atmosphérique puis sa conversion par des organismes du sol sous des formes assimilables pour les plantes. Une partie des organismes impliqués dans ce cycle est libre dans le sol, indépendante, comme certaines espèces d'algues. D'autres, en revanche, comme les cyanobactéries (voir Section II), les rhizobiums ou les actinomycètes, forment des relations symbiotiques avec les plantes, comme celles présentées dans la Fig. I,II. De telles relations symbiotiques, comme avec les actinomycètes, organismes du genre *Frankia* formant des nodules racinaires avec les arbres (Fig. I,II) ou les rhizobiums, formant des nodules sur les racines de légumineuses (Fig. I,III), jouent un rôle important dans la fertilité des sols. Ces relations symbiotiques assurent la fixation de l'azote gazeux de l'atmosphère dans les nodules pour le transformer en azote assimilable par les plantes.

Pathogènes

Les organismes procaryotes n'ont pas toujours un effet positif et de nombreuses espèces et variétés peuvent provoquer des maladies pour les plantes et les animaux, dont les hommes. Par exemple, l'Anthrax est causé par la bactérie de sol *Bacillus anthracis*, qui en plus d'être utilisée comme arme biologique et peut causer des maladies fatales aux troupeaux exposés à cet organisme du sol. D'autres maladies bien connues pouvant être imputées aux organismes procaryotes du sol sont par exemple le tétanos (*Clostridium tetani*) et la gangrène (*Clostridium perfringens*). Des informations plus spécifiques sur les effets pathogènes des procaryotes sont présentées en Section 4,4.



Fig. I,III : Nodules racinaires formés par *Rhizobium* sp. sur des racines de légumineuses. C'est une relation symbiotique entre une bactérie et une plante. La plante fournit un environnement protégé, riche en sucres pour la nutrition des bactéries qui de leur côté fournissent de l'azote assimilable à la plante. (KR)

Les colonies bactériennes sont distribuées dans la matrice du sol, où elles se développent dans des films d'eau dans les espaces poreux entre les agrégats (Fig. I,IV). Certaines colonies se développent dans des espaces de pores très restreints (Fig. I,V). La colonie est ainsi incapable de se développer au-delà de la taille du pore et va dépendre de la diffusion de l'eau et des nutriments dans les agrégats l'entourant. En revanche, elle a ainsi

l'avantage d'être protégée de la prédation (notamment par les protozoaires). Cependant, le sol étant un système hautement dynamique, les espaces poreux changent suite à des cycles d'humidification / dessiccation ou de gel / dégel. Ainsi, il est peu probable que les colonies demeurent isolées et protégées indéfiniment.

Les nutriments sont souvent limités pour les bactéries dans le sol, qui sont le plus souvent dans un état dormant. Lorsque la disponibilité en nutriments augmente, la plupart des bactéries sont capables de croître rapidement et de se reproduire, avant un retour à un état inactif (Fig. I,VI).

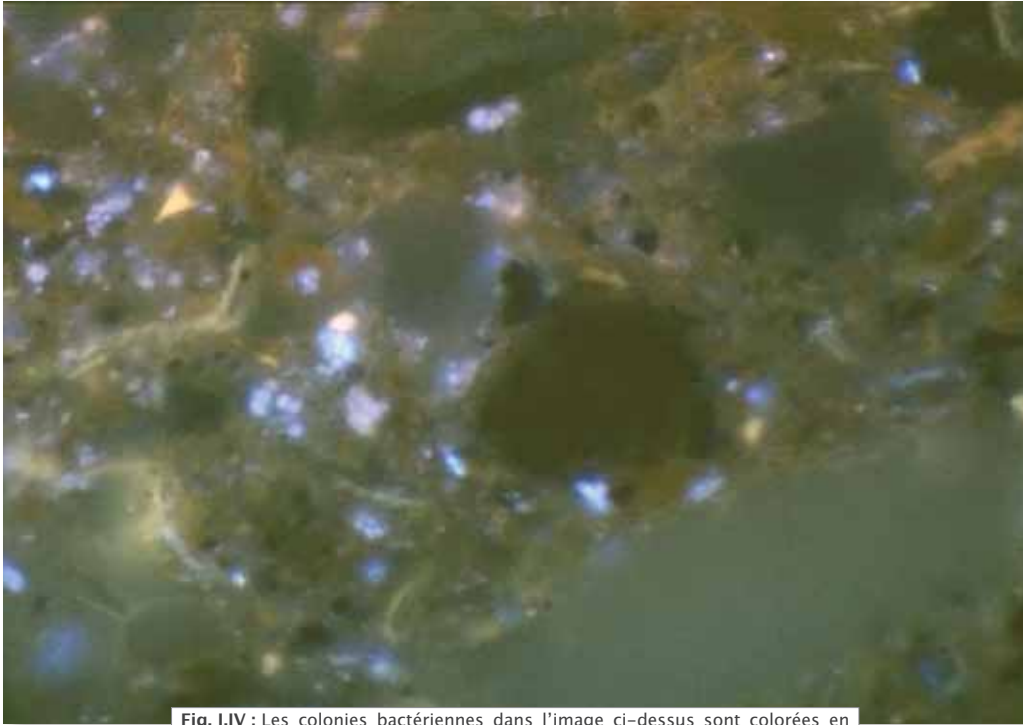


Fig. I,IV : Les colonies bactériennes dans l'image ci-dessus sont colorées en bleu et sont dispersées dans cette lame mince de sol. (KR)



Fig. I,V : Une colonie bactérienne, colorée en bleu, se développe dans un pore très restreint. (KR)

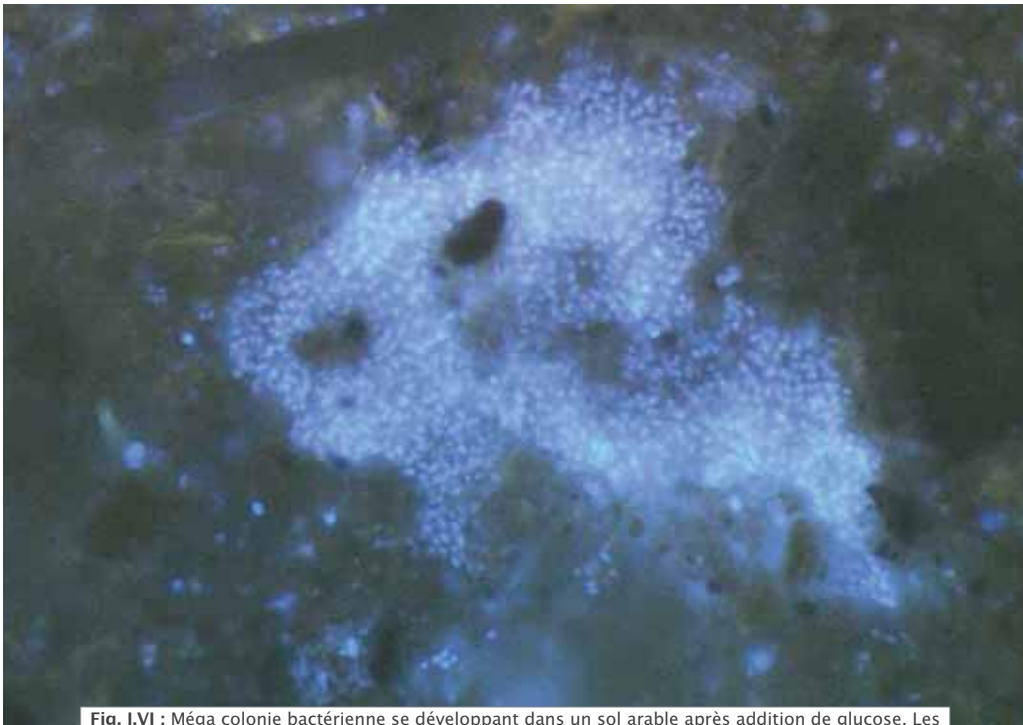


Fig. I,VI : Méga colonie bactérienne se développant dans un sol arable après addition de glucose. Les nutriments sont souvent un facteur limitant pour le développement des bactéries, qui passent alors la majeure partie du temps en dormance, se développant bien plus lentement que dans des conditions de laboratoire idéales. (KR)



Fig. I,VII : Une sélection de microorganismes du sol se développant en laboratoire, après dilutions répétées du sol et ensemencement sur gel d'agar. Chaque colonie est produite par une seule cellule, qui utilise les nutriments du gel d'agar et se reproduit, bâtissant une colonie d'individus identiques. Chaque colonie de forme et de couleur différente représente une 'espèce' de microorganisme. (RW)

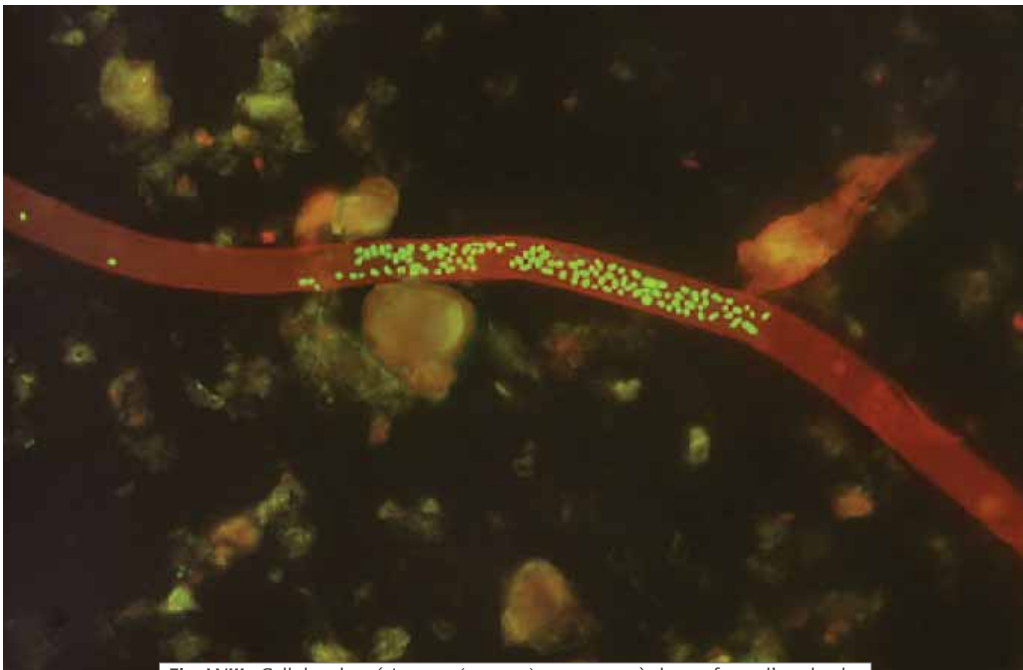


Fig. I,VIII : Cellules bactériennes (en vert) poussant à la surface d'une hyphe fongique. Le sol est un système biologique complexe, riche en interactions entre les différentes espèces, classes et groupes d'organismes. (KR)

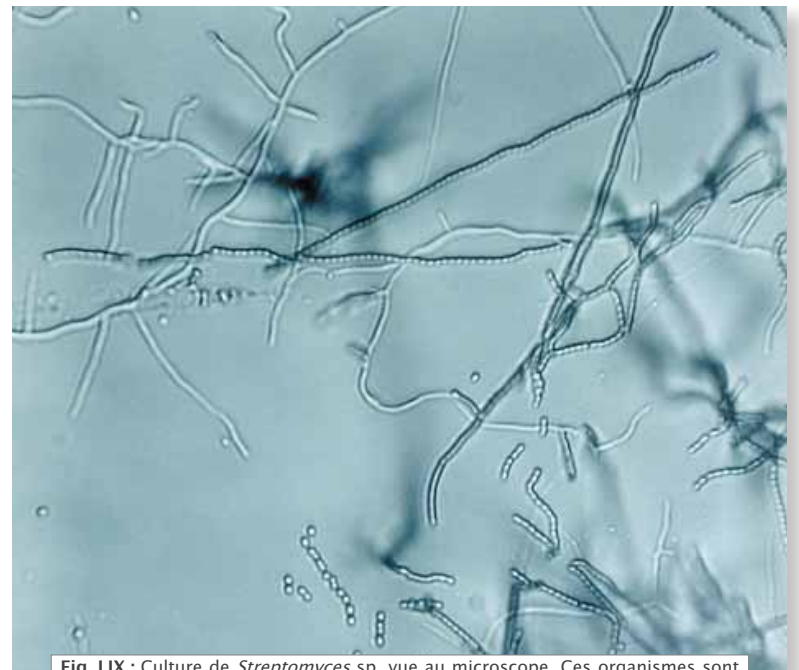


Fig. I,IX : Culture de *Streptomyces* sp. vue au microscope. Ces organismes sont responsables de l'odeur de terre des sols, due à la production d'un métabolite volatil appelé géosim. (PD)

II Les cyanobactéries et les algues

Les cyanobactéries et les algues appartiennent à des groupes d'organismes très différents, les cyanobactéries étant des procaryotes (comme les bactéries) et les algues étant des eucaryotes (comme les protozoaires, les plantes, voire l'espèce humaine). Cependant, ces deux groupes sont photosynthétiques et jouent donc des rôles écologiques comparables dans les sols, ils sont donc traités ensemble dans ce chapitre.

Les **cyanobactéries** (anciennement nommées algues bleues) sont des procaryotes photoautotrophes qui fixent le CO₂ atmosphérique via la photosynthèse participant ainsi au cycle du carbone. Les cyanobactéries sont des organismes relativement résistants, elles sont capables de se développer

via la photosynthèse en conditions extrêmes de sécheresse (précipitations inférieures à 5 mm par an), et de supporter des périodes décennales sans pluie. Ainsi, on les retrouve à la surface de sols situés en de nombreux endroits de la planète, y compris dans les environnements les plus arides (Fig. II,I, II,II, II,III). De plus, les cyanobactéries sont capables d'activité photosynthétique en conditions de rayonnement lumineux très intense, confirmant leur grande résistance et leur capacité de survie dans des milieux difficiles. Ces capacités de résistance et d'adaptation sont particulièrement intéressantes pour les organismes vivant à la

surface des sols qui comparée aux couches plus profondes de sol, présente des conditions très variables et parfois extrêmes (vents, pluies, perturbations liées au travail mécanique ...). La lumière ne pénétrant que sur une très faible profondeur dans les sols (1 à 2 mm maximum), il est fondamental pour les cyanobactéries, dépendantes de la lumière pour leur croissance, de supporter ces conditions.

Les cyanobactéries sont reconnues pour jouer un rôle important dans le cycle de l'azote en tant que fixateurs non symbiotiques d'azote (Fig. II,IV, II,V). Les cyanobactéries fixatrices d'azote ont par exemple un rôle fondamental dans la croissance du riz et donc dans la productivité des rizières. Plus généralement, la fixation azotée par les cyanobactéries représente environ 10 à 25 kg d'azote par hectare et par an dans les agrosystèmes. Au-delà d'un effet bénéfique sur la fertilité des sols via la fixation d'azote, les cyanobactéries favorisent la structuration des sols en réduisant significativement leur densité et en augmentant à la fois leur capacité de rétention d'eau et leur conductivité hydraulique.



Fig. II,I : Les deux figures à gauche représentent des croûtes microbiologiques de sols urbains (Krakow, Pologne). Les figures II,II et II,III présentent différentes cyanobactéries et diatomées isolées d'un même échantillon de croûte microbiologique. (KW)

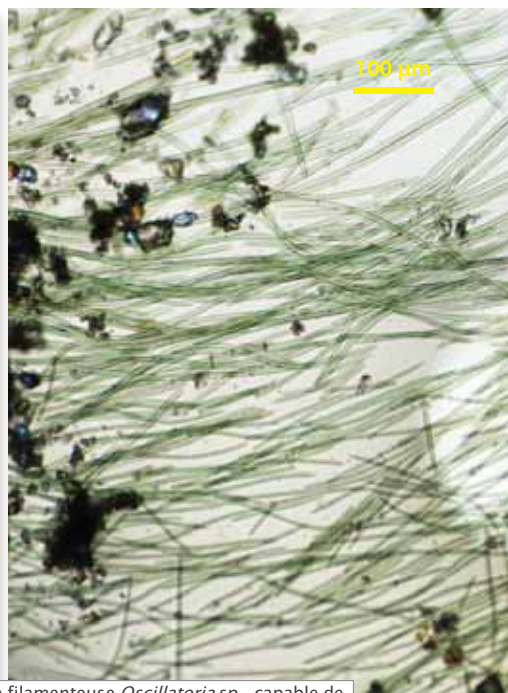


Fig. II,II : Deux photos de la cyanobactérie filamenteuse *Oscillatoria* sp., capable de former d'importants tapis à la surface des sols (voir Fig. II,I.) (KW)

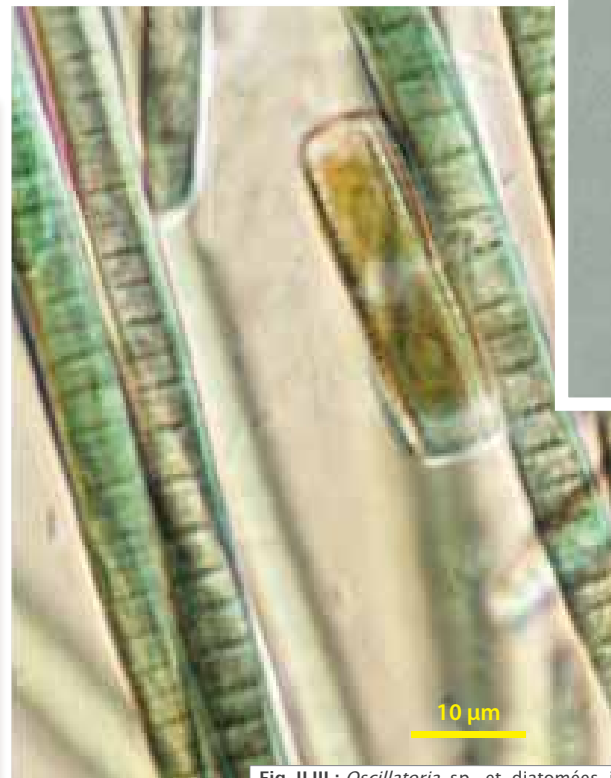


Fig. II,III : *Oscillatoria* sp. et diatomées isolées d'un croûte microbiologique d'un sol (gauche) et (droite) une petite frustule de la diatomée *Lenticula* sp. (KW)



Fig. II,IV : La cyanobactérie filamenteuse *Nostoc commune* peut former des colonies macroscopiques sur des sols humides. Les grandes cellules quasi sphériques, que l'on voit alterner avec de plus petites cellules, sont des hétérocystes. Ces cellules sont capables de fixer l'azote atmosphérique et de l'apporter au sol sous une forme susceptible d'être utilisée par d'autres organismes, comme les plantes supérieures. (KW)



Fig. II,V : La cyanobactérie filamenteuse *Nostoc edaphicum* forme des colonies sphériques. De même que pour tous les organismes photosynthétiques chlorophylliens, la couleur verte provient des molécules de chlorophylle et la couleur bleue des molécules de phycocyanine. (BPS)

Les **algues** sont présentes partout dans les sols. Elles sont généralement plus abondantes en surface ou proches de la surface des sols, bien qu'on les retrouve aussi dans des horizons de sol plus profonds (Fig. II,VI). De même que les cyanobactéries, les algues sont photoautotrophes et donc dépendantes de la lumière qui leur permet de fixer le CO₂ par photosynthèse. Ainsi, il serait logique de conclure comme pour les cyanobactéries, que la majorité des algues devrait être trouvée à la surface des sols, là où la lumière est abondante. Cependant, presque 700 espèces d'algues ont été retrouvées à des profondeurs de sol de 15 à 20 cm, en de nombreux endroits du monde. L'action des vers de terre et de la pluie pourrait être la cause principale des mouvements verticaux des algues à travers le sol. Beaucoup d'algues édaphiques (incluant les diatomées) et des cyanophycées sont mobiles et ont la capacité de remonter en surface si elles ne sont pas enfouies trop en profondeur.

Les algues représentent une partie importante de la microflore édaphique. Elles sont un réservoir de nutriments pour les plantes supérieures. À travers la photosynthèse et la fixation de l'azote, elles apportent du carbone organique et de l'azote dans l'écosystème sol (de même que les cyanobactéries, certaines espèces d'algues en surface des sols sont capables de fixer l'azote selon un processus dépendant de la lumière), elles favorisent la structuration des sols et contrôlent l'activité des autres organismes édaphiques. On a montré que les algues pouvaient supporter la dessiccation, aussi bien que les cyanobactéries.

Ces mécanismes d'adaptation aux conditions climatiques extrêmes rencontrées à la surface des sols leur sont donc bien utiles. Cependant, la vitesse de dessiccation peut influencer fortement la survie des algues ; bien plus de cellules algales survivent à des événements de dessiccation courts et intenses qu'à de longues périodes d'assèchement lent des sols (Fig. II,VII).

En tant que composants actifs des croûtes microbiologiques des sols, les algues, avec les bactéries et les champignons, jouent un rôle majeur dans la rétention des minéraux et dans les successions primaires et secondaires des plantes. Actuellement plus de 40 genres de procaryotes et 100 genres d'eucaryotes représentant les communautés algales des sols sont identifiés. Les plus représentées sont les cyanobactéries, les algues vertes (Chlorophycées) les diatomées (Bacillariophycées) et les algues brunes (Xanthophycées) ; et de manière moins courante, les euglènes (Euglenophycées) et les algues rouges (Rhodophycées).

Fig. II,VI : De même que les cyanobactéries, les algues sont capables de former des tapis macroscopiques sur les sols humides : (a) un tapis formé d'algues brunes sur un sol humide (*Vaucheria* sp., Xanthophycées) ; (b) un tapis brun formé de diatomées est clairement visible. (KW)

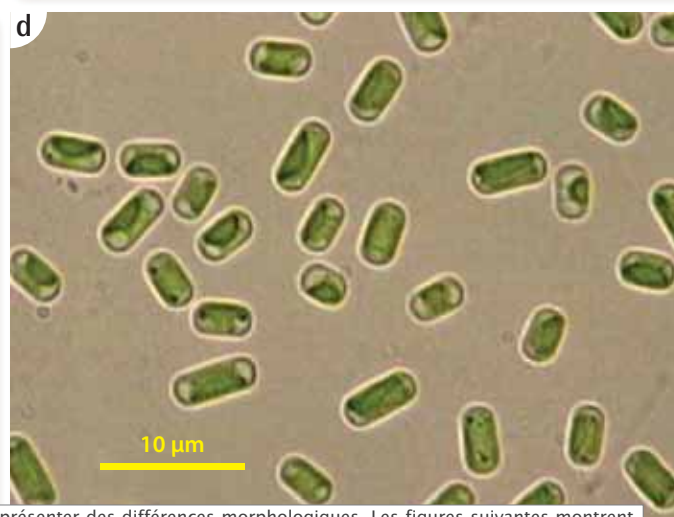
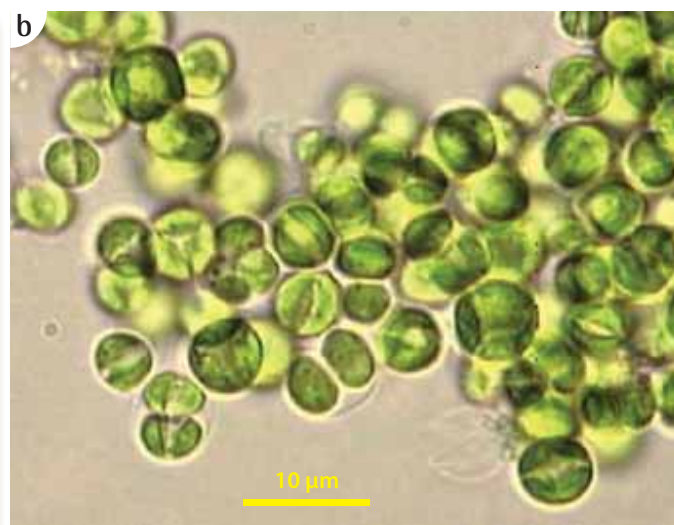
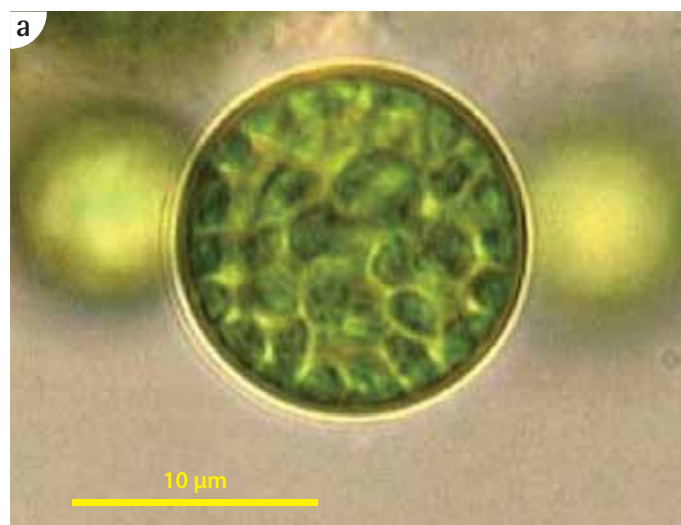


Fig. II,VII : Bien que dans un même groupe, les algues peuvent présenter des différences morphologiques. Les figures suivantes montrent toutes des algues du groupe des Chlorophycées (algues vertes) : (a) une cellule relativement large et sphérique de l'espèce *Dictyococcus* cf. *varians* ; (b) le « petit pois » *Muriella decolor* ; (c) l'espèce elliptique *Chlamydomonas boldii* prise dans une enveloppe de mucilage ; (d) l'espèce *Stichococcus minor* en forme de bâtonnet. Ces quatre espèces ont été isolées d'un site industriel où les sols étaient contaminés par des éléments traces, ce qui confirme que ces algues sont capables de survivre dans des conditions difficiles. (BPS)

Croûtes microbiologiques :

Les croûtes microbiologiques des sols sont composées de cyanobactéries, d'algues vertes, de champignons microscopiques, de mousses, d'hépatiques et de lichens vivant sur ou près de la surface des sols. Ces systèmes biologiques sont courants dans les milieux arides.

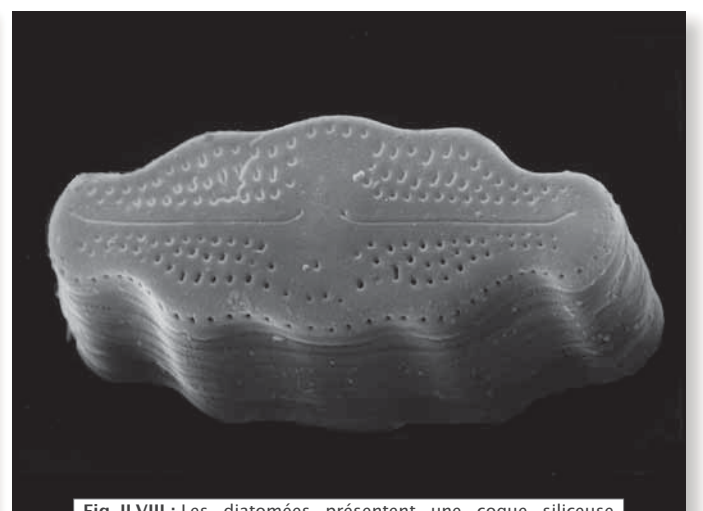


Fig. II,VIII : Les diatomées présentent une coque siliceuse souvent décorée de belles ornements. Ces organismes autotrophes sont donc présents principalement dans les couches superficielles des sols, particulièrement dans les litières de feuilles. L'espèce représentée sur la photo a une longueur d'environ 30 µm. (WF)

Lichens

Les lichens ne sont pas des organismes individuels. Ils sont le résultat d'une relation symbiotique entre une algue et un champignon ; ces deux organismes étant si imbriqués l'un dans l'autre qu'ils semblent n'en former qu'un. Plus de 18 000 'espèces' de lichens ont été décrites à travers le monde, certaines habitant des zones les plus hostiles comme les roches aux sommets des montagnes ou les sols asséchés et froids des zones arctiques et antarctiques. Les lichens croissent très lentement et jouent un rôle important dans la formation des sols grâce à leur capacité à produire leur propre nourriture par la photosynthèse et de fournir à leur mort de la matière organique comme substrat pour d'autres organismes. Certaines espèces sont très sensibles à la pollution et peuvent être ainsi utilisées comme indicateurs pour contrôler l'état de leur environnement.



Lobaria pulmonaria. (BH)



Xanthoparmelia sp. (BH)

III Les champignons

On connaît le plus souvent les champignons sur les marchés ou dans nos assiettes: mais ces structures visibles à l'œil nu ne sont que les organes reproducteurs d'un groupe de champignons, qui contiennent aussi beaucoup d'espèces microscopiques. La plupart des champignons sont classés dans un groupe séparé des procaryotes, des plantes et des animaux: les Fungi ou Eumycètes. Ils sont fréquents dans les sols, notamment riches en matière organique, et peuvent constituer une part importante de la biomasse souterraine. Ils ont des rôles majeurs et variés dans le fonctionnement des systèmes 'sols'.

Il y a deux formes d'organisation des champignons: les levures qui sont unicellulaires et la plupart des autres champignons qui forment des filaments microscopiques pluricellulaires, appelés hyphes. Ces hyphes grandissent par leur extrémité, se ramifient périodiquement, re-fusionnent ici et là entre eux, et forment un réseau étendu appelé mycélium (Fig. III,I).

Un mètre carré de sol de prairie contient plusieurs kilomètres d'hyphes. La forme du mycélium est bien adaptée aux environnements souterrains: il explore la porosité du sol dans les trois dimensions afin d'y trouver des aliments. Les hyphes peuvent s'agglomérer et se différencier pour former des structures complexes, des cordons qui explorent le sol sur de longue distance, des structures portant des spores ou des petites structures comme des lassos piégeant des nématodes (Figure III,IIIf).

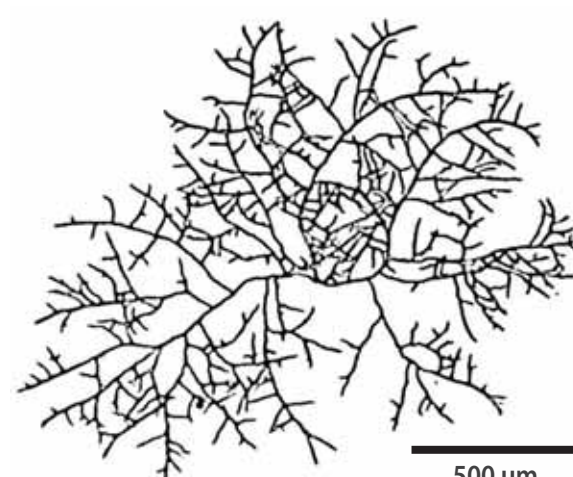
Bien qu'on considère les champignons comme des microbes, certains mycéliums atteignent de grandes tailles et comptent parmi les plus grands organismes de la Terre. Dans certaines forêts anciennes, des mycéliums d'Armillaire (*Armillaria bulbosa*) atteignent des tailles d'un kilomètre, pesant au total plusieurs centaines de tonnes! (Fig. III,II; voir aussi Section 3, I).

L'Armillaire est commune dans les sols forestiers en Amérique, où il a déjà été observé un mycélium constitué d'un seul individu de cette espèce couvrant une aire de plus de 890 hectares de forêt!

Armillaria est également présente dans les forêts européennes et japonaises. Le champignon est une partie importante de l'écosystème où il se nourrit de bois mort.



Fig. III,I : Diagramme montrant des hyphes à différentes échelles, avec des hyphes ramifiés, à gauche, et le mycélium résultant avec le temps, à droite. D'après Ritz (2005)



500 µm

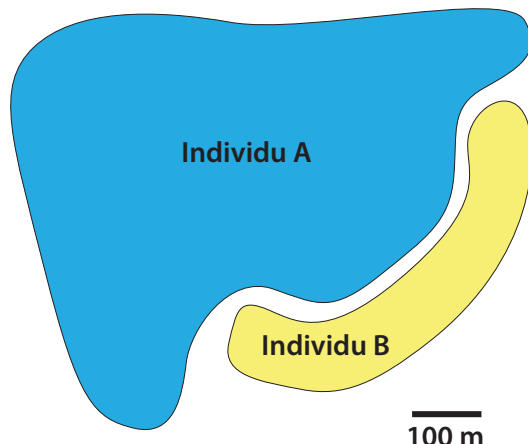
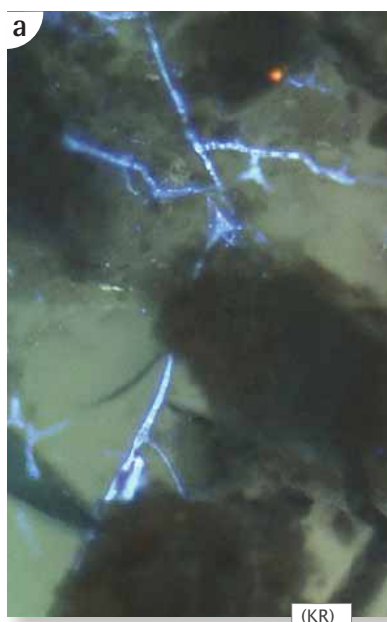


Fig. III,II : Les tailles différentes des mycéliums de deux individus d'*Armillaria bulbosa*. (KR)

Les arbres et les champignons du sol:

- Les arbres, et nombre d'autres végétaux, se développent à condition d'établir une symbiose avec des champignons du sol, comme les mycorhizes arbusculaires.
- Des espèces invasives, les décharges et la pollution de l'air causent un recul des mycorhizes arbusculaires dans de nombreuses forêts d'Europe et d'Amérique du Nord
- Une possible extinction massive des champignons du sol peut affecter la santé et mettre en péril la survie des écosystèmes forestiers.
- Les relevés systématiques d'espèce de champignons, pratiqués en Europe depuis le début du 20^{ème} siècle, montrent que la diversité des champignons forestiers a diminué dans plusieurs pays européens.
- L'Office Fédéral Suisse de l'Environnement a publié une première Liste Rouge de 937 espèces susceptibles d'être menacées d'extinction en Suisse.



(KR)



(KR)



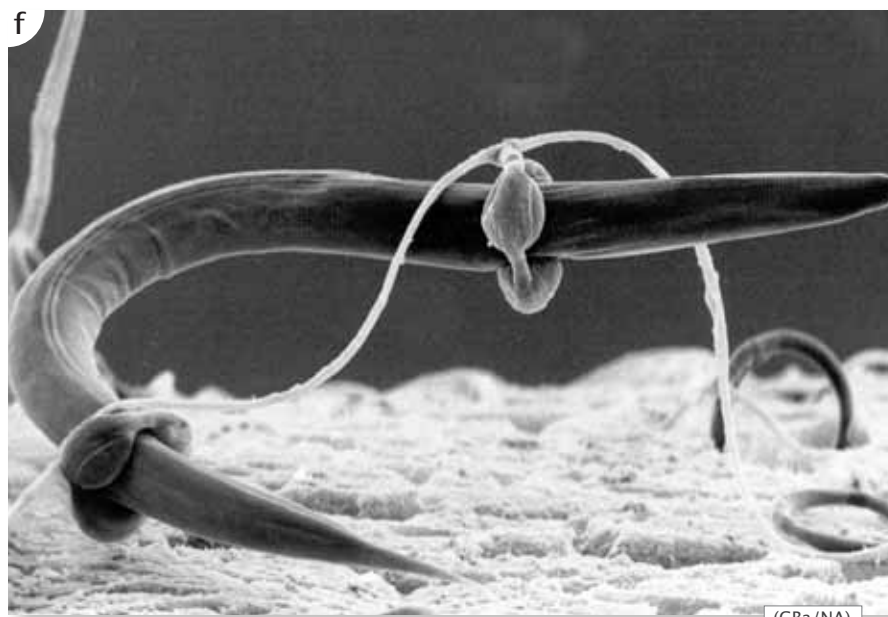
(KT)



(KR)



(LD)



(GBa/NA)



(LD)

Fig. III,III : Sélection de quelques champignons présentant des structures variées. (a) coupe de sol montrant des hyphes de champignons (colorés en bleu) poussant dans les pores d'un sol. (b) une vesse de loup, organe porteur de spores de *Calvatia gigantea* - cette masse de spores sera dispersée quand la vesse de loup éclatera. (c) structure porteuse de spores de *Pilobolus* sp. qui est capable d'expulser les spores avec la plus forte accélération au monde - plus que celle d'une fusée ou d'une balle de fusil! La partie foncée, où se trouvent les spores, peut être expulsée à deux mètres lorsque la partie inférieure explose sous la pression du liquide qu'elle contient. (d) l'organe porteur de spores d'*Amanita muscaria*, le champignon des contes et des dessins pour enfants. (e) l'organe porteur de spores de *Lacrymaria* sp. (f) le champignon carnivore *Drechslerella anchonia* qui capture des petits vers, les nématodes, grâce à des lassos desquels émergent ensuite des hyphes qui pénètrent la peau et dévorent le nématode de l'intérieur! (g) l'organe porteur de spores d'*Hygrocybe punicea*.

Rôles écologiques des champignons du sol

Recyclage des nutriments

Dans les écosystèmes terrestres, les champignons du sol jouent un rôle crucial dans le cycle des nutriments : leurs capacités à attaquer de nombreux matériaux organiques les classent parmi les décomposeurs primaires. Beaucoup d'espèces sont équipées d'enzymes capables de dégrader des substrats variés et récalcitrants, comme la cellulose ou la lignine des plantes, ou d'autres molécules complexes des sols. Par cette activité, ils libèrent des éléments essentiels à la nutrition des plantes, ainsi rendus disponibles aux autres organismes, dont les plantes ! Certains champignons produisent des acides organiques qui contribuent à mobiliser des éléments nutritifs comme le phosphate, et d'autres molécules qui rendent le fer plus disponible pour les organismes vivants. Les mycéliums du sol forment de plus un réseau qui peut transférer ces ressources entre différentes parties du sol, bien plus efficacement que si elles diffusaient librement.

Interactions biologiques

Les associations mutualistes entre les champignons et les racines des plantes sont extrêmement communes. Elles constituent l'état habituel des racines de plantes dans les sols non-inondés (Fig. III,IV) et sont appelées 'mycorhizes'. On distingue habituellement 4 types morphologiques qui diffèrent selon les plantes impliquées et la façon dont le champignon pénètre dans la racine et/ou prolifère autour (Tableau III,I). Dans cette association, le champignon reçoit de la plante des sucres ainsi que des vitamines, nécessaires à sa croissance. Il absorbe des nutriments, dont le phosphate, qu'il transfère à la plante. D'autres champignons sont pathogènes, et affectent divers hôtes comme des nématodes, des insectes, d'autres champignons et des plantes. Les maladies fongiques du sol, souvent difficiles à contrôler, causent des pertes de récoltes, comme le 'piétin-échaudage' des céréales (*Gaeumannomyces graminis*), les pathogènes des arbres (comme *Armillaria mellea*), ou les maladies racinaires causées sur diverses plantes par *Rhizoctonia solani*. Il existe enfin de très nombreuses associations, parasitaires ou mutualistes, entre les insectes et les champignons. Certaines fourmis 'cultivent' des champignons dans leurs fourmilières, en leur fournissant un compost végétal. En retour, la colonie de fourmis se nourrit du champignon qui pousse sur les meules de cultures.

Structure du sol

Les champignons modifient la structure du sol par un certain nombre de mécanismes. Des hyphes peuvent relier des particules du sol, en envahissant le réseau de pores du sol et en tissant une véritable toile (Fig. III,V). Diverses molécules sécrétées par les hyphes dans leur environnement ont des propriétés adhésives, qui relient les particules du sol et modifient le comportement de l'eau, soit en augmentant la capacité de rétention d'eau, soit, dans le cas d'hyphes hydrophobes, en excluant l'eau de certaines zones du sol. Bien qu'elle permette le maintien d'air dans le sol, cette hydrophobicité peut aussi entraver l'infiltration de l'eau dans le sol.

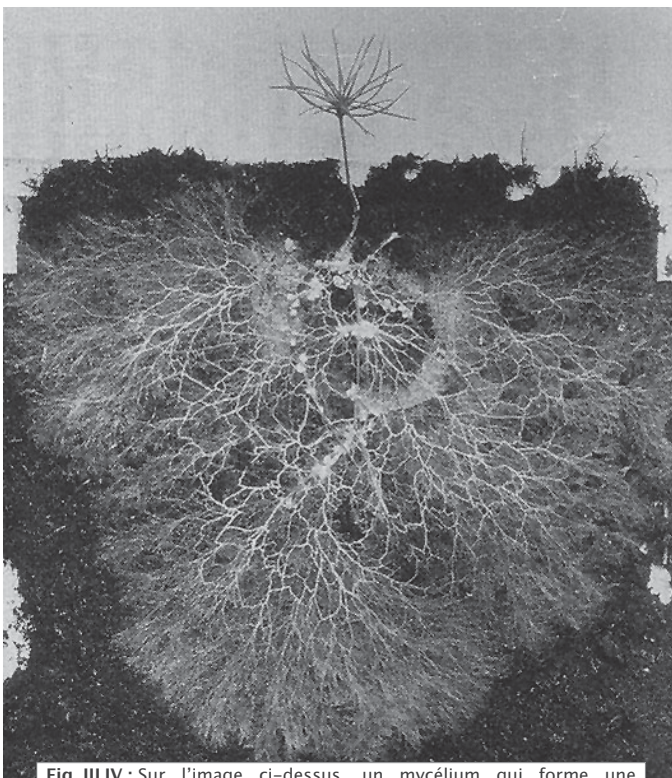


Fig. III,IV : Sur l'image ci-dessus, un mycélium qui forme une association mycorhizienne avec une racine de plante est clairement visible. La partie blanche est surtout formée de champignon, et non pas seulement de racine de plante comme on pourrait le penser tout d'abord. (PDI)



Fig. III,V : Hyphes de champignon emballant deux agrégats de sol et reliant les pores formés entre eux. On sait que, par ce mécanisme entre autre, les champignons ont un rôle important dans la prévention des risques d'érosion. (KR)

Biotechnologies et champignons du sol

L'homme a depuis longtemps récolté, ou cultivé, les champignons du sol comme nourriture. C'est un aliment parfois prisé : la truffe Noire du Périgord (*Tuber melanosporum*; Fig. III,VI), un champignon formant des mycorhizes avec le chêne, est un met coûteux et très apprécié en Occident. Dans un registre différent, *Fusarium venenatum*, un champignon isolé d'un sol agricole anglais, permet de produire des protéines en grande quantité pour l'agroalimentaire. Les champignons du sol produisent de très nombreuses molécules chimiques exploitées industriellement. Parmi celles-ci, des acides organiques, des polysaccharides, des antibiotiques et des substances utilisées en agriculture. Certains champignons aux propriétés antagonistes sont utilisés en agriculture et en horticulture comme agent de bio-contrôle contre des maladies ou des espèces invasives.



Fig. III,VI : Une Truffe Noire du Périgord ouverte. Les prix de ces truffes peuvent dépasser 3000 euros le kilo. (PDI)

Champignons tueurs:

Les scientifiques chinois ont récemment découvert qu'un petit champignon, du genre *Trogia*, avait entraîné environ 400 décès soudains, connus sous le nom de Syndrome de Mort Subite du Yunnan. Pendant la saison des pluies dans cette province du Sud de la Chine, des dizaines de personnes ont présenté des arrêts cardiaques. Après 5 années de recherche, des scientifiques du Centre Médical Chinois de Contrôle et de Prévention ont établi la responsabilité d'un champignon localement connu sous le nom de 'Petit Blanc'. Cette espèce, encore inconnue de la science, contient trois acides aminés toxiques. Les familles qui vivent de la récolte et de la vente de champignons, mangeaient le 'Petit Blanc' qui n'a aucune valeur commerciale.

Tableau III,I : Les quatre grands types de mycorhizes. D'après Ritz (2005)

Type	Structure	Hôte végétal	Exemples	Notes
Mycorhize arbusculaire	Les hyphes pénètrent dans la racine (Endotrophique); forment des arbuscules dans les cellules du cortex racinaire	Environ 90% des plantes, avec quelques exceptions de la famille des Choux et de la Moutarde	Exclusivement des champignons du groupe des Gloméromycètes comme <i>Acaulospora</i> et <i>Glomus</i>	Ces champignons ne peuvent vivre qu'avec une racine ; ils doivent être cultivés sur des racines (au besoin elles-mêmes cultivées in vitro)
Ectomycorhize	Les hyphes ne pénètrent pas la racine (Ectotrophique) mais la couvrent d'un manteau d'hyphes qui s'insèrent entre les cellules corticales	Surtout des plantes arbustives	Des champignons parfois visibles à l'œil nu lorsqu'ils sporulent : divers basidiomycètes et ascomycètes	Peuvent parfois pousser sans la plante (Saprotrophique), mais ne forment généralement pas de spores
Mycorhize éricoïde	Les hyphes s'enroulent en pelotes dans les cellules racinaires (Endotrophique)	Bruyères, callunes et plantes voisines	<i>Hymenoscyphus</i> , <i>Oidioendrum</i>	S'attaquent à l'azote et au phosphate de la matière organique du sol, ainsi rendu accessible aux plantes
Mycorhize d'orchidée	Les hyphes s'enroulent en pelotes dans les cellules racinaires (Endotrophique), et finissent détruites dans la cellule hôte	Orchidées	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Marasmius</i>	L'association commence dès la germination, qui ne se fait pas sans champignon. <i>Achlorophyllous orchids</i> est entièrement alimenté par leurs champignons

IV Les Amibozoaires

Les amibozoaires (aussi appelés amibes à plasmodes) sont des eucaryotes produisant des spores, qui évoquent, de ce fait, des champignons. Présents dans le monde entier, ils se nourrissent surtout de bactéries et d'autres microorganismes. Même s'ils ont été autrefois classés parmi les champignons, ils forment un groupe distinct, et sont plus proches de certaines amibes que des champignons. Ils restent pourtant étudiés par des mycologues (les scientifiques qui étudient les champignons). Les amibes à plasmodes vrais (encore appelées Myxomycètes) sont les plus connues : avec environ 900 espèces, elles forment le plus grand groupe et sont les seules directement observables dans la nature. Les amibes à plasmodes cellulaires (ou Dictyostélidés) sont moins connues du public : on ne les observe que rarement sur le terrain en raison de leur taille microscopique durant la majeure partie de leur cycle de vie. Pour les étudier, on doit les cultiver en conditions contrôlées en laboratoire.

Les Myxomycètes

Les Myxomycètes ont un cycle de vie assez complexe, qui n'a pas été compris avant la fin du XIX^{ème} siècle. Ce cycle comprend deux stades nutritionnels distincts, et un stade reproducteur distinct des deux précédents. Le premier des deux stades nutritionnels est unicellulaire, formé d'une cellule à un noyau,

présentant des mouvements amiboïdes, dotée ou non d'une flagelle. Cette cellule amiboïde provient de la germination de spores, se nourrit et se multiplie par une fission binaire (dans laquelle une cellule se divise en deux cellules filles où chacune possède la potentialité de devenir de nouveaux individus), formant parfois de grandes populations dans les micro-habitats qu'elle occupe. Finalement, chacune de ces cellules engendre le stade nutritionnel suivant, constitué d'une très grande cellule amiboïde abritant de nombreux noyaux, non séparés entre eux par une membrane cellulaire : on parle de plasmode vrai.

Les plasmodes n'ont pas de paroi cellulaire et se présentent comme une masse de cytoplasme peu épaisse, et ont, dans la plupart des espèces, une allure en éventail (Fig. IV,I). Le plus grand nombre d'espèces possède des plasmodes mesurant moins de quelques centimètres de diamètre, mais certaines espèces atteignent des surfaces de l'ordre du mètre carré et pèsent de 20 à 30 grammes!

Finalement, dans des conditions adéquates, souvent asséchantes, un plasmode engendre un ou plusieurs appareils sporifères (aussi appelé sporophore ou fructification), comportant des spores. L'identification des espèces de Myxomycètes repose sur les caractéristiques de l'appareil sporifère et les spores. Les spores peuvent avoir une couleur claire ou sombre, et sont le

plus souvent dispersées par le vent. Le cycle cellulaire est bouclé avec la germination de ces spores en une cellule amiboïde unicellulaire. Bien que très petits (souvent guère plus de 1 à 2 millimètres de haut), les appareils sporifères de myxomycètes évoquent ceux des champignons. Il en existe de rares aux dimensions plus considérables, et le plus grand connu mesure 50 cm de large ! Les appareils sporifères sont assez éphémères et ne persistent pas dans la nature (Fig.IV,II et IV,III).

Les habitats les plus fréquents des myxomycètes sont le bois mort, la litière (feuilles et petits débris végétaux déposés au sol) et la surface de l'écorce des arbres vivants. Cependant, ces organismes sont aussi abondants dans les sols où ils sont des prédateurs essentiels de bactéries, de levures, de cyanobactéries et d'algues vertes. Ils constituent une fraction majeure et active des unicellulaires du sol, ce qui indique sans doute un rôle écologique majeur. On les connaît cependant mal et leur cycle discret, ajouté au nombre réduit de spécialistes qui s'y consacrent, fait des myxomycètes le groupe le plus mal connu du sol.



Fig. IV,I : Plasmode d'un myxomycète. (RD)



Fig. IV,II : Appareil sporifère d'un myxomycète. (KF)



Fig. IV,III : Les deux images montrent des appareils sporifères de myxomycètes formés sur une mousse. (KT)

Dictyostélides

Les Dictyostélides sont souvent confondus avec des champignons qui contaminent couramment les cultures de laboratoire, ce qui permet de comprendre pourquoi on les a souvent pris pour des champignons eux-mêmes. Depuis leur découverte au XIX^{ème} siècle par le mycologue allemand Oskar Brefeld, les Dictyostélides ont intrigué les biologistes par leur cycle de vie inhabituel. Lorsqu'une de leurs spores germe, elle libère une cellule amiboïde unique qui englobe et digère des bactéries du sol, le milieu de vie habituel de ces organismes, et des débris de plantes qui forment la matière organique souterraine. Quand la cellule se divise, les deux cellules résultantes deviennent indépendantes l'une de l'autre, et continuent chacune à se nourrir et à se diviser. La diminution des ressources trophiques est un signal qui va conduire les cellules amiboïdes qui ont proliféré à s'assembler en une structure pluricellulaire. En réponse à la production d'un signal, celles-ci s'assemblent, en convergeant individuellement ou en groupes, et s'agrègent ensemble (Fig. IV,IV). Peu après, des plasmodes cellulaires (ou pseudo-plasmodes) en forme de « limace » apparaissent, produits de chaque regroupement. Les plasmodes cellulaires réunissent une centaine de cellules, autrefois indépendantes et amiboïdes. Chaque cellule reste individualisée au sein du plasmode cellulaire, mais elle n'est plus indépendante dans son activité : l'ensemble des cellules coopère dans une entité multicellulaire.



Fig. IV,IV : Agrégation d'un dictyostélide. (SE)

Une différenciation s'opère ensuite, soit immédiatement, soit après un déplacement à faible distance en direction d'une source de lumière. Les cellules du plasmode cellulaire forment un appareil sporifère : celles situées au bout de la « limace » secrètent une paroi de cellulose et engendrent un pédoncule qui croît à la surface du substrat et érige le plasmode cellulaire en hauteur. Les autres cellules sont donc dressées en hauteur au bout de ce pédoncule : elles se différencient alors en spores. Seules ces spores, qui seront disséminées, survivront et, en germant, recommenceront à digérer des bactéries. Quant aux cellules qui ont produit le pédoncule, elles meurent, sèchent et se décomposent.

L'appareil sporifère des Dictyostélidés est donc constitué d'un pied et d'une masse sporale qui le surmonte (Fig. IV,V, Fig. IV,VI). Les dimensions et la ramification d'un appareil sporifère de dictyostélides varient entre espèces. Ces organismes ne sont pas spécialement colorés, la couleur des spores de la plupart des espèces est peu prononcée, souvent blanchâtre, bien que quelques espèces soient fortement colorés, allant du pourpre sombre au jaune mais ces couleurs varient rapidement au cours du développement. Il y a environ 150 espèces de Dictyostélides décrites. L'assignation en trois genres – *Dictyostelium*, *Polysphondylium* et *Acytostelium* – résulte d'une classification morphologique qui ne reflète pas nécessairement les relations évolutives. Les premiers résultats des travaux de biologie moléculaire montrent du reste que ces trois genres ne sont guères liés, ni très homogènes : des espèces de deux genres différents sont parfois plus proches entre elles qu'elles ne le sont d'espèces de leurs genres respectifs.



Fig. IV,V : Appareil sporifère d'un *Polysphondylium*. (JSh)



Fig. IV,VI : Appareil sporifère d'un *Dictyostelium*. (JSh)

Répartition et occurrence

Certaines espèces de Dictyostélides peuvent être trouvées dans n'importe quelle partie du monde, alors que d'autres ont une répartition plus limitée. Le nombre d'espèces semble maximal en Amérique tropicale, qui pourrait donc être le centre de diversification évolutive du groupe. Plus de 35 espèces ont été trouvées dans une petite zone autour des ruines mayas de Tikal, au Guatemala. La plus grande concentration, pour la zone tempérée, est une trentaine d'espèces dans le Parc National des Great Smoky Mountains, dans l'est de l'Amérique du Nord. En général, le nombre d'espèces de Dictyostélides diminue avec des altitudes ou des latitudes croissantes.

Les myxomycètes du sol n'ont été étudiés de façon quantitative que récemment. Le résultat de ces travaux indique qu'ils sont abondants et ubiquistes dans pratiquement tous les types de sol, représentant jusqu'à plus de 50% de toutes les formes amiboïdes présentes. Les Myxomycètes semblent particulièrement abondants dans la rhizosphère des sols agricoles et des pâtures, mais des quantités considérables (parfois jusqu'à plus de 80 unités de plasmode par gramme) dans les sols des forêts tempérées. Les myxomycètes associés aux sols des forêts tropicales, où on peut voir facilement les plasmodes, n'ont pas encore été étudiés en détail.

Un myxomycète dans un labyrinthe

Dans une étude publiée en 2000 dans la revue Nature, une amibe plasmodiale montre assez « d'intelligence » pour résoudre l'énigme d'un labyrinthe (Fig. IV,VII).

Quatre heures ont suffi à un organisme de l'espèce *Physarium polycephalum* pour prendre la forme la plus appropriée, c'est-à-dire le chemin le plus court, pour faire route dans un labyrinthe. Les lobes du plasmode qui colonisaient les culs-de-sac du labyrinthe se sont rétractés, tandis que ne persistaient que ceux qui représentaient la longueur minimale entre les deux sorties, où étaient déposés des cubes d'agar imbibés de nutriments. La forme obtenue permet en effet à l'organisme de consommer ces deux ressources en minimisant le coût de leur distribution aux autres parties du plasmode, et le coût des plasmodes inutiles.

Les auteurs pensent que cela traduirait une forme rudimentaire d'intelligence.

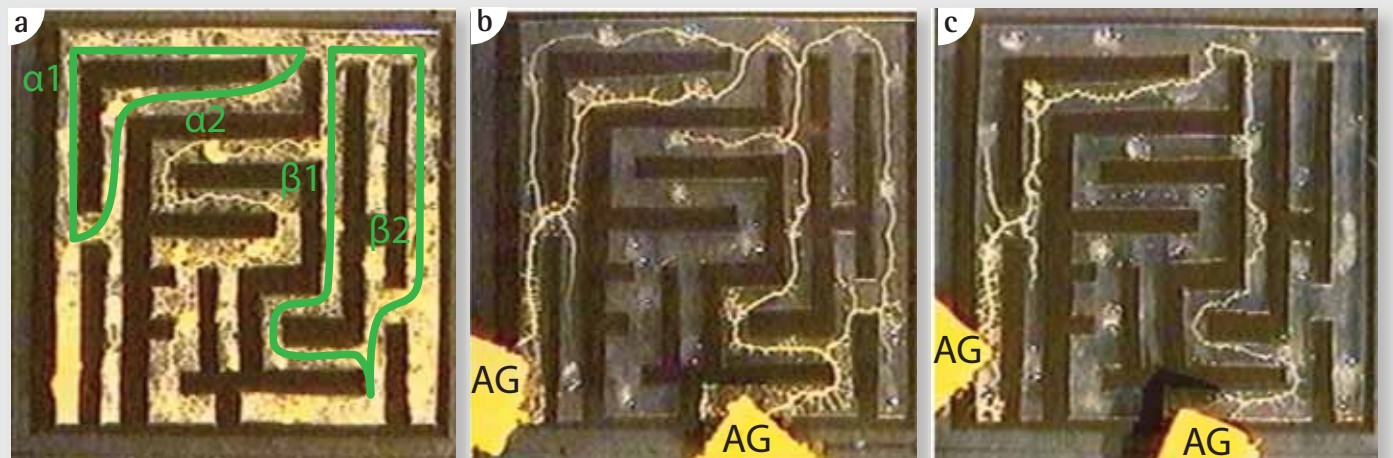


Fig. IV,VII :

- Structure de l'organisme avant détermination du chemin le plus court.
- Quatre heures après le dépôt des cubes d'agar (AG), les extrémités des lobes du plasmode situés dans des culs-de-sac régressent tandis que d'autres explorent toutes les connexions possibles
- Quatre heures plus tard, le trajet le plus court a été sélectionné.

Nakagaki et al. 2000. Intelligence: Maze-solving by an amoeboid organism, Nature 407.
Figure reproduite avec l'autorisation de Nature Publishing Group.

V Les protozoaires

Les protozoaires sont un groupe de microorganismes classé parmi les eucaryotes unicellulaires. Le terme eucaryote se réfère à tous les organismes qui possèdent un « véritable noyau », celui-ci étant une structure pouvant habituellement être observée à l'aide d'un microscope photonique et qui contient le matériel génétique (ADN) de l'organisme. De plus, le cytoplasme des eucaryotes contient d'autres structures appelées « organites », telles que les mitochondries ou les chloroplastes.

Étant unicellulaires, les protozoaires sont microscopiques, mais dans certains cas ils peuvent atteindre une taille de 1 mm. Cependant, leur taille se situe la plupart du temps entre 10 et 50 µm. Ils sont hétérotrophes, ce qui signifie qu'ils reçoivent leur énergie de sources carbonées organiques. Ce sous la forme de matière organique, comme des petits fragments de matière végétale décomposée ou bien de composés excrétés tels que des sucres. Alternativement, ce peut être sous la forme de bactéries et d'autres petites cellules telles que des algues ou de petites cellules de champignons, qui sont « broûtées » par les protozoaires.

Couramment, on dénombre plus de 30 000 espèces différentes de protozoaires, qui vivent dans les milieux aquatiques et dans le sol. Le nombre de protozoaires vivant dans le sol est très variable et dépend de nombreux facteurs. Un sol de faible fertilité peut contenir « seulement » quelques milliers de cellules par cuillère à café de sol, alors qu'une même quantité de sol plus fertile pourra en contenir un million voire plus. L'humidité du sol est également un facteur déterminant du type de protozoaires susceptibles d'être présents et actifs dans un sol donné.

Sur la base de critères morphologiques on distingue quatre groupes de protozoaires, qui sont :

Les ciliés sont des cellules dont les membranes cellulaires sont couvertes d'organites en forme de cils, similaires aux flagelles mais plus courts et plus nombreux, et qui sont utilisés pour la locomotion. (Fig. V,I, Fig. V,II)

Les amiboïdes, qui peuvent se déformer et modifier leur forme pour produire des renflements de cytoplasme cellulaire utilisés pour la locomotion et appelés pseudopodes. (Fig. V,III, Fig. V,IV)

Les flagellés, dotés d'organites en forme de « fouet » appelés flagelles, également utilisés pour la locomotion. (Fig. V,V)

Les sporozoaires qui forment des spores et sont des parasites exclusifs d'animaux.

Les protozoaires constituent une partie importante du système sol, et peuvent être herbivores (ils consomment des bactéries et d'autres producteurs primaires) ou décomposeurs (dégradant la matière organique). Les protozoaires herbivores contrôlent la biomasse bactérienne par le broitage et relâchent des éléments essentiels dans le sol environnant. Ceci se produit en raison des fortes quantités d'azote renfermées dans les cellules bactériennes, le protozoaire consommant par broitage un excès d'azote dans le même temps où il consomme une quantité suffisante de carbone. Cet azote est relâché dans le milieu sous forme d'ammonium (NH⁴⁺) qui peut alors être absorbé par d'autres bactéries et par des végétaux supérieurs.

De la même façon qu'ils broient des microorganismes plus petits et de la matière organique en décomposition, les protozoaires sont un maillon de la chaîne trophique, étant eux-mêmes consommés par d'autres animaux situés plus en amont. De plus, ils entrent en compétition avec d'autres organismes consommateurs de bactéries tels que certaines espèces de nématodes, de sorte que certains sols renferment soit de grandes quantités de protozoaires soit de grandes quantités de nématodes, mais rarement les deux à la fois. Une connaissance accrue des protozoaires du sol aura peut-être un impact important sur la durabilité de l'agriculture et d'autres modes de gestion des écosystèmes, en raison de leur influence conjointe sur le cycle des nutriments et la suppression des maladies. Par exemple un groupe d'amibes appelées Vampyrellides consomment des champignons. Elles le font en pratiquant des « perforations » circulaires dans les parois cellulaires fongiques à l'aide des enzymes qu'elles produisent. Les amibes sucent alors le cytoplasme de la cellule fongique avant de s'attaquer à la suivante. Ces amibes s'attaquent à de nombreux types différents de champignons, incluant des pathogènes racinaires tels que *Gaeumannomyces graminis*, l'agent causal du piétin-échaudage du blé.

Les Ciliés du sol

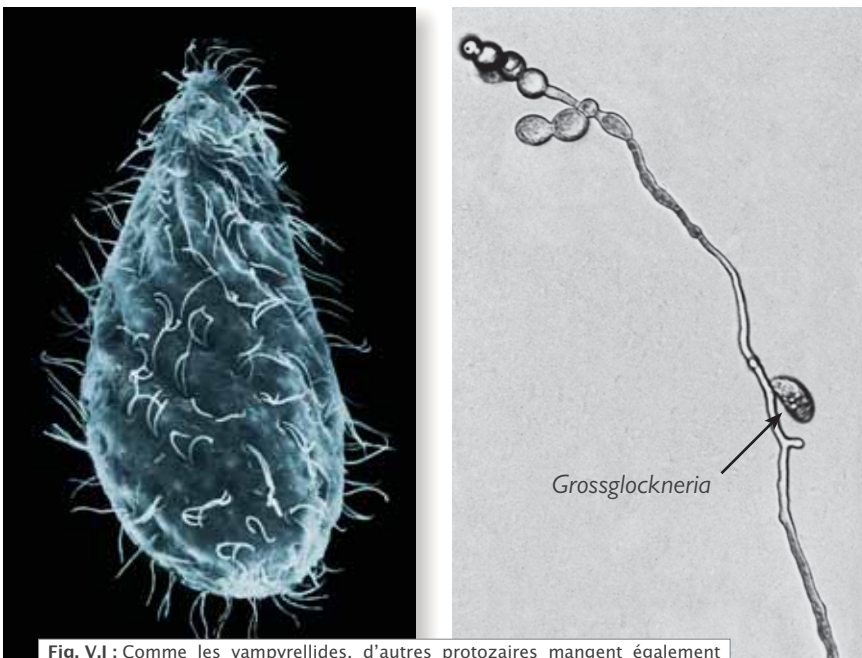


Fig. V,I : Comme les vampyrellides, d'autres protozoaires mangent également des champignons. *Grossglockneria acuta* (coin supérieur gauche) est d'une taille de 70 µm et appartient à un groupe de ciliés unique dans le sol, appelé Grossglocknerides. Il est doté d'une bouche spéciale située près de l'extrémité apicale et (coin supérieur droit) peut être observé en train de consommer un hyphes fongique. (WF)

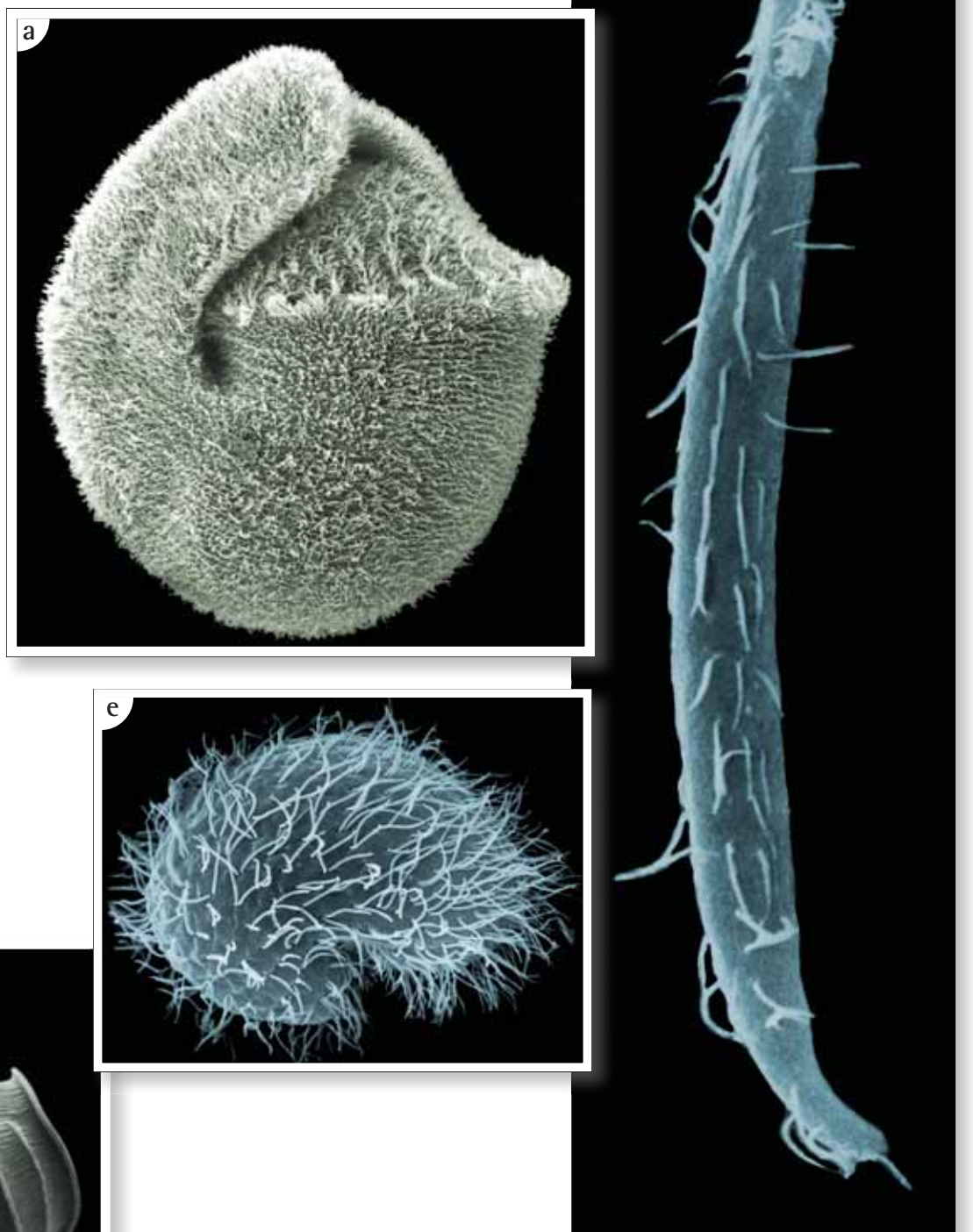


Fig. V,II : Ces images montrent différents clichés de ciliés du sol obtenus en microscopie électronique à balayage (coloriés a posteriori). Leur taille s'échelonne de < 70 µm à 600 µm comme dans le cas de *Bresslauides discoideus* (cliché a); les images ne sont pas à l'échelle. Il y a des milliers d'espèces de ciliés spécifiques du sol, montrant une grande diversité de formes, de types de nourriture, d'écologies et d'adaptations. Par exemple, les ciliés mycophages (a) ou l'espèce très élancée *Engelmanniella mobilis* (b). Certaines espèces, telles que *Grossglockneria acuta*, sont suffisamment petites pour exploiter les pores du sol. Cependant des espèces de grande taille, telles que *Pattersoniella vitiphila* (c) et *Bresslauides discoideus* (a), se rencontrent dans les mousses et la litière fraîche. Certains ciliés sont sessiles (par exemple *Paracineta lauterborn* (d), une espèce prédatrice qui vit dans une « coquille » chitineuse), bien que ces formes soient rares en raison du tarissement rapide des ressources en nourriture dans les pores du sol. Les ciliés les plus communs appartiennent au genre *Colpoda* (e), de sorte que la communauté des ciliés du sol est appelée Colpodetea. Le groupe des Colpodes a effectué une radiation évolutive importante dans l'environnement sol, produisant, entre autres, les ciliés mycophages. (Tous les clichés: WF)

Amibes Nues

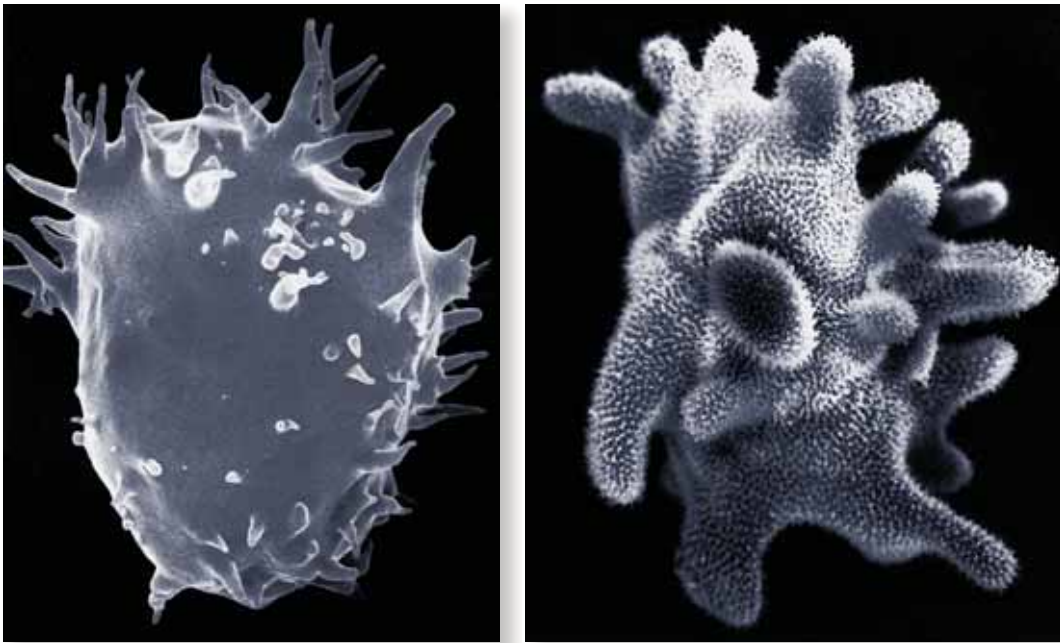


Fig. V,III : Ces images montrent des espèces variées d'amibes nues. Les trois clichés du haut ont été pris en microscopie photonique, les deux clichés du bas en microscopie électronique à balayage, la couleur ayant été ajoutée a posteriori.

Les amibes nues du sol sont petites, avec une taille habituellement comprise entre 10 µm et 100 µm. Le noyau de la cellule est habituellement situé au centre de celle-ci, sous la forme d'une structure circulaire visible sur les clichés du haut.

Certaines amibes ont des pseudopodes très fins et très flexibles, leur permettant d'exploiter jusqu'aux très petits pores du sol ($\leq 0,5 \mu\text{m}$) et de brouter les bactéries colonisant la paroi des pores (**en haut à gauche et au milieu**). Cependant, d'autres espèces ont des pseudopodes épais, appelés lobopodes (**les deux clichés du bas**), et consomment des aliments de taille plus grande, tels que des spores de champignons et des ciliés. Les amibes nues sont très nombreuses, par exemple il peut y avoir jusqu'à 40000 individus dans 1 g de sol, d'où leur importance dans les flux d'énergie du sol. (WF)

La couleur a été ajoutée par N. Frost aux clichés obtenus en microscopie électronique à balayage, à l'aide du logiciel Photoshop, afin de mettre en valeur certains détails. Tous les organismes ainsi montrés sont incolores dans la nature.

Amibes à thèque

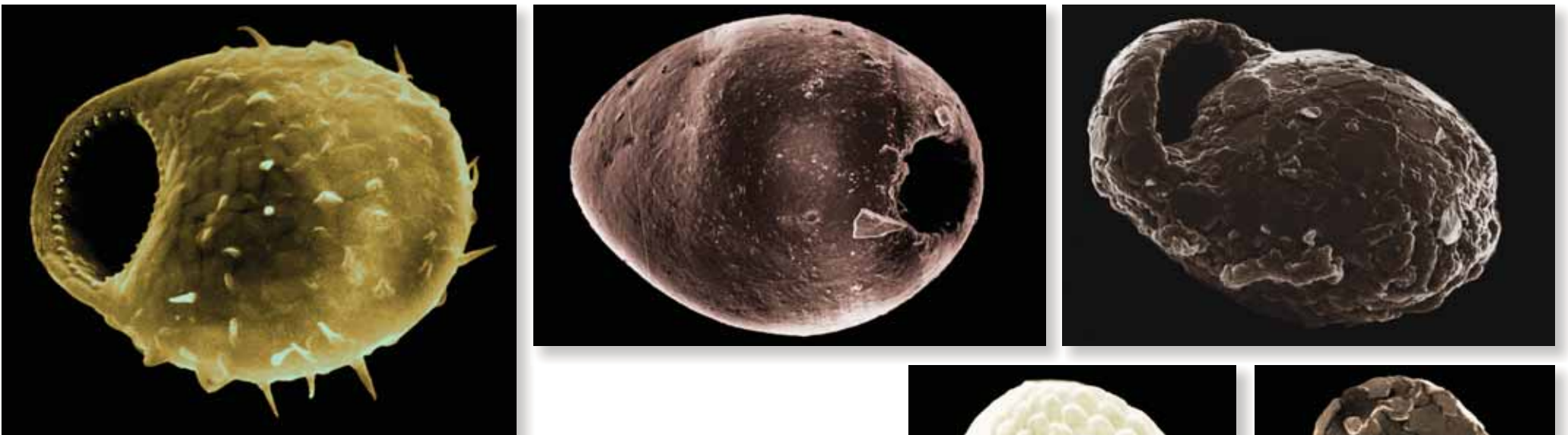


Fig. V,IV : Ces images montrent des clichés obtenus en microscopie électronique à balayage (les couleurs ayant été ajoutées a posteriori) de diverses amibes à thèque. Leur taille s'échelonne entre 30 µm et 100 µm. On trouve habituellement jusqu'à 20 000 individus d'amibes à thèques dans seulement 1 g de sol. Les amibes à thèque jouent un grand rôle dans les flux d'énergie du sol et sont un excellent indicateur de la qualité de celui-ci. Les amibes à thèque sont globalement semblables aux amibes nues, à l'exception d'une coquille possédant une petite ouverture appelée pseudostome. La coquille est constituée soit de plaquettes de silice produites par l'amibe elle-même, comme chez *Corythion asperulum* (**en haut à gauche**) et *Euglypha* (**en bas à gauche**), soit de particules minérales prises dans le milieu, comme chez *Pseudowerintzewia orbistoma* (**en haut au milieu**), *Diffugia lucida* (**en bas à droite**), et *Centropxisis cryptostoma* (**en haut à droite**). Le pseudostome des amibes à thèque du sol est souvent plus petit que celui des espèces vivant dans les lacs et rivières, minimisant ainsi les pertes d'eau. De la même façon, beaucoup d'espèces vivant dans le sol sont spécialisées et restreintes à ce type de milieu. (WF)

Flagellés du sol



Fig. V,V : Les images de gauche montrent des clichés pris en microscopie électronique (la couleur étant ajoutée a posteriori) de deux espèces différentes de flagellés du sol, ainsi nommés pour les longues excroissances, appelées flagelles, qu'ils utilisent pour leur locomotion. *Polytomella* sp. (**à gauche**) a quatre flagelles et est globalement très commune dans le sol. Ces animaux ont habituellement une taille d'environ 20 µm.

Hemimastix amphikineta, un flagellé de 20 µm de taille avec deux rangées de flagelles, qui vit seulement dans les sols d'Amérique centrale et du sud ainsi qu'en Australie, est vraisemblablement un paléoenémique qui a probablement occupé une aire de répartition beaucoup plus grande mais qui s'est réduite au cours du temps. La structure fine de cet organisme est tellement particulière qu'il a été classé dans un phylum distinct, les « Hemimastigophora ». (WF)

VI Les tardigrades

En 1773, le pasteur allemand Johann August Ephraim Goeze (1731-1793) fut le premier à décrire un nouvel animal dans son livre « Herrn Karl Bonnets Abhandlungen aus der Insektologie »: « ... étrange en raison de son anatomie extraordinaire et à première vue son aspect ressemble fortement à un petit ours. C'est pourquoi je le nommerai ourson d'eau ». Goeze fit aussi figurer dans ce livre le premier dessin connu de tardigrade (Fig. VI,I).

Six années après la publication de Goeze, le célèbre naturaliste Lazzaro Spallanzani (1729-1799) fit la première description scientifique de l'ourson d'eau. Depuis lors, on appelle ces animaux tardigrades. Ce nom se réfère à la lenteur de leurs mouvements (Lat. *tardus* - lent, *grado* - marcheur).

Le groupe des tardigrades est très ancien. Deux individus fossiles ont été identifiés, piégés dans de l'ambre au Crétacé supérieur, il y a 60 – 80 millions d'années. Un autre spécimen, découvert également dans l'ambre, a été daté d'environ 92 millions d'années. Il existe aussi quelques spécimens datant du Cambrien moyen (~550 millions d'années).

Le nombre d'espèces connues de tardigrades a crû continuellement ces dernières décennies. En 1972, 301 espèces étaient connues et cataloguées, 531 l'étaient en 1983 et 960 en 2005. Aujourd'hui nous en connaissons plus de 1 000 espèces différentes. Les tardigrades peuvent être rencontrés dans une grande variété d'habitats : dans les écosystèmes marins, lagunaires, d'eau douce et terrestres, allant des mers profondes jusqu'aux plus hautes montagnes. On les retrouve aussi dans les conditions les plus extrêmes : dans les milieux les plus froids comme dans les plus chauds et les plus secs.

Les tardigrades terrestres vivent la plupart du temps dans les mousses ou les lichens (Fig. VI,II) et peuvent mesurer jusqu'à un peu plus de 1 mm. Ils ont un corps cylindrique pourvu de quatre paires de pattes munies de griffes (Fig. VI,III). Les tardigrades marins font souvent moins de 0,5 mm et peuvent être pourvus d'appendices variés remplaçant les griffes. Le corps des tardigrades peut être lui aussi pourvu d'appendices. On connaît peu de choses sur leur comportement alimentaire, bien qu'il soit avéré que de nombreux tardigrades sont carnivores ou au moins omnivores. Typiquement, ils chassent des protozoaires, des rotifères et des nématodes. En quelques secondes, ils enfoncent leurs longs stylets aiguisés dans la proie, dont ils aspirent les liquides internes. Les petites proies peuvent être consommées entièrement (Fig. VI,IV). Bien que certaines espèces aient des yeux, ceux-ci sont généralement réduits et ne semblent pas être utilisés pour la chasse. Les tardigrades herbivores sont capables de percer et de consommer les cellules des mousses ou des algues vertes.

Leur reproduction est sexuée mais les observations d'appariements sont très rares. Cependant, certaines espèces sont parthénogénétiques (i.e. la fécondation n'est pas nécessaire à la formation d'un nouvel individu); dans ce cas aucun mâle n'existe. Ceci peut être considéré comme un avantage évolutif pour la colonisation de nouveaux habitats, une seule femelle étant alors capable de fonder une nouvelle population. Beaucoup de tardigrades déposent des œufs isolés, entourés d'une coquille de morphologie variable (Fig. VI,V). Mais, certaines espèces déposent des œufs en amas à l'intérieur de leur propre exuvie aussitôt après la mue. Selon les espèces, le développement embryonnaire dure de quelques jours à plusieurs mois. Puis les individus muent continuellement tout au long de leur vie, dont la durée varie de quelques mois à deux ans.

De par leur capacité à entrer en cryptobiose (que l'on peut assimiler à un type extrême d'hibernation) à n'importe quel stade de développement, les tardigrades sont capables de survivre à des conditions extrêmes pendant de très longues périodes de temps et d'étendre ainsi de façon considérable leur durée de vie.

Le dessèchement des cellules et de l'organisme entier induit généralement des dommages importants sur les propriétés cellulaires, provoquant la mort des cellules et par conséquent de l'organisme entier. Ceci n'est cependant pas le cas chez les tardigrades. Ils ont la remarquable faculté de contourner ces problèmes en rétractant leurs membres, se présentant alors sous la forme de tonnelets (du mot allemand « Tönchen ») (Fig. VI,VI) pendant les périodes de dessèchement. Il s'agit d'un stade amétabole, sans signe visible de vie. Dans cet état, ils sont capables de survivre à des expositions à des températures extrêmes, plus de 100°C, ils tolèrent le gel et ils peuvent supporter les radiations ionisantes et les hautes pressions. Les tardigrades sont capables de survivre au vide de l'espace. Ainsi, de nombreux tardigrades ont été exposés au vide de l'espace sur une orbite basse de la Terre pendant 10 jours. De retour sur terre, la plupart de ces spécimens ont survécu et ont pondu des œufs qui ont éclos normalement. A ce jour, la plus longue durée de vie prolongée observée est de 20 ans.

En raison de leur tolérance extraordinaire aux conditions extrêmes, les tardigrades sont maintenant utilisés comme organismes modèles pour étudier les mécanismes de préservation dans différents secteurs de la recherche et de la technologie appliquée. Les tardigrades pourraient nous enseigner quelque chose de fondamental sur la nature de la vie elle-même.

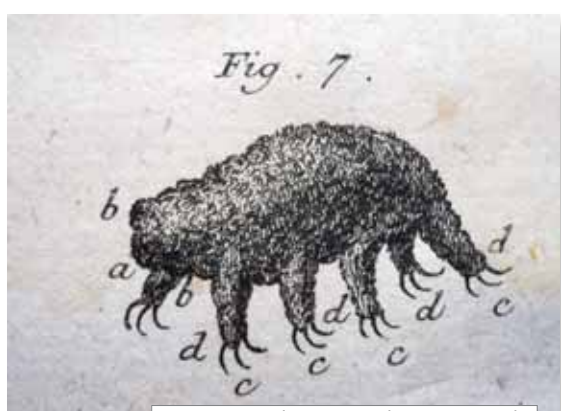


Fig. VI,I : Le plus ancien dessin connu de tardigrade, par Goeze, en 1773.



Fig. VI,II : Un tardigrade de l'espèce *Paramacrobiotus kenianus* sur une feuille de mousse.



Fig. VI,III : Le tardigrade *Echniscus granulatus* possède des appendices assez longs et de fortes griffes.



Fig. VI,IV : Un tardigrade de l'espèce *Paramacrobiotus tonollii*, en train de se nourrir.

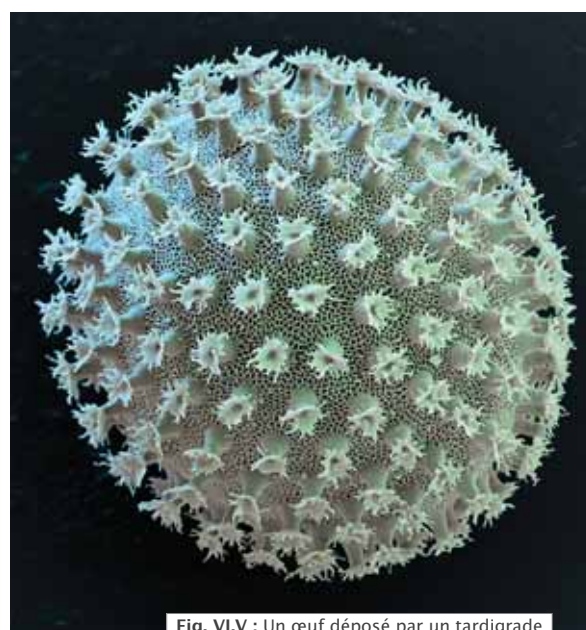


Fig. VI,V : Un œuf déposé par un tardigrade de l'espèce *Macrobiotus sapiens*.



Fig. VI,VI : Un tardigrade de l'espèce *Milnesium tardigradum*, qui est entré au stade tonnelet. Aucun signe de vie n'est décelable, bien que les tardigrades soient capables de « revivre » lorsque les conditions ambiantes redeviennent acceptables.

Toutes les images de cette page sont produites par Eye of Science.

VII Les rotifères

Les rotifères sont un des taxons microscopiques les plus abondants dans les premières couches du sol, de la litière, et dans la mousse se développant sur le sol (Fig. VII,I). Ces animaux minuscules, dont la taille est généralement comprise entre 0,2 et 0,4 mm, peuvent être trouvés rampant tels de minuscules sangsues, glissant sur des surfaces, nageant grâce à leur couronne de cils, qui est à l'origine de leur dénomination, rotifères ou « porteurs de roues » (Fig. VI,II). Les rotifères, comme beaucoup de microorganismes du sol, nécessitent une matrice aquatique pour accomplir toutes leurs activités. Dans les sols humides, les rotifères peuvent atteindre des densités allant d'environ 32.000 à plus de 2 millions par m²! Cependant, la diversité des rotifères est relativement faible, avec seulement 2030 espèces actuellement décrites. Cette valeur est très probablement sous-estimée en raison de l'existence d'une diversité cryptique, c'est-à-dire la présence possible d'espèces biologiquement distinctes bien qu'à peine discernables morphologiquement.

Les rotifères du sol appartiennent à deux groupes présentant des différences physiologiques, écologiques et de reproduction. Les rotifères les plus abondants et les plus diversifiés appartiennent au groupe des bdelloïdes (Fig. VII,III), remarquables par leur parthénogenèse obligatoire et leur capacité à entrer en anhydrobiose. Les 460 espèces connues de bdelloïdes déposent des œufs qui sont capables de donner des adultes sans fécondation. Aucune forme de reproduction sexuée n'est connue chez ce groupe. Cette propriété fait des bdelloïdes des modèles extraordinairement intéressants pour l'étude de l'évolution de la sexualité. De plus, les bdelloïdes sont capables, à des degrés divers, d'entrer en anhydrobiose (discutée précédemment chez les tardigrades). Cela permet à ces organismes de survivre à des périodes étendues de dessèchement, pouvant aller jusqu'à 20 ans, à l'issue desquelles ils redeviennent actifs en quelques minutes ou quelques heures une fois le milieu réhydraté.

Une fois en anhydrobiose les bdelloïdes se contractent sous la forme d'un minuscule tonnelet, en rétractant leur tête et leur pied à l'intérieur du tronc, et en abaissant leur métabolisme jusqu'à un niveau indétectable.

Le second groupe, les monogonontes (Fig. VII,IV, Fig. VII,V), contient principalement des espèces vivant dans les écosystèmes d'eau douce et seulement quelques unes dans les milieux terrestres. Ces animaux alternent parthénogenèse et reproduction sexuée, cette dernière résultant en des stades de repos sous la forme d'embryons encapsulés. La combinaison d'une reproduction parthénogénétique, permettant la colonisation d'un habitat donné par un unique individu, et de la capacité à former des stades de résistance, détermine la capacité de dispersion, et par conséquent la biogéographie de ces deux groupes de rotifères.

La plupart des rotifères du sol sont des microphages qui se nourrissent des films bactériens se formant sur certains substrats (par exemple *Adineta*), ou en filtrant des bactéries, des levures, des cellules algales et d'autres particules en suspension dans la solution du sol. Seules quelques espèces sont capables d'ingérer de grosses particules, et seulement une espèce, *Abrochtha carnivora*, est prédatrice d'autres bdelloïdes.

De nombreux monogonontes appartenant aux genres *Albertia*, *Balatro*, *Claria* sont des parasites d'annélides tels que les vers de terre. Ils vivent dans la cavité corporelle et l'intestin de vers de terre tels qu'*Allolobophora*, et d'enchytréides tels que *Fridericia*. Leur impact sur leurs hôtes est très mal connu. Les rotifères sont eux-mêmes la proie de turbellariés (vers plats) et de nématodes prédateurs. Ils sont aussi une part majeure du régime alimentaire d'autres microorganismes ciliés tels que *Bursaria* et *Spatidium*, et plus particulièrement des tardigrades.

Excepté quelques espèces comme *Colurella*, la vaste majorité des rotifères du sol doit être étudiée et identifiée vivante. En particulier, les caractères distinctifs des bdelloïdes doivent être examinés lors des phases d'alimentation ou de déplacement. La difficulté est encore accrue par le comportement très actif et erratique de beaucoup d'espèces. Ainsi, l'étude des rotifères du sol est un travail fastidieux et de longue haleine, ce qui explique peut-être le peu de connaissances sur ces animaux et sur le rôle qu'ils jouent au sein du sol. Cependant, ils constituent une faible fraction de la biomasse du sol et sont en général considérés comme n'étant pas un groupe-clé du fonctionnement des écosystèmes édaphiques.

L'usage commercial des Rotifères:

Les rotifères ingèrent des particules (déchets de poissons, bactéries mortes, algues) d'une taille pouvant aller jusqu'à 10 micromètres. Comme les crustacés, les rotifères contribuent au recyclage des nutriments, ils sont utilisés pour cette raison, dans les aquariums pour maintenir la pureté de l'eau et prévenir la formation de nuages de déchets. Les rotifères peuvent fortement affecter la composition des communautés algales dans les écosystèmes, par broutage sélectif.

Les rotifères sont également utilisés dans les bassins de décantation pour purifier les eaux usées. Le rôle principal des rotifères est d'y faire disparaître les bactéries non-floculées et de permettre le développement du floculat, en sécrétant du mucus au niveau de l'ouverture buccale et du pied.

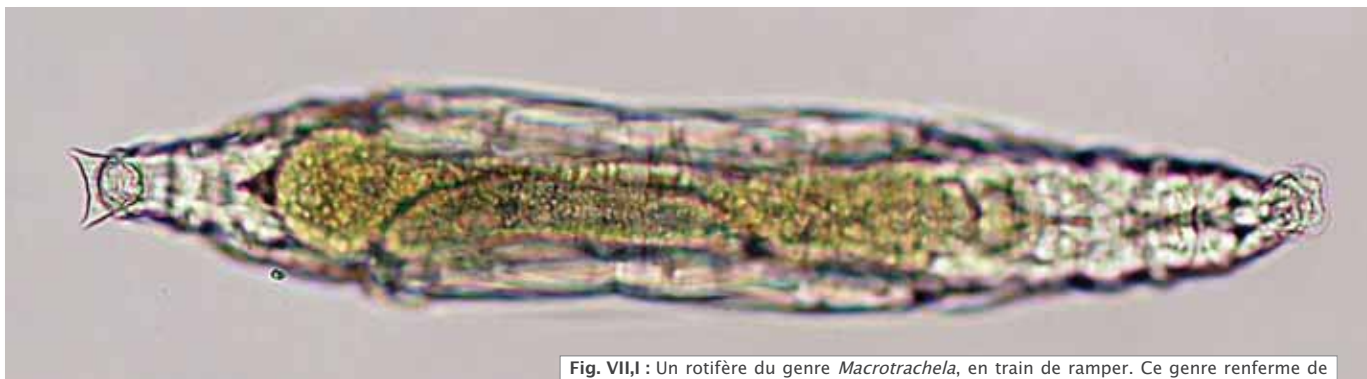


Fig. VII,I : Un rotifère du genre *Macrotrachela*, en train de ramper. Ce genre renferme de nombreuses espèces communes de bdelloïdes à vie libre du sol et des mousses. (HS)

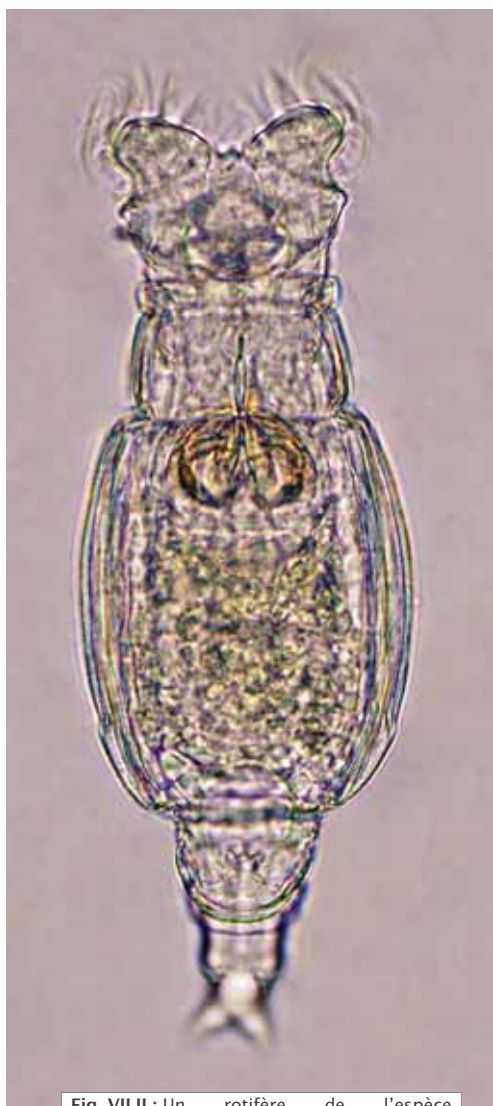


Fig. VII,II : Un rotifère de l'espèce *Macrotrachela vanoyei*, en train de se nourrir. La couronne ciliée est située à l'extrémité antérieure de l'organisme. (HS)



Fig. VII,III : Un rotifère bdelloïde du genre *Habrotracha*. Avec plus de 125 espèces reconnues, ce genre est un des plus diversifiés de tous les rotifères bdelloïdes. (HS)

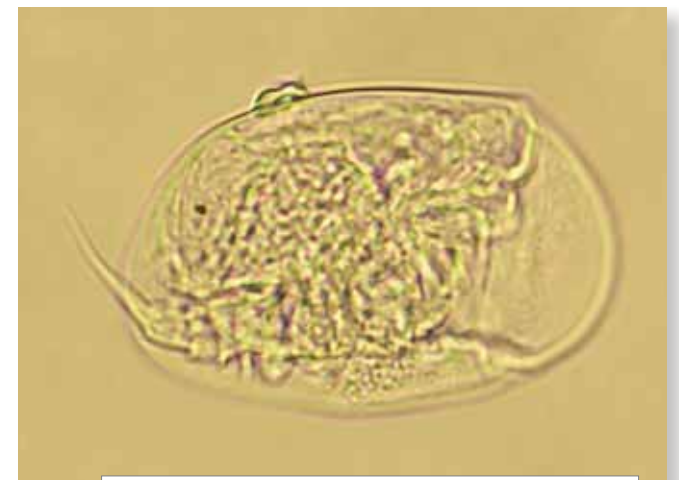


Fig. VII,IV : Cette espèce non-décrite de *Colurella* terrestre est une des minuscules espèces morphologiquement similaires appartenant à ce genre de rotifère monogononte. (HS)

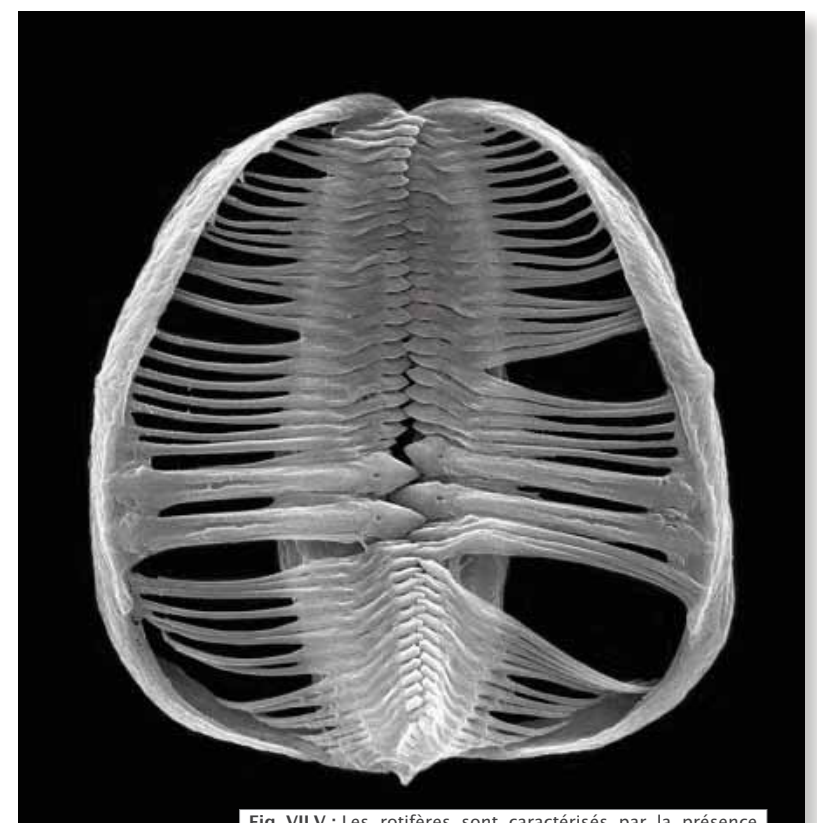


Fig. VII,V : Les rotifères sont caractérisés par la présence d'un appareil musculaire masticateur contenant des dents, comme le montre ce cliché de microscopie électronique (DF).

VIII Les nématodes

Nématode provient du grec ancien et signifie « tel un fil ». En effet, les nématodes ont essentiellement la forme de minces tubes cylindriques multicellulaires contenant tous les organes nécessaires à leur survie (Fig. VIII,I). Ils peuvent mesurer de 80 µm à 8 m de longueur et de 20 µm à 2,5 cm de diamètre (Fig. VIII,II). Cependant, les nématodes les plus longs sont des parasites alors que la majorité des nématodes vivant libres dans le sol et l'eau ne mesure, au maximum, que quelques millimètres de longueur. Ils sont considérés comme des organismes aquatiques. Dans le sol, ils vivent dans le film d'eau qui entoure les particules de sol. Les nématodes sont aussi parfois appelés « vers ronds » ou « vers anguillules ».



Fig. VIII,I : Un nématode du genre *Hirschmaniella*. Toutes les espèces de nématodes de ce genre sont des parasites des plantes. (HvM)

Ils sont sans doute les organismes les plus abondants (de 1 à 10 millions par mètre carré dans les sols cultivés) au sein de l'embranchement des organismes multicellulaires compte tenu de leur richesse spécifique (nombre d'espèces). Environ 30 000 espèces de nématodes sont connues scientifiquement, mais ce nombre ne représenterait qu'environ 5% du nombre total d'espèces de nématodes.

Les nématodes se sont adaptés pour survivre dans les environnements les plus extrêmes, se retrouvant en Antarctique comme dans les déserts ou les milieux marins. Certaines espèces parasites peuvent utiliser des animaux, des insectes, l'homme et des plantes comme hôte. Dans le monde en développement, mais pas seulement, certaines maladies graves sont liées à des infections par des nématodes, tel que l'éléphantiasis qui est causée par le ver de Guinée.



Fig. VIII,II : Un nématode de l'espèce *Pristionchus pacificus*. Cette espèce de nématode est utilisée comme un nématode modèle dans les études de macro et microévolution. (MR)

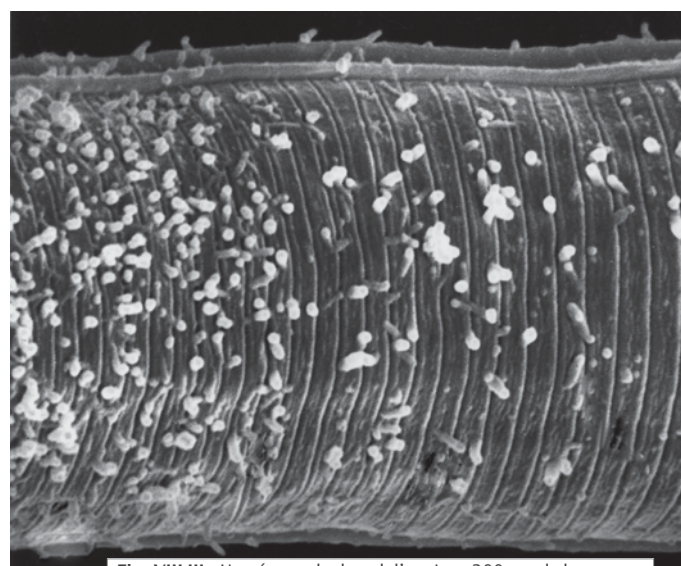


Fig. VIII,III : Un nématode du sol d'environ 300 µm de longueur, colonisé par une bactérie d'environ 3 µm de long. (WF)

Les nématodes libres sont classifiés en huit groupes trophiques dont les cinq principaux sont les bactériovores, les fongivores, les omnivores, les phytoparasites et les prédateurs. Ces groupes sont utilisés comme indicateurs de la qualité des milieux marins et terrestres. Il est difficile d'identifier les nématodes au niveau des espèces, mais il est relativement simple de distinguer les différents groupes trophiques en se basant sur la forme et la taille de leurs pièces buccales.

Les nématodes sont considérés comme très importants dans la chaîne alimentaire du sol et sont reconnus comme des espèces clés au sein de l'écosystème sol. Ils jouent des rôles majeurs dans de nombreux processus du sol tels que la minéralisation et la décomposition. Outre l'identification à l'aide de la morphologie des pièces buccales, les nématodes peuvent être classés selon d'autres caractéristiques écologiques comme les « traits d'histoire de vie ». Ces traits reflètent la manière dont les organismes réagissent à leur environnement. Par exemple, les espèces qui répondent rapidement à de brusques enrichissements du milieu en éléments nutritifs sont appelées 'colonisateurs', en raison de leur reproduction rapide. D'autres qualifiés de « persistants », ont des cycles de vie longs, de faibles taux de reproduction et présentent des adaptations spécifiques à leur environnement. Les facteurs environnementaux tels que la disponibilité des ressources, la composition de la végétation et les conditions abiotiques (type de sol, par exemple) déterminent les espèces de nématodes et les groupes fonctionnels présents. Par ailleurs, les nématodes peuvent avoir des actions inattendues tels que celle de transporter d'autres organismes au sein du sol. Ainsi, la Figure VIII,III montre un nématode dont la cuticule est colonisée par des bactéries ; les nématodes peuvent ainsi servir de 'moyen de transport' pour les bactéries immobiles et leur faciliter l'accès à de la nourriture.

Que mangent-ils?

Les différentes espèces de nématodes se nourrissent spécifiquement de divers organismes, comme le montre la morphologie des pièces buccales qui a évolué en fonction de la source de nourriture utilisée.

Les nématodes phytophages

Certains nématodes (Fig.VIII,IV) se nourrissent de végétaux. Ces espèces ont des structures creuses comme des aiguilles qu'elles utilisent pour perforer les parois cellulaires des végétaux puis pour aspirer le contenu des cellules (a, la tête d'un *Paratrichodorus*; b, la tête d'un *Hirschmaniella*). Les nématodes phytophages sont surtout connus comme des ravageurs dans l'agriculture et certaines de ces espèces peuvent avoir de graves répercussions économiques. Par exemple, *Hirschmaniella* peut causer des diminutions considérables de rendement dans les rizières. *Globodera* (c) est un parasite de la pomme de terre et *Pratylenchus* (d) est un parasite de nombreuses cultures différentes.



(HvM)



(HvM)



(HvM)



(HvM)

Fig.VIII,IV : Exemples de nématodes phytophages.

Les omnivores

La figure VIII,V montre la tête de *Dorylaimus* sp., un nématode omnivore qui est capable de se nourrir de différentes sources de nourriture en fonction des conditions environnementales et de la disponibilité des ressources. *Dorylaimus* dispose d'une grosse dent creuse qui peut être utilisée comme un stylet pour ponctionner d'autres organismes ou pour aspirer des liquides. Ces nématodes peuvent être des prédateurs, se nourrissant de protozoaires et éventuellement d'autres nématodes. Mais si cette ressource n'est pas disponible, ils peuvent alors consommer des champignons et des bactéries. Les habitudes alimentaires peuvent aussi changer entre les stades juvéniles et l'âge adulte ; par exemple, les nématodes peuvent se nourrir de bactéries au stade juvénile et devenir prédateurs au stade adulte.

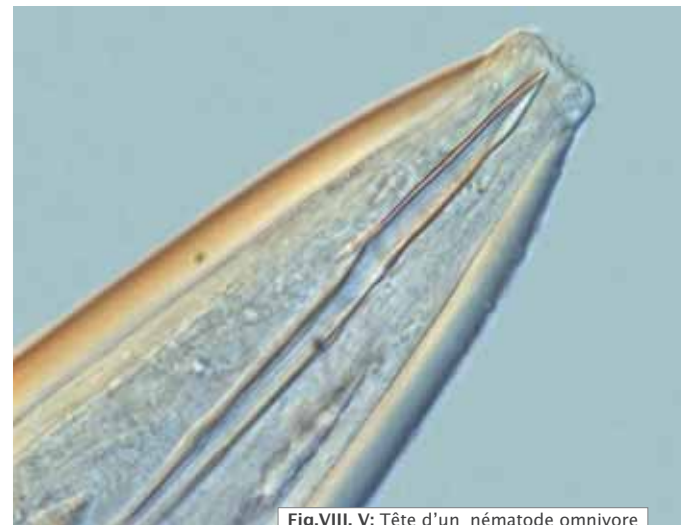


Fig.VIII,V : Tête d'un nématode omnivore (*Dorylaimus* sp.). (HvM)

Les nématodes et la santé:

Plusieurs nématodes sont parasites des mammifères. Les exemples courants sont les filaires, les ankylostomes, les oxyures (*Enterobius*) et le taenia (*Trichuris trichiura*). *Baylisascaris* infecte généralement les animaux sauvages mais peut également être mortelle pour les humains. *Dirofilaria immitis* est un nématode connu pour provoquer la dirofilariose en s'installant dans le cœur, les artères et les poumons des chiens et de certains chats. En revanche, les nématodes entomopathogènes parasitent les insectes et sont considérés par les hommes comme bénéfiques.

Certains nématodes peuvent, de plus, causer de graves dégâts sur les plantes cultivées et sauvages soit en infectant directement les plantes, soit en leur transmettant des virus.

Les nématodes bactériovores

Certaines espèces de nématodes se nourrissent de bactéries. Les nématodes tels que *Acrobelus complexus* (Fig. VIII, VII a) ont des excroissances sur la partie antérieure appelée proboles qui peuvent être utilisées pour racler les bactéries hors des particules du sol. Cependant, les proboles ne peuvent pas se déplacer de manière indépendante. C'est pourquoi une hypothèse alternative propose qu'elles soient utilisées pour filtrer l'eau avant que les particules ne soient capturées. Les *Acrobelus* sont spécifiques des sols sableux car dans les sols argileux, qui ont des particules beaucoup plus petites, les proboles semblent être moins fonctionnelles.

Cependant, de nombreux nématodes bactériovores n'ont pas proboles contrairement à *Acrobelus complexus* (Fig. VIII, VII b). D'autres nématodes, de l'ordre des Rhabditida par exemple, n'ont pas d'excroissances et ont une bouche tubulaire qui est utilisée pour avaler les bactéries.

Des travaux scientifiques préliminaires montrent que tout en étant responsables du recyclage du carbone et de l'azote du sol par le broutage des bactéries, les nématodes bactériovores peuvent favoriser la croissance des racines des végétaux en stimulant la production d'hormones végétales. Ceci est dû à leur action sur la composition de la communauté microbienne du sol.

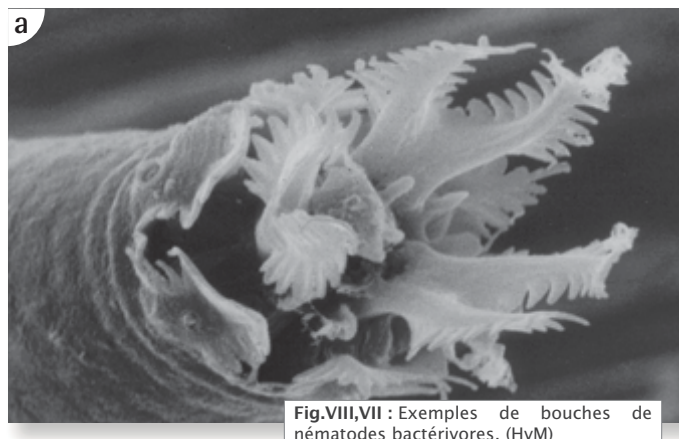
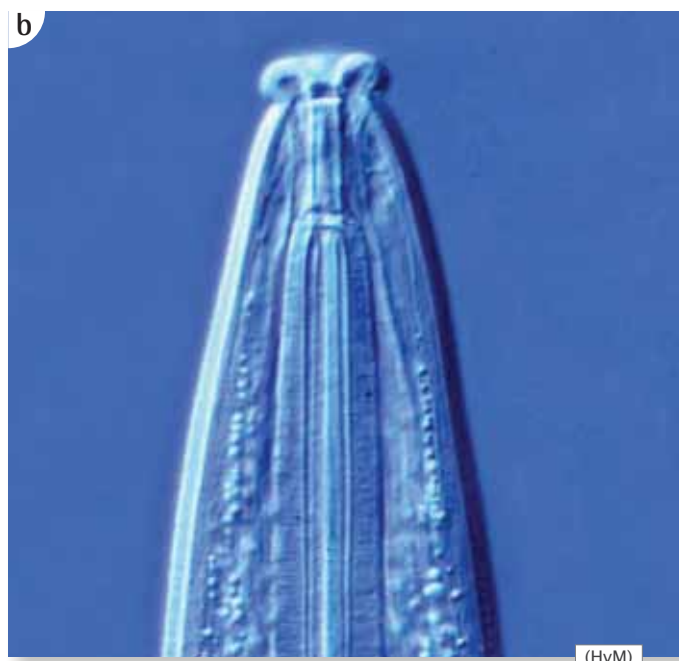


Fig. VIII, VII : Exemples de bouches de nématodes bactériovores. (HvM)



(HvM)

Les nématodes fongivores

Certains nématodes se nourrissent de champignons, comme *Tylencholaimellus* sp. (Fig. VIII, VIII b) et *Anomyctus xenurus* (Fig. VIII, VIII a). Ces nématodes dits fongivores peuvent affecter la croissance des plantes en détruisant les champignons mycorhiziens, ce qui réduit la disponibilité des nutriments pour la plante. Cependant, certaines espèces peuvent également être bénéfiques dans la lutte antifongique en s'attaquant à des espèces de champignons pathogènes. Les nématodes fongivores sont généralement moins abondants que les nématodes bactériovores, en particulier dans les sols fortement perturbés tels que les sols agricoles conduits en mode conventionnel. Ils contribuent également à la minéralisation en libérant les éléments nutritifs tels que l'azote contenu dans les champignons. Toutefois, leur contribution aux cycles des éléments nutritifs est généralement moindre que celle des nématodes bactériovores.

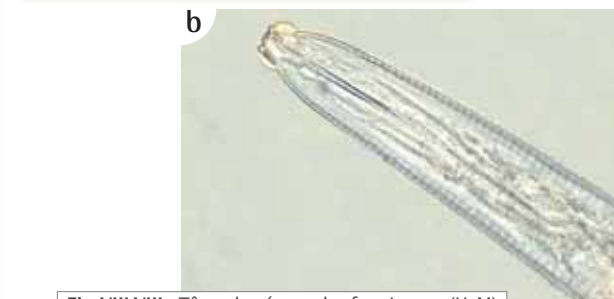
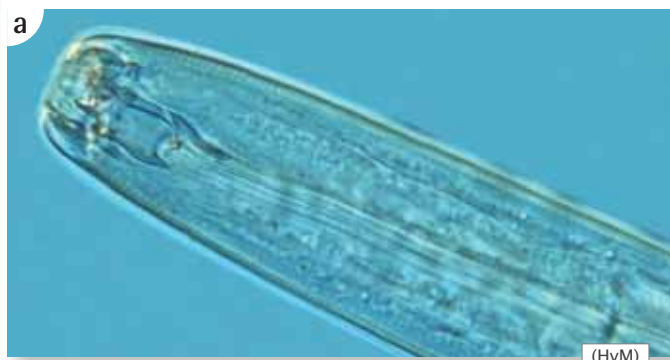


Fig. VIII, VIII : Têtes de nématodes fongivores. (HvM)

Les nématodes prédateurs

D'autres nématodes dits prédateurs sont capables de percer puis de sucer le contenu ou d'ingérer d'autres nématodes et des petits animaux (Fig. VIII, IX). Ils représentent en général environ 5% de la communauté des nématodes du sol. Dans les sols, leur taille est variable tandis que dans le milieu marin, ce sont souvent les plus grands des nématodes : a) un nématode prédateur *Mononchoides*; b) gros plan d'un *Prionchulus* avec une proie; c) *Anatonchus tridentatus* avalant un autre nématode.



(HvM)



(HvM)



Fig. VIII, IX : Têtes de nématodes prédateurs.

(RN)

Contrôle des parasites

Seules quelques espèces de nématodes sont nuisibles, même si ces derniers peuvent causer de graves dommages aux cultures. La plupart des nématodes sont bénéfiques à l'humanité car ils stimulent le cycle des éléments nutritifs, contrôlent des insectes nuisibles ou sont utiles pour la recherche scientifique. Un groupe de nématodes est actuellement cultivé et disponible dans le commerce: les nématodes entomopathogènes. Ce groupe inclut des nématodes capables d'infecter les insectes. Ils sont un moyen très efficace de contrôler les insectes nuisibles sans user de pesticides (Fig. VIII, X).

Le nématode ne tue pas les insectes lui-même car il ne dispose pas de structures pour attaquer et tuer. En fait, il pratique la guerre biologique : une fois qu'il a pénétré l'insecte par ses orifices naturelles, il libère des bactéries sécrétant des substances toxiques pour l'insecte hôte. Ces nématodes entomopathogènes ont une structure spéciale qui leur sert à stocker ces bactéries (Fig. VIII, XI). Une fois que toutes les ressources du corps de l'hôte ont été consommées, les nématodes juvéniles s'échappent et pénètrent dans le sol où ils attendent un nouvel hôte au sein duquel ils termineront leur cycle de vie.

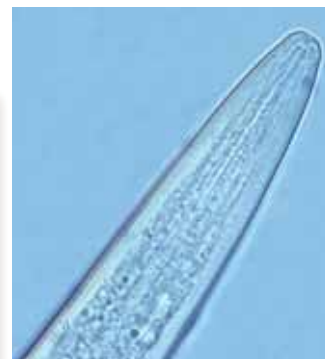


Fig. VIII, X : Tête du nématode entomopathogène *Steinernema*. (HvM)

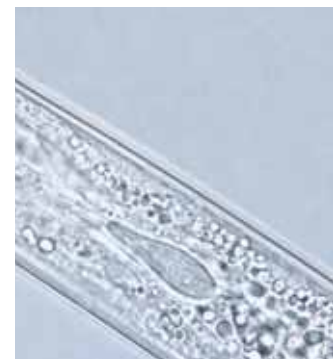
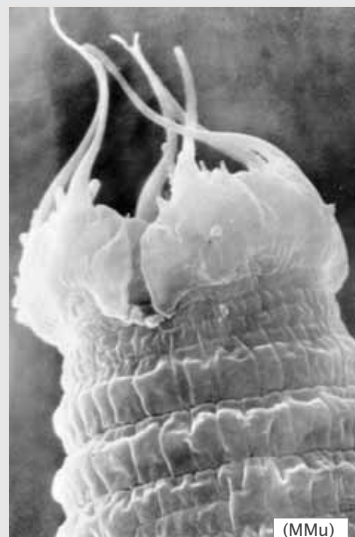


Fig. VIII, XI : Détail de la structure utilisée par les nématodes entomopathogènes, pour stocker les bactéries infectieuses. (HvM)

Dans les environnements difficiles

Comme mentionné précédemment, les nématodes sont présents dans presque tous les écosystèmes : des sols de l'Antarctique aux sources chaudes volcaniques. Des espèces telles que *Scottinema lindsayae* (illustration à droite), *Plectus antarcticus* et *Eudorylaimus antarcticus* ont été trouvées dans les Vallées Sèches de McMurdo en Antarctique où les températures moyennes annuelles sont d'environ -20 ° C, oscillant autour du gel durant l'été, et les précipitations annuelles (sous forme de pluie ou de neige) entre 2 et 50 mm.

Cependant, il existe un environnement peut-être encore plus difficile : les couches profondes des rivières et les vasières estuariennes, où l'oxygène peut être limité voire inexistant. Ceci n'est pas un problème pour nombre d'espèces de bactéries prospèrent dans de tels environnements anaérobies (sans oxygène). Cependant, très peu d'organismes pluricellulaires sont capables d'y survivre. *Tobrilus* (illustration la plus à droite) est un genre de nématode que l'on retrouve dans des couches de sédiments pouvant être pauvres en oxygène. L'analyse métabolique suggère que plusieurs espèces de ce genre sont capables de fonctionner en anaérobie et gardent partiellement ce fonctionnement même lorsque l'oxygène est disponible.



(MMu)



(HvM)

IX Les collemboles

Le nom vernaculaire donné aux Collemboles par les anglo-saxons est « Springtail », ce qui signifie littéralement « queue qui saute ». En effet, la plupart des espèces possèdent un abdomen au bout duquel se situe une furca, organe la plupart du temps replié sous tension en position ventrale, et qui peut être déployé à tout moment lorsque l'animal se sent menacé, lui permettant de se déplacer rapidement en effectuant un saut. Les Collemboles sont de petits Arthropodes très communs dans la plupart des sols, y compris en Arctique et Antarctique! (Fig. IX,I, Fig. IX,II) Ils font partie du groupe le plus abondant d'Arthropodes, les Hexapodes. Ce groupe, caractérisé par la présence de six pattes, inclut notamment les Insectes ; mais les Collemboles, au même titre que les Diploures et Protoures, sont aujourd'hui considérés comme un groupe distinct des Insectes. Les Collemboles sont probablement les Hexapodes les plus abondants sur Terre et on les retrouve dans les sols, les litières, les branches mortes tombées au sol, et même au niveau des rivages. Actuellement 6000 espèces sont connues, et dans une poignée de sol provenant d'une pâture, plusieurs centaines à milliers de collemboles, représentant plusieurs dizaines d'espèces sont présents. Les collemboles sont essentiellement détritivores et microphytophages, se nourrissant d'hyphes mycéliens et résidus de matières organiques. Avec les nématodes, les collemboles sont considérés comme les principaux agents contrôlant les populations microbiennes.

Les espèces de collemboles sont distribuées verticalement dans les sols, et réparties en mosaïque horizontalement. En effet, certaines espèces, généralement pigmentées, possèdent de longues pattes, des écailles ou des poils qui leur permettent de mieux résister à la dessiccation, et sont ainsi adaptées à la vie en surface et dans les litières (Fig. IX,III). Les espèces qui vivent dans les horizons plus profonds sont souvent dépigmentées, avec de petites pattes, et possèdent généralement moins d'ocelles. Pour mieux comprendre ces différences d'un point de vue évolutif, on pourra se reporter au chapitre 7,3.

Les collemboles sont très sensibles à la dessiccation, mais cette sensibilité peut varier en fonction des espèces. Celles qui vivent en profondeur sont généralement plus sensibles que celles qui vivent en surface. Les collemboles jouent un rôle important dans le cycle des nutriments au travers de leur influence sur la décomposition de la matière organique expliquée par leur prédation sur les bactéries et champignons. Quelques rares espèces, comme *Sminthurus viridis* en Australie, ont été reconnues comme nuisibles pour les cultures.

Des résultats récents en génétique sur les populations de collemboles des zones arctiques, semblent montrer qu'un glacier refuge situé dans le nord-ouest du Canada aurait permis une dispersion des espèces plus au sud. La couleur noire caractéristique de la plupart des espèces arctiques est probablement le résultat d'une adaptation pour survivre aux intenses rayons ultraviolets des étés arctiques. La plupart des espèces arctiques vivent dans les mousses, entre les pierres et se nourrissent probablement de cyanobactéries et autres microorganismes. Ils survivent à l'hiver sous des formes inactives produisant notamment des sucres qui les préservent du gel.



Fig. IX,I : *Hypogastrura concolor*. Cette espèce est commune en Arctique et a probablement une distribution restreinte au cercle polaire. Elle a été retrouvée en abondance lors d'une expédition dans le Nunavut, l'Arctique Canadien. Malgré sa petite taille d'environ 1 mm, elle s'est dispersée dans tout l'Arctique depuis la dernière glaciation. Toutefois, même s'il a été démontré que cette espèce pouvait franchir 700 km au dessus de l'océan arctique, les mécanismes de dispersion sont encore inconnus. (SH)



Fig. IX,II : *Desoria* sp. Certaines espèces de collemboles, notamment *Hypogastrura harveyi* et *Hypogastrura nivicola*, sont appelées « mouches de neige » parce qu'on peut fréquemment les observer aux beaux jours sautant sur les surfaces enneigées. En réalité, ce sont bien des collemboles. Le fait qu'ils puissent survivre et se mouvoir sur la neige, comme leur distribution arctique, met en lumière l'incroyable capacité des collemboles à s'adapter, et à coloniser tous les écosystèmes terrestres. (UT)



Fig. IX,III : *Entomobrya nivalis* est un collembole épiédaphique vivant à la surface du sol. Il mesure environ 1 à 2 mm, est très commun et se retrouve dans la plupart des milieux. Il est souvent rencontré sur les branches et les fleurs et est relativement résistant à la dessiccation. (UT)

Collemboles et transfert des spores chez les mousses

Nous savons tous que les insectes ou le vent peuvent transférer du pollen, assurant ainsi la reproduction sexuée des plantes. Mais qu'en est-il de certaines plantes comme les mousses, qui sont, d'un point de vue évolutif, plus anciennes que les plantes vasculaires et sont fertilisées par des microspores, qui ne peuvent se déplacer que dans un film liquide ? Les scientifiques ont ainsi longtemps cru que les spores des mousses devaient obligatoirement être transportées par voie liquide.

On sait aujourd'hui que les feuilles de mousses fertiles attirent les collemboles et les acariens, qui transportent alors fortuitement les spores après contact, de manière analogue aux relations abeilles-fleurs, favorisant ainsi les processus de fertilisation. Ces résultats ont été obtenus à partir d'une expérience très simple, où des mousses mâles et femelles ont été placées séparément dans une enceinte à des distances variables les unes des autres et en présence (ou non) de collemboles pouvant circuler librement entre les plantes. La fertilisation n'a alors été possible que lorsque les collemboles étaient présents, confirmant le rôle important des collemboles dans ces processus de fertilisation.

Par ailleurs, si le rôle des collemboles vis-à-vis des mousses est analogue à celui des abeilles vis-à-vis des fleurs, il apparaît beaucoup plus ancien étant donné le caractère plus primitif des espèces. En effet, les mousses et les collemboles sont des taxons issus directement de groupes présents dans les toutes premières phases de colonisation des milieux terrestres (440-470 millions d'années). Cette fertilisation des mousses par des animaux pourrait donc préfigurer les interactions apparues ultérieurement entre les insectes et les végétaux supérieurs.



Fig. IX,IV : Un collembole de l'espèce *Isotoma caerulea* circulant sur une mousse. Les spores de cette mousse peuvent se fixer sur son corps et être transportés jusqu'à d'autres mousses et les fertiliser. (KH)



Fig. IX,V : Pour collecter les collemboles et évaluer leur nombre, on utilise un carottier qui ne comprime pas le sol. Les échantillons sont conservés dans des cylindres et placés sous un extracteur à gradient de température qui assèche le sol. Lorsque les collemboles quittent le sol, ils sont récoltés, comptés et identifiés (pour plus de détails voir le chapitre 8,2). (PHK)



Fig. IX,VI : Un autre collembole épiédaphique de l'espèce *Isotoma viridis* s.l. (UT)

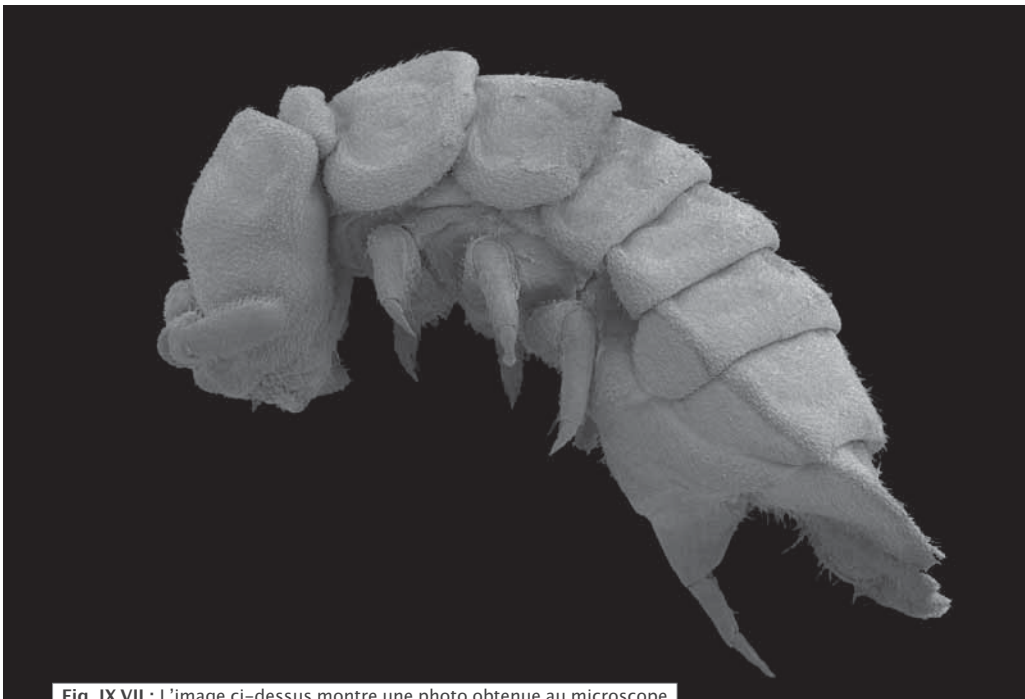


Fig. IX,VII : L'image ci-dessus montre une photo obtenue au microscope électronique de l'espèce de collembole *Tetrodontophora bielensis*. L'image montre clairement la furca repliée sous l'abdomen. La furca, généralement repliée ainsi, peut se détendre soudainement permettant à l'animal de sauter. Cette espèce est relativement grande et peut également excréter de petites gouttes d'un liquide collant à usage défensif lorsqu'elle est attaquée. (JM)



Fig. IX,VIII : Les collemboles montrent des adaptations morphologiques révélatrices de la profondeur de leur habitat préférentiel dans le sol. Les collemboles sur la page opposée et ci-dessus (Fig.IX,VI) sont tous pigmentés, ce qui leur procure probablement une protection contre les rayons ultra-violet ainsi qu'un camouflage contre les prédateurs. Toutefois, les organismes qui vivent généralement plus profondément dans les sols, comme *Protaphorura fimata* - espèce eu-édaphique (ci-dessus, la plus grosse des deux espèces présentes) - n'ont besoin de protection ni contre les UV, ni contre les prédateurs du sol, qui n'utilisent pas la vision pour chasser. Ainsi, les collemboles qui vivent en profondeur n'ont pas été exposés aux pressions de sélection qui favorisent le camouflage. En compagnie de *Protaphorura fimata* sur la photo ci-dessus, on peut voir aussi plusieurs individus de l'espèce *Proisotoma minuta*, qui mesurent environ 1,3 mm de long. Cette espèce est parfois très fréquente dans les pots de fleurs et la matière organique. (PHK)



Fig. IX,IX : La figure ci-dessus montre une image grossie de l'espèce *Protaphorura fimata*, qui mesure environ 2,5 mm de long. Cette espèce est à la fois blanche et aveugle, deux conséquences de sa présence dans le sol. (PHK)



Fig. IX,X : L'image ci-dessus monte de nombreux individus de l'espèce *Mesaphorura macrochaeta*. Ils mesurent entre 0,6 et 0,7 mm de long et passent tout leur cycle de vie enfouis dans le sol. Cette espèce, petite et mince, peut accéder aisément aux petits pores du sol. Elle est non pigmentée, aveugle et ne possède pas de furca. (PHK)

X Les acariens

Les acariens sont avec les Collembolés, les arthropodes les plus abondants dans les sols. On en dénombre généralement plusieurs milliers ou dizaines de milliers, mais il est possible d'en trouver jusqu'à plusieurs centaines de milliers par mètre carré dans un habitat donné. Ils sont présents dans tous les types de sol, y compris les sols de l'Arctique et de l'Antarctique (voir Section 3,7). De plus, ils peuvent coloniser de nombreux autres habitats contenant de la matière organique, comme la tourbe, les mousses, les lichens, les écorces des arbres, le bois en décomposition... Les acariens sont aussi très nombreux dans d'autres écosystèmes, principalement comme parasites d'animaux (tiques, acariens, parasites des abeilles du genre *Varroa*) ou de plantes (araignées rouges, rouilles et gales, etc.). On les trouve également dans d'autres milieux contenant des matières organiques (nids des oiseaux, poussières des maisons...), et ils peuvent aussi être des prédateurs libres. Un groupe important d'acariens vit dans l'eau (sous-ordre des Hydracarina). Dans les sols, ils mesurent entre 0,2 à 0,8 mm, ne dépassant que rarement 1 mm. Ils font donc partie de la mésofaune. Les acariens sont des organismes très anciens. Des acariens fossiles Oribatida, très proches de ceux rencontrés actuellement, ont été retrouvés dans des dépôts datant du Dévonien. La présence de ces formes fossiles datant de plusieurs millions d'années quasiment identiques aux espèces actuelles démontre la stabilité des conditions de vie dans les sols ; et souligne l'importance de la biodiversité des sols, qui constituent une grande réserve de gènes et d'espèces.

Les acariens sont des Arachnides, au même titre que les araignées, scorpions, faucheux et pseudoscorpions. Ils ont été classés au sein d'un ordre unique, mais des études récentes ont montré que les acariens ne sont probablement pas monophylétiques et pourraient être subdivisés en différents taxons. Même si la systématique des acariens est en pleine évolution et donc encore sujette à discussion, on y distingue deux groupes, appelés super classe, sous ordres, ou ordres : les acariformes et les parasitiformes. Dans les sols, les acariformes



Fig. X,I : Acariens Gamasides appartenant à différents groupes taxonomiques. La majeure partie des Gamasides sont prédateurs vivant surtout en surface, se nourrissant de collembolés, nématodes, larves d'insectes et nymphes d'autres acariens. La photo la plus à gauche, montre une vue latérale de l'espèce *Hypoaspis aculeifer*. Cette espèce, qui mesure environ 2 mm de long, est présente dans les sols européens, et est utilisée en lutte biologique pour contrôler les parasites de plantes cultivées sous serre. Elle utilise sa première paire de pattes comme des antennes pour détecter l'odeur des collembolés, sa proie préférée. Elle peut même détecter l'odeur des espèces de champignons dont se nourrissent les collembolés pour les débusquer plus facilement. *Hypoaspis aculeifer* peut se nourrir d'enchytréides, comme indiqué dans le paragraphe XIX. Les pièces buccales d'*Hypoaspis aculeifer* sont typiques des prédateurs, armées de plusieurs dents, parfois très longues (ici bien visibles). Sur les photos du milieu, on peut observer deux autres espèces prédatrices, en vue ventrale (à gauche) ou dorsale (à droite). La photo la plus à droite montre un groupe spécifique d'acariens de la tribu des Uropodina, appelé par les anglo-saxons « acariens tortues », dont le régime alimentaire varie des détritivores aux prédateurs. Le corps a une forme de lentille, est fortement sclérifié, et dispose d'espaces spécifiques pour attacher les pattes de l'animal, ce qui permet probablement à l'animal d'échapper plus facilement aux prédateurs. Photos : gauche (EH), milieu à gauche et droite (JM), milieu à droite (DW).

(appelés aussi Actinotrichida) sont principalement représentés par les acariens prostigmatés (Prostigmata) et les acariens oribates (Oribatida). Les parasitiformes (Anactinotrichida) sont surtout représentés par les acariens prédateurs mésostigmatés appelés aussi gamasides (Mesostigmata ou Gamasida), et un sous groupe d'acariens non prédateurs, les Uropodina (Fig. X,I).

Le développement des acariens présente les stades œuf, larve (qui ne comportent pas plus de trois paires de pattes) et plusieurs états de nymphes. Les adultes peuvent ou non (cas notamment des oribates) ressembler aux nymphes. La reproduction sexuée

n'est pas toujours nécessaire car beaucoup d'acariens sont parthénogénétiques (c'est-à-dire que les œufs peuvent donner des adultes sans être fertilisés par les mâles). Toutefois, certaines espèces ont une reproduction sexuée, mais sans accouplement, les mâles produisant et déposant des spermatophores qui sont collectés et utilisés par les femelles.



Fig. X,II : Deux espèces d'acariens prostigmatés vivant en surface. Les deux espèces sont relativement grandes, très pigmentées, avec de longues pattes qui assurent une grande mobilité en surface. Le corps est recouvert par de nombreuses petites soies, typiques de nombreux Prostigmata. (UT)

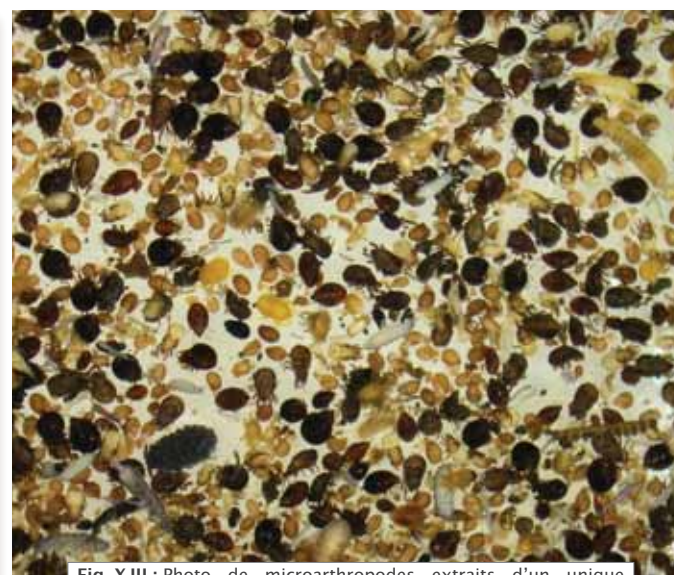


Fig. X,III : Photo de microarthropodes extraits d'un unique échantillon de sol forestier d'environ 6 cm de diamètre. On y voit la très grande variété de tailles, formes, et couleurs de microarthropodes, avec une nette dominance des acariens, plus particulièrement des oribates. (LM)



Fig. X,IV : Exemples d'acariens oribates provenant d'horizons profonds du sol (de gauche à droite: *Quadropia monstruosa*, représentant de la famille des Brachychthoniidae et deux représentants du genre *Suctobelbella*). Ce sont deux espèces eu-édaphiques prédominantes, avec des pattes courtes et un corps compact (environ 0,25 mm). La surface du corps est renforcée et protégée par des replis et des épines. *Suctobelbella* possède des pièces buccales (chêlicères) allongées et acérées, probablement adaptées pour sucer le contenu cellulaire des hyphes mycéliens. Le contraste avec les espèces de surface présentées en Fig. XII, plus grandes et possédant de longues pattes apparaît clairement. Photo : gauche et droite (JM), et milieu (DW).

Acariens Parasites:

Certains acariens parasites se nourrissent de cheveux ou de sang de vertébrés. Ils sont souvent vecteurs de parasites causes des maladies, comme les bactéries spirochètes responsables notamment de la maladie de Lyme (la plus commune des maladies transmises par les tiques dans l'hémisphère nord). Comme les tiques peuvent transporter plusieurs agents infectieux en même temps, le patient peut être infecté par plus d'un pathogène, rendant le diagnostic difficile. Les tiques sont généralement plus actives en saison chaude, mais cela peut varier. Les zones boisées, les landes, herbes hautes ou litières de feuilles comportent généralement plus infestées.

Excepté pour les photos provenant de DW, toutes les couleurs des microphotographies prises au microscope électronique ont été ajoutées a posteriori grâce au logiciel Photoshop par N. Frost.

Comme les autres Arachnides, les acariens adultes possèdent quatre paires de pattes, et un corps constitué de deux parties principales (qui diffèrent chez les acariens par rapport aux autres Arachnides). Toutefois, la segmentation entre ces deux parties est très réduite, et parfois même les deux segments sont complètement fusionnés. La surface du corps (cuticule) de nombreux acariens est souvent épaisse, protégeant le corps de la dessiccation et constituant une armure contre les attaques de prédateurs (Fig. X,V). Des structures similaires à des ailes sont observables chez certaines espèces d'acariens oribates. Elles sont appelées ptéromorphes et ressemblent à des ailes d'insectes. Elles ne sont pas utilisées pour voler mais pour protéger les pattes qui peuvent se rétracter à l'intérieur (Fig. X,VII). Les pièces buccales des acariens sont de formes très variables, adaptées au régime alimentaire de chaque espèce, pour par exemple, mordre, piquer, déchiqueter, ou sucer. Les acariens du sol sont aveugles, adaptés à une vie souterraine, et seulement certaines espèces possèdent des ocellles. D'autres espèces vivant en surface – dans les litières ou les mousses – ont développé une zone en position dorsale percevant la lumière. Mais d'autres récepteurs, chimiques ou mécaniques, sont très bien développés, généralement sur des poils sensitifs (soie ou sensille – voir Fig. X,VII) et des structures en forme de pores ou de vacuoles insérées dans la cuticule (appelées bothridies). Ces organes sont présents à différents endroits sur le corps de l'animal, le plus souvent sur la partie distale des pattes ou sur les parties antérieures ou dorsales du corps.

La distribution des acariens le long du profil de sol est très variable, aussi bien horizontalement que verticalement. Les acariens sont plus abondants dans les horizons de surface riche en matières organiques, bactéries et champignons. Toutefois, certaines espèces peuvent être rencontrées très profondément dans les horizons minéraux du sol. Les espèces vivant en surface ou en profondeur sont adaptées à leur habitat, comme les autres microarthropodes du sol (voir Section 8,4). Généralement, les acariens se regroupent dans le sol, en fonction de l'humidité, du couvert végétal et de la distribution de la matière organique. Bien que les acariens se déplacent lentement et sur de courtes distances, ils peuvent rapidement coloniser à peu près tous les types de sol. Pour ce faire, ils ont développé des stratégies pour couvrir les longues distances. Ainsi, ils peuvent être transportés passivement dans l'air (vent) ou l'eau, ou ils peuvent s'attacher sur le corps d'autres animaux (phénomène appelé phorésie), le plus couramment sur de gros insectes comme les mouches ou les scarabées, mais aussi sur les plumes des oiseaux ou la fourrure des petits mammifères.

Le groupe des acariens est très riche en espèces, avec plus de 48 000 espèces déjà décrites, et un nombre total estimé entre 400 000 et 900 000 ! Les sols européens contiennent plusieurs centaines à quelques milliers d'espèces selon les pays, avec les plus grandes richesses spécifiques observées en régions méditerranéenne et dans les Balkans. Les acariens présentent des espèces adaptées à la plupart des conditions environnementales sur terre, et ont

développé toutes les stratégies alimentaires possibles, soulignant leur importance écologique. Les espèces prédatrices régulent le nombre de proies. D'autres espèces peuvent être parasites ou semi-parasites, se nourrissant sur les racines des plantes ou sur le corps des mammifères ou autres animaux du sol. Certaines d'entre elles peuvent être considérées comme nuisibles pour les animaux et les cultures. D'autres espèces sont impliquées dans les processus de décomposition de la matière organique, consommant de préférence les tissus végétaux (macrophytophages) ou les résidus de matières organiques. Certaines espèces transportent bactéries et champignons à la surface de leur corps, contribuant ainsi à inoculer la matière organique.

La plupart des acariens contribuent à la saturation de l'humus du sol, en fragmentant la matière organique et produisant de petites fèces (appelées parfois boulettes fécales), et indirectement en régulant les populations d'autres décomposeurs, principalement les champignons et les bactéries. Lorsque les communautés d'acariens et de microarthropodes s'appauvrissent, les sols se dégradent rapidement et perdent la plupart de leurs fonctions principales (rétention de l'eau et des nutriments, séquestration du carbone dans les sols, etc.). Cette contribution fonctionnelle, comme la grande richesse en espèces et la variabilité des niches écologiques occupées, fait des acariens de très bons indicateurs biologiques.



Fig. X,V : *Eupelops torulosus*, une espèce d'acariens oribate, se nourrit de cellules des feuilles en décomposition. Son corps est fortement sclérifié et couvert de couches irrégulières et épaisses de téguments céreux, qui lui procurent une protection contre la dessiccation et les prédateurs. Les ptéromorphes en forme d'oreille sont clairement visibles sur le côté latéral du corps, de même que les structures lamellaires et les soies sur la partie antérieure du corps. (JM)



Fig. X,VI : *Gymnodamaeus bicostatus* est une espèce d'acarien oribate vivant en surface. Son corps est assez gros (0,7 mm), bien sclérifié et les pattes sont longues. Sur la partie postérieure du prodorsum, on peut voir deux ouvertures en formes de coupes (appelées bothridies) avec un gros poil sensoriel appelé sensille. Une paire de sensilles sortant des bothridies est typique des acariens oribates (voir aussi Fig. X,VII). (JM)

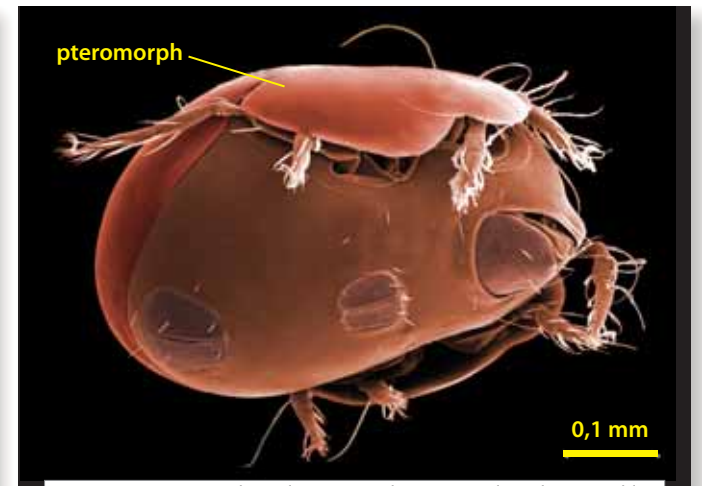


Fig. X,VII : Acarien oribate du genre *Galumna* avec des ailes amovibles qui ressemblent à des ailes d'insectes – les ptéromorphes. Ces ailes ne sont toutefois pas utilisées pour voler, mais pour protéger les appendices. (DW)

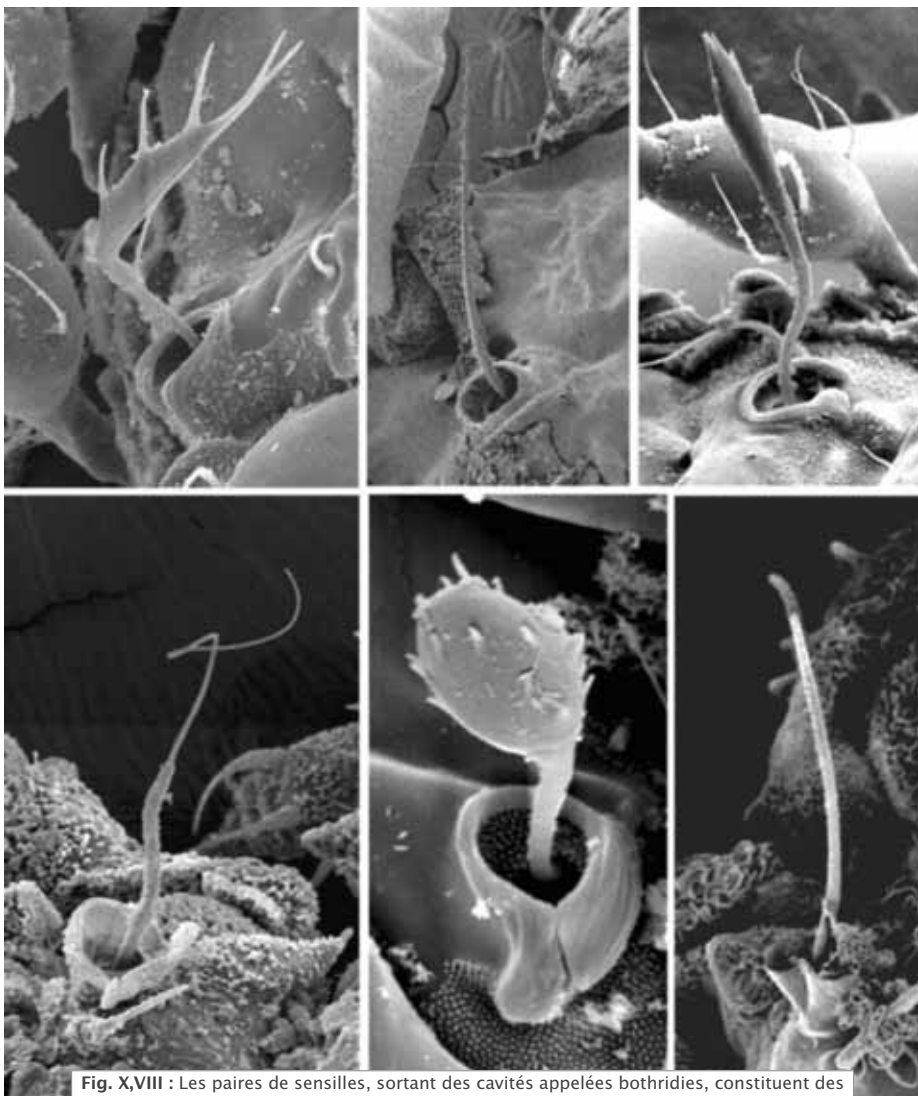


Fig. X,VIII : Les paires de sensilles, sortant des cavités appelées bothridies, constituent des organes caractéristiques des acariens oribates. Leur forme et leur taille sont importantes pour identifier les espèces, car elles sont très variables – soies simples ou filiformes, lisses, glabres ou épineux, voire globuleux, spatulés. (JM)



Fig. X,IX : Les acariens Prostigmata sont très communs dans les sols. Leur forme et leur taille sont extrêmement variables, de même la sclérification de leur corps et leur régime alimentaire peut varier. La figure montre cette variabilité morphologique (DW)

XI Les enchytreides

Les Enchytreides sont connus aussi sous le nom de vers blancs. Ils appartiennent à la famille des Annelides, comme les vers de terre. On les retrouve dans le sol ainsi que dans les milieux marins et dans les eaux douces. Leur taille et leur couleur blanchâtre générale, les distinguent des vers de terre (Fig. XI,I). La plupart des espèces mesurent entre 2 et 20 mm de long, bien que certaines espèces puissent atteindre 50 mm. Leur petit diamètre les fait appartenir à la classe de la 'mésafaune'. Les Enchytreides se rencontrent dans la plupart des sols. Leur abondance varie de plusieurs centaines par m² dans les habitats secs jusqu'à 200 000 m² dans les sols de forêt de conifères. Près de 700 espèces ont été décrites, mais ce nombre augmente sans cesse. En particulier, beaucoup de nouvelles espèces sont attendues dans les sols tropicaux et les sédiments marins qui ont pour le moment été peu étudiés par rapport aux sols tempérés. L'identification des espèces d'Enchytreides nécessite une expertise certaine car les vers doivent être identifiés vivants, peu après leur extraction du sol.

Les Enchytreides n'ont développé aucune protection particulière contre la dessiccation, et ont besoin d'un minimum d'humidité pour pouvoir survivre. Leur peau est de plus recouverte par un second film d'eau qui les maintient en contact direct avec l'eau du sol. Les Enchytreides sont hermaphrodites et la plupart des espèces ont une reproduction sexuée, bien que la parthénogenèse, l'auto-fécondation et la reproduction asexuée par fragmentation puissent aussi exister. Les différentes espèces peuvent être classées selon leur réponse aux conditions environnementales. Par exemple, certaines espèces sont opportunistes, se reproduisant très rapidement quand de la matière organique riche en nutriment est disponible. Seules ces espèces opportunistes se développent facilement au laboratoire. Les espèces dont le taux de reproduction est faible, sont adaptées à des conditions environnementales plus stables. Un troisième groupe comprend des espèces résistantes aux conditions environnementales défavorables comme une forte

acidité ou une déficience en oxygène. Il existe aussi des espèces appartenant au genre *Mesenchytraeus* qui vivent sur les glaciers : les vers de glace.

L'alimentation des Enchytreides est relativement uniforme. Etant autant saprophages (c'est à dire consommant de la matière organique morte ou en décomposition) que microphages (c'est à dire consommant des microorganismes), ils sont considérés comme des décomposeurs primaires et secondaires. En fait, ils prélèvent directement le substrat 'sol', ingérant une quantité importante de matière organique microbienne et de sol minéral. Dans les sols acides de forêt, où les vers de terre sont absents, les Enchytreides jouent un rôle majeur dans la dégradation de la litière (Fig. XI,II). Dans les sols compacts, ils déposent leurs déjections à la surface du sol, tout comme les vers de terre, mais à une échelle plus fine (Fig. XI,III) ; dans les autres sols, leurs déjections sont déposées dans le sol et peuvent constituer une très grande proportion des horizons organiques.

Les Enchytreides ont de nombreux prédateurs, comme les chilopodes (mille-pattes), les nématodes, les acariens, les larves de diptères ou larves de carabes. Les acariens prédateurs sont probablement le groupe le plus important de prédateurs ; ils consomment les Enchytreides en leur perforant d'abord la peau, puis l'intérieur du ver est liquéfié et aspiré (Fig. XI,IV). Par ailleurs, plusieurs parasites sont régulièrement trouvés dans les Enchytreides, comme les protozoaires ciliés ou d'autres protozoaires (qui peuvent, dans le tube digestif, être commensaux de l'enchytreide, c.a.d. profiter de la nourriture de l'Enchytreide sans contrepartie) et les nématodes. Des infections pathogènes liées à des virus, des bactéries, des champignons ou des protozoaires semblent toucher de façon plus importante les Enchytreides vivant dans les sols pollués, le contact avec les polluants les rendant probablement plus vulnérables à une infection.

Comment trouvent-ils leur chemin dans le sol?

Les Enchytreides n'ont pas d'yeux mais réagissent à la lumière, le plus souvent en l'évitant. Leur corps est recouvert par différents types de récepteurs chimiques et tactiles, particulièrement abondants dans la région de la tête (Fig. XI,VI; Fig. XI,VII). A partir des informations transmises par ces organes sensoriels, les Enchytreides peuvent repérer la nourriture, trouver des partenaires, et éviter les substances chimiques qui leur sont toxiques. Ce dernier comportement peut être utilisé comme un indicateur d'effet dans les tests d'écotoxicologie.

Les Enchytreides, espèces pour les tests écotoxicologiques

Hormis l'espèce *Cognettia sphagnetorum* (espèce se reproduisant par fragmentation), typique des sols acides de l'Europe Centrale et de l'Europe du Nord, seules les espèces du genre *Enchytraeus* ont été utilisées dans les tests écotoxicologiques standardisés au laboratoire. Ce genre est unique au sein de la famille des Enchytreides, car certaines espèces ont de larges préférences écologiques. Ces espèces sont typiques des sites « stressants » (exemple : les sols de bords de route) et peuvent facilement être cultivées et conservées. La plus connue de ces espèces est *E. albidus*, qui est facilement différenciable des autres espèces du genre. A l'échelle mondiale, elle est rencontrée dans les milieux présentant de grande quantité de matière organique (Fig. XI,V). Plus rarement, elle se trouve dans les sites forestiers ou cultivés. Les individus de cette espèce *E. albidus* se reproduisent rapidement, peuvent être conservés dans différents substrats et être nourris avec divers types de nourriture. Certaines petites espèces d'*Enchytraeus* comme *E. crypticus* ou *E. luxuriosus* conviennent aussi aux tests écotoxicologiques, particulièrement *E. crypticus* en raison de son cycle de reproduction court et du grand nombre de juvéniles produits. Malheureusement, l'origine de cette espèce est inconnue, car elle a été décrite issue d'un compost de plantes. Aujourd'hui, des guides de tests normalisés utilisant des Enchytreides pour mesurer les effets aigus, les effets chroniques ainsi que la bioaccumulation, ont été publiés par des organisations internationales de normalisation telle que ISO et OCDE.



Fig. XI,I : L'organisme fin et blanc sur la gauche de la photographie est un Enchytreide (*Mesenchytraeus* sp.) reposant le long d'un petit ver de terre (*Dendrobaena attemsi*; sur la partie centre-droit). Cette image illustre la différence de taille et d'apparence entre ces deux groupes. (HCF)



Fig. XI,II : *Cognettia clarae* vit dans les horizons organiques sous les épicéas des Alpes Italiennes. (DZ)



Fig. XI,IIb: Oeufs de l'espèce *Enchytraeus albidus* dans un cocon. (MA)



Fig. XI,III : Déjections d'un Enchytreide géophage (*Fridericia* sp.) déposées à la surface du sol. (OE)



Fig. XI,IV : Attaque d'un acarien prédateur, *Hypoaspis aculeifer*, sur un Enchytreide de l'espèce *Enchytraeus* sp., observée au laboratoire. (TM)

Utilisation des Enchytreides

Les Enchytreides sont de plus en plus utilisés comme indicateurs dans la classification écologique des sols et dans les concepts d'étude. Leur présence dans une large gamme de contextes de sols, permet l'évaluation biologique des sols, des sites et des régions là où les vers de terre sont absents ou peu présents. Par exemple, dans les forêts de conifères de Scandinavie, où les vers de terre sont rares, l'espèce *Cognettia sphagnetorum* (Fig. XI,VI, Fig. XI,VII, Fig. XI,VIII) domine la communauté d'invertébrés du sol, atteignant des densités de plusieurs centaines de milliers d'individus par m² et jouant un rôle clé dans processus de décomposition de la matière organique et le cycle des nutriments. Ainsi, les Enchytreides sont un des rares animaux de la mésofaune du sol considérés comme un ingénieur de l'écosystème. En raison de leur mode de reproduction (fragmentation), les Enchytreides peuvent réagir très rapidement aux changements environnementaux, tels que la déforestation.

Les Enchytreides peuvent être commercialisés comme aliment pour les poissons d'aquarium en raison de leur forte teneur en lipides. Cette richesse lipidique les rend aussi très appétants pour les autres poissons, qui cependant ne peuvent les tolérer comme ressource unique et permanente.

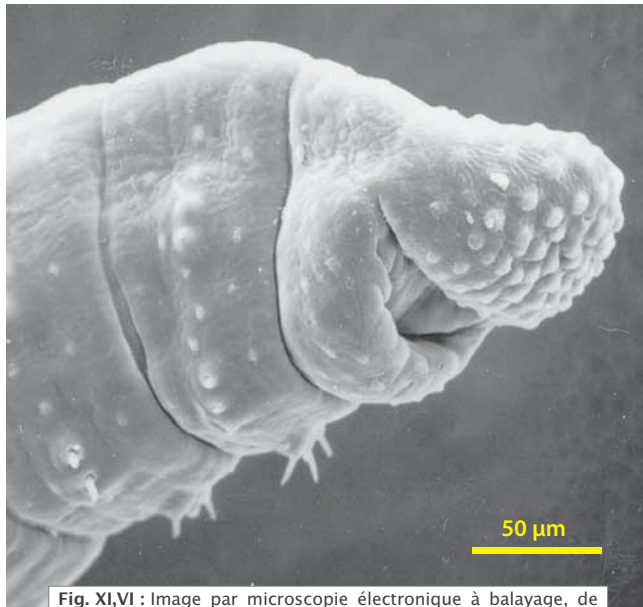


Fig. XI,VI : Image par microscopie électronique à balayage, de la tête d'un individu de l'espèce *Cognettia sphagnetorum*. Elle montre le grand nombre de récepteurs chimiques et tactiles, particulièrement autour de la bouche. (JR)

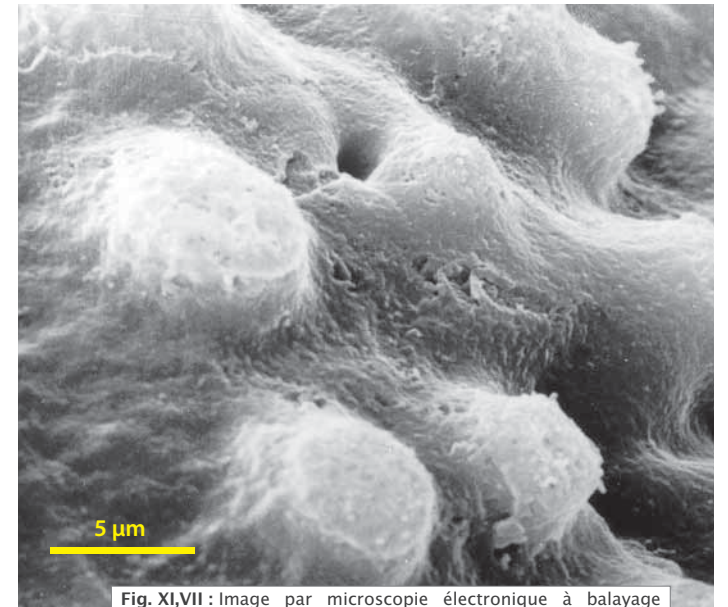


Fig. XI,VII : Image par microscopie électronique à balayage de récepteurs chimiques et tactiles localisés sur la tête d'un individu de l'espèce *Cognettia sphagnetorum*. (JR)

Les vers de glace: ▶

Les vers de glace, espèce du genre *Mesenchytraeus*, ont été trouvés sur les glaciers du Nord-Ouest des USA et du Canada. Ces vers font plusieurs centimètres de long et se nourrissent d'algues des neiges. Ils remontent à la surface pendant la nuit ou pendant les journées fraîches. Les enzymes du corps des vers de glace ont une faible température optimale. Certains scientifiques pensent que les vers de glace sécrètent une substance chimique qui fait fondre la glace en diminuant son point de congélation, tel un anti-gel. Des études ont recensé une population de plus de 7 milliards de vers de glace sur ce seul glacier Suiattle dans la chaîne des Cascades du Nord (USA).

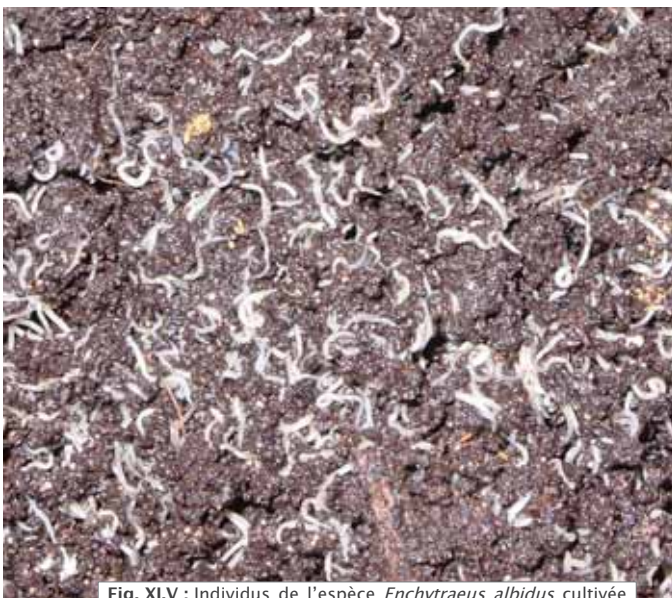


Fig. XI,V : Individus de l'espèce *Enchytraeus albidus* cultivée dans un mélange de sol de jardin et de fumier de bovin. Le plus long individu fait 1 cm de long. (JR)

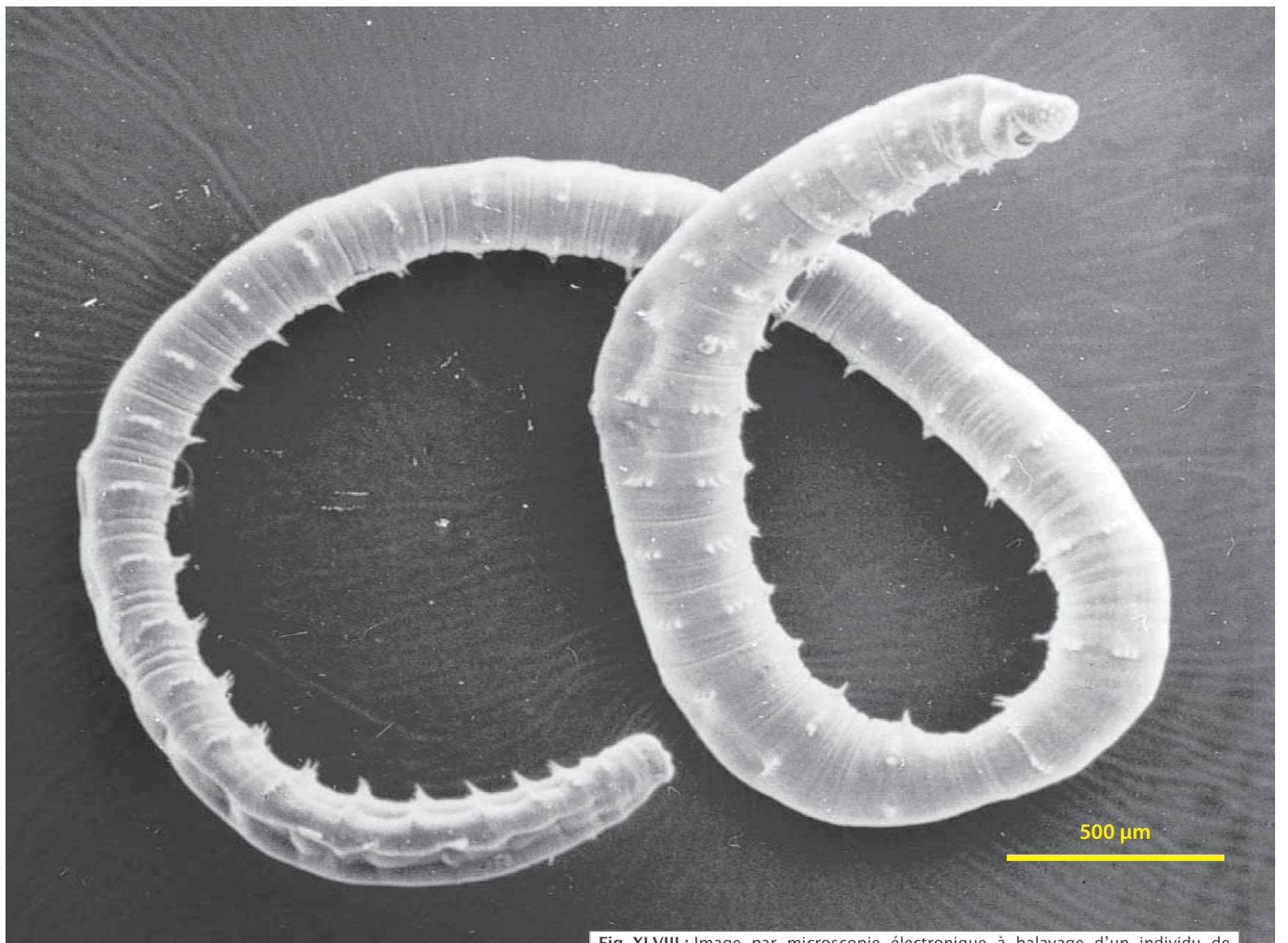
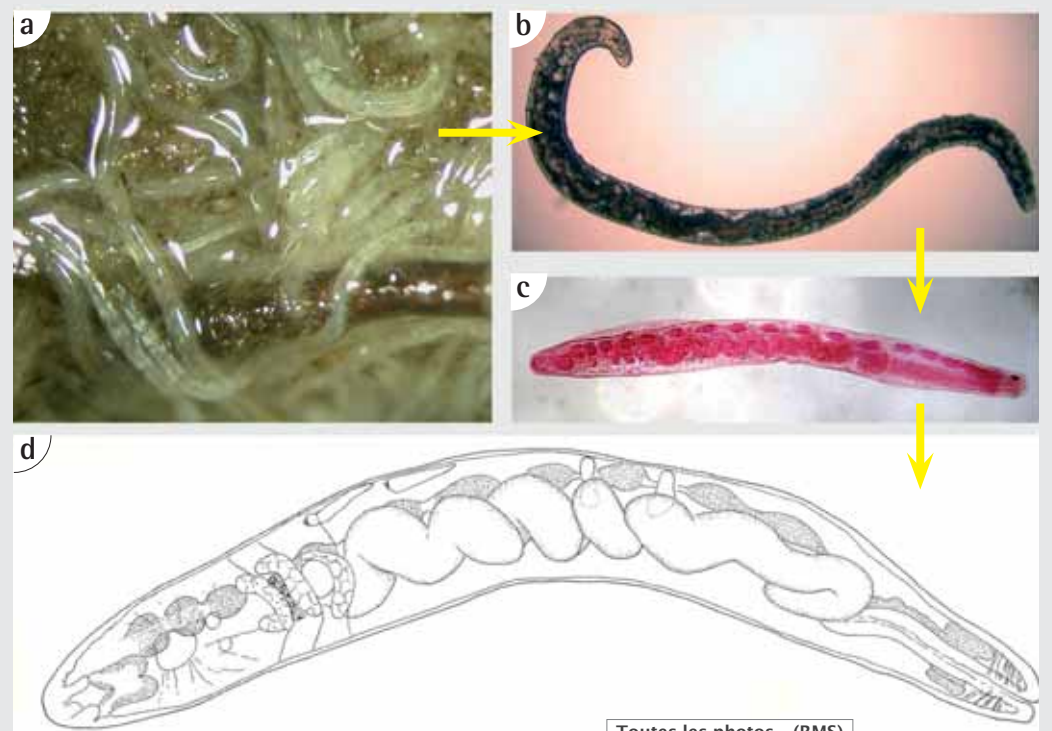


Fig. XI,VIII : Image par microscopie électronique à balayage d'un individu de l'espèce *Cognettia sphagnetorum*. Longueur de l'individu : environ 1 cm. (JR)

Identification des Enchytreides

Travailler sur les Enchytréides à l'échelle de l'espèce se fait en plusieurs étapes.

- Observation sous lampe de la taille, de l'attitude et du comportement des animaux vivants extraits du sol
- Examen minutieux des caractères taxonomiques (morphologie externe et interne) sur les individus vivants grâce à un microscope (éclairage à transmission), identification des espèces.
- Examen en détails de spécimens témoins ou de spécimens appartenant à une nouvelle espèce, fixés, colorés et déjà montés sur un support.
- Dessin scientifique des caractères clés permettant la reconnaissance de la nouvelle espèce.



Toutes les photos - (RMS)

Les Annélides: ▶

Les Annélides représentent un large phylum de vers segmentés, avec plus de 17 000 espèces incluant les vers de sables, les vers de terre et les sangsues.

Ils sont présents dans les milieux marins, les eaux douces, les sources hydrothermales et les milieux terrestres relativement humides.

Les Annélides se répartissent entre polychètes (la plupart étant marins) et oligochètes (qui comprennent les vers de terre et, récemment, les sangsues).

XII Autres invertébrés de la mésofaune du sol

La majorité des mésoinvertébrés du sol sont représentés par les collemboles, les acariens et les enchytréides, mais il existe cependant de nombreux autres groupes présentant une taille corporelle similaire au sein des communautés du sol. Ces groupes sont généralement moins abondants et apportent une contribution plus modeste au fonctionnement du sol, mais ils sont cependant sensibles aux diverses perturbations apportées à leur milieu. Ils présentent généralement des caractères euédaphiques, c'est-à-dire qu'ils vivent dans le sol, et sont donc fortement sensibles à certaines propriétés du sol telles que l'humidité, le pH, les régimes de températures et la présence de composés chimiques dissous dans les horizons les plus profonds. Ils peuvent donc potentiellement être utilisés comme bioindicateurs de la qualité ou de la santé des sols. Ces organismes sont représentés par deux groupes taxonomiques principaux : les hexapodes (6 pattes) appartenant aux classes des diploures et des protooures, (phylogénétiquement proches des collemboles), et les petits myriapodes (mille-pattes) euédaphiques (voir également le chapitre XIV).

Les protooures (Protura) sont des hexapodes primitifs dépourvus d'ailes, d'antennes et d'yeux. Leur corps est allongé et cylindrique. Ils sont généralement dépourvus de pigmentation cutanée, d'aspect blanc ou gris clair, et ont une taille corporelle comprise entre 0,5 et 2 mm. Leur première paire de pattes, pourvue de multiples récepteurs sur les segments distaux, est utilisée comme organes sensoriels, remplaçant d'une certaine manière les antennes qui leur font défaut (Fig. XII,I, Fig. XII,II).

Les protooures sont communs dans les sols humides, avec une préférence pour les milieux riches en matière organique et ne présentant pas un pH trop acide. Leurs besoins alimentaires sont pratiquement inconnus, mais la morphologie de leurs pièces buccales indiquerait qu'ils se nourrissent de substances liquides. Certains auteurs les considèrent capables de consommer des mycorhizes ou d'autres groupes de la microflore. Comme tous les arthropodes à corps mou, ils sont des proies importantes pour des espèces prédatrices comme les acariens, les araignées, les chilopodes (mille-pattes), etc.

Leur densité est très variable. Ils peuvent être quasiment absents dans les sols perturbés, alors que dans des environnements plus naturels leur densité varie généralement entre 1000 et 7000 individus par m², atteignant dans certains cas 90 000 individus par m². Plus de 700 espèces de protooures ont été décrites jusqu'à présent, mais d'une façon générale seules quelques espèces sont présentes dans une localité donnée.

Comme les protooures, **les diploures** (ordre des Diplura) appartiennent au groupe des hexapodes les plus primitifs (Fig. XII,III). Leur taille varie entre 1 et 5 mm. Ils ont un corps allongé, pas ou faiblement pigmenté, d'une couleur variant du vert au jaunâtre, avec de longues antennes et deux cerques abdominales qui peuvent, selon les cas, être constituées par deux appendices articulés similaires à des antennes ou ressembler à des pinces, parfois utilisées pour capturer des proies. Les diploures sont généralement euédaphiques,

vivant dans les horizons les plus profonds du sol, ou dans les couches superficielles de litière. Ils possèdent des mandibules caractéristiques indiquant un comportement de prédateur. La plupart des espèces se nourrissent de petits arthropodes comme les collemboles ou les acariens, les nématodes ou encore les enchytréides. Certaines espèces consomment cependant du mycélium fongique ou des débris végétaux. Ils sont présents dans une grande diversité de sols et de biomes, mais préfèrent les sols présentant une humidité relativement élevée et constante. Même si ces organismes ne présentent que peu de spécificité écologique, ils n'atteignent jamais des densités très élevées, avec des valeurs généralement inférieures à 50 individus par m². Environ 800 espèces ont été décrites à l'heure actuelle, mais on trouve rarement plus d'une ou quelques espèces coexistant au même endroit.

Arthropodes:

Un arthropode est un invertébré (i.e. dépourvu de colonne vertébrale) possédant un squelette externe (ou exosquelette), un corps segmenté et des appendices jointifs. L'exosquelette est constitué de chitine, un matériau non cellulaire sécrété par l'épiderme. Comme sa présence inhibe la croissance de l'organisme, les arthropodes muevent périodiquement. Les arthropodes incluent les insectes, les arachnides et les crustacés, et mesurent de quelques microns à plusieurs mètres de long.



Fig. XII,I : Photo en microscopie électronique à balayage (MEB) de protooure Acerentomide du genre *Parajapygidae*. (DW)



Fig. XII,III : Photo en MEB (avec colorisation de l'ultérieure de l'image) montrant un diploure appartenant au genre *Parajapyx* Sp. (DW)

Fig. XII,IV : Un animal très rare en Europe : un palpigride du genre *Eukoeneia*. Le groupe des Palpigradi est commun dans les sols tropicaux alors qu'en Europe ils sont généralement restreints aux environnements cavernicoles. Ils possèdent des caractéristiques très primitives comme leur corps segmenté avec une extrémité postérieure en « forme de queue ». Les pattes de la première paire sont bien développées et servent d'organes sensoriels, alors que les palpes labiaux (appelés pédipalpes) sont transformés en paire de pattes de telle façon que l'animal dans son ensemble semble posséder 5 paires de pattes. (LK, GCz)

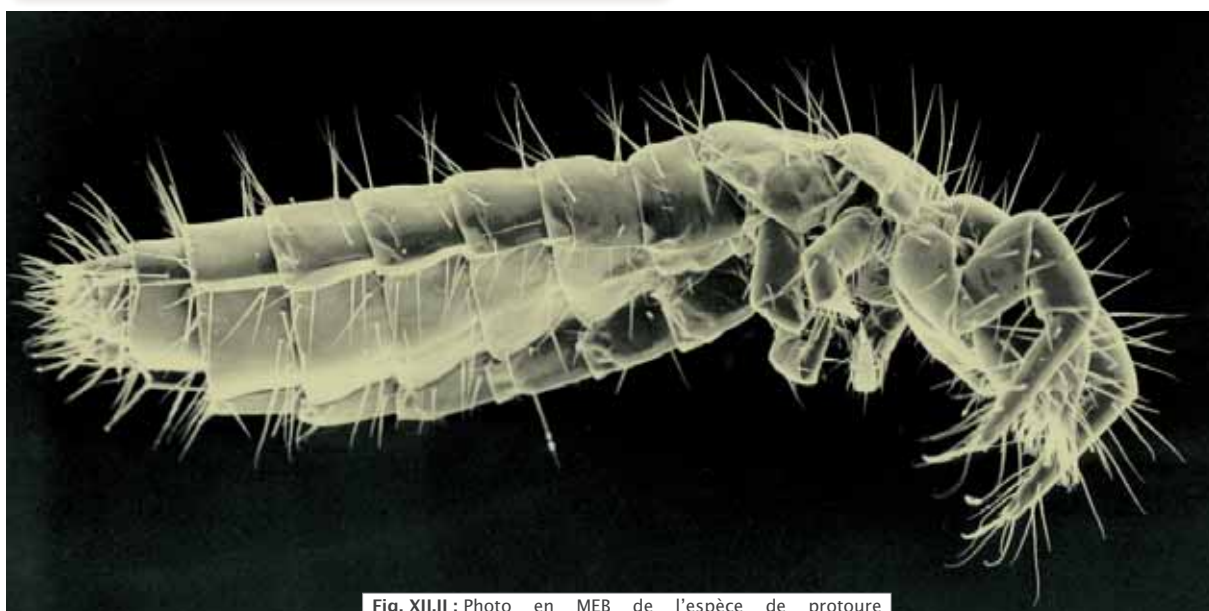


Fig. XII,II : Photo en MEB de l'espèce de protooure *Acerentomon gallicum*. (JRu)

Les **symphyles** forment un groupe de petits myriapodes du sol, également nommés mille pattes des jardins, ou symphyles des serres (Fig. XII,V, Fig. XII,VI). Ils ressemblent à des mille pattes chilopodes (une paire de pattes par segments), mais sont plus petits (généralement quelques millimètres) et sont translucides. Ils ont douze paires de pattes, la paire du premier segment étant moins développée que les autres, une tête pourvue de deux longues antennes segmentées et le dernier segment de leur corps, dépourvu de pattes, possède une paire de cerques munies de glandes à soie. Ils présentent des caractères communs avec les insectes les moins évolués comme les diploures. Ils se nourrissent principalement de débris végétaux et de microorganismes, et peuvent causer des dommages dans les sols cultivés où ils consomment parfois graines, racines ou radicelles. Ils sont capables de s'enfoncer rapidement dans le sol et peuvent être trouvés depuis la surface jusqu'à environ 50 cm de profondeur. Comme leurs homologues de plus grande taille, les chilopodes, leur reproduction n'implique pas de copulation : les mâles déposent entre 150 et 450 spermatozoaires pédonculés sur le sol, et les femelles les collectent et les emmagasinent dans leurs pièces buccales. Au moment de la ponte, elles attachent leurs œufs par groupes de 8 à 12 à la surface de mousses ou de lichens et les enduissent de sperme pour les féconder.

La densité des symphyles varie dans les mêmes proportions que celle des pauropodes, et peut atteindre 20 000 individus par m² dans les sols de certaines serres horticoles, ou 7 000 à 8 000 individus par m² dans certains sols agricoles. Environ 200 espèces sont connues dans le monde.

Les **pauropodes** atteignent des tailles comprises entre 0,5 et 2 mm. Ils ont un corps mou et allongé présentant neuf paires de pattes chez les adultes (Fig. XII, VII). D'un point de vue évolutif, ils sont proches des diplopodes (voir chapitre XIV). Comme d'autres organismes adaptés à la vie endogée, ils sont aveugles, mais ils possèdent une paire d'organes sensoriels, les pseudoculi, qui leur permettent de sentir les vibrations. Les antennes sont également typiquement bien développées: après le premier segment, elles sont divisées en deux branches, l'une se terminant par un flagelle, alors que l'autre se termine par deux flagelles dont l'un présente à l'extrémité un organe sensoriel appelé globulus. Leur régime alimentaire est composé de débris végétaux et de champignons, mais ils peuvent occasionnellement être prédateurs. Du fait de leurs faibles densités (généralement inférieures à 100 individus par m², même si des valeurs proches de 600 individus par m² ont été observées dans certains sols) et de leur taille réduite, leur contribution au fonctionnement des sols reste relativement limitée. Environ 500 espèces sont connues dans le monde.

La mésofaune du sol compte également certains des plus petits insectes. Plusieurs familles de coléoptères, telles que les staphylinidés (sous famille des Leptotyphlinae) sont ainsi représentées par des espèces minuscules présentant des caractéristiques euédaphiques. Ces coléoptères ne possèdent ni yeux ni ailes et présentent une forte réduction de leurs élytres (les ailes durcies qui couvrent les ailes membraneuses des coléoptères). Ils ressemblent ainsi à d'autres microarthropodes du sol, montrant une évidente convergence évolutive comme discuté dans le chapitre 8,4.

Les **thysanoures** (Thysanoptera) encore appelés moucherons d'orage ou poux de maïs constituent un autre groupe de microarthropodes (Fig. XII,VIII). Ils ont des ailes filamenteuses et un corps dont la forme générale rappelle celui d'autres microarthropodes édaphiques. Leur taille est généralement inférieure à 1 mm et on les trouve aussi bien dans les environnements épigés et endogés. Dans le sol, ils se nourrissent d'une grande variété de tissus animaux ou végétaux morts ou vivants, dont ils perforent les cellules pour en consommer le contenu. Certains peuvent également consommer des ressources plus spécifiques comme des spores de champignons, des algues ou des pollens. D'autres sont prédateurs ou parasites externes (par exemple sur les acariens). Etant donné leur comportement alimentaire, ce groupe peut constituer un ravageur important pour les plantes à intérêt commercial, et aussi un vecteur de certains virus pathogènes. Leur densité est très variable avec des pullulations ponctuelles importantes liées aux conditions météorologiques. Environ 5000 espèces ont été décrites dans le monde à l'heure actuelle.



Fig. XII,V : *Symphylella major*, un symphyle. Ces myriapodes sont proches des chilopodes, mais d'une taille inférieure, avec un corps non pigmenté, un nombre inférieur de paires de pattes, et des glandes à soie typiques sur les deux appendices postérieurs. (LK, GCz)



Fig. XII,VI : Photo en MEB d'un symphyle appartenant à l'espèce *Scolopendrellopsis microcolpa*. (JRu)

Thysanoures: ▶

Les thysanoures possèdent des pièces buccales asymétriques dont les pièces droites sont réduites ou parfois même complètement absentes.

La mandibule gauche est plus développée et est utilisée pour percer les parois cellulaires.

Certaines espèces injectent des enzymes digestives dans la cellule avant d'en drainer le contenu.



Fig. XII,VII : Un pauropode d'une espèce inconnue (DM)



Fig. XII,VIII : Un thysanoptère appartenant à l'espèce *Ponticulothrips diospyrosi*. (OpenCage)

XIII Les vers de terre

Les vers de terre, ou Lombriciens, appartiennent à la famille des Annelides. Ils sont présents dans tous les sols, même en Antarctique, et sont des organismes ayant un rôle majeur dans le maintien de leur fertilité. Ils consomment la matière organique du sol et de la litière, mais n'ont pas les enzymes digestives pour détruire la structure cellulaire du matériel végétal, et de ce fait, collaborent avec d'autres organismes du sol pour initier la digestion. Pour atteindre leurs besoins quotidiens en calories, les vers de terre doivent en général ingérer 10 à 30 fois leur poids en sol. Le sol passe dans le tube digestif du ver et est ensuite redéposé soit dans le sol, soit à la surface du sol sous forme de turricules, comme c'est le cas pour le *Lumbricus terrestris*. Les sols contenant beaucoup de vers de terre sont régulièrement restructurés par cette activité, et les déjections de surface peuvent constituer un apport de plus de 5 mm chaque année.

Plus de 3000 espèces de vers de terre sont recensées à l'échelle mondiale et plus de 400 en Europe. Ces espèces peuvent être regroupées en 3 groupes écologiques correspondant à leur distribution dans le sol, leur morphologie et leur écologie (Fig. XIII,I). Ces groupes sont :

- Les Epigées (appelés aussi espèces de litière ou espèces de surface) vivent à la surface du sol, dans la litière des feuilles, les couches d'humus, le fumier, les composts, et peuvent se retrouver dans les tous premiers centimètres du sol (Fig. XIII,II). Ils sont généralement de petite taille, entre 1 - 5 cm de long, et sont très colorés (rouge, brun foncé). Ils jouent un rôle important dans le recyclage de la matière organique. Ils ne créent pas ou peu de galeries et se nourrissent de matière organique morte ou en décomposition à la surface du sol (saprophages). Ils ont une durée de vie relativement courte compensée par un taux de reproduction important (100 cocons par an) et une maturité rapide (45 jours entre le moment où éclot le cocon et la maturité sexuel de l'individu). Ils survivent aux conditions de sécheresse sous forme de cocon. Ils sont la proie des oiseaux,

des mammifères (sanglier, taupe, blaireau) et d'arthropodes prédateurs. *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus castaneus* et *Eisenia fetida* sont des espèces épigées.

- Les anéciques vivent dans des galeries permanentes, verticales à sub-verticales qui sont connectées à la surface du sol et peuvent atteindre 5 à 6 m de long. Les espèces anéciques sont généralement les plus grands vers de terre, entre 10 et 110 cm de long. Ils présentent un gradient de couleur antéro-postérieure : la tête, rouge, gris foncé ou brune, est plus colorée que la queue. Ils viennent à la surface du sol préférentiellement la nuit, pour se nourrir de matière organique morte (litière en décomposition, feuille etc..) qu'ils enfouissent et mélangent avec le sol (sapro-géophages). Ils déposent leurs déjections majoritairement à la surface du sol (30 t/ha/an en prairie) sous forme de turricules, et jouent un rôle très important dans l'enrichissement organique du sol. A la surface du sol, les turricules peuvent être associées à des résidus organiques (ex : brindilles), formant ainsi des « middens » encore appelés « cabanes de vers de terre ». Ils ont une durée de vie relativement longue, mais un taux de reproduction faible (12 cocons/an) et une période de génération longue (9 mois). Ils subissent la prédation lorsqu'ils sont à la surface du sol, et leur population est très fortement affectée par le travail du sol (un ver de terre coupé en deux ne fait jamais deux vers de terre). *Aporrectodea giardi*, *Lumbricus terrestris* et *Lumbricus rubellus* sont des espèces anéciques.
- Les Endogés vivent tout le temps dans le sol et ne remontent quasiment jamais à la surface. Ils peuvent être localisés dans les premiers centimètres du sol jusqu'aux horizons de profondeur. Ces espèces sont généralement de taille moyenne, comprise entre 1 et 20 cm de long (Fig. XIII,III) et sont très peu colorées, de tendance rosâtre à grisâtre. Ils ingèrent le sol (« géophages ») et en consomment la matière organique humifiée. Ils creusent des réseaux de galeries temporaires, horizontaux, très ramifiés

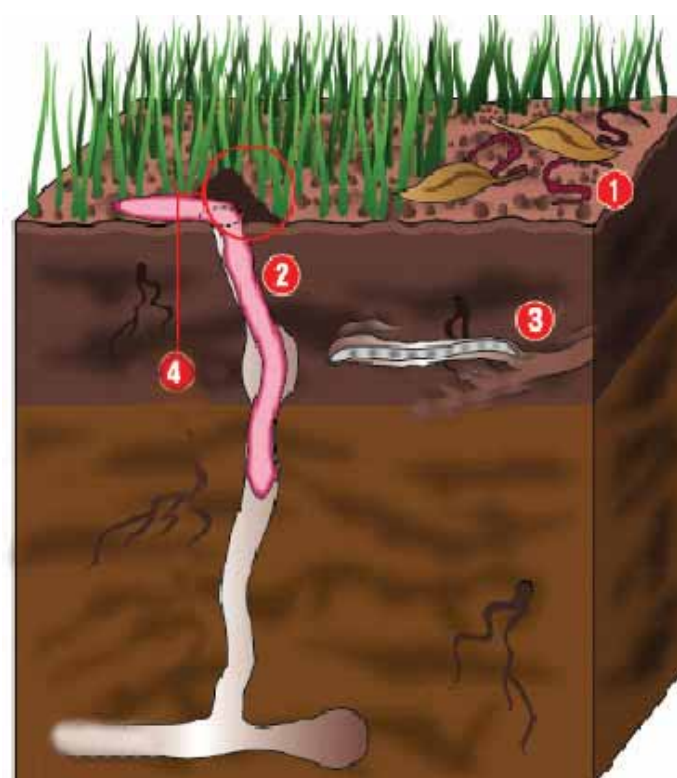


Fig. XIII,I : Distribution spatiale des 3 groupes écologiques. 1 = espèces épigées, 2 = espèces anéciques, 3 = espèces endogées et 4 = déposition de déjection à la surface du sol ou turricules. (DC)

et dans lesquels ils déposent leurs déjections (190 t/ha/an sous prairie) générant ainsi une structure grumeleuse. Ils ont une durée de vie moyenne et une période de génération courte. Ils subissent une pression de prédation relativement faible, limitée aux oiseaux vivant au sol, aux arthropodes prédateurs et aux mammifères. *Allolobophora icterica*, *Octolasion cyaneum* et *Aporrectodea caliginosus* sont des espèces endogées.



Fig. XIII,II : La photo de gauche présente *Allolobophora icterica* (appelée aussi *Eisenia enseni*), une espèce épigée qui vit dans la litière ou dans la couche de mulch. Elle s'enfonce occasionnellement dans les premiers centimètres du sol. La photo de droite présente *Aporrectodea giardi*, une espèce anécique. Photos: gauche (MBo) et droite (DC)



Fig. XIII,III : Ci-dessus trois différentes espèces endogées (Gauche - *Aporrectodea icterica* (appelé aussi *Allolobophora icterica*); milieu - *Octolasion cyaneum*; et droite - *Allolobophora c. chlorotica albanica*). Alors que ces trois espèces appartiennent au même groupe écologique, des différences morphologiques apparaissent clairement concernant la pigmentation, la taille, la forme et la position du clitellum (bague). (DC)



Fig. XIII,IV : La photo de gauche présente l'accouplement de deux vers de terre à la surface du sol. Les vers de terre sont principalement hermaphrodites, mais sont aussi capable d'autofécondation. L'accouplement est stimulé par de bonnes conditions environnementales en termes de température et d'humidité du sol. Ces conditions deviennent optimales au printemps et à l'automne. Les vers de terre s'échangent leurs spermatozoïdes depuis les pores mâles vers le clitellum. Les spermatozoïdes sont stockés pendant un temps variable dans des spermathèques et fécondent ensuite les ovules. Un cocon, contenant les ovules fécondés, est produit par le clitellum et déposé dans le sol. L'embryon du ver de terre se développe au sein du cocon, résistant à la chaleur, au froid et à la dessiccation. L'éclosion aboutit à un petit ver de terre, mais morphologiquement complet qui sera sexuellement actif après 4 ou 6 mois pour les endogés et anéciques et après 1 ou 2 mois pour les épigés. La photo de droite montre un ver de terre proche de deux types d'œufs : les œufs transparents sont ceux d'une limace, alors que les petits cocons légèrement bruns sont ceux d'un ver de terre.

(MB)

(EHo)



Fig. XIII,V : Les images ci dessus montrent un *Lumbricus terrestris* creusant à la surface du sol (**gauche**) et des déjections de surface (turrículos) (**milieu**). Ces turrículos sont produites par des espèces anéciques. L'image de **droite** montre un *Lumbricus terrestris* creusant une nouvelle galerie dans une prairie à gestion intensive. Les galeries de *L. terrestris* peuvent atteindre 2-3 m de profondeur, 60-90 cm étant cependant le plus commun. Cela leur permet de trouver de l'humidité en été, lorsque les horizons de surface deviennent secs. *L. terrestris* se nourrit de matière organique morte comme les feuilles trouvées à la surface du sol. Quand ils se nourrissent, ils restent cependant ancrés dans leur galerie grâce à des anneaux postérieurs adaptés. En contractant leur musculature externe, ils peuvent rapidement revenir dans leur galerie, se prévenant des risques de prédation. (MB)

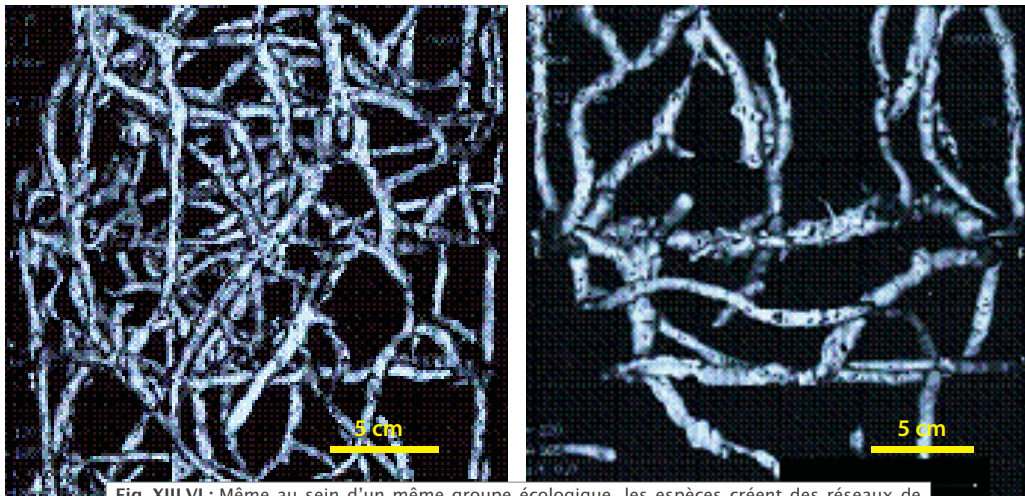


Fig. XIII,VI : Même au sein d'un même groupe écologique, les espèces créent des réseaux de galeries différents. Les images ci-dessus montrent les différences de réseaux de galeries, obtenues au laboratoire et par rayons X, entre *L. terrestris* (**droite**) et *A. giardi* (**gauche**), deux espèces anéciques. *L. terrestris* produit beaucoup moins de galeries également moins ramifiées que *A. giardi*. (DC)

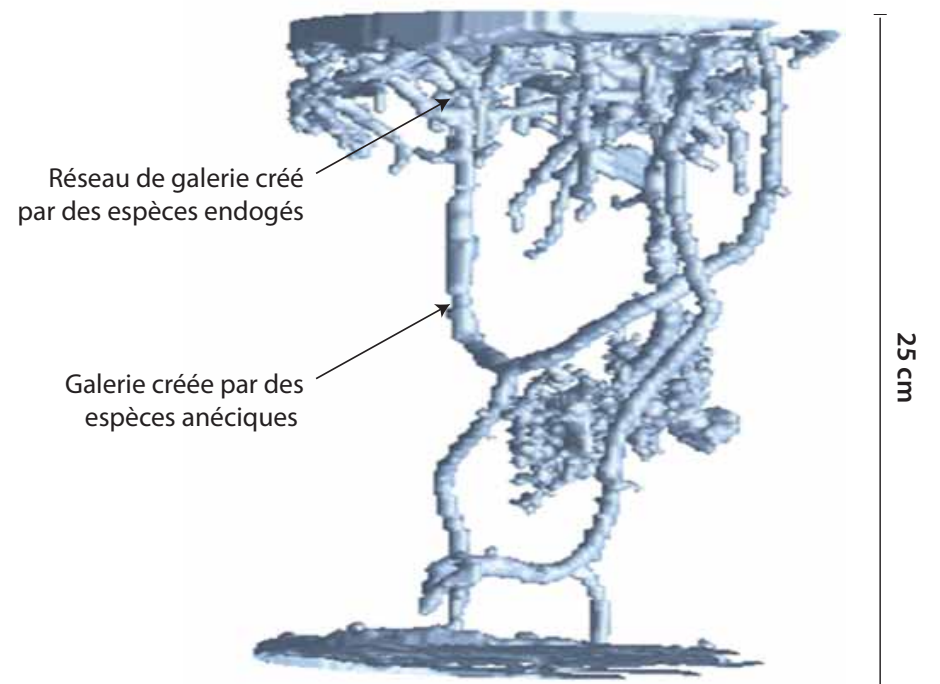


Fig. XIII,VII : L'image ci dessus présente une reconstitution en trois dimensions d'un réseau naturel de galeries de vers de terre. Cette vue est reconstruite à partir d'un ensemble d'images obtenues par tomographie aux rayons X (scanner). (GP) Les réseaux de galeries ainsi constitués, définissent une porosité tubulaire et vont permettre à l'eau et à l'air de s'infiltrer dans le sol, tout particulièrement les galeries des anéciques qui sont ouvertes à la surface du sol.



Fig. XIII,VIII : Ci-dessus, différents types de déjections de vers de terre déposées à la surface du sol (turrículos à **gauche**, middens à **droite**). Ci-dessous, les photos montrent les déjections déposées dans le sol. Dans certains cas, cela crée une structure grumeleuse à l'échelle du profil de sol (A), et dans d'autres cas, les déjections tapissent la galerie elle-même (B) (DC). Les déjections déposées à la surface du sol vont augmenter la rugosité de surface ce qui va impacter l'érosion : en effet, ces turrículos vont diminuer la vitesse de ruissellement à la surface du sol, diminuant ainsi la cinétique d'arrachement des particules et diminuer l'érosion. Les déjections déposées dans le sol vont créer une structure grumeleuse qui va jouer le rôle d'éponge dans le sol, améliorant la capacité de rétention en eau et la réserve en eau utile du sol.

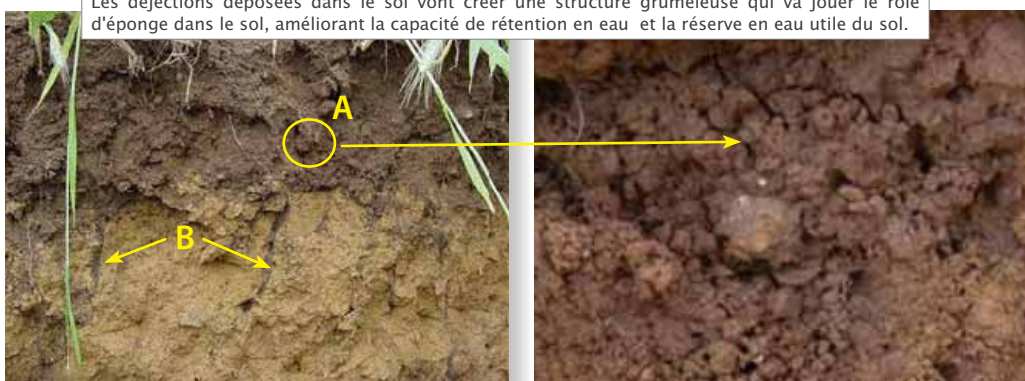


Fig. XIII,IX : Les vers de terre ne sont pas toujours actifs dans le sol. Pendant les périodes de stress environnementaux, comme un froid ou une chaleur trop importants ou encore une sécheresse, les vers de terre sont capables de ralentir leur activité et de rentrer en hibernation ou estivation (hibernation d'été). L'image de **droite** montre *A. giardi* qui s'est enroulé sur lui-même dans une logette d'estivation. (DC)

XIV Les myriapodes

Les myriapodes (appelés communément mille-pattes) sont des arthropodes caractérisés par un corps allongé constitué de plusieurs à quelques dizaines de segments identiques possédant chacun une ou deux paires de pattes. Deux classes de myriapodes sont de petite taille (les Pauropoda et les Symphyla) considérés comme des microarthropodes euédaphiques (chapitre XII). Deux autres classes d'une taille plus conséquente (les chilopodes et les diplopodes), présents dans une large gamme d'écosystèmes, appartiennent à la macrofaune.

Les diplopodes (**Diplopoda**) sont des arthropodes d'une taille comprise entre 2 et 280 mm. Ils peuvent être différenciés d'autres groupes d'arthropodes terrestres par la présence de deux paires de pattes identiques sur la plupart des segments de leurs corps (Fig. XIII,III). Les seules parties du corps faisant exception à cette règle sont le premier segment, qui ne présente aucun appendice, et les quelques segments suivants, qui ne présentent qu'une seule paire de pattes. Les diplopodes sont un groupe très ancien d'un point de vue évolutif. Des études sur les faunes fossiles ont montré que *Pneumodesmus newmani*, un diplopode mesurant 1 cm de long, vivait il y a environ 428 millions d'années, constituant ainsi la créature terrestre la plus

ancienne connue. Alors que les diplopodes typiques (sous-classe des Helminthomorpha) sont très allongés et possèdent un corps cylindrique, il existe également de nombreuses espèces qui présentent un aplatissement ventral ou dorsoventral. Excepté quelques familles parmi les plus primitives, la cuticule est fortement sclérifiée et souvent incrustée de sels calcaires, ce qui explique pourquoi certaines espèces sont particulièrement abondantes dans les sols calcaires. Les diplopodes possèdent des moyens de défense variés : capacité à se rouler en spirale ou en boule (subclass Pentazonia) à la façon des isopodes (Chapitre XVII), présence d'une forte pilosité pour se protéger des fourmis prédatrices, utilisation de défenses chimiques par la production de substances répulsives ou toxiques produites par des glandes latérales.

Les diplopodes vivent généralement dans les horizons de litière et dans la partie superficielle du sol. Ce sont des détritivores qui consomment des feuilles mortes et autres débris végétaux en décomposition, et qui contribuent ainsi à la fragmentation et à la décomposition des déchets organiques. Il existe également quelques espèces omnivores ou carnivores, capables de se nourrir de petits arthropodes (insectes et chilopodes) ou de

vers de terre. D'autres espèces possèdent des pièces buccales leurs permettant de percer les tissus végétaux pour en aspirer les fluides. Les déjections de diplopodes participent à la constitution d'horizons humiques coprogéniques. Beaucoup d'espèces sont également adaptées à la vie dans les horizons les plus profonds et les cavités du sol. Généralement, ces espèces montrent une taille corporelle réduite, ont perdu leurs yeux, et ont développé des récepteurs spécialisés leurs permettant de détecter les traces d'humidité ainsi que diverses substances chimiques dans l'environnement. Malgré leurs adaptations défensives, les diplopodes sont des proies importantes pour de nombreux prédateurs.

La reproduction implique généralement un accouplement, même si certaines espèces sont capables de se reproduire par parthénogenèse.

Environ 10 000 espèces ont été décrites à l'heure actuelle. La densité de ces organismes peut varier considérablement en fonction des conditions et de la présence de substances calcaires dans les sols. Leur densité varie de 15 à 800 individus par m² et la biomasse totale des diplopodes peut atteindre 4-8 g par m².



Fig. XIV,I : Un diplopode de l'espèce *Trigoniulus corallinus* originaire de l'Asie du Sud-Est. (EG)



Fig. XIV,II : Photographie microscopique d'un fossile de *Pneumodesmus newmani* de l'époque du Silurien, trouvé dans le Cowie Harbour, Stonehaven, Aberdeenshire, Ecosse. (JMa)



Fig. XIV,III : Tête d'un diplopode nord-américain (*Narceus americanus*) sur laquelle on voit clairement les deux yeux. (JM)



Fig. XIV,IV : Les diplopodes présentent une variabilité morphologique considérable. Leur corps peut être totalement cylindrique (comme chez *Strongylosoma stigmatosum*, bas-gauche), aplati ventralement (*Polyzoniium germanicum*, bas-droit) ou dorsoventralement (*Polydesmus complanatus*, haut-gauche), ou similaire aux isopodes (haut-milieu et droit). *Glomeris tetrasticha* (haut-droit) est capable de se rouler complètement en boule. Les espèces non-pigmentées telles que *Trachysphaera gibbula* (haut-milieu) sont adaptées à la vie dans les horizons les plus profonds, les micro-cavernes ou les cavités du sol. (FT/IHT)

Les **chilopodes** (Chilopoda) sont des prédateurs communs dans les sols et la litière. Ils mesurent de quelques millimètres et à environ 30 cm de long (Fig. XIV,V - VII). Les chilopodes ont des ancêtres connus datant de 430 millions d'années au Silurien supérieur, et sont, avec les diplopodes, les animaux terrestres parmi les plus anciens connus.

Le corps des chilopodes est allongé, composé de plusieurs segments possédant chacun une paire de pattes unique. Sur le premier segment la paire de pattes est modifiée en forcipules, organes ravisseurs effilés possédant une paire de glandes venimeuses à leur base. On distingue deux principales formes corporelles. Les espèces les plus grandes, vivant à la surface du sol ou dans les accumulations de débris végétaux en décomposition, sont généralement aplatis dorsoventralement et ont un nombre de segments relativement limité, avec des pattes robustes et longues leurs permettant de se mouvoir rapidement (chilopodes communs de l'ordre des Lithobiomorpha et espèces géantes de l'ordre des Scolopendromorpha). Les espèces de l'ordre des Geophilomorpha, au contraire sont spécialisées pour la vie

dans les horizons plus profonds, avec un corps de plus petite taille, ou plus fin, quasi cylindrique, possédant un nombre de segments plus important et des pattes petites et chétives. Les couleurs des espèces eu-édaphiques sont généralement plus pâles, et dans certains cas sont non pigmentées.

Les chilopodes sont des prédateurs généralistes, qui chassent sur une grande diversité de proies, mais ils peuvent aussi se nourrir de litière de feuilles lorsque les proies viennent à manquer. Dans le sol, ils chassent généralement de petits insectes, collemboles, acariens, araignées, nématodes, encytréides ou vers de terre. Les espèces les plus grandes sont également connues pour capturer des vertébrés de petite taille : reptiles, amphibiens, petits mammifères terrestres, chauves souris et oiseaux.

La reproduction n'implique pas d'accouplement. Les mâles déposent des spermatozoaires dans une toile, encourageant ensuite les femelles à avaler leur sperme en effectuant une parade nuptiale.

Les chilopodes sont présents dans une gamme très large d'habitats,

des forêts jusqu'aux déserts. Outre le sol et la litière, les chilopodes sont capables d'occuper des micro-habitats plus spécifiques : le bois en décomposition, le dessous des écorces, les environnements rocheux, les zones rudérales et les arbres vivants. On estime qu'il existe environ 8000 espèces sur Terre, dont 3000 ont été décrites à ce jour. Leur abondance dans la litière et le sol varie entre 20 et 300 individus par m².

Chilopodes: ▶

Les chilopodes sont des prédateurs généralement nocturnes.

Les chilopodes et les araignées sont les proies les uns des autres.

Les chilopodes sont une importante ressource pour beaucoup d'espèces et sont communément consommés par les souris, les coléoptères et les serpents.

Certaines espèces peuvent être dangereuses pour l'homme car leur morsure est venimeuse et compte parmi les plus douloureuses au monde.



Fig. XIV,V : Un chilopode de l'espèce *Scutigera coleoptrata*, communément trouvée dans les maisons. Ils se nourrissent d'araignées, de termites, de blattes et de fourmis, ainsi que de nombreuses espèces de petits insectes. (FT/IHT)



Fig. XIV,VI : Photographie au microscope électronique à balayage de la face ventrale de la tête et des premiers segments d'un chilopode. On voit clairement les forcipules, une paire d'organes typique de ce groupe d'organismes. Il s'agit de pattes modifiées formant des pinces enracinées en arrière de la tête. Elles sont utilisées pour capturer et tuer les proies en leur injectant du venin. (JM)



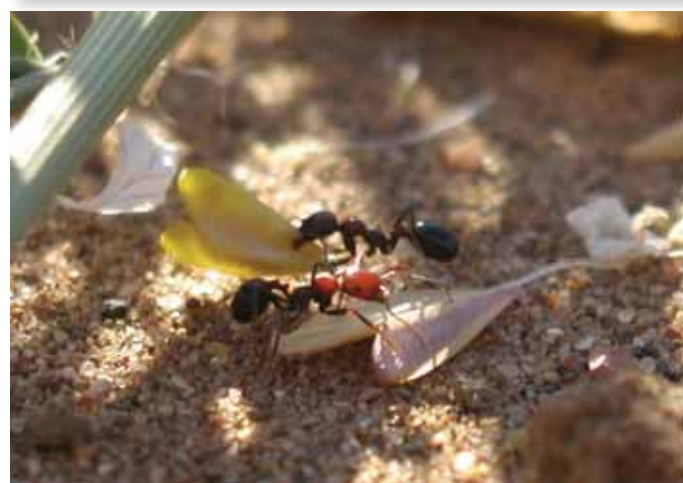
Fig. XIV,VII : Les espèces de la photographie ci-dessus, illustrent la variabilité morphologique et de pigmentation existant parmi les chilopodes. Les espèces vivant à la surface telles que *Orya barbarica* (bas-droite) et *Eupolybothrus tridentinus* (haut-gauche) possèdent généralement un corps bien pigmenté, aplati et sont de grande taille. Les espèces adaptées à la vie dans les habitations (telles que *Scutigera coleoptrata*, haut-milieu) ont des pattes très allongées. Les espèces vivant dans les horizons de sol plus profonds (telles que *Clinopodes flavidus*, bas-gauche ou *Henia illyrica*, haut-droite) sont généralement peu ou pas pigmentées, avec un corps fin, pourvu de nombreux segments et de pattes courtes et fines. (FT/IHT)

XV Les fourmis

Les fourmis sont des insectes de l'ordre des Hyménoptères (comme les abeilles et les guêpes), de la famille des Formicidae. Vers le milieu du Crétacé (il y a 110 à 130 millions d'années), elles ont évolué à partir d'un ancêtre ayant l'allure d'une guêpe et sont devenues dominantes au début du Tertiaire (il y a 60 millions d'années), après une radiation adaptative survenue avec l'augmentation des plantes à fleurs. Cela a été confirmée en 1966 par E.O. Wilson et ses collègues qui découvrirent une fourmi fossile (*Sphecomyrma freyi*) piégée dans l'ambre. Cette fourmi est datée de plus de 80 millions d'années, et présente des caractéristiques à la fois des fourmis et des guêpes. Cette fourmi était probablement un fourrageur à la surface du sol, mais des analyses comparatives d'anciens groupes tels que celui des Leptanillinae suggèrent que les fourmis primitives étaient des prédateurs évoluant sous la surface du sol. Les fourmis ne doivent cependant pas être confondues avec les termites (appelées parfois fourmis blanches). Ces derniers sont des insectes appartenant à l'ordre des Isoptères et sont plus étroitement liés aux blattes et aux mantes. Fourmis et termites sont tous deux eusociaux, mais cette similitude est probablement due à une évolution convergente.

Distribution et diversité

Aujourd'hui, on connaît plus de 12 500 espèces qui représentent entre 15 et 25% de la biomasse animale terrestre. On les retrouve sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique, du Groenland, de l'Islande et d'une partie de la Polynésie et des îles Hawaï. Elles occupent un large éventail de niches écologiques : les différentes espèces ont des rôles directs ou indirects d'herbivores, de prédateurs, de charognards, de mutualistes, de parasites sociaux, ainsi que d'éleveurs de plantes, de champignons ou encore d'Homoptères (un ordre d'insectes) (Fig. XV,I).



Morphologie

Une fourmi peut mesurer de 0,75 à 53 mm. La majorité des espèces sont rouges et noires. Seules quelques espèces sont jaunes, vertes ou présentent un éclat métallique. Comme tous les insectes, le corps d'une fourmi est divisé en trois parties : la tête, le thorax (appelé aussi mésosome), et l'abdomen (appelé gastre ou encore métasome) (Fig. XV,II). La tête est caractérisée par la présence d'yeux composés, d'antennes et de mandibules ; le thorax est caractérisé par trois paires de pattes, et parfois aussi d'ailes ; le gastre est le dernier segment, présentant parfois un aiguillon à l'extrémité. Les trois caractéristiques qui distinguent les fourmis des autres insectes sont les antennes coudées sur la tête, les glandes métapleurales dans le thorax et la taille très réduite du second segment abdominal (pétiole).



Fig. XV,II : Tous les insectes ont un corps organisé en trois parties et six pattes mais les antennes coudées sont spécifiques des fourmis. Cette photo montre un ouvrier de l'espèce *Crematogaster scutellaris*. (Amo/DG)

Les fourmis européennes :

Un groupe de scientifiques Suisses, Français et Danois ont trouvé qu'une espèce de fourmis d'Argentine (*Linepithema humile*), et introduite en Europe sur des plantes importées il y a environ 90 ans, a développé la plus grande 'supercolonie' jamais observée auparavant. Celle-ci s'étend sur près de 6000 kilomètres : du nord de l'Italie, à travers le sud de la France jusqu'à la côte atlantique de l'Espagne. La colonie est composée de milliards de fourmis apparentées occupant des millions de nids. Alors que les fourmis de nids rivaux se battent habituellement entre elles, les fourmis de la 'supercolonie' se reconnaissent et coopèrent.

Quelques éléments sur les fourmis :

Toutes les fourmis appartiennent à la famille des Formicidae.

Les fourmis ont deux estomacs : un pour elles-mêmes et l'autre pour partager la nourriture avec les autres fourmis (trophallaxie).

Il a été montré que la biomasse des fourmis était quatre fois supérieure à celle des vertébrés dans une forêt équatoriale au Brésil.

Une fourmi peut porter vingt fois son poids.

Quarante-trois espèces de fourmis ont été trouvées sur un seul arbre au Pérou et 668 espèces ont été trouvées dans 4 hectares de forêt à Bornéo.

Fig. XV,I : Les fourmis sont des organismes très sociaux et il est rare de voir des individus isolés loin du nid. Ce 'travail d'équipe' est manifeste dans les trois images ci-dessus, qui montrent : (en haut à gauche) des fourrageurs de l'espèce *Formica cunicularia* découpant des morceaux d'une sauterelle morte qui seront ramenés au nid pour nourrir la colonie ; (à gauche) des ouvriers mineurs du genre *Messor* transportant des graines ; (ci-dessus) des ouvriers *Aphaenogaster campana* fourrageant sur un fruit. Ces fourmis granivores sont abondantes dans les zones sèches du sud de l'Italie centrale. (Amo/DG)

Comportement social

Les fourmis se rassemblent en groupes allant de quelques dizaines d'individus vivant dans de petites cavités naturelles (Fig. XV,III) à des colonies très organisées de millions d'individus pouvant occuper de vastes territoires. D'après la définition de E.O. Wilson, les fourmis (comme les termites et quelques espèces de guêpes, d'abeilles et de pucerons) sont des insectes eusociaux car leur organisation sociale est caractérisée par trois conditions majeures : la division entre travail et reproduction (avec des individus spécialisés dans la reproduction et le reste de la colonie presque totalement stérile), le chevauchement de plus de deux générations à l'intérieur du nid, et les soins coopératifs fournis aux jeunes individus. La division du travail (appelée polyéthisme) est associée à une différenciation des traits morphologiques (ou polymorphisme) entre différents groupes appelés castes. Généralement, il y a trois castes dans les colonies de fourmis : les ouvriers (des femelles aptères c.a.d. sans aile, stériles), les reines (des femelles fertiles) et les mâles fertiles (Fig. XV,V). Les ouvriers, en fonction de leurs tâches spécifiques (soin aux jeunes, entretien et construction du nid, alimentation, défense, etc), peuvent avoir une taille variant de façon continue, ou selon différentes classes (ouvriers mineurs, médians, et majeurs). Les colonies sont parfois décrites comme des « superorganismes » car les fourmis semblent fonctionner comme une entité unifiée travaillant collectivement pour entretenir la colonie.



Fig. XV,III : Les fourmis vivent dans la plupart des environnements terrestres, nichent dans de nombreux habitats différents et forment des colonies dans une variété de substrats comme ces fourmis *Camponotus* sp. vivant dans un arbre mort. Les images ci-dessus montrent une fourmi sortant par l'entrée du nid et la partie interne d'une colonie de *Crematogaster* sp. vivant dans un arbre mort. (Amo/DG)

Fig. XV,IV : Les espèces de fourmis peuvent avoir des têtes très différentes (ci-dessous). De gauche à droite, les espèces *Cyphomyrmex laevigatus*, *Camponotus* sp., *Acanthognathus brevicornis*, *Thaumatomyrmex mutilatus*, *Basiceros convexiceps*, *Pheidole* sp., *Solenopsis germinate*, *Pachycondyla striata*, *Eciton burckellii*, *Cephalotes angustus*. (JB)

Relations avec les autres organismes

Plusieurs espèces de fourmis appartenant à des genres différents (ex : *Lasius*, *Formica*, *Linepithema*) entretiennent des relations mutualistes avec des insectes Homoptères (ex : pucerons, cochenilles, membracides) (Fig. XV,VII). Les fourmis maintiennent généralement les prédateurs éloignés, et peuvent même déplacer leurs partenaires entre différents sites de nourrissage. En retour, les Homoptères sécrètent un liquide sucré (miellat) qui est une source de nourriture très énergétique pour les fourmis. Il existe une relation similaire entre des fourmis et certains papillons Myrmécophiles (qui aiment les fourmis) de la famille des Lycaenidae (ex : les azurés, les cuivrés ou les porte-queue) qui inclut aussi plusieurs espèces de parasites. D'autres arthropodes peuvent entrer activement dans les nids des fourmis en utilisant plusieurs formes de mimétisme morphologiques et/ou chimiques, et tirent parti des fourmis en mangeant leurs larves, leurs œufs ou encore les adultes.



Fig. XV,V : Reines ailées de *Messor structor* assistées par des ouvriers sur des brins d'herbe avant leur vol nuptial. (Amo/DG)



Fig. XV,VI : Ouvriers polymorphiques de *Messor wasmanni* transportant des graines de différentes tailles. (Amo/DG)

Les fourmis légionnaires (ex : *Dorylus* sp. ou *Eciton* sp.) sont nomades et forment des armées de plus d'un million de fourmis qui couvrent simultanément une large surface, attaquent tout ce qu'elles peuvent trouver (invertébrés comme petits vertébrés). Ces raids prédateurs sont souvent suivis pas des oiseaux (comme les fourmiliers et les grimparis) qui profitent de la panique pour capturer les insectes qui s'enfuient. Les fourmis champignonnistes qui constituent la tribu des Attini, dont les fourmis coupeuses de feuilles, cultivent certaines espèces de champignons du genre *Leucoagaricus* ou *Leucocoprinus* ou de la famille des Agaricaceae. Les fourmis 'citron' dévastent les plantations en tuant les plantes environnantes ('jardin du Diable') avec leur aiguillon et ne laissent pousser que des arbres dits à fourmis citron (*Duroia hirsuta*). La dispersion des graines par les fourmis (myrmécochorie) est très répandue sur plusieurs continents comme dans le cas de *Messor* sp. en Europe et d'autres régions méditerranéennes ou *Pogonomyrmex* sp. en Amérique du Nord.

Fourmis et humains

Dans certaines régions, les fourmis sont utilisées comme agents de contrôle biologique. Par exemple, les fourmis de *Formica* sp. étaient utilisées en Italie pour le contrôle de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) dont la larve est un animal nuisible des forêts. Les fourmis tisserandes ont été utilisées dans les cultures d'agrumes dans la Chine du Sud. Parfois, les fourmis deviennent elles-mêmes nuisibles, en particulier lorsqu'elles sont importées dans de nouvelles régions. Des exemples célèbres sont ceux de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) en Amérique du Nord, et la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) en Europe. Certaines espèces de la famille des Ponerinae, Myrmeciinae et Myrmicinae ont des

venins très toxiques et peuvent être utilisées en médecine. L'exemple de la haute organisation des sociétés de fourmis à travers la division du travail et la communication efficace entre les individus a été à l'origine d'algorithmes permettant de résoudre des problèmes complexes de la vie quotidienne des humains (par exemple, l'algorithme d'optimisation de la colonie de fourmis). Par ailleurs, les fourmis ont également été utilisées pour fabriquer des robots (les fourmis BILL pour Déplacement biologique inspiré des fourmis) qui sont capables de s'orienter, de se déplacer librement et de localiser les objets.

Les fourmis comme bio-indicateurs

Les fourmis sont de plus en plus reconnues comme des outils utiles pour les gestionnaires des terres pour surveiller les écosystèmes. Les raisons de ce choix sont notamment leur grande diversité (plus de 12 000 espèces) et leur domination en densité et en biomasse dans presque tous les habitats. Leur taxonomie est bien connue, et leur échantillonnage est généralement facile et peu onéreux (Fig. XV,VIII). La plupart des espèces ont des nids fixes et pérennes, et une gamme d'alimentation peu restreinte. Par conséquent, on les retrouve généralement sur un site, et peuvent donc être échantillonnées et suivies de manière fiable. Par ailleurs, les fourmis sont présentes à de nombreux niveaux trophiques (prédateurs, proies, détritivores, mutualistes, parasites et herbivores), et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes. Elles peuvent affecter la physique et la chimie du sol (Fig. XV,IX), la disponibilité des nutriments, les flux d'énergie et le type de végétation. Elles sont souvent définies comme des « ingénieurs écologiques » en raison de leurs actions directe et indirecte sur la disponibilité des ressources



Fig. XV,VII : Ouvrier de *Linepithema humile* entretenant une colonie de cochenilles. (Amo/DG)

nutritives. Certaines fourmis sont de vraies espèces clés car elles impactent de façon disproportionnée leur communauté comme les fourmis moissonneuses qui contrôlent la dispersion des graines de plusieurs plantes (Fig. XV,X). L'impact des fourmis sur l'écosystème est clairement mis en évidence lorsque des fourmis introduites perturbent les communautés. Les fourmis transportées loin de leur écosystème natif peuvent perturber les écosystèmes de leur nouvel habitat, comme nous l'ont prouvé la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* et la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Leur sensibilité aux changements environnementaux est une autre caractéristique importante qui fait de la fourmi un bio-indicateur idéal. Beaucoup d'espèces de fourmis sont peu tolérantes et très réactives aux changements environnementaux. Leur petite taille et leur dépendance à des températures relativement élevées les rendent sensibles aux changements climatiques et microclimatiques. Les espèces longévives permettent la surveillance de la santé d'une colonie et des changements environnementaux, alors que les espèces de fourmis à durée de vie courte répondent rapidement aux stress. Ainsi, les fourmis permettent la mise en place de programmes de surveillance pour vérifier les changements environnementaux à différentes échelles temporelles et les recherches sur les fourmis comme bio-indicateurs dans les régions tempérées d'Europe présagent des résultats prometteurs.



Fig. XV,VIII : Ouvriers de l'espèce *Crematogaster scutellaris*. Un exemple d'un piège à appât alimentaire très simple rempli de thon. Les appâts de nourriture et les pièges « pitfall » sont couramment utilisés pour étudier la biodiversité des fourmis. (CC)



Fig. XV,IX : Aspect externe du nid de *Messor* montrant l'impact que l'activité des fourmis peut avoir sur le sol. (DDE)



Fig. XV,X : Ouvrier de l'espèce *Messor wasmanni*. L'ouvrier est un fourrageur ramassant des fragments de végétaux. (DDE)

XVI Les termites

Le nom commun Terme, d'origine latine, peut être traduit par « ver du bois » et réfère au régime alimentaire de nombreuses espèces (Fig. XVI,I). Les termites appartiennent à l'ordre Isoptera dont le nom dérive du grec *isos* (égal) et *pteron* (aile), en raison des deux paires d'ailes droites et très similaires qu'ont les adultes reproductifs. Ce sont de petits insectes (5-15 mm en moyenne), de couleur blanche à brun clair et parfois noire. Comme tous les insectes, ils ont un corps divisé en trois parties : tête, thorax et abdomen, ainsi que six pattes. Ils sont hémi-métaboles avec une métamorphose incomplète : leur développement débute avec un œuf, présente différents stades larvaires, et s'achève sous forme d'imago qui est le stade adulte et ailé des insectes. Les termites sont étroitement liés aux blattes (c.a.d. cafards) et leur origine remonte à plus de 180 millions d'années. Il y a plus de 2600 espèces de termites dans le monde, la plus grande diversité étant rencontrée en Afrique avec plus de 1000 espèces. On trouve 50 espèces en Amérique du Nord et seulement 10 en Europe. Ils sont particulièrement abondants dans les régions tropicales et subtropicales et on estime que les termites représentent entre 15 et 33% de la biomasse animale terrestre.

Les deux principaux facteurs expliquant l'abondance des termites sont leur organisation sociale et leur système de digestion très efficace, avec des pièces buccales très efficaces et un intestin contenant des microorganismes symbiotiques. Ceci permet une assimilation efficace de l'énergie et de nutriments à partir d'une source de nourriture très abondante mais récalcitrante, la lignocellulose. La lignocellulose est un des principaux composés des plantes ligneuses et est indigeste pour pratiquement tous les autres animaux.

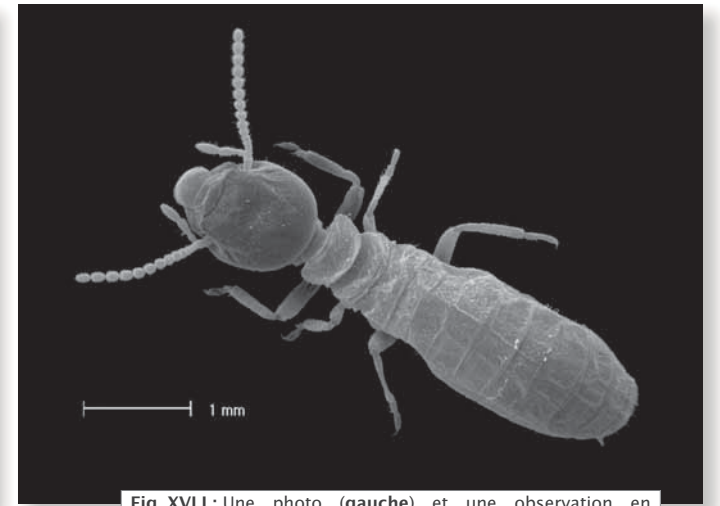
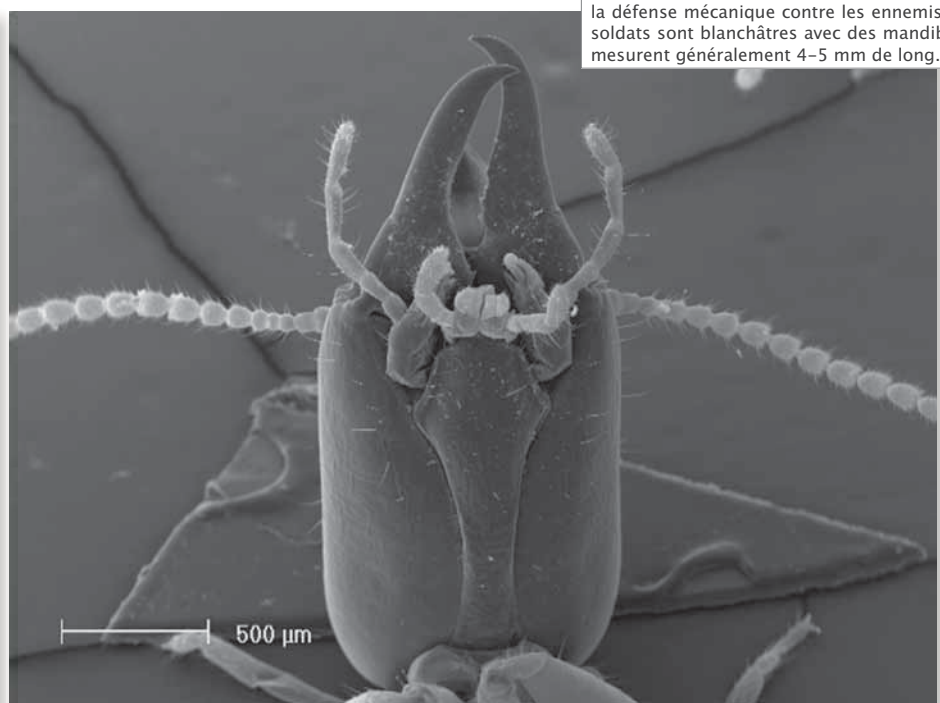
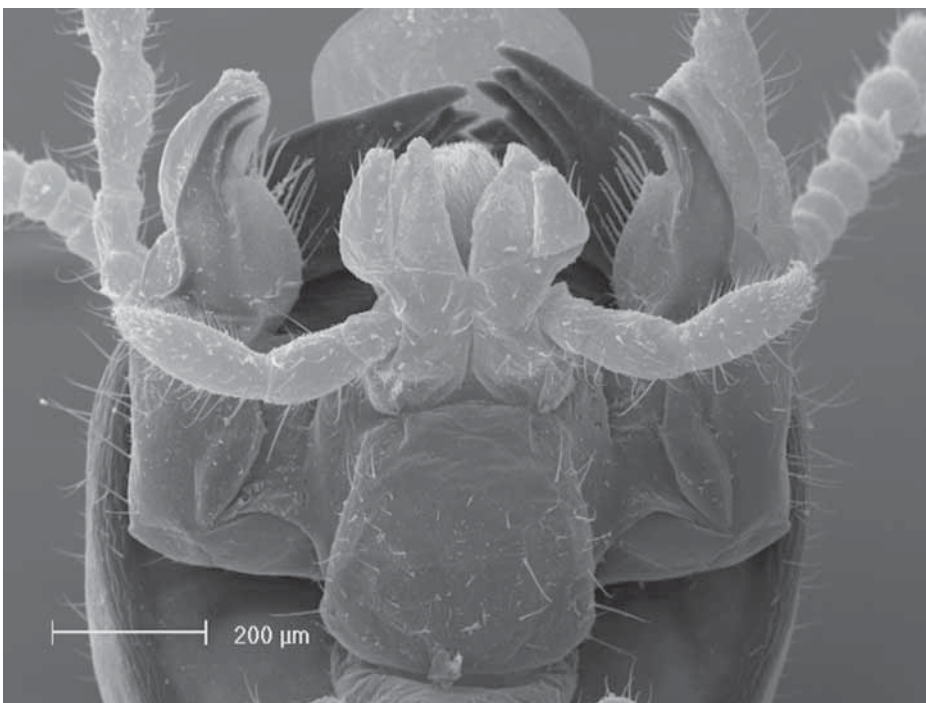


Fig. XVI,I : Une photo (gauche) et une observation en microscopie électronique à balayage (droite) montrant des ouvriers (environ 5 mm de longueur) de l'espèce *Reticulitermes lucifugus*. C'est une espèce de termite souterrain rencontrée communément en Italie qui peut être particulièrement nuisible vis-à-vis des matériaux en papier ou en bois dans les zones urbaines. Images: gauche (LMA); droite (EC).

La société de termites est unique chez les insectes sociaux car toutes les castes peuvent être mâles ou femelles. Le fondement de nouvelles colonies se produit après l'essaimage accompli par les imagos appelés « ailés » (tous noirs, avec de longues ailes gris noires), aussi connus sous le nom d'« essaimeurs » (Fig. XVI,III) qui sont les seuls individus à achever le cycle de développement. Les ailés quittent la colonie d'origine en volant. Quand ils atterrissent sur le sol, ils perdent leurs ailes et forment des couples. Les paires nouvellement formées cherchent alors un site convenable pour installer le nid, généralement dans ou à proximité d'un matériel ligneux. Après l'accouplement, la reine dépose les œufs.

Fig. XVI,II : Deux photographies en microscopie électronique à balayage montrant une comparaison entre les têtes d'un ouvrier (gauche) et d'un soldat (droite) de termites de l'espèce *R. lucifugus*. L'ouvrier a une capsule céphalique arrondie et des mandibules courtes, fortes et en forme de dent (éléments les plus sombres) qui sont utilisées pour mâcher le bois et pour la construction/réparation du nid. Par opposition, le soldat a une capsule céphalique allongée et rectangulaire et de longues et minces mandibules en forme de faucille, avec des bordures très tranchantes, utilisées pour la défense mécanique contre les ennemis (ex : fourmis). Les soldats sont blanchâtres avec des mandibules brun foncé et mesurent généralement 4-5 mm de long. (EC)



Les termites sont des insectes sociaux qui vivent en colonies de milliers et parfois de millions d'individus. Ces communautés sont organisées selon un système de castes basé sur le partage du travail, avec des individus morphologiquement et fonctionnellement différents (Fig. XVI,II) : larves, ouvriers, soldats et reproducteurs. Les œufs donnent des larves qui muent au moins trois fois avant de devenir des ouvriers fonctionnels. Les ouvriers sont aptères (sans ailes) et stériles. Ils sont les individus les plus nombreux dans la colonie et exécutent la plupart des tâches incluant la recherche de nourriture, la construction et la maintenance du nid, l'alimentation et les soins à tous les autres habitants du nid (Fig. XVI,I, Fig. XVI,V).

Les soldats sont spécialisés au niveau morphologique et comportemental pour défendre la colonie contre les prédateurs et les compétiteurs (Fig. XVI,II, Fig. XVI,IV). Ils accomplissent cette tâche au moyen de redoutables mandibules et/ou en pulvérisant des produits chimiques collants ou toxiques. Les soldats ne peuvent pas se nourrir par eux-mêmes en raison de leurs grandes mandibules, ils sont ainsi complètement dépendants des ouvriers pour obtenir de la nourriture.

Les reproducteurs sont les seuls individus capables de se reproduire dans la colonie. Ils sont composés d'un couple royal, les fondateurs de la colonie originale, et de reproducteurs supplémentaires ou de remplacement (connus sous le nom de néoténiques) qui peuvent également être générés à partir de formes immatures (larves, ouvriers ou nymphes) à la suite de la mort du couple royal, ou l'émission de signaux phéromonaux ou de facteurs environnementaux.

Une fois les larves et les ouvriers produits, la nouvelle colonie croît. Les reines sont les plus grands individus de la colonie (jusqu'à 5-6 cm) et, en fonction de l'espèce, elles peuvent pondre de 10 à plusieurs milliers d'œufs par jour. Le roi est toujours aux côtés de la reine et s'accouple de façon intermittente pour fournir du sperme à la reine. Les adultes reproducteurs ont des yeux fonctionnels alors que les larves, les ouvriers et les soldats qui vivent toute leur vie profondément dans le nid ou le sol, sont aveugles. Les termites communiquent grâce à des signaux acoustiques, tactiles et chimiques selon de nombreux comportements influencés par des phéromones (i.e. suivi de pistes, alarme et communication sexuelle). L'échange de nourriture entre les membres de la colonie (des ouvriers à tous les autres habitants) est appelé « trophallaxie » et les termites utilisent la méthode « proctodéale » (de l'anus à la bouche) pour la nourriture et les échanges de symbiotes entre eux.

Les termites sont herbivores, fongivores et humivores (consommant de l'humus). Ils sont parmi les rares animaux capables de consommer de la lignocellulose, directement à partir de plantes vivantes ou mortes, ou indirectement à partir de champignons se développant sur la matière en décomposition. Pour la lignocellulose, la digestion des termites repose sur une communauté unique de microorganismes symbiotiques spécifiques à chaque espèce (protozoaires flagellés et/ou bactéries) et abrités dans leur intestin postérieur ; l'efficacité du système est telle que l'intestin des termites est considéré comme le bioréacteur naturel le plus efficace, capable de convertir jusqu'à 95% du matériau cellulosique en sucres simples en 24 heures. De plus, certaines des bactéries symbiotiques jouent un rôle significatif dans la fixation d'azote.



Fig. XVI,III : Un ailé (adulte reproducteur avec des ailes) de l'espèce *Kalotermes flavicollis*. Chez la forme ailée de cette espèce, la tête et le corps sont brun foncé, le pronotum (cou) est jaunâtre, les ailes sont longues, transparentes et brunes, l'individu mesure 10-12 mm de long (avec les ailes). Chez cette espèce, les ailés accomplissent généralement les vols d'essaimage à la fin de l'été. (LP)

Tous les termites vivants peuvent être divisés en 7 familles (Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae, Termitidae) et, selon leurs traits écologiques, ils peuvent être réunis en 4 groupes : bois humide, bois sec, souterrain et bâtisseurs de monticules.

- Les termites de bois humide vivent dans et se nourrissent de bois très humide, en particulier les souches d'arbres et les arbres à terre.
- Les termites de bois sec ont des colonies de taille modérée qui nichent et consomment du bois (mort ou vivant) au-dessus du sol et peuvent tolérer des conditions sèches pendant de longues périodes.
- Les termites souterrains sont très nombreux dans différentes parties du monde et ont de très grandes colonies de quelques milliers à plusieurs millions d'individus. Ils nichent dans ou près du sol. Ils requièrent des niveaux d'humidité modérés à élevés et cherchent leur nourriture en creusant des tunnels qui forment des galeries souterraines ou en construisant des abris de boue en forme de tubes (en utilisant leurs fèces, la salive et le sol) sur presque toute la surface.
- Les bâtisseurs de monticules se rencontrent principalement dans les tropiques. Ils constituent de très grandes colonies et se nourrissent d'herbes, de litière, de sol et construisent au-dessus du sol des monticules comme nids qui ont une architecture très complexe et peuvent atteindre 8 m de haut.

Parmi les espèces de termites présentes en Europe, la plus courante appartient au genre *Reticulitermes* (Rhinotermitidae ; Fig. XVI,I). Ce sont des termites souterrains qui sont répandus autour de la Méditerranée et de la Mer Noire et sont rencontrés à la fois dans les habitats naturels et comme ennemis dans les environnements urbains.

Une espèce de bois sec commune est *Kalotermes flavicollis* Fabr. (Kalotermitidae) qui vit dans les régions du pourtour méditerranéen. Ces termites sont capables d'attaquer des plantes vivantes et sont potentiellement dangereux pour des cultures arborées (ex : vignes, arbres fruitiers).

Quelques termites sont des espèces invasives. Par exemple, *Cryptotermes brevis* (Walker) (Kalotermitidae) est un termite de bois sec qui a été initialement importé avec du bois manufacturé et est maintenant présent dans les zones urbaines en Italie, aux îles Canaries et aux Açores.

Impacts des Termites

En raison d'un mutualisme très évolué avec des microbes, les termites jouent un rôle majeur dans les processus de décomposition et le recyclage des nutriments : on estime que, chaque année, environ 1/3 de tout le matériel végétal produit est consommé par ces insectes ! Etant les meilleurs convertisseurs biologiques du monde, les intestins de termite représentent un très bon modèle pour étudier l'accès à l'énergie du bois et de la litière végétale. L'étude de la communauté intestinale des termites révèle une vaste collection de voies biologiques qui pourraient être utilisées pour de multiples applications énergétiques, notamment dans les processus de production de biofuel industriel.

Les termites sont considérés comme des ingénieurs de l'écosystème « sol » en raison de leur impact très significatif sur la pédogenèse, les propriétés du sol et les fonctions qu'elles développent sur de larges régions tropicales et subtropicales. Cet impact s'explique par leur forte abondance et leur comportement dans le sol : création de systèmes extensifs de galeries souterraines et utilisation du matériel minéral excavé pour construire leurs nids. Les sols abondamment habités par les termites sont mieux drainés, plus stables et retiennent probablement plus de matière organique que les sols qui n'ont pas de termites, soit pour des raisons naturelles soit en raison de changements d'utilisation des terres par l'homme. L'activité des termites dans les zones désertiques d'Afrique du Nord et de l'Ouest aide à restaurer les sols dégradés par le surpâturage. Les termites représentent une importante source de nourriture pour de nombreux animaux, comme d'autres insectes, des reptiles, des oiseaux, des mammifères. En revanche, ils deviennent un problème quand ils interfèrent avec les intérêts humains liés aux produits en bois/cellulose et à l'agroforesterie (Fig. XVI,VI, Fig. XVI,VII). Quelques espèces, et notamment les termites souterrains comme *Coptotermes formosanus* et *Reticulitermes* sp., peuvent être de véritables nuisances pour les meubles et constructions en bois, les travaux d'art, les produits en papier, etc. Le coût annuel des dommages causés par les termites et leur contrôle est estimé à 3-5 milliards \$ US aux USA et environ 1 million € en Europe. Dans les régions tropicales et sub-tropicales, quelques espèces de Termitidae peuvent aussi attaquer les cultures annuelles et pérennes, causant des réductions significatives des rendements.



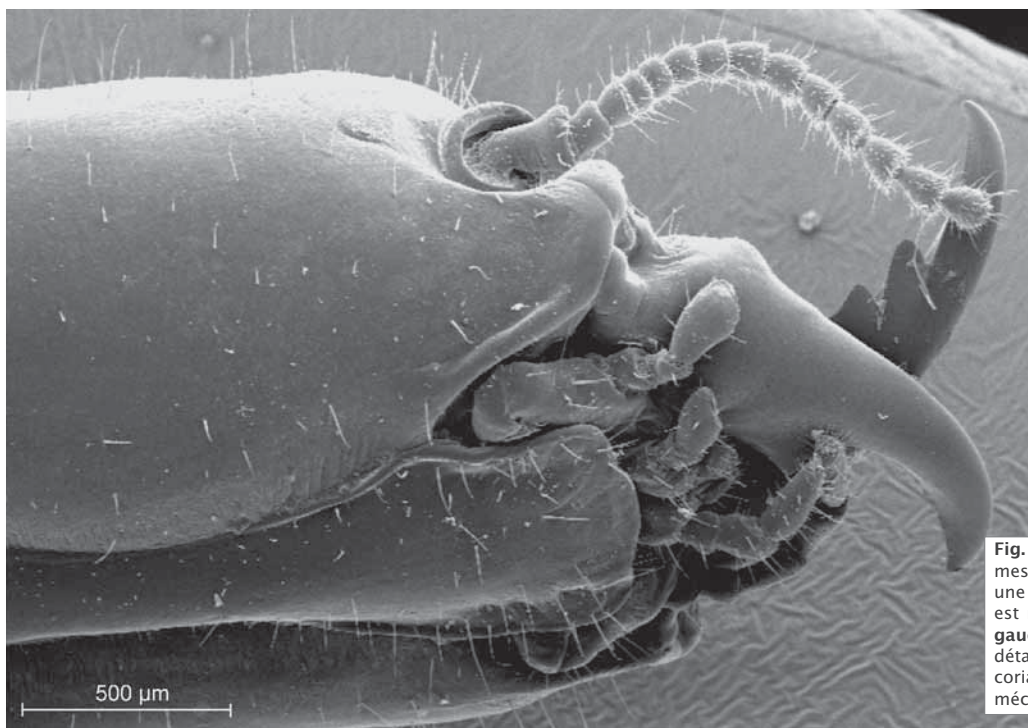
Fig. XVI,V : Un groupe d'ouvriers et de soldats de *Coptotermes formosanus*. Les ouvriers sont blanchâtres avec une tête arrondie et de courtes mandibules foncées. Les soldats (5-7 mm de long) sont blanc jaunâtre avec une tête brun orange en forme de goutte et des mandibules brun foncé en forme de faucilles. En plus de leur morsure, ils exsudent une sécrétion blanchâtre, gluante au sommet de leur tête lors des combats ou quand ils sont perturbés. Cette espèce souterraine est native de Chine mais a été introduite par les activités humaines dans presque tous les continents (excepté l'Europe) et est considérée comme le termite nuisible le plus destructeur du monde. (LMA)



Fig. XVI,VI : Exemples de dommages que les termites peuvent faire subir au bois. L'image ci-dessus montre du bois mangé par des termites de bois sec. (VRL)



(LMA)



(GS)

Fig. XVI,IV : Un soldat de *K. flavicollis* (en haut à gauche). Les soldats mesurent 6-8 mm de long, avec un corps gris jaunâtre, un pronotum et une tête ocre jaune et des mandibules brun foncé. La capsule céphalique est rectangulaire et longue comme la moitié du corps (LMA). L'image de gauche est une photo en microscopie électronique à balayage montrant le détail de la tête d'un soldat de *K. flavicollis*. Noter les longues mandibules coriaces avec des bordures internes dentelées, utilisées pour la défense mécanique contre les ennemis (ex : fourmis). (GS)



Fig. XVI,VII : Un groupe de quatre pseudergates (= faux ouvriers, agissant fonctionnellement comme un ouvrier) de *K. flavicollis*, avec une reine (femelle reproductrice). Les pseudergates sont jaune blanchâtre avec des mandibules masticatrices sombres, courtes et robustes, la reine est brun foncé avec un cou jaunâtre et mesure habituellement 6-8 mm de long. L'espèce de termite de bois sec est rencontrée généralement dans les régions côtières du bassin méditerranéen, nichant et se nourrissant dans le bois mort, mais peut attaquer aussi des plantes vivantes, devenant un ennemi occasionnel des arbres fruitiers et ornementaux. (LP)

XVII Les isopodes

Les isopodes terrestres forment un sous-ordre monophylétique (Oniscidea) de l'ordre des Isopoda qui inclut aussi des groupes aquatiques. Le nom Isopoda est dérivé du grec ancien « isos » signifiant « égal » et « podes » signifiant « pattes » et réfère aux sept paires de pattes de taille et morphologie similaires. Les Oniscidea sont le seul groupe de crustacés totalement adaptés pour vivre sur la terre et dérivent d'ancêtres marins. Ils sont communément connus sous le nom de cloportes. Avec plus de 3600 espèces connues, ils représentent le sous-ordre le plus important des Isopoda, et ce nombre augmente fortement, année après année, puisque de nombreuses espèces sont découvertes et décrites, particulièrement dans les régions tropicales mais aussi dans les régions tempérées.

Comme tous les autres Isopoda vivant dans des environnements marins ou dulçaquicoles, les isopodes terrestres sont des animaux segmentés avec un exosquelette rigide et des pattes articulées. Leur taille varie de 1,5 à 60 mm, mais la plupart des espèces n'excèdent pas 20 mm de long. En revanche, quelques spécimens marins comme les espèces du genre *Bathynomus* peuvent atteindre une longueur de presque 50 cm ! Le corps des isopodes est aplati dorso-ventralement et divisé en trois parties distinctes : la tête (ou céphalon), le thorax (ou péréion) et l'abdomen (ou pléon) (Fig. XVII,I). Les principales substances trouvées dans l'exosquelette sont le carbonate de calcium et la chitine. La surface dorsale est souvent lisse mais chez quelques espèces il existe des protubérances, des crêtes et des piquants de différentes formes.

La tête consiste en des segments fusionnés et contient une paire d'yeux composés, deux paires d'antennes et les pièces buccales. Les yeux sont sessiles (sans pédoncule), avec un nombre variable d'ommatidies, d'une à quelques centaines. Chez quelques espèces adaptées à la vie dans des environnements souterrains, les yeux sont souvent réduits ou absents (Fig. XVII,II). La première paire d'antennes (ou antennules) est vestigiale, composée seulement d'un à trois segments et ne peut être visible que sous microscope. La seconde paire d'antennes est bien développée et consiste en une partie basale articulée faite de 5 segments et une partie distale (le flagelle) constituée d'un nombre variable de segments. Les sections flagellaires montrent une réduction progressive du nombre de segments depuis les formes primitives, telles que les *Ligia* qui comme les isopodes marins ont plus de 10 segments (Fig. XVII,III), jusqu'aux Oniscidea supérieurs tels *Philoscia* avec 3 segments et *Porcellio* (Fig. XVII, IV) et *Armadillidium* avec 2 segments. Les pièces buccales, de type piqueur ou broyeur, sont insérées sous la face inférieure de la tête et incluent une paire de mandibules, deux paires de maxilles et une paire de maxillipèdes.



Fig. XVII,II : *Titanethes albus*, un Trichoniscidae aveugle et dépigmenté de Postojna Cave. (SPo)



Fig. XVII,I : Spécimen adulte de *Porcellio pumicatus* (Italie) montrant les principales parties du corps. (RI)



Fig. XVII,III : *Ligia oceanica*, une espèce commune du littoral le long des côtes d'Europe Atlantique. (ST)



Fig. XVII,IV : *Porcellio dilatatus*, un isopode 'cramponneur' typique. (RI)

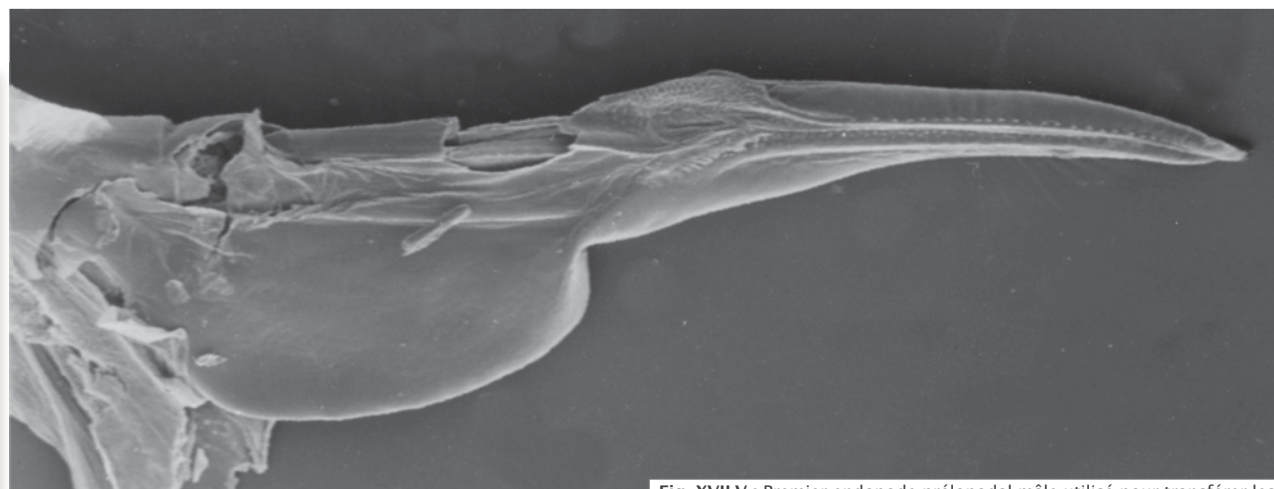


Fig. XVII,V : Premier endopode prélopodal mâle utilisé pour transférer les spermatozoaires dans les oviductes femelles. (ST)

Le péréion est constitué de 7 segments (péréionites) et chaque segment a une paire de pattes (péréiopodes) qui sont adaptées pour courir et parfois pour creuser. Le nombre de pattes (7 paires) distingue facilement les Oniscidea de tous les autres arthropodes du sol et surtout de certains mille-pattes (Diplopoda Glomerida, le glomeris) avec lesquels ils sont souvent confondus, ayant la même capacité à se rouler en boule.

Le pléon est toujours bien plus court que le péréion, consistant en 5 segments (pléonites) et se terminant en un telson. Chaque péréionite porte une paire d'appendices aplatis, biramés, appelés les pléopodes. La branche extérieure du pléopode est l'exopode et la branche intérieure est l'endopode. Le telson est de forme variable, arrondi, triangulaire, trapézoïdal ou même en forme de sablier ; ses appendices sont nommés les uropodes.

Respiration

Le passage d'un environnement aquatique à un environnement terrestre a entraîné un profond changement dans la manière de respirer des isopodes terrestres. La respiration a lieu principalement dans les appendices abdominaux, les pléopodes. Chez les groupes les plus primitifs, toujours liés à un environnement très humide (comme chez les *Ligiidae* et les *Trichoniscidae*), les pléopodes agissent comme des branchies, comme chez tous les autres isopodes aquatiques, alors que dans les groupes les plus évolués, adaptés pour vivre dans des habitats plus arides, les exopodes des pléopodes portent des structures respiratoires qui fonctionnent comme des poumons et qui, comme leur fonctionnement est similaire à celui de la trachée des insectes, sont connues sous le nom de pseudotrachées. Ces poumons sont présents sur les premiers ou deuxièmes exopodes, du premier au troisième exopode, ou du premier au cinquième exopode, selon les genres et les familles. Leur morphologie est également variable: dans les groupes les plus primitifs, la surface respiratoire est sur la surface externe (poumons pléopodaux découverts) alors que chez les espèces adaptées à des environnements plus xériques, la surface respiratoire est à l'intérieur de l'exopode (poumons pléopodaux couverts) avec une ou plusieurs ouvertures sur la surface externe.

Reproduction

Chez les individus mâles des Oniscidea, les endopodes des premiers et deuxièmes pléopodes sont styliformes (Fig. XVII,V) et sont utilisées pour transférer les spermatozoaires des papilles génitales vers les oviductes femelles. La forme des pléopodes mâles est l'une des caractéristiques les plus importantes utilisées pour distinguer les différentes espèces dans la plupart des familles d'Oniscidea. La femelle dépose les œufs dans une poche incubatrice (ou marsupium) sur la face ventrale du péréion, où les larves (manças) se développent jusqu'à la ponte. Quand elles émergent du marsupium, elles ressemblent à des adultes miniatures et leur croissance se fait grâce à des mues successives. Le fait que le premier développement se fasse dans le marsupium permet aux isopodes terrestres d'être indépendants de l'eau contrairement aux rares autres groupes de crustacés terrestres. En général, les isopodes terrestres ne montrent pas de soins parentaux, excepté chez le genre *Hemilepistus* que l'on retrouve dans le désert (Fig. XVII,VI). Les espèces de ce genre forment des familles qui creusent un nid dans le sol où ils élèvent leur progéniture.

Ecologie

Les isopodes terrestres vivent dans tous les types d'habitats terrestres, du littoral aux hautes montagnes, des forêts aux zones très sèches comme les zones sub-désertiques et même les déserts. Ils sont communément rencontrés sous les pierres, les troncs d'arbres, dans la litière de feuilles des forêts, dans les prairies parmi les herbes, sur des buissons et même dans la canopée. Quelques espèces sont strictement littorales et vivent le long des rivages sableux et rocheux, alors que d'autres espèces comme *Porcellionides pruinosus* et *Armadillidium vulgare* sont adaptées pour vivre dans des sites anthropisés comme les jardins, les maisons et les caves. De nombreuses espèces habitent dans les horizons profonds du sol, dans des grottes et des crevasses et sont généralement aveugles et décolorées. Quelques espèces vivant en symbiose avec les termites et les fourmis (ex : *Platyarthus*) présentent les mêmes caractéristiques morphologiques que les formes cavernicoles.

Comme d'autres crustacés terrestres, la plupart des isopodes terrestres vivent dans des environnements avec un haut degré d'humidité relative et sont actifs la nuit de façon à limiter leurs pertes d'eau par évaporation. Les isopodes terrestres ont un système de transfert d'eau sur la face ventrale du corps composé de sillons étroits et de larges écailles avec lesquels ils recyclent l'eau d'excrétion, comme chez le genre *Porcellio*. Ils prélèvent l'eau de source externe grâce aux sillons des 6ème et 7ème péréiopodes, comme dans le cas du genre littoral *Ligia*. L'eau parcourant ce système de circulation leur permet de garder une humidité corporelle correcte, particulièrement chez les péloportes, et elle peut également être réabsorbée par le tube digestif. En général, les cloportes sont des décomposeurs et se nourrissent de matière végétale morte. Ils peuvent aussi se nourrir, parfois exclusivement, de bactéries et de champignons vivants, de plantes vivantes, de restes d'animaux et d'excréments, ou de leurs propres boulettes fécales.

Prédateurs et stratégies de défense

Une grande variété d'animaux se nourrit de cloportes. La majorité des prédateurs sont des arthropodes comme les carabes, les araignées, les opilions ou les chilopodes (mille-pattes). Quelques vertébrés en font aussi partie, comme les musaraignes, les grenouilles, les crapauds et certains oiseaux. Pour s'en protéger, les Oniscidea ont adopté des morphologies propres à cinq catégories de stratégies de défense :

1. Les « oureurs » ont un corps allongé, légèrement convexe, un dos lisse et de longs péréiopodes (ex : *Ligia* et *Philoscia*) ;
2. Les « cramponneurs » ont un corps plat et large et des péréiopodes courts et forts avec lesquels ils se cramponnent fermement au substrat solide (ex : *Trachelipus* et *Porcellio*) ;
3. Les « formes épineuses » ont le dos couvert d'épines bien visibles comme chez quelques espèces tropicales (ex : *Polyacanthus aculeatus*, Fig. XVII,VII) ;
4. Les « rampeurs » avec un corps de petite taille, convexe et allongé, le dos avec des stries longitudinales, ont des mouvements lents (ex : *Bathytropa* et *Haplophthalmus*), sont adaptés à la vie dans des habitats souterrains comme les profondes crevasses dans les biotopes rocheux et les strates profondes d'épaisses couches de litière de feuilles ;
5. Les « enrouleurs » avec un corps très convexe sont capables de se rouler en boule. Ils montrent deux types de conglobation, i.e. garder les antennes en dehors de la boule (conglobation exoantennaire) comme chez *Cylisticus* ou à l'intérieur de la boule (conglobation endoantennaire) comme chez *Armadillidium* (Fig. XVII,VIII).

Distribution

Les isopodes terrestres sont de très bons indicateurs écologiques et biogéographiques car la plupart d'entre eux sont étroitement liés au sol. Ils ont une faible capacité de dispersion et ont de nombreuses espèces souterraines ou habitant dans des grottes. Seul un très petit nombre a été introduit par les activités humaines dans diverses parties du monde : la plupart de ces espèces sont d'origine méditerranéenne et atlantique (ex : *Agabiformius lentus*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellio laevis*, *P. scaber*, *P. dilatatus*, *Armadillidium vulgare*) et quelques unes ont une origine tropicale (ex : *Nagurus cristatus*, *N. nanus*, *Cubaris murina*, *Venezillo parvus*). Ces dernières sont répandues dans les tropiques et dans les serres des régions tempérées. La plus grande diversité d'isopodes terrestres se trouve dans la région méditerranéenne et particulièrement en Italie (approximativement 350 espèces dont plus de 60% sont endémiques) et dans la Péninsule Balkanique, alors que la partie septentrionale de l'Europe et l'Amérique du Nord n'héberge qu'un nombre relativement limité d'espèces.



Fig. XVII,VI: *Hemilepistus reaumurii*, une espèce des zones sub-désertiques d'Afrique du Nord. Cette espèce est une exception chez les isopodes terrestres en raison des soins donnés par les parents à leur progéniture dans des galeries construites spécialement. (ST)



Fig. XVII,VII: *Polyacanthus aculeatus*, une forme épineuse d'Armadillidae d'Afrique. (SB)



Fig. XVII,VIII : *Cylisticus gracilipennis* (gauche), une espèce exoantennaire « qui s'enroule » typique et *Armadillidium granulatum* (droite), une espèce endoantennaire « qui s'enroule ». Les deux sont de la zone méditerranéenne. (RI)

XVIII Les carabes

Les carabes (Fig. XVIII,I) appartiennent à une famille très riche en espèces de l'ordre des Coléoptères et sont inclus dans un petit groupe de taxons prédateurs terrestres ou aquatiques qui forme le sous-ordre des Adephaga, avec les Dysticidae et les Gyrinidae. Le nom dérive probablement de « cannibales caribéens » et réfère à leur comportement prédateur.

Les carabes se retrouvent sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique. Environ 1 500 genres et 40 000 espèces ont été décrites, dont environ 3 000 espèces en Europe. Ils vivent dans presque tous les habitats terrestres, du sommet des montagnes aux bords de mer, et la plupart sont des habitants typiques du sol, montrant une forte activité à la surface du sol, en particulier les adultes.

Les stades préimaginaux vivent cachés dans le sol ou dans la litière de feuilles mais beaucoup d'espèces, surtout dans les tropiques, grimpent ou vivent sur les arbres ou dans la canopée, alors que d'autres sous-groupes comme les Trechini, Anillini et Platynini vivent dans des grottes ou des fentes profondes du sol en montagne.

Les populations de Coléoptères du sol montrent souvent de fortes abondances ou densités dans divers types d'écosystèmes : forêts, pâturages, zones humides, habitats ripariens et aussi dans des habitats anthropogéniques comme les champs cultivés et les zones urbaines bien que dans ces habitats, la diversité des espèces soit généralement plus faible. Les populations de carabes (caractérisées par les distributions espèces-abondances) sont utilisées comme bioindicateurs pour une large variété d'objectifs : successions écologiques et dynamique de populations, gestion forestière, qualité du sol ou de l'habitat, évaluation pour la conservation, gestion non-intensive des cultures et estimation de la diversité, impact des pesticides et contrôle biologique alternatif, gestion et planification du paysage, changement global.



Fig. XVIII,I : *Calosoma inquisitor* est un coléoptère du sol qui montre une activité diurne et une vie typiquement arboricole. Les adultes sont capables de grimper rapidement sur les troncs des chênes, où ils chassent les chenilles de papillons. Noter les larges ailes postérieures parfaitement fonctionnelles pour le vol. (PB)



Fig. XVIII,II : Les larves de carabes sont, dans la plupart des cas, moins pigmentées que les adultes, et sont sujets à la prédation dans la litière de feuilles ou dans la couche d'humus du sol. Le développement préimaginal passe par trois phases larvaires. L'image montre le troisième stade larvaire d'une espèce forestière, *Pterostichus burmeisteri*. (PB)



Fig. XVIII,III : Le stade pupal dure deux à trois semaines et est protégé dans un trou souterrain que la larve creuse avant sa métamorphose. En dépit de son aspect inoffensive, la pupa est fortement protégée contre les prédateurs et les attaques fongiques grâce à de nombreuses substances chimiques, incluant des cétones, aldéhydes, alcools, esters, et acides carboxyliques sécrétés par des glandes exocrines latérales. (PB)

Plus rapide qu'un guépard ! ▶

Certains scarabées-tigres (Cicindèles) peuvent courir à une vitesse de 8 km/heure. Ceci fait d'eux les animaux terrestres les plus rapides, en proportion de leur taille. Si les humains avaient cette capacité, ils courraient à des vitesses supérieures à 200 km/heure. Les scarabées-tigres ont des grands yeux et chassent à vue.

Fig. XVIII,IV : Deux carabes cavernicoles aveugles. L'individu de gauche est du genre *Aphaenops* et celui de droite est de l'espèce *Duvallus krasnohorska* trouvée dans une grotte en Slovaquie. (GC and Jsi)



Les carabes sont généralement univoltines (i.e. ont une progéniture par an). Les œufs sont généralement déposés au printemps (espèces avec des larves d'été) ou à l'automne (larves d'hiver) (Fig. XVIII,II) ; dans ce second cas la larve a besoin de 5-8 mois pour son développement et la pupaison a lieu au printemps suivant (Fig. XVIII,III). Les activités et les cycles de vie varient en fonction du climat et de l'habitat. Dans les sols humides ou hydromorphes les espèces à larves d'été sont les plus abondantes.

Les variations morphologiques les plus prononcées chez le carabe adulte sont liées aux modes spécialisés d'alimentation. Normalement, la proie est détectée grâce à des signaux olfactifs ou tactiles. Les prédateurs olfactifs peuvent être polyphages (se nourrissant de différents types de nourriture), comme le sont la plupart des espèces, ou être très spécialisés comme dans le cas des consommateurs d'escargots du genre *Cychrus* ou les *Licinines* « broyeurs d'escargots ». Chez quelques genres, la tête est enflée et les mandibules permettent le broyage de proies très dures (ex : *Scarites*, *Thermophilum*). Quelques genres sont des chasseurs à vue (ex : *Cicindela*, *Elaphrus*) et ont des yeux élargis avec un grand

nombre d'ommatidies, éléments structuraux d'un œil composé. Le chasseur à vue *Notiophilus* est un prédateur sélectif de collemboles. Les pièces buccales très adaptées de *Leistus* et les soies antennaires de *Loricera* montrent aussi une préférence pour les collemboles comme proies. Chez certaines tribus (*Amarini*, *Harpalini*), les habitudes prédatrices sont partiellement ou entièrement (ex : *Ophonus*, *Carterus*) substituées par la consommation de graines qui peuvent être stockées dans le sol comme réserve de nourriture pour les larves (quelques *Ditomines*).

Coléoptères: ▶

Environ 40% de toutes les espèces d'insectes décrites sont des coléoptères. Ils se nourrissent souvent de plantes et de champignons, fragmentent la matière organique et mangent d'autres invertébrés. Certaines espèces (telles que le charançon anthonome, *Anthonomus grandis*) sont des ennemis des cultures alors que d'autres espèces sont utilisées en lutte biologique contre les insectes nuisibles (ex : coccinelles qui consomment les pucerons).

Le choix d'habitat des carabes est strictement lié aux caractéristiques du sol, principalement la présence d'eau dans le sous-sol ; il existe aussi des préférences de texture du sol. La faune des Coléoptères du sol (ou groupements d'espèces) peut être évaluée en utilisant les « traits d'histoire de vie ». Ces traits concernent les adaptations de base des espèces, indépendamment de leur affinité avec les taxons proches et/ou une origine géographique, et définissent la façon dont elles réagissent aux changements d'habitat. Ainsi, dans les habitats instables (éphémères), les taxons avec une grande capacité de dispersion sont habituellement rencontrés et sont facilement reconnaissables à la présence d'ailes postérieures très développées. Dans les habitats stables, telles que les forêts ou les montagnes, les individus et les espèces brachyptères (i.e. ayant des ailes peu développées) dominent généralement les peuplements.



Fig. XVIII,V: *Zabrus costai*, un carabe phytophage, se nourrit de graines de graminées dans un pâturage des Apennins italiens. (GC)

L'impact des humains sur les écosystèmes est souvent révélé par la quantité de consommateurs opportunistes dans les assemblages d'espèces : les prédateurs spécialisés sont les plus affectés alors que les carabes omnivores sont généralement les plus nombreux dans les champs et les villes. Les espèces ayant des amplitudes de distribution restreintes (chorotypes endémiques) montrent souvent une moindre capacité de dispersion, de faibles taux de reproduction et sont dominants dans les sols de forêts et de montagnes. Les carabes représentent une importante guildes de prédateurs dans les écosystèmes terrestres, présents des tropiques aux hautes latitudes, des montagnes à la zone altitudinale des tapis alpins mais aussi autour des glaciers, et même sur la glace elle-même ou sur les étendues de pierres nues. Comme les araignées, ils transforment la biomasse des animaux minuscules en de larges proies appréciées des oiseaux, hérissons, musaraignes, taupes, chauve-souris, grenouilles et crapauds. Leur rôle dans le contrôle des nuisibles comme prédateurs généralistes dans les champs cultivés est de plus en plus reconnu par la recherche scientifique internationale et par les autorités de l'Union européenne responsable de



Fig. XVIII,VI : *Cicindela sylvicola*, une espèce de carabe native d'Europe. (Kku)



Fig. XVIII,VII : *Anchomenus dorsalis* est un habitant des sols boueux commun dans les forêts ripariennes et les champs cultivés. Il se nourrit de petites proies tendres, ex : les pucerons. (GC)

l'enregistrement des pesticides. Par exemple, des tests avec l'espèce *Poecilus cupreus*, représentative des arthropodes bénéfiques, peuvent être demandés pour estimer le risque environnemental d'un nouveau produit.

Défense chimique

Les défenses des carabes adultes contre la prédation sont principalement chimiques. Presque toutes les espèces produisent des sécrétions défensives par des glandes abdominales, chez le Coléoptère "bombardier", les sécrétions sont particulièrement toxiques (hydroquinones) et projetées à très haute température par une sorte de "chambre d'explosion". L'image à droite montre un Coléoptère bombardier australien (*Pheropsophus verticalis*).

Quand un bombardier est menacé par un prédateur, il balance l'extrémité de sa queue et des gaz nocifs, chauffés à 100°C sont libérés de façon explosive par deux tubes de combustion à la face de l'attaquant. L'éjection est accompagnée d'un 'pop' distinct.

Les ouvertures des glandes de certains bombardiers africains peuvent pivoter à 270°, le gaz peut alors être déchargé dans toutes les directions avec une précision considérable.



(PH)



Fig. XVIII,VIII : Les armes les plus impressionnantes des larves de carabes sont les mandibules qui montrent souvent des arêtes coupantes très aiguës. Le troisième stade larvaire d'*Epomis circumscriptus* a une tête d'environ 3 mm de large et se nourrit de jeunes crapauds (*Bufo viridis*) sur des zones marécageuses autour des étangs méditerranéens. (PB)

XIX Autres macrofaunes du sol

L'objectif de cet atlas n'est pas de présenter de manière exhaustive et compréhensive tous les organismes du sol. Il est cependant important de signaler l'existence d'autres groupes d'organismes des sols d'une grande importance écologique qui appartiennent, pour la plupart, à la macrofaune du sol. Ils regroupent, en plus des habitants permanents du sol, comme les vers de terre, d'autres groupes qui passent seulement une portion de leur vie sous le sol et sont plus généralement trouvés en surface. Certains sont de vrais habitants du sol mais seulement pendant les stades immatures de leur développement. Ces organismes peuvent jouer un rôle important dans diverses fonctions du sol et être utilisés en tant que bio-indicateurs de la qualité du sol.

Les Araignées (Araneida) sont les plus connues des arachnides (Fig. XIX,I) et jouent un rôle très similaire dans le sol à celui des carabes (Section XVIII). Elles sont des prédateurs très mobiles, se nourrissant de presque tous les habitants du sol, y compris des nématodes, des vers de terre et des enchytréides, et différents groupes d'arthropodes. Les araignées sont bien adaptées à leur fonction de prédateur, avec de longues pattes, des yeux bien développés et des chélicères (pièces buccales sur lesquelles on rencontre les crochets) adaptées à la prédation et capables de produire du venin. Comme on le sait, les araignées ont des glandes à soie qui leur permet de créer des toiles qui aident beaucoup d'espèces d'araignées à capturer leurs proies. Les plus grandes espèces sont généralement rencontrées à la surface du sol ou dans la litière, se cachant et se réfugiant souvent sous les roches et les bois tombés. Certaines espèces creusent des trous dans le sol d'où elles attrapent leurs proies. Il existe aussi un nombre significatif de petites espèces qui habitent dans des pores et cavités du sol (ex : de la famille des Linyphiidae). Les araignées sont abondantes dans presque tous les types d'habitats avec jusqu'à 200 individus par m² de sol dans certains environnements. Elles sont aussi relativement riches en espèces avec 34 000 espèces connues. Les araignées sont

probablement de bons bio-indicateurs.

Les Faucheurs (Opilionida) sont des arachnides similaires aux araignées, mais leur abdomen est toujours articulé (Fig. XIX,II). La plupart des faucheurs ont de très longues pattes et vivent généralement à la surface du sol (Fig. XIX,III). Seules quelques espèces pénètrent dans les horizons supérieurs de la litière. À la différence des araignées, ils sont omnivores et en plus de la prédation, ils se nourrissent de détritus, de champignons, et même d'excréments d'autres organismes du sol.

Les Pseudoscorpions (Pseudoscorpionida), qui ressemblent aux scorpions mais n'ont pas d'abdomen allongé avec un aiguillon venimeux à l'extrémité et sont plus petits, ils sont généralement de vrais habitants du sol (Fig. XIX,IV). Ils sont en général prédateurs, comme c'est le cas de la plupart des arachnides du sol. Ils sont considérés bénéfiques aux humains en raison de leur prédation sur d'espèces nuisibles comme la larve de du « scarabée des tapis » (Dermestidae).

Les autres groupes d'arachnides principalement prédateurs habitant à la surface du sol comme les araignées et les carabes sont les scorpions (Scorpionida) et les solifuges (Solifugae). Ils peuvent être rencontrés sous des conditions plus chaudes et souvent plus arides ou semi-arides. En Europe, ces groupes sont principalement rencontrés au Sud (ex : zone méditerranéenne).



Fig. XIX,III : Les faucheurs du genre *Troglus* ont un corps gros et aplati, et de relativement courtes pattes. Ils vivent dans la litière et ressemblent plus à de gros acariens qu'à des faucheurs classiques. (LM)



Fig. XIX,I : Certaines araignées, comme la majorité des araignées-loups (Lycosidae) dont un spécimen est montré ci-dessus (*Acantholycosa lignaria*), ne font pas de toiles mais vivent plutôt dans le sol, et chassent à partir de galeries ou se réfugient sous les roches. (FT)



Fig. XIX,II : Bien qu'ils ressemblent aux araignées, les faucheurs, tels que *Oligolophus tridens* sont en fait d'un ordre taxonomique différent. (FT)

Fig. XIX,IV : Un scorpion de forêt asiatique (*Heterometrus longimanus*; droite). Ces scorpions sont généralement nocturnes, passant la majeure partie du jour dans des endroits frais comme des trous dans le sol ou sous les pierres et sortent seulement la nuit pour chasser. Ci-dessus une photo de *Ischyropsalis helwigii*, une espèce de faucheur. Il est à noter que les chélicères de ce faucheur avec à l'extrémité des pinces ne sont pas homologues aux pinces des scorpions et pseudoscorpions. (FT) A l'extrême droite, on trouve un pseudoscorpion. Ce sont des arachnides dont les pinces ressemblent à ceux des scorpions mais ils ont un petit abdomen arrondi en comparaison avec la queue segmentée et l'aiguillon qu'ont les vrais scorpions. (FT)

Une part très importante du groupe de macrofaune du sol est constituée de différents groupes **d'insectes**. Probablement, les plus importantes sont les larves de Diptères (mouches) plus connues sous le nom d'asticots (Fig. XIX,V). Ils habitent dans le sol et forment des populations d'un grand nombre d'individus, jusqu'à plusieurs milliers par mètre carré. Les mouches sont riches en espèces avec environ 120000 espèces connues. En revanche, toutes ces espèces n'ont pas de larves vivant dans le sol. Ceci dit, des milliers d'espèces de mouches vivent dans le sol (ex : familles des Sciaridae, Sciophilidae, Bibionidae, Chironomidae, Simuliidae, etc.). Les larves de Diptères sont très hétérogènes écologiquement, étant prédatrices, parasites, omnivores, coprophages, phytophages et souvent saprophages se nourrissant de la matière organique morte. Elles peuvent ainsi contribuer à la fragmentation et à la décomposition de la matière organique morte. Dans certains types de sol comme les prairies humides, elles sont l'un des principaux groupes des chaînes de décomposeurs. En raison de leur forte densité et biomasse, les larves de diptères servent aussi de proies pour des prédateurs du sol. La matière organique du sol lorsqu'elle passe dans l'intestin des larves de Diptères n'est pas seulement décomposée mais le pH peut aussi devenir neutre, voire basique. Par conséquent, les déjections des larves présentent une activité enzymatique et contribuent aux processus de fermentations dans les couches organiques du sol.

Les **scarabées** (Coleoptera) sont représentés par différentes familles, avec des habitudes alimentaires très différentes (Fig. XIX,VI). Parmi les espèces prédatrices, les staphylinides (Staphylinidae) sont très nombreux, certains étant adaptés à la vie dans les horizons profonds du sol. Le corps des espèces eu-édaphiques ressemble aux collembolés, protozoaires et autres microarthropodes. Les scarabées n'ont pas d'yeux. Ils ont un corps de taille réduite et allongé, des pattes et d'autres appendices très courts. D'autres familles de scarabées sont spécialisées comme les détritivores qui passent seulement leur stade larvaire dans le sol. Le plus connu de ces groupes est le groupe des bousiers (plusieurs familles dans la super-famille de scarabées Scarabeoidea) qui se nourrissent des

bouses d'herbivores et les enterrent dans le sol pour servir de nourriture pour les larves. Ceci aide à recycler la matière organique des bouses, riches en énergie. Un autre groupe de scarabées (famille des Silphidae et d'autres, ex : Trogidae) est saprophage, les larves se nourrissant sur des cadavres d'animaux. Ils sont capables d'enterrer des cadavres jusqu'à une taille de petits mammifères, dans le sol et contribuent à la décomposition et au recyclage de la matière organique morte. Les larves de nombreuses espèces de scarabées de diverses familles (Scarabeidae, Lucanidae, Elateridae, Curculionidae, Chrysomelidae, Cerambycidae, etc.) sont appelées vers blancs ou larves « fil de fer » et habitent dans le sol ou à la surface du sol se nourrissant de racines de plantes ou de matière organique en décomposition (principalement du bois ou de la litière). Comme les fourmis et les termites, certains autres insectes sociaux peuvent aussi être rencontrés dans les sols, comme les abeilles, les bourdons, les guêpes, etc. D'autres ordres d'insectes pouvant être rencontrés dans le sol incluent les Heteroptera, les Psocoptera, les Blattodea, etc. soit comme adultes, ou plus généralement sous des formes immatures.

Un autre grand groupe d'invertébrés non-arthropodes reliés au sol sont les **Gastropodes** qui incluent les limaces (Fig. XIX,VII) et les escargots (Fig. XIX,VIII). Les escargots sont dépendants de la présence de carbonates pour leur coquille. Par conséquent, ils peuvent être très abondants dans les sols calcaires, où ils peuvent atteindre des abondances jusqu'à plusieurs centaines d'individus par mètre carré. La présence des coquilles en fait de très bons indicateurs, pas seulement de qualité écologique actuelle mais aussi celle de sols fossiles. Dans les sols, on peut rencontrer à la fois des espèces vivant à la surface du sol et dans la litière. Parmi les escargots, beaucoup sont des phytophages importants. Toutefois, de nombreuses espèces sont détritivores. Leurs excréments contribuent significativement à la formation de l'humus du sol et par conséquent à la structuration du sol. La production de bave, riche en énergie, est utilisée comme source de nourriture par de nombreux microorganismes du sol. Certaines espèces sont des hôtes intermédiaires de parasites de mammifères et d'oiseaux.



Fig. XIX,V : Comme les plus connus des asticots (haut), les larves de Diptères vivant dans le sol peuvent être aussi variées morphologiquement que les mouches adultes. (GP) L'image du bas montre des larves de *Metriocnemus* sp. (2 à gauche) et *Forcipomia* sp. (droite). (JF)



Fig. XIX,VI : Un nombre très diversifié de bousiers utilise les bouses comme source de nourriture pour leurs larves, incorporant les bouses dans le sol où celles-ci se décomposent, contribuant ainsi au recyclage des nutriments. Certains bousiers sont petits et peu remarquables alors que certaines espèces peuvent être grandes ou variablement colorées et/ou possédant des appendices en forme de cornes ou d'épines sur leur corps, spécialement chez les mâles. La première paire de leurs pattes est toujours dentée ce qui est une adaptation les aidant à creuser des trous dans le sol. Espèces européennes de haut en bas et de gauche à droite : *Ontophagus vacca*, *Aphodius conspurcatus*, *Bolboceras armiger* (mâle), *Bolbelasmus unicornis* (mâle), *Geotrupes mutator* et *Sisyphus schaefferi*. (FT)



Fig. XIX,VII : Une limace du genre *Ario*. (GB)



Fig. XIX,VIII : Un escargot de l'espèce *Helix pomatia*, aussi connu sous le nom d'escargot de Bourgogne ou escargot de Champagne. (JS)



Fig. XIX,IX : Comme la plupart des grandes espèces d'escargots, beaucoup de petits gastropodes vivent dans les couches superficielles du sol. Ils peuvent avoir des formes de coquilles très variables, larges, très longues et étroites ou plates comme chez les espèces sur l'image (de gauche à droite) : *Succinea putris*, *Alinda biplicata* et *Oxylchilus inopinatus*. (LJU and MH)

Glossaire

Cette page explique certains des termes techniques et phrases utilisés dans cet atlas. Les lecteurs peuvent obtenir des explications complémentaires dans des nombreux glossaires exhaustifs qui peuvent être achetés ou consultés sur internet.

Glossaire technique de science du sol

- Gregorich, E.G., Turchenek, L.W., Carter, M.R., Angers, D.A., 2001. *Soil and Environmental Science Dictionary, Edition CRC Press Boca Raton; 600p., ISBN 0849331153. En anglais et français.*
- Mathieu, C., Lozet, D., 2011. *Dictionnaire encyclopédique de Science du Sol. Edition Lavoisier, coll. Tec et Doc., Paris, 730p., ISBN: 978-2-7430-1319-6*
- Girard, M.C., Walter, C., Berthelin, J., Remy, J.C., Morel, J.L., 2005. *Sols et Environnement. Cours et Etudes de cas. Edition Dunod, coll. Sciences Sup. 832p.*
- Gis Sol, 2011. *L'état des sols de France. Groupement d'intérêt scientifique sur les sols, 188p.*
- Citeau, L., Bispo, A., Bardy, M., King, D., 2009. *Gestion durable des sols. Edition Quae, coll. Savoir faire, Versailles, 320p.*

Vocabulaire de science du sol expliqué pour les enfants ou le grand public:

- FRB, CNRS, IRD, 2008. *Au cœur de la biodiversité : sol et biodiversité: couple inséparable au service de l'humanité. Sagascience biodiversité. http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosbiody/index.php?pid=decouv_chapC_p5_cl*
- FRB, 2011. *Sols vivants : la face cachée de la biodiversité. Des clés pour comprendre la biodiversité n°1, avril 2011, FRB, Paris. <http://www.fondationbiodiversite.fr/images/stories/telechargement/fichecle-sol.pdf>*
- Eglin T., Blanchart E., Berthelin J., de Cara S., Grolleau G., Lavelle P., Richaume-Jolion A., Bardy M., Bispo A. 2010. *La vie cachée des sols, MEEDDM, 20p. <http://www.gessol.fr/content/biodiversite-la-vie-cachee-des-sols>*
- L'usine de la vie, pourquoi la biodiversité des sols est-elle si importante ? Commission européenne, 2010, 20p. http://ec.europa.eu/environnement/soil/pdf/soil_biodiversity_brochure_fr.pdf*
- Soil biodiversity: functions, threats and tools for policy makers. Commission européenne, 2010. <http://ec.europa.eu/environnement/soil/biodiversity.htm>*
- Observation et statistiques de l'environnement /Sol. <http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/environnement/s/milieus-sol.html>*
- Rencontre Natureparif, 2012. Sols vivants. Présentations téléchargeables. Agence régionale pour la nature et la biodiversité en Ile de France. <http://www.natureparif.fr/fr/manifestations/rencontres/880-sols-vivants->*

Textes d'introduction à l'écologie des sols:

- Gobat, J.M., Aragno, M., W., 2010. *Le sol vivant, Edition Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne, 2nde édition, 820p., ISBN: 288074718x*
- Le Roux, X. in Gouyon P.H., Leriche H., 2010. *Aux origines de l'environnement, Le sol : un gigantesque réservoir de biodiversité, Edition Fayard, Paris, chap.11, 495p.*

Définitions

Aérobic: qui vit ou se produit seulement en présence d'oxygène

Agriculture biologique: forme d'agriculture dans laquelle aucun produit chimique de synthèse, engrais ou pesticide, n'est utilisé

Agroécosystème: écosystème utilisé pour des cultures, des prairies ou du pâturage

Algue: organismes eucaryotes, photosynthétiques et essentiellement aquatiques

Altération: ensemble des transformations minéralogiques et chimiques des roches dues à leur exposition aux intempéries et à l'action des êtres vivants

Anaérobic: qui vit ou se produit seulement en l'absence d'oxygène

Anhydrobionte: un type de cryptobiose provoqué par le manque d'eau

Anthropogénique: causé ou créé par l'homme

Antibiose: une association entre deux ou plusieurs organismes, qui est néfaste à au moins l'un d'entre eux

Apomorphique: un trait qui caractérise une espèce ancestrale et ses descendants

Archée: organismes qui forment un des trois grands groupes phylogénétiques avec les Bactéries et les Eucaryotes.

Autoclave: instrument permettant la stérilisation de matériel par l'exposition à de la vapeur sous pression et à haute température

Autotrophe: organisme qui utilise la lumière ou l'énergie chimique pour synthétiser des molécules organiques (sucres, protéines) à partir de substances inorganiques. Les plantes vertes sont autotrophes

Biodiversité: définie par le Millénium Ecosystem Assessment comme « la diversité au sein des organismes vivants dans les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie. La biodiversité comprend la diversité au sein et entre les espèces et celle des écosystèmes »

Biome: une communauté majeure d'organismes adaptée à un environnement climatique particulier (ex : toundra, forêt équatoriale)

Biotes: l'ensemble des organismes vivants dans une région donnée

Carnivore: organisme qui se nourrit d'autres animaux

Champignon: organisme eucaryote, uni ou pluricellulaire, pourvu de paroi, sans chlorophylle et se nourrissant de la biodégradation de matière organique (ce que l'on appelle couramment champignon est la fructification temporaire et visible de certains champignons)

Chimie organique: branche de la chimie qui étudie les composés contenant du carbone

Chlamidospore: spore de multiplication végétative dotée d'une épaisse paroi

Cryptobiose: état où le métabolisme d'un organisme est très ralenti. S'apparente à un état d'hibernation extrême

Cytoplasme: Le principal constituant interne d'une cellule vivante, substance gélatineuse dans laquelle se trouvent les organites qui réalisent des fonctions spécifiques

Ecosystème: ensemble formé par une association ou communauté d'êtres vivants et son environnement, caractérisé par un fonctionnement propre

Edaphique: qui a trait au sol

Endophyte: organisme qui vit au sein d'une plante, comme parasite ou engagé dans une interaction mutuellement bénéfique

Epigé: qui vit sur ou proche de la surface du sol

Espèce clé: espèce qui est indispensable au maintien de la structure et du fonctionnement d'un écosystème

Essai Bait-lamina: une méthode de screening écologique pour mesurer l'activité alimentaire des organismes vivants du sol

Eucaryote: organisme uni ou pluricellulaire, qui se caractérise par la présence d'un noyau et de mitochondries dans leurs cellules

Euédaphique: qui est un organisme spécifique des sols (et donc particulièrement adapté à l'environnement édaphique)

Flagellé: microorganisme portant un ou des flagelles

Flagelle: organite allongé porté par certaines cellules ou microorganismes permettant leur locomotion

Fongivore: organisme qui mange des champignons

Forêt de conifères: forêt d'arbres produisant des cônes et aux feuilles en aiguilles ou écaillés

Forêt décidue: forêt caractérisée par des arbres aux feuilles caduques

Gène: unité d'information génétique, consistant en une séquence d'ADN, qui détermine les caractéristiques d'un organisme

Génotype: ensemble ou partie de la composition génétique (information génétique) d'un individu

Géoréférence: information qui relie différentes sources d'information géographique à un point de coordonnées spécifiques à la surface de la terre

Herbivore: organisme qui se nourrit de plantes

Hermaphrodite: organisme portant à la fois des organes reproducteurs mâles et femelles

Humivore: organisme qui se nourrit d'humus

Ingénieurs de l'écosystème: tout organisme capable de créer ou modifier son habitat

Ion: atome ou groupe d'atomes qui portent une charge électrique après avoir perdu ou gagné un électron

Lyse: destruction de l'intégrité physique de la membrane plasmique de cellules

Métabolisme: processus chimiques qui ont lieu dans une cellule vivante ou un organisme et qui sont nécessaires à la vie

Métagenome: somme des génomes de tous les organismes dans un échantillon donné (ex : de sol ou d'eau)

Micro, méso, macro et mégafaune: classification des animaux selon leur taille. La taille augmente de micro, à méso, puis macro et mégafaune

Microarthropodes: petits organismes du phylum des Arthropodes, dont la taille est de 1-10 mm

Microbivore: organisme qui se nourrit de microorganismes

Microflore: plantes microscopiques comme les algues, ainsi que les bactéries

Micromorphologie: structure microscopique d'un matériau ou d'un organisme

Minéralisation: processus de formation de minéral par combinaison avec un autre élément tel que l'oxygène ou un métal

Mycorhize arbusculaire: champignons qui établissent une relation symbiotique au sein de et avec les racines d'une plante hôte et qui produisent des structures en forme d'arbre (arbusculaires) qui leur sont spécifiques

Mycorhizosphère: zone du sol qui est influencée par les processus physiques, chimiques et biologiques liées aux racines et aux champignons mycorhiziens qui leur sont associés

Niche: place ou fonction occupée par un organisme dans un écosystème

Omnivore: organisme qui se nourrit à la fois de plantes et d'autres animaux

Ontogenèse: développement d'un organisme de sa conception à l'âge l'adulte

Oospore: type de spore sexuelle chez les champignons ou les algues

Organisme: être vivant

Parasitisme: type d'interaction entre deux espèces différentes d'êtres vivants, dans laquelle un des organisme en tire un bénéfice, aux dépens de l'autre

Parasitoïde: insectes qui déposent leurs oeufs dans d'autres organismes. Leurs larves parasites causent la mort de l'hôte après éclosion

Parthénogenèse: forme de reproduction dans laquelle un oeuf non fertilisé donne un nouvel individu

Pédogenèse: processus de formation des sols

Pédologie: science qui étudie les sols dans leur environnement

Phénotype: caractère observable d'un organisme. Il résulte des interactions entre le génome de l'individu et l'environnement

Phorésie: d'interaction entre deux organismes d'espèces différentes dans laquelle un des organismes est transporté par l'autre

Photoautotrophe: organisme qui synthétise des molécules organiques en utilisant l'énergie de la lumière via le processus de photosynthèse

Photosynthèse: processus par lequel des organismes, plantes principalement, utilisent l'énergie de la lumière pour assembler du dioxyde de carbone et de l'eau afin de fabriquer des sucres

Phyllosphère: microenvironnement à la surface et sous la surface des feuilles

Phytopathogène: pathogène qui infecte des plantes

Prédateur: organisme qui chasse d'autre espèces d'organismes pour s'en nourrir

Procaryote: organisme unicellulaire qui ne contient pas de noyau délimité par une membrane

Proie: organisme chassé par des prédateurs qui s'en nourrissent

Propagule: organe non reproducteur de la plante, comme par exemple un bourgeon, capable de générer un nouvel individu et servant à la dispersion de l'espèce

Protiste: groupes d'animaux (anciennement un des règnes animaux), rassemblant des organismes eucaryotes, unicellulaires comme les algues et les champignons

Pseudopode: déformation temporaire de la membrane plasmique qui permet à une cellule de se nourrir et se déplacer en rampant sur un support dans une direction déterminée

Qualité du sol: capacité d'un sol, au sein d'un écosystème naturel ou anthropisé, d'assurer des fonctions spécifiques telles qu'être support de croissance de plantes, maintenir ou améliorer la qualité de l'eau, être un habitat, un réservoir de biodiversité, le support d'ouvrages, etc..

Récalcitrant: qui est chimiquement difficile à biodégrader

Rhizodéposition: libération dans le sol de composés organiques par des racines de plantes vivantes

Rhizosphère: zone du sol qui est influencée par des processus physiques, chimiques et biologiques dus aux racines des plantes

Sclérote: forme de conservation de certains champignons, formé d'une masse compacte de mycélium, contenant des réserves nutritives. Chez certains champignons, les sclérotas peuvent se détacher et persister à l'état dormant jusqu'au retour de conditions favorables permettant la croissance du champignon

Sénescence: processus biologiques liés au vieillissement d'un organisme

Sols hydromorphes: sols fréquemment saturés d'eau, comme par exemple dans les tourbières et marais

Spore: cellule de multiplication végétative ou de reproduction existant chez de nombreuses plantes sans fleurs, champignons et algues.

Sylviculture: art et science de cultiver des arbres

Symbiose: association étroite et durable entre des organismes de deux espèces différentes à bénéfices mutuels

Trophique: qui a trait à la nutrition ou aux habitudes alimentaires d'un organisme dans un écosystème

Univoltine: se réfère à des organismes qui ont une descendance par an

Le Centre commun de recherche (Joint Research Centre)



Mission du Centre commun de recherche (JRC) :

La mission du Centre commun de recherche est de fournir un soutien scientifique et technique à la conception, à l'élaboration, à la mise en œuvre et au suivi des politiques de l'Union Européenne répondant aux demandes de celles-ci.

En tant que service de la Commission européenne, le Centre commun de recherche joue pour l'Union le rôle de centre de référence en matière de science et de technologie. Proche du processus d'élaboration des politiques, il sert l'intérêt commun des États membres tout en étant indépendant des intérêts particuliers, privés ou nationaux.

De la science robuste à l'attention des décideurs

Le centre commun de recherche de la communauté européenne a une mission d'appui aux politiques européennes et fait partie de la Commission européenne. Le JRC fournit des avis scientifiques et un savoir faire technique en appui à une large gamme de politiques européennes. Son statut de service de la Commission, qui garantit son indépendance des intérêts privés ou nationaux, est crucial pour la réalisation de sa mission.

Le JRC comprend sept instituts scientifiques, localisés sur cinq sites différents en Allemagne, Belgique, Espagne, Italie et Pays Bas, regroupant une grande diversité de laboratoires de recherche et des équipements scientifiques remarquables. De nombreuses collaborations permettent à des scientifiques d'instituts partenaires d'avoir accès à ces équipements.

Valeurs fondamentales du JRC :

« Le JRC a pour objectif de répondre aux standards les plus élevés en termes de qualité, d'efficacité et d'intégrité, dans le respect de la société dans son ensemble, de ses clients et de son propre personnel ». Notre travail va de la détection et l'analyse d'organismes génétiquement modifiés (OGM) dans l'alimentation au développement de techniques d'investigation pour combattre le trafic illicite de matériel nucléaire, à l'usage de satellites et de techniques associées pour suivre l'évolution de l'usage des sols ou identifier des situations d'urgence telles que des feux de forêt ou des inondations. Nos activités comprennent aussi la définition de standards alimentaires, la recherche de nouvelles technologies pour la fourniture d'énergie, et l'évaluation des choix politiques, par exemple concernant le changement climatique.

LE JRC emploie environ 2 750 personnes, qui viennent de toute l'Europe, et son budget, provenant du budget de recherche de l'Union européenne est de 330 millions d'euros par an. Des revenus additionnels proviennent de la participation du JRC à des actions indirectes, à des travaux supplémentaires pour les services de la Commission et à des travaux sous contrats pour d'autres institutions, telles que des autorités régionales ou des industries. Les informations les plus récentes figurent dans le rapport annuel du JRC.

<http://www.jrc.ec.europa.eu/>

Un organisme de recherche en appui aux politiques

Plus de 25% de la législation européenne a des bases techniques ou scientifiques et cette proportion devrait s'accroître car les politiques européennes concernent un champ croissant de disciplines. Le JRC, en tant que centre de recherche interne en appui à ces politiques, fournit son appui tout au long du processus législatif, tout en maintenant une base scientifique solide. Le programme pluriannuel de travail du JRC au sein du 7ème programme cadre de l'UE (2007-2013) reflète cette mission tournée vers les acteurs tout en permettant le développement de nouvelles compétences afin de faire face à des sujets émergents.

Les recherches du JRC en appui aux politiques de l'UE sont regroupées en cinq thèmes:

- La prospérité dans une société à haut niveau de connaissances comprend la croissance, l'emploi, le savoir et la compétitivité.

Le JRC se focalise sur le cadre de régulation, le développement de mesures standardisées et sur l'harmonisation des données. Il appuie des politiques clés dans le domaine de l'énergie, des transports, de l'information, de la chimie et des biotechnologies.

- L'utilisation durable des ressources est une priorité du JRC depuis longtemps, particulièrement dans les domaines de l'agriculture et de l'environnement. Le thème « environnement et santé » émerge actuellement, alors que le changement climatique reste un thème majeur.
- La sécurité et la liberté sont des sujets dont l'UE se préoccupe de plus en plus. Le JRC se concentre sur l'appui à des enjeux de sécurité interne, sur des questions pour lesquelles les interactions entre la commission européenne et les états membres s'intensifient. Les activités du JRC vont aussi se poursuivre autour de politiques publiques bien établies pour lesquelles bien des défis restent, tels que la sécurité sanitaire et alimentaire et la réaction aux catastrophes naturelles.
- L'Europe, en tant que partenaire mondial, engage le JRC dans une large gamme de politiques extérieures (par exemple commerce international, lutte contre la fraude, actions de l'UE concernant la stabilité, la non prolifération, comme les plus classiques politiques étrangères et de sécurité; le développement de coopération internationale et d'aide humanitaire, les relations avec les voisins de l'Europe, etc.).
- Le programme EURATOM pour le JRC implique le développement et l'assemblage de connaissances, la fourniture de données scientifiques et techniques cruciales et le soutien à la sécurité, la fiabilité, la durabilité et le contrôle de l'énergie nucléaire; y compris l'évaluation de la sécurité de systèmes innovants ou à venir.

L'Institut de l'environnement et du développement durable

Localisé à Ispra (une petite ville sur les rives du lac Majeur dans le nord de l'Italie), l'IES, L'Institut de l'environnement et du développement durable (Institute for Environment and Sustainability), est un des instituts constituant le JRC de la Commission européenne. En accord avec la mission du JRC, l'objectif de l'IES est de fournir un appui scientifique et technique aux stratégies de l'Union européenne pour la protection de l'environnement et le développement durable.

L'IES travaille en collaboration étroite avec des laboratoires officiels, des centres de recherche et des industries des Etats Membres, créant ainsi des ponts entre les politiques européennes et les citoyens européens.

L'association d'expertises complémentaires dans les domaines des sciences expérimentales et analytiques, de la modélisation, des systèmes d'information géographiques et de la télédétection place l'IES dans une position privilégiée pour contribuer à la mise en place de l'espace européen de recherche et du développement durable.

La mission de l'IES est de fournir un soutien scientifique et technique aux politiques européennes pour la protection de l'environnement et dans l'optique d'un développement durable en Europe.

Commission européenne
Centre commun de recherche
L'Institut de l'environnement et du développement durable
Via E. Fermi, 2749
I-21027 Ispra (VA)
Italie

<http://ies.jrc.ec.europa.eu/>

PROGRAMME



Le programme GESSOL du Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Énergie a pour objectifs :

- d'éclairer les politiques publiques afin de réduire les risques de dégradation des sols et d'améliorer la prise en compte de leur multi-fonctionnalité.
- d'apporter des recommandations et des outils aux usagers des sols pour développer une gestion durable de cette ressource.

www.gessol.fr

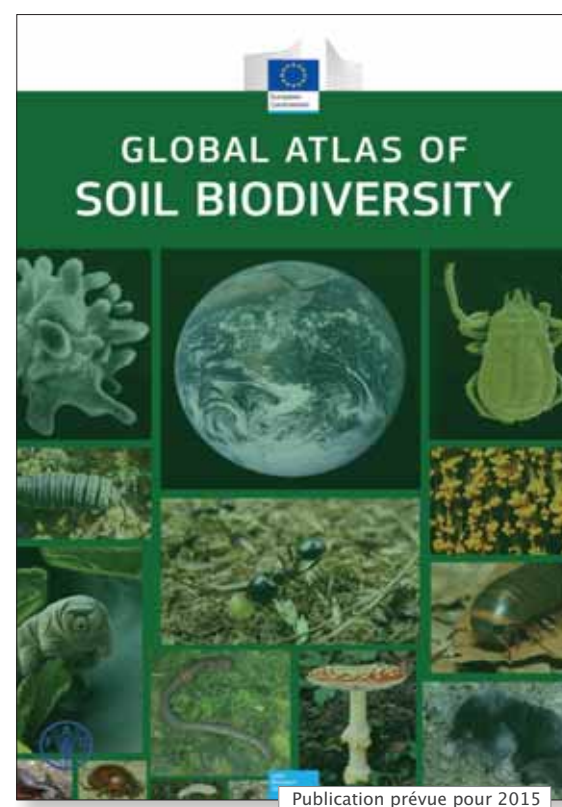
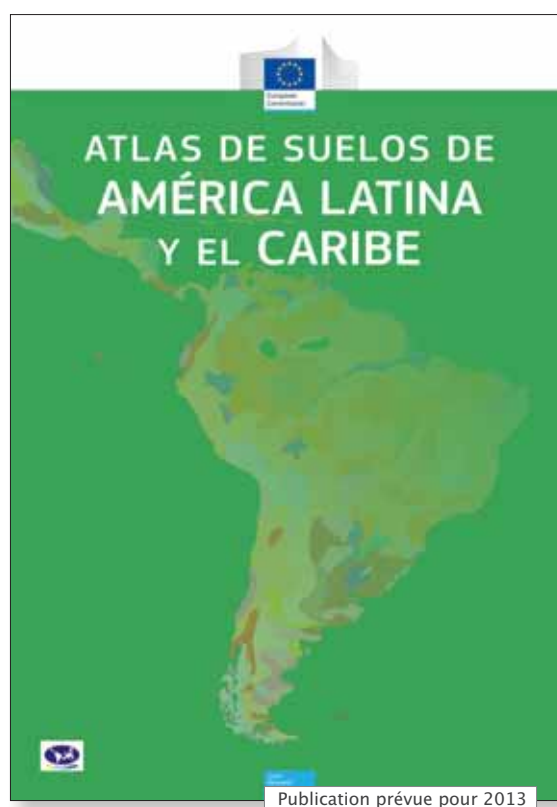
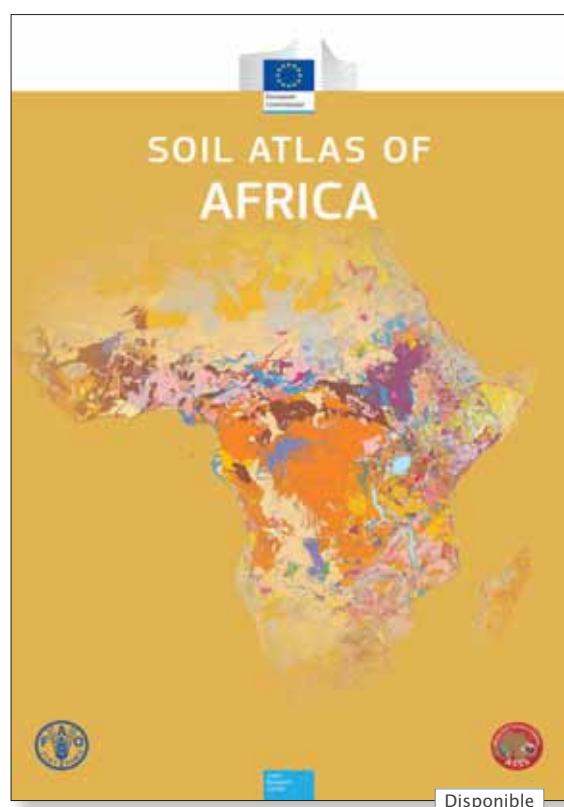
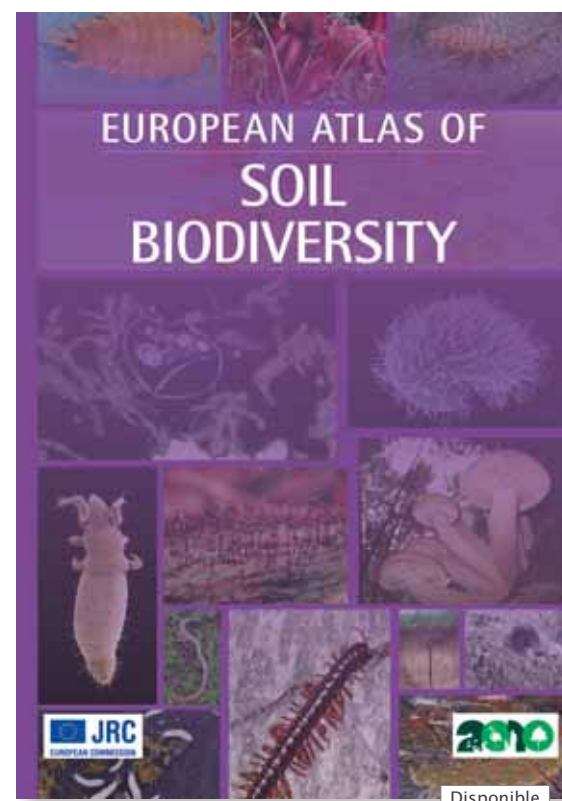
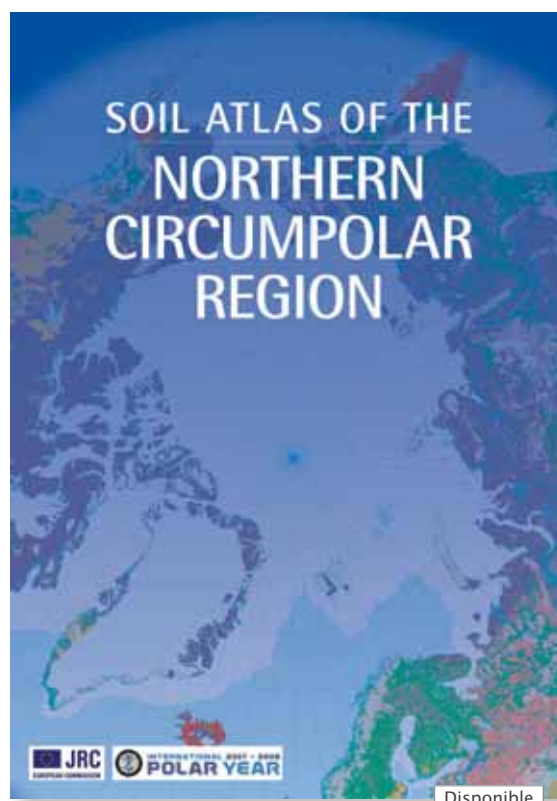
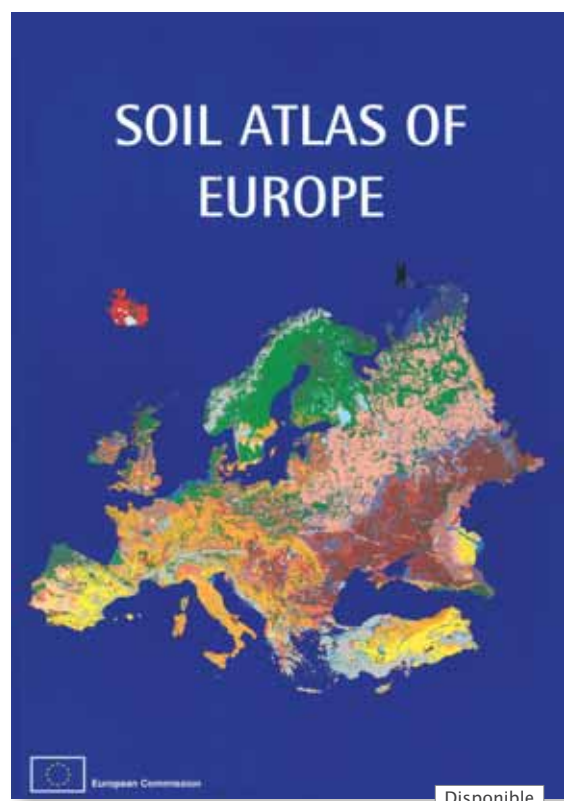
Autres publications de GESSOL :

- *Gestion durable des sols - Ouvrage de synthèse 1998 - 2008.* Laëticia Citeau, Antonio Bispo, Marion Bardy, Dominique King, coord. 2008. *Gestion durable des sols. Collection Savoir Faire, Editions Quae, 320p.*
- *Etude et Gestion des sols - Numéro thématique: impacts des pratiques agricoles - Programme GESSOL 2004-2008 AFES, 2011*
- *La vie cachée des sols - Brochure grand public sur la biodiversité du sol - 2010.* Eglin T., Blanchart E., Berthelin J., de Cara S., Grolleau G., Lavelle P., Richaume-Jolion A., Bardy M., Bispo A. 2010. *La vie cachée des sols, MEEDDM, 20pp.*
- *Traduction de l'exposition « The soil is alive! » - 2010.* Eric Blanchart (Institut de Recherche pour le Développement), Marion BARDY (Ministère de l'Ecologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer, France), Dominique King (Institut National de la Recherche Agronomique).



Dans la même collection

Le JRC collabore avec des chercheurs en science du sol ou dans d'autres disciplines du monde entier pour créer et éditer une collection d'atlas sur les sols. Pour avoir une copie ou des informations complémentaires, merci de consulter le service des publications de l'Union européenne (<http://publications.europa.eu/>) ou le site internet du JRC (<http://eusols.jrc.ec.europa.eu>).



Références

Bonkowski, M. (2004). Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162 : 617–631

Brown, G.G., Römbke, J., Hofer, H., Verhaag, M., Sautter, K.D. & Santana, D.L.Q. (2006). Biodiversity and function of soil animals in Brazilian agroforestry systems. In *Sistemas Agroforestais: Bases científicas para o desenvolvimento sustentado*. Campos dos Goytacazes, UENF, 6, Parte IV, p. 217-242.

Bunning, S. & Jiménez, J. (2003). Indicators and Assessment of Soil Biodiversity/Soil Ecosystem Functioning for Farmers and Governments. Paper presented at the OECD Expert Meeting on indicators of Soil Erosion and Soil Biodiversity 25 – 28 March 2003, Rome, Italy.

Cluzeau, D., Pérès, 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. *Etude et Gestion des Sols*, 16 (3/4) : 187-201.

Cobb, N. (1918). Nematodes of the slow sand filter-beds of American cities. *Contrib. Sc. Nemat.*, 7 : 189-212

Constanza R., d'Arge R., Groot R., Farber S., Grasso, M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R. V., Paruelo J., Raskin R. G., Sutton P. and van den Belt M. (1997) « The value of the world's ecosystem services and natural capital ». *Nature*, 387, pp. 253-260

Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman J. & Shallenberger R. (2009). Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7 (1) : 21–28.

Finlay, R. (2006). Identification of single species and communities – Chapter 4.3 in: Luster, J & Finlay R. (Eds.), *Handbook of methods used in rhizosphere research*. Swiss Federal Research Institute. pp. 338-339

Gadd, G.M. (2007). Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation. *Mycological Research*, 111 : 3-49.

Haygarth, P. & Ritz, K. (2009). The future of soils and land use in the UK: Soil systems for the provision of land-based ecosystem services. *Land Use Policy*, 26 : S187-S197

Hoffland, R., Giesler, A.G., Jongmans & Van Breemen, N. (2002). Increasing feldspar tunnelling by fungi across a north Sweden podzol chronosequence. *Ecosystems*, 1 : 11-22.

Jensen, J. & Mesman, M. (2006). Ecological risk assessment of contaminated land. Decision support for site specific investigations. National Institute for Public Health and the Environment (RIVM), Bilthoven (NL). 136 pp.

Kerr, A. (1982). Biological control of soil-borne microbial pathogens and nematodes. In *Advances in Agricultural Microbiology*, (Ed.) N. S. Subba Rao. Oxford & IBH Publishing, New Delhi.

Kosmas, C., Briassoulis, H., Gerontidis, S., Detsis, B., Marathanou, M., Dalakou, B. (1999). Medalus III: Lesvos, soil-vegetation interactions.. EC Research Project ENV4-CT95-0119, Brussels.

Krawchuk, M.A., Moritz, M.A., Parisien, M.A., Van Dorn, J. & Hayhoe, K. (2009). Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. *PLoS ONE*, 4 : 5102.

Luster J., Göttlein A., Nowack B., Sarret G. (2009). Sampling, defining, characterising and modelling the rhizosphere - the soil science tool box. *Plant and Soil*, 321 : 457-482

Maron, P.-A., Ranjard, M., Mougél, C. & Lemanceau I, P (2007). Metaproteomics: A New Approach for Studying Functional Microbial Ecology. *J. Microbial Ecology*, 53 (3): 486-493

Nakagaki, T., Yamada, H. & Tóth, A. (2000). Intelligence: Maze-solving by an amoeboid organism. *Nature*, 407 : 470

Neumann, G. (2006). Root Exudates and Organic Composition of Plant Roots – Chapter 3.1 in: Luster, J & Finlay, R. (Eds.), *Handbook of methods used in rhizosphere research*. Swiss Federal Research Institute. pp. 323-324

Pelczar Jr., M. J., Chan, E. C. S. & Krieg N. R. (Eds.), (1993). *Microbiology: Concepts and applications*. McGraw-Hill, Inc., USA., 896 pp.

Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T. & Cliff, B. (1997). Economic and environmental benefits of biodiversity. *Bioscience*, 47 : 747–758.

Schmelz, R., Collado, R. & Römbke, J. (2008). Mata Atlântica enchytraeids (Paraná, Brazil): The genus *Achaeta* (Oligochaeta, Enchytraeidae). *Zootaxa*, 1809 : 1–35

Van Scholl, L., Kuyper, T., Smits, M., Landeweert, R., Hoffland, E. & Van Breemen, N. (2008). Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and biogeochemical cycles. *Plant Soil*, 303 : 35-47.

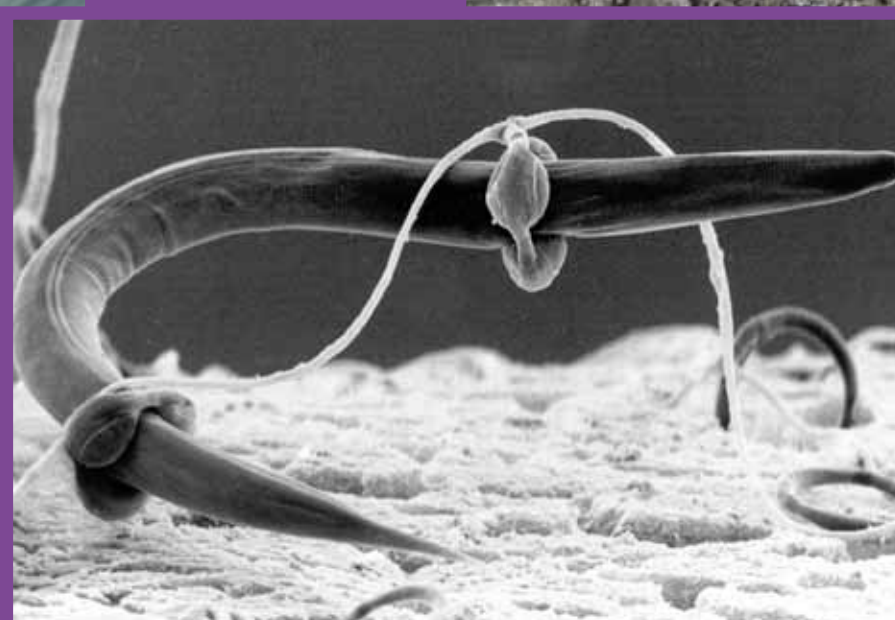
Le sol est une composante des écosystèmes essentielle à la vie sur Terre. De nombreux processus et fonctions des écosystèmes sont liés aux organismes vivants dans le sol, qui permettent ainsi la vie en surface. Cependant, malgré le fait que les sols abritent un quart des espèces vivantes sur Terre, la vie du sol reste souvent oubliée et souffre d'être « loin des yeux, loin du cœur ».

Quelles formes de vie sont présentes dans le sol? Qu'entendons-nous par « biodiversité du sol » ? Quelles sont les particularités de la biologie des sols ? En quoi l'activité humaine affecte-t-elle les écosystèmes du sol ? Quels sont les liens entre les organismes du sol et le changement climatique ?

Ce premier ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS propose des textes informatifs, de magnifiques photographies, et des cartographies pour répondre à ces questions. L'ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS a pour objectif de permettre aux non-spécialistes d'accéder aux informations de ce monde invisible. La première partie de ce livre fournit une vue d'ensemble de l'environnement souterrain et des organismes du sol, de leurs rôles dans les fonctions des écosystèmes et les cycles biogéochimiques globaux, et de leur importance, notamment économique, pour les activités humaines. La seconde partie est une « Encyclopédie de la Biodiversité du Sol ». Commencant avec les plus petits organismes comme les bactéries, cette partie présente l'ensemble des groupes taxonomiques présents dans le sol comme les champignons, les nématodes, les insectes et la macro-faune pour illustrer l'étonnante diversité de la vie dans le sol.

L'ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS est plus qu'un simple atlas. Produit par des scientifiques majeurs d'Europe lors de l'année internationale de la biodiversité (2010), ce document unique met à l'honneur une composante généralement négligée de l'environnement et qui nous concerne tous.

L'ATLAS EUROPÉEN DE LA BIODIVERSITÉ DES SOLS se veut une référence sur de nombreux aspects des sols. Son but général est de communiquer sur la nécessaire sauvegarde de la biodiversité des sols, garante essentielle de la vie sur Terre.



Les organismes du sol représentent près d'un quart de toute la biodiversité terrestre. Ils sont encore largement négligés dans les efforts de préservation. A travers le monde, seulement huit espèces vivant dans le sol sont protégées par les lois internationales CITES en vigueur sur les espèces en danger : trois scorpions, quatre tarentules et un scarabée. Ce manque de considération ne signifie pas que d'autres espèces ne soient pas en danger. Il s'explique simplement par le manque de connaissance sur ces espèces et par la complexité de leur habitat et de leur fonctionnement. Un effort pour leur protection pourrait être doublement utile, autant pour la protection des communautés vivant dans les sols que des habitats de surface.

