



HAL
open science

Aperçu des avancées dans le domaine de la biologie des sols forestiers

Stéphane Uroz, Antonio Bispo, Marc Buée, Aurélie Noémie Candice Cebron, J. Cortet, Thibaud Decaens, Mickael Hedde, Guénola Pérès, M. Vennetier, Cécile Villenave

► **To cite this version:**

Stéphane Uroz, Antonio Bispo, Marc Buée, Aurélie Noémie Candice Cebron, J. Cortet, et al.. Aperçu des avancées dans le domaine de la biologie des sols forestiers. *Revue forestière française*, 2014, LXVI (4), pp.467-478. 10.4267/2042/56560 . hal-02601314

HAL Id: hal-02601314

<https://hal.inrae.fr/hal-02601314v1>

Submitted on 16 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

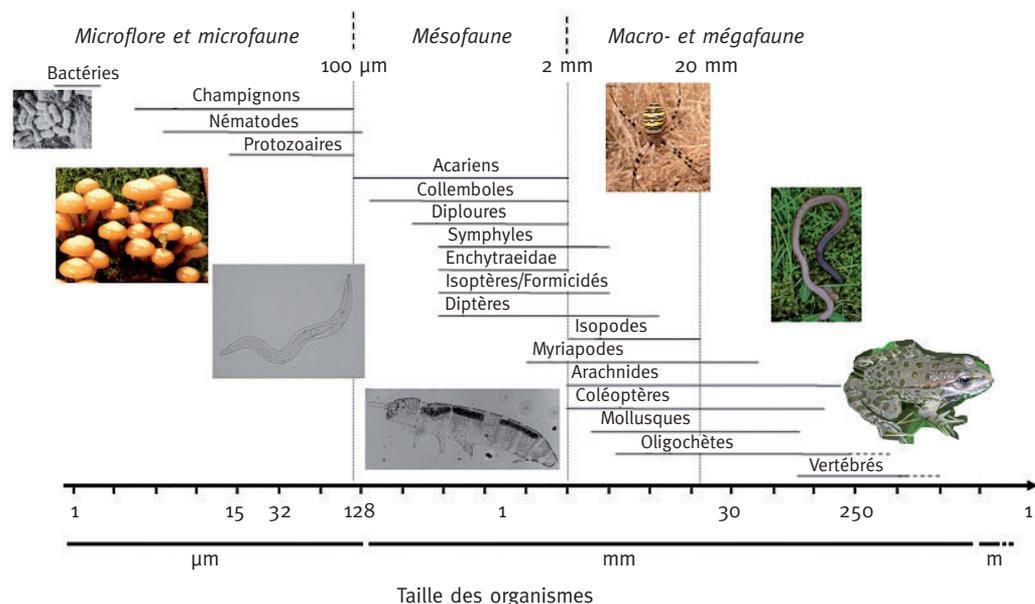
APERÇU DES AVANCÉES DANS LE DOMAINE DE LA BIOLOGIE DES SOLS FORESTIERS

STÉPHANE UROZ – ANTONIO BISPO – MARC BUÉE – AURÉLIE CEBRON –
JÉRÔME CORTET – THIBAUD DECAENS – MICKAËL HEDDE – GUÉNOLA PERES –
MICHEL VENNETIER – CÉCILE VILLENAVE

LA BIOLOGIE DES SOLS FORESTIERS : DÉFINITIONS ET CONTRAINTES

Outre les services liés à la production de biomasse, leur rôle dans le cycle de l'eau et la qualité de l'atmosphère, et leur intérêt culturel et récréatif, les forêts sont aussi des réserves de biodiversité. Appréhender l'ampleur de cette biodiversité n'est pas toujours évident, même pour le gestionnaire ou le promeneur averti. Intuitivement, la diversité des peuplements forestiers et du couvert associé, ainsi que la faune, sont bien intégrées, mais la diversité des organismes des sols reste un domaine encore très méconnu.

FIGURE 1 **DISTRIBUTION DES ORGANISMES DU SOL EN FONCTION DE LEUR TAILLE**
(Adapté de T. Decaens, 2010)



Qu'entendons-nous par biologie des sols ? C'est l'étude de l'ensemble des organismes vivants résidant dans le sol, de leurs interactions et de leur(s) fonction(s). La diversité de ces organismes est immense, et nous sommes très loin d'en avoir un inventaire exhaustif. C'est pourquoi il est essentiel de mieux l'appréhender et de protéger la biodiversité tellurique associée. Celle-ci englobe des organismes allant de plusieurs centimètres pour les invertébrés les plus gros (exemple : escarots), au millimètre pour les acariens, les collemboles et les champignons, et enfin à l'échelle du micromètre (millionième de m) pour les bactéries (figure 1, p. 467). Ces organismes se caractérisent aussi par des distributions très hétérogènes, allant de quelques dizaines d'individus par gramme de sol pour les nématodes à plusieurs millions pour les champignons et les bactéries. Ces caractéristiques propres à chaque classe d'organismes du sol, et le fait qu'ils se développent dans une matrice complexe rendent ardue leur étude, et sont autant de défis scientifiques à relever. Malgré ces difficultés, les dix dernières années ont vu le développement de nombreuses avancées conceptuelles, technologiques et collaboratives dans le domaine de la biologie des sols.

SINGULARITÉ DES SOLS FORESTIERS

Les sols forestiers des régions tempérées se singularisent de ceux des cultures annuelles et des prairies, par au moins deux grands facteurs. Le premier est la qualité du sol considéré. Historiquement, les sols fertiles ont été utilisés pour l'agriculture, laissant les forêts sur des sols plus pauvres en éléments nutritifs souvent très caillouteux et généralement associés à des pH plutôt acides ou parfois excessivement basiques. Le second est la présence des arbres qui, selon les essences, modifient plus ou moins à long terme les propriétés des sols. En conséquence, les sols forestiers, rarement remaniés par des instruments aratoires, sont structurés en horizons plus ou moins différenciés. Les arbres prélèvent de l'eau et des éléments minéraux dans tous les horizons y compris dans les plus profonds. Les éléments minéraux sont recyclés par l'intermédiaire de la litière qui se décompose plus ou moins rapidement suivant les types de sols. La différenciation en horizons s'accompagne d'un gradient d'éléments nutritifs disponibles. À cela vient s'ajouter l'influence des modes de gestion forestière (plantation, éclaircie, exploitation du bois et des rémanents, tassement des sols, amendement), des événements naturels (incendies, attaques de pathogènes), mais aussi des variations climatiques (température et régime hydrique). Ces facteurs modifient la structure des communautés d'organismes et donc le fonctionnement biologique des sols.

RÔLE DES ORGANISMES DANS LES SOLS

L'action des organismes sur les cycles des éléments joue un rôle essentiel dans la structuration des sols, la nutrition des arbres et dans l'homéostasie des écosystèmes forestiers.

Aération et structuration du sol

L'aération du sol, sa perméabilité et sa capacité de rétention en eau dépendent largement de sa structure, de sa porosité et de l'activité biologique. Ainsi, les micro-organismes participent à la stabilité structurale du sol, *via* des polysaccharides qui jouent le rôle de ciment entre les particules de sol ; cette action étant renforcée par le réseau d'hyphes développé par les champignons. Cependant, parmi ces organismes, les lombriciens jouent souvent un rôle clé, quand les conditions de sol permettent leur développement. De la litière jusqu'à parfois plusieurs dizaines de centimètres de profondeur, à la recherche de matière organique (MO) ou de conditions d'humidité favorables, ils créent de nombreuses galeries favorisant l'infiltration de l'eau, la circulation des gaz et la colonisation du sol par les racines. Brassant plusieurs centaines de tonnes de terre à l'hectare chaque année

(production évaluée à 240 tonnes par hectare de déjections), ils ingèrent en 10 à 20 ans l'équivalent de la totalité du sol sur 25 cm de profondeur. Leurs déjections, plus riches en matières organiques et minérales que le sol environnant, sont des foyers de prolifération privilégiés pour la microfaune, les champignons et les bactéries, qui vont à leur tour les restructurer à des échelles plus fines, créant des micropores particulièrement importants pour la capacité de rétention en eau du sol et la circulation des fluides.

Implication dans le cycle des nutriments et la nutrition des arbres

• *Dégradation de la matière organique*

La matière organique des sols forestiers est composée de produits biologiques en décomposition, enrichie de manière saisonnière par la chute des feuilles et du bois mort sans oublier la litière souterraine. Cet environnement est colonisé par un ensemble complexe d'organismes particulièrement actifs et complémentaires qui vont fragmenter et décomposer la matière organique.

Action de la faune

Les invertébrés détritivores (collembolés, acariens), millepattes (diplopodes), nématodes, cloportes, lombriciens et gastéropodes *pro parte*, sont parmi les premiers à dégrader la matière organique. Leur action combine une dégradation mécanique, des modifications biochimiques, le mélange de la matière organique et de la matière minérale, l'augmentation de l'activité microbienne, la rupture et la dissémination des hyphes fongiques. Ces effets modifient la matière organique par :

- le transit digestif lui-même (quelques heures),
- l'augmentation de l'activité microbienne (les premiers jours après l'excrétion),
- la séquestration et la protection de matière organique non dégradée dans des structures vieillissantes (quelques semaines à plusieurs mois),
- la modification du turn-over de la matière organique due à la redistribution des particules dans le profil de sol (de l'échelle annuelle à décadaire).

Action des champignons

En association avec ces invertébrés, les champignons interviennent ensuite dans la dégradation des composés récalcitrants. Pendant longtemps, les champignons saprophytes ont été identifiés comme les seuls protagonistes impliqués. Cependant, cette capacité apparaît partagée avec les champignons ectomycorrhiziens. L'organisation spatiale de ces deux communautés fongiques dans les premiers centimètres du sol suggère des rôles complémentaires ou redondants. Ainsi, les saprophytes sont principalement localisés dans la litière la plus fraîche à la surface du sol, où l'activité cellulytique est la plus intense. Les champignons symbiotiques sont par contre dominants dans la couche inférieure de l'horizon organique, où ils vont mobiliser l'azote organique à partir de la lignine résiduelle, des molécules humiques ou des résidus de chitine des insectes et de champignons morts. Cette compartimentation verticale des différents groupes fonctionnels de champignons se retrouve également au cours de la décomposition du bois mort.

• *Altération des minéraux et cycle de l'azote*

Le développement des écosystèmes forestiers sur des sols pauvres en éléments nutritifs pose la question du maintien de la croissance des arbres dans ces conditions. D'où proviennent les éléments nutritifs nécessaires au fonctionnement sur le long terme de ces écosystèmes ?

Altération des minéraux

En dehors du recyclage des éléments chimiques contenus dans la matière organique, et les dépôts atmosphériques, la principale source de cations et de phosphore provient des minéraux du sol.

Ces cations piégés dans les structures minérales nécessitent un processus d'altération abiotique et biotique pour les rendre disponibles. Il est classiquement admis que les champignons ectomycorhiziens sont capables de libérer les éléments nutritifs des minéraux ou de la matière organique. Ces éléments minéraux sont absorbés par les hyphes et transférés aux arbres hôtes. Il a aussi été démontré que les processus d'altération des minéraux et à un degré moindre des processus de décomposition de la matière organique sont l'œuvre de bactéries. Les champignons ectomycorhiziens assureraient alors plutôt le rôle de collecteur des éléments ainsi libérés. Les arbres sélectionneraient dans leur rhizosphère des communautés microbiennes favorisant la libération des éléments minéraux.

Cycle de l'azote

L'azote des écosystèmes forestiers provient essentiellement de l'atmosphère, dépôts atmosphériques (orages, pollution naturelle ou anthropique), de la fixation d'organismes libres dans les sols (bactéries) ou de la fixation symbiotique chez des espèces comme l'Aulne ou des légumineuses de la flore accompagnatrice herbacée ou arbustive. La quantité d'azote disponible des écosystèmes forestiers est en général faible, d'où l'importance du recyclage par minéralisation de la litière. L'utilisation d'un isotope stable de l'azote (^{15}N) a permis de préciser les flux d'azote dans les sols, d'identifier les sources disponibles et les acteurs microbiens impliqués dans les différentes étapes.

L'étude des fonctions microbiennes liées au cycle de l'azote a révélé que toutes les étapes de son cycle (minéralisation, nitrification, assimilation microbienne, dénitrification) étaient réalisées par des micro-organismes spécialisés et *via* des gènes bien identifiés. Parmi ces étapes, la nitrification (oxydation de l'ammonium en nitrate) est souvent considérée comme une étape clé. L'utilisation de déterminants génétiques pour suivre ces communautés fonctionnelles a permis de mettre en évidence un lien entre la diversité des bactéries nitrifiantes et les propriétés physicochimiques des sols (pH du sol, teneur en N). Cependant nos connaissances restent limitées notamment pour les sols acides où les groupes fonctionnels connus sont peu présents ou absents, suggérant l'implication d'autres acteurs. Dans ce sens, le rôle potentiel des archéobactéries dans l'oxydation de l'ammonium a récemment été suggéré, mais reste à démontrer dans les sols. Enfin, de nombreux champignons et bactéries hétérotrophes peuvent aussi contribuer à la nitrification, mais les connaissances dans ce domaine restent limitées.

LA BIOLOGIE DES SOLS : UN INTÉRÊT CROISSANT ?

Au niveau international, la Convention sur la diversité biologique (1993) a notamment pour objectifs la conservation de la diversité biologique et l'utilisation durable de ses constituants. En 2006, une initiative concernant la protection et l'utilisation durable de la biodiversité des sols a été lancée avec pour objectifs l'acquisition de connaissances sur ses rôles ainsi que l'intégration de sa conservation dans les pratiques de gestion des terres et des sols.

Au niveau européen, les stratégies de conservation de la biodiversité ont longtemps reposé sur la délimitation de zones protégées (parcs naturels). Plus récemment, la Directive Habitats en 1992 et la mise en place des sites Natura 2000 ont permis la protection plus large d'écosystèmes. En 2002, une communication de la Commission européenne [COM(2002)179] faisait état de la dégradation des sols, reconnaissant officiellement le besoin de protection des sols (notamment de la biodiversité des sols) et appelait à la construction d'une stratégie thématique de protection des sols⁽¹⁾

(1) http://ec.europa.eu/environment/soil/three_en.htm.

[COM(2006)231]. Cette stratégie souligne que le sol est une ressource naturelle essentielle et irremplaçable qui accomplit un grand nombre de fonctions fondamentales à protéger, et qu'il faut :

- intégrer la protection des sols dans les politiques nationales et communautaires,
- renforcer les recherches sur les sols comme base pour de futures politiques,
- sensibiliser le grand public sur la nécessité de protéger les sols.

De manière opérationnelle, aucune mesure n'a été proposée pour la biodiversité des sols à cause du caractère lacunaire des connaissances dans ce domaine, et de l'apparente redondance fonctionnelle entre organismes du sol, qui n'a pas rendu possible l'identification d'espèces dites « clé de voûte⁽²⁾ » ou « parapluie⁽³⁾ » pour établir des priorités d'actions et combattre l'érosion de la biodiversité des sols.

Néanmoins, il a été décidé d'intensifier les efforts européens pour accroître la compréhension des fonctions de la biodiversité des sols et la faire connaître. À titre d'exemple, davantage de fonds ont été alloués dans le cadre du Programme cadre de recherche (voir p. 473) et la publication d'un *Atlas européen de la biodiversité des sols* a été réalisée⁽⁴⁾.

ÉVOLUTION DES TECHNIQUES D'ANALYSE

Les difficultés liées à l'accessibilité et à l'identification des organismes du sol sont des verrous importants en écologie. Au cours des dix dernières années, de nombreuses méthodes d'investigation ont été développées pour dépasser ces contraintes. La séparation des organismes de la matrice sol peut s'avérer parfois compliquée. En fonction du type d'organisme, cette extraction est passée par exemple d'une séparation manuelle (macrofaune totale), par élutriation (nématodes) ou par mise en culture sur boîte de Petri (bactéries et champignons, approche pasteurienne), à des techniques d'extraction sélective par gradient de densité ou à des techniques d'identification basées sur certains constituants cellulaires. Parmi ces constituants cellulaires, les acides gras, les protéines et surtout les acides nucléiques ont récemment donné lieu aux développements les plus conséquents. Ces approches n'ont néanmoins pu être développées que grâce aux connaissances accumulées par des approches plus classiques. L'identification de gènes marqueurs (exemple : ADN_r 16S pour les bactéries) a permis le développement d'approches ciblées sur l'ADN d'isolats environnementaux et même d'ADN métagénomique (ADN englobant tous les organismes du sol) directement extrait du sol. En dehors de ce développement, la plupart des approches ciblées passent par une amplification sélective (PCR) de ces gènes marqueurs, leur séquençage et leur comparaison avec les bases de données internationales. Cette comparaison par rapport à des séquences de référence permet une assignation taxonomique des organismes. Ces approches ciblées ont donné lieu à des méthodes de mesure permettant de quantifier ces organismes directement à partir d'échantillons de sol (PCR quantitative), et à des méthodes de séquençage à haut débit (méthode de pyroséquençage, Illumina...) permettant d'accéder à la diversité d'organismes de l'échantillon considéré. Le séquençage à haut débit est probablement l'avancée technologique majeure de ces dernières années puisqu'elle a permis d'accéder avec une résolution sans précédent à la diversité des organismes du sol (figure 2, p. 472). Parallèlement à l'augmentation du nombre de séquences générées, le coût de séquençage a fortement baissé, passant ces dix dernières années de 10-100 séquences par échantillon à plusieurs millions, pour un tarif régressant de 10 à 0,006 euros la séquence. En complément des approches ciblées, la métagénomique massive s'est développée ces dernières années. Basée sur le séquençage direct de l'ensemble de l'ADN extrait du sol (et non plus d'un seul gène marqueur), elle donne accès à l'ensemble de l'information génétique des organismes présents

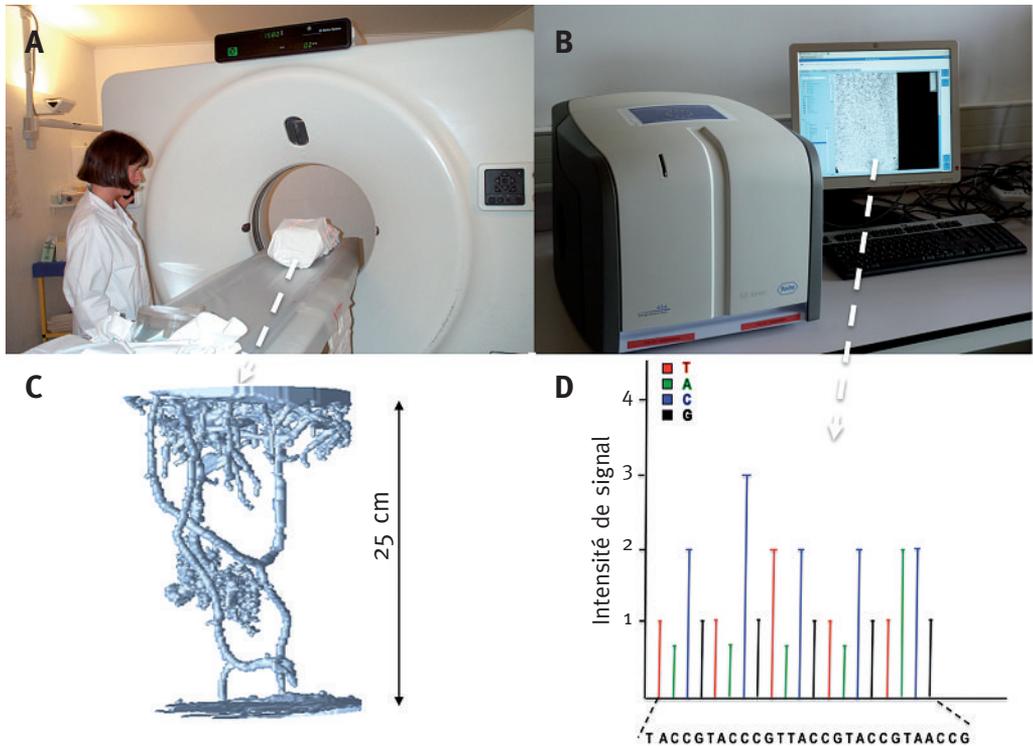
(2) Espèces pouvant avoir une influence cruciale sur leur écosystème en lien de leur taille et de leur activité.

(3) Espèces dont les exigences en matière d'habitat ou d'aire de répartition sont telles que leur conservation garantirait la viabilité de beaucoup d'autres espèces.

(4) http://eu soils.jrc.ec.europa.eu/library/maps/biodiversity_atlas/french.html.

dans l'échantillon considéré (bactéries, champignons, insectes...). Ces analyses métagénomiques devraient conduire à une meilleure compréhension du potentiel fonctionnel des communautés. Afin d'accéder à l'activité réelle des micro-organismes et mieux comprendre les réponses cellulaires face aux variations environnementales, les approches de métatranscriptomique et protéomique sont vouées à se développer en lien étroit avec la bioinformatique. Les technologies permettant de rendre compte de la structuration des sols ont aussi beaucoup évolué. Ainsi un grand nombre de logiciels d'analyse d'image ont été développés pour caractériser en deux dimensions la morphologie porale à partir de lames minces (réalisées en rigidifiant le sol par de la résine époxy). En parallèle, l'utilisation de la tomographie aux rayons X (scanner) a par exemple permis d'obtenir des images en trois dimensions des réseaux de galeries des lombriciens (figure 2, ci-dessous). Ces outils ont permis le développement de modèles rendant compte de la structuration du sol sous l'impact des organismes (exemple : SWORM).

FIGURE 2 EXEMPLES DE TECHNIQUES D'ANALYSES



A et C : Utilisation du scanner (A ; Tomographe aux rayons X – collaboration CHU Rennes-Pontchaillou, Pérès, 2003) afin d'obtenir l'image en 3 dimensions (C) des réseaux de galeries créés par les vers de terre dans un bloc de sol non perturbé. L'image en 3D générée (C) permet de rendre compte de la morphologie du réseau (longueur, diamètre des galeries, tortuosité, nombre de branchements, interconnexions) et de ce fait de sa fonctionnalité en termes de transfert hydrique.

B et D : Pyroséquenceur junior. La figure B présente un pyroséquenceur junior relié à un ordinateur (plateforme Ecogénomique, UMR 1136 IAM). Cet appareil permet de générer jusqu'à 100 000 séquences par jour. Il permet notamment d'analyser la diversité des communautés bactériennes par pyroséquenceur du gène 16S. La technologie du pyroséquenceur 454 (Roche) génère un signal visible sur l'écran. L'analyse de ce signal permet d'identifier les bases d'ADN présentes et donc de déterminer la composition en bases (A, T, G et C) des séquences 16S présentes dans l'échantillon analysé. Un profil partiel typique d'une séquence issue du pyroséquenceur est présenté dans la figure D.

DES PROGRAMMES DE RECHERCHE INTÉGRATEURS

Au cours des dix dernières années, plusieurs appels d'offres centrés spécifiquement sur les fonctions environnementales et la biodiversité des sols ont été lancés (tableau I, p. 474). Un des premiers appels à projets national (Programme Gessol⁽⁵⁾), initié en 1998 par le ministère en charge de l'Écologie, ciblait des fonctions environnementales des sols (exemple : la régulation du cycle des éléments, la séquestration du carbone, le support de la biodiversité et des paysages) ainsi que les principales dégradations (exemple : érosion, tassement, contamination). En lien avec la Stratégie européenne de protection des sols (présentée p. 470), l'ADEME a mis en place en 2004 un appel à projets de recherche dédié au développement et à la validation de bioindicateurs de qualité des sols en collaboration avec le programme Gessol, mais également avec les actions thématiques Ecoger et EcoDyn de l'INSU. Dans le cadre de l'échantillonnage du réseau de mesure de la qualité des sols (RMQS) du GIS Sol⁽⁶⁾, des indicateurs microbiens et des indicateurs basés sur les invertébrés ont également été testés sur toute la France (RMQS-ECOMIC) et sur la région Bretagne (BioRMQS-Bretagne), à travers des financements ADEME et ANR (2006). Dès 2007, suite à la publication de la stratégie européenne de protection des sols, différents programmes du PCRD⁽⁷⁾ ont ciblé et financé des travaux de recherche intégrant ou ciblant spécifiquement la biodiversité des sols (exemple : ENVASSO, EcoFINDER).

Au niveau national, la création de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB) en 2008 et son action de coordination du réseau européen BiodivERsA ont permis de donner un nouvel élan à la recherche sur la biodiversité. L'ANR poursuit également les financements sur ce thème *via* les appels Génomique, Biodiversité, Agrobiosphère.

VERS UNE MEILLEURE COMPRÉHENSION DES INTERACTIONS ENTRE PERTURBATIONS ENVIRONNEMENTALES ET ORGANISMES DES SOLS

Impact du retrait de matière organique et de la compaction des sols : apport de la génomique environnementale

L'intensification de l'exploitation forestière (exportation des rémanents) et l'usage d'engins lourds peuvent avoir des conséquences importantes sur la disponibilité en éléments minéraux, la porosité et le fonctionnement biologique des sols.

L'avènement du séquençage d'ADN environnemental a permis d'améliorer notre compréhension de l'effet de ces perturbations sur la composante biologique du sol. À titre d'exemple, les travaux de Frey *et al.* (2011), réalisés sur des peuplements de Hêtre et d'Épicéa, illustrent l'impact de la compaction du sol sur son fonctionnement biologique. En combinant des techniques moléculaires et des mesures de flux de méthane, ces auteurs ont démontré que la compaction des sols s'accompagnait d'un accroissement de la production de méthane et que cette production était corrélée à une augmentation des communautés bactériennes méthanogènes (productrices du méthane). Un an après la compaction, la taille de ces communautés est restée stable, suggérant une relative rémanence des effets mesurés. Néanmoins, la plupart des études menées jusqu'à présent concernent surtout les effets à très court terme de l'exploitation forestière.

(5) www.gessol.fr.

(6) www.gissol.fr.

(7) Programme cadre de recherche et développement.

TABLEAU I **Exemples d'appels d'offres des dix dernières années sur le domaine de la biologie de sols et projets associés**

Organisme financeur	Appel d'offres	Années	Questionnements de l'appel
Ministère en charge de l'écologie (avec des crédits ADEME)	GESSOL (www.gessol.fr)	1998 2000 2002 2008 2009	Connaissances de la biodiversité des sols et de l'effet des pratiques Fonctions environnementales des sols
ADEME	Bio-indicateurs de qualité des sols	2004 2012	Développement et validation dans différents contextes de bioindicateurs de qualité des sols
ADEME et région Bretagne	GIS Sol (www.gissol.fr)	2006	Surveillance de la biodiversité des sols à l'échelle régionale (Bretagne)
ANR (et ADEME)	Biodiversité	2006	Connaissances Biodiversité
ANR	Génomique	2008	Séquençage massif de l'ADN de sol
ANR	Programme de recherche en génomique et biotechnologies végétales	AAP 2009 (2010-2013)	Axe Génomique microbienne à grande échelle
ANR	Agrobiosphère	2011	Biodiversité fonctionnelle des agrosystèmes
FRB	CESAB	2010	Traits fonctionnels, biologiques et écologiques, d'invertébrés du sol. Réponse des organismes du sol aux facteurs environnementaux et développement de bio-indicateurs
PCRD	6 ^e appel	2006	Identifications d'indicateurs pour la surveillance des sols
	7 ^e appel	2007	Liens entre biodiversité, fonctions et services Valeur économique de la biodiversité des sols

C'est ce manque de connaissance et la résolution des techniques analytiques utilisées qui rendent particulièrement intéressante l'étude réalisée par Hartmann *et al.* (2012). Ces chercheurs ont étudié l'effet d'une récolte accrue de biomasse (exploitation du tronc seul, de l'arbre entier, de l'arbre entier et de la litière) et du compactage du sol (pas de tassement, tassement modéré ou sévère) sur les communautés bactériennes. Ces travaux ont été réalisés sur six observatoires forestiers à long terme dominés par des résineux (Épicéa et Douglas). Les prélèvements accrus de matière organique ont induit une réduction nette de carbone total allant de 51 à 84 % par rapport au témoin. Le tassement du sol induit une augmentation de la densité apparente du sol allant de 4 à 20 %. Dix ans après ces traitements, l'analyse de données de séquençage à haut débit a révélé que les communautés bactériennes et fongiques restaient fortement perturbées quel que soit le traitement, avec une sensibilité accrue des communautés fongiques.

Exemple(s) de projets financés	Organismes étudiés	Milieux
DMOSTRA COSMO - FLUX BIOTECHNOSOL GENOSOIL TRACES VITIECOBIOSOL	Bactéries Invertébrés	Sols agricoles Sols naturels Sols très anthropisés
15 équipes de recherche impliquées sur les mêmes sites (47)	Bactéries, Champignons, Invertébrés (micro, méso et macrofaune), plantes	Sols agricoles Sols naturels Sols industriels
RMQS-Biodiv	Micro-organismes, microfaune, mésofaune, macrofaune	Sols du RMQS
ECOMIC – RMQS	Bactéries Champignons	Sols du RMQS
METASOIL	Tous les organismes, mais focalisé sur les bactéries	Site de Rothamsted (UK) et mise au point sur autres sols
EUMETASOL	Eucaryotes	Sols forestiers tempérés et méditerranéens et prairies alpines
SOFIA	Bactéries et invertébrés	Sols cultivés, différentes rotations et pratiques
BETSI	Invertébrés du sol	Sols
ENVASSO	Revue de littérature	Tous milieux
ECOFINDER	Archaea, bactéries, nématodes, protozoaires, champignons, invertébrés...	Sols et différents traitements (exemple : N, pâture, forêt amendée ou non)

Impact de la fréquence des incendies

L'effet des incendies sur la biologie du sol est à la fois direct, par destruction instantanée des organismes vivant en surface, et indirect par la modification du milieu (sol, couvert végétal). À court terme, les grandes quantités de matière organique et d'éléments nutritifs (sauf l'azote qui est volatilisé), rendues disponibles par les cendres et le bois mort, ont un effet coup de fouet sur la fertilité du sol. Ce que l'on sait moins, c'est l'incidence de la répétition de cet événement sur la biologie et la fertilité des sols.

Une étude dans le massif des Maures (Var ; Vennetier *et al.*, 2008) a montré qu'il y avait deux seuils critiques de fréquence d'incendie. Plus de 100 ans entre deux feux permet la reconstitution d'une quantité significative de matière organique au-delà de 5 cm de profondeur. Entre un feu par siècle

et un tous les 25 ans, la fertilité et la quantité de matière organique, ainsi que l'activité biologique du sol, se maintiennent à un niveau faible mais constant, et la structure du couvert se reconstitue à l'identique. Une fréquence de feu plus importante conduit à une dégradation de tous les paramètres chimiques, physiques et biologiques du sol, et une disparition partielle du couvert arboré. La résilience n'est plus possible. Les communautés du sol sont appauvries, et n'assurent plus aussi bien certaines fonctions clés liées aux cycles du carbone et de l'azote. Il est probable que, dans des milieux moins adaptés au feu, la résilience est moins bonne et l'impact des incendies bien plus fort et durable.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'ensemble de ces résultats souligne le rôle important des organismes dans le fonctionnement des sols forestiers, mais aussi le besoin de protéger cette ressource et de poursuivre sa caractérisation. Dans ce sens, la mise en place d'observatoires et le couplage de manipulations *in situ* avec l'utilisation des nouvelles technologies de description du vivant sont essentiels. Pourtant, les réseaux d'observation ciblés sur les modes de gestion forestière à l'échelle mondiale sont encore peu nombreux et pas encore suffisamment représentatifs des différents modes de gestion. La mise en place de nouveaux réseaux d'expérimentation et d'observation à long terme, couplée avec les nouvelles techniques d'investigation, permettra de visualiser avec une résolution sans précédent l'impact des pratiques d'exploitation forestière sur la structure des communautés d'organismes et leurs fonctions. L'application de ces méthodes ouvre de nouvelles perspectives dans le cadre de la gestion forestière. Comparer par séquençage à haut débit l'état de la biodiversité d'un sol exploité par rapport à un témoin pourrait permettre de déterminer son degré de perturbation ou le temps nécessaire pour un retour à l'équilibre. En d'autres termes, l'analyse de la fertilité des sols doit pleinement intégrer l'état (structure et fonction) des organismes qui les colonisent.

Stéphane UROZ

INRA Centre de Nancy-Lorraine
UMR Interactions arbres micro-organismes
UR Biogéochimie des écosystèmes forestiers
Route de l'Arboretum
F-54280 CHAMPENOUX
(uroz@nancy.inra.fr)

Antonio BISPO

ADEME (Agence de l'Environnement
et de la Maîtrise de l'Énergie)
Direction Productions et énergies durables
Service Agriculture et Forêt
20 avenue du Grésillé BP 90406
F-49004 ANGERS CEDEX 01
(antonio.bispo@ademe.fr)

Marc BUÉE

INRA Centre de Nancy-Lorraine
UMR Interactions arbres micro-organismes
Route de l'Arboretum
F-54280 CHAMPENOUX
(buee@nancy.inra.fr)

Aurélie CEBRON

LIEC – Laboratoire interdisciplinaire
des environnements continentaux
UMR7360 CNRS-Université de Lorraine
Faculté des Sciences
Boulevard des Aiguillettes, BP 70239
F-54506 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY
(aurelie.cebron@univ-lorraine.fr)

Jérôme CORTET
UNIVERSITÉ PAUL VALÉRY MONTPELLIER III
UMR 5175 CEFE Centre d'écologie fonctionnelle
et évolutive
Route de Mende
F-34199 MONTPELLIER CEDEX 5
(jerome.cortet@univ-montp3.fr)

Thibaud DECAENS
UNIVERSITÉ DE ROUEN
EA 1293 ECODIV, SFR SCALE
UFR Sciences et Techniques
F-76130 MONT SAINT-AIGNAN
(thibaud.decaens@univ-rouen.fr)

Mickaël HEDDE
INRA Centre de Versailles-Grignon
UR251 Physicochimie et écotoxicologie des sols
d'agrosystèmes contaminés
RD 10
F-78026 VERSAILLES CEDEX
(mickael.hedde@versailles.inra.fr)

Guénola PERES
Agrocampus Ouest
UMR INRA SAS
65 route de Saint-Brieuc
F-35042 RENNES CEDEX
et
UNIVERSITÉ DE RENNES 1
UMR CNRS 6553 ECOBIO
Station Biologique
F-35380 PAIMPONT
(guenola.peres@agrocampus-ouest.fr)

Michel VENNETIER
Irstea
UR Écosystèmes méditerranéens et risques
3275 route Cézanne
CS 40061
F-13182 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 5
(michel.vennetier@irstea.fr)

Cécile VILLENAVE
ELISOL Environnement
1025 avenue Henri Becquerel
F-34000 MONTPELLIER
(cecile.villeneuve@elisol-environnement.fr)

Remerciements

Les auteurs remercient le conseil scientifique des journées REGEFOR et l'INRA. Les auteurs remercient aussi P. Frey-Klett, F. Martin et M.-P. Turpault pour leurs commentaires.

L'UMR Intreactions arbres micro-organismes est soutenue par l'Agence nationale de recherche (ANR) *via* le laboratoire d'excellence Arbre (ANR-11-LABX-0002-01).

BIBLIOGRAPHIE

- FREY (B.), NIKLAUS (P.A.), KREMER (J.), LÜSCHER (P.), ZIMMERMANN (S.) — Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in oxic forest soils. — *Applied Environ. Microbiol.*, 77, 2011, pp. 6060-6068.
- HARTMANN (M.), HOWES (C.G.), VANINSBERGHE (D.), YU (H.), BACHAR (D.), CHRISTEN (R.), HENRIK NILSSON (R.), HALLAM (S.J.), MOHN (W.W.). — Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. — *The ISME Journal*, 6, 2012, pp. 2199-2218.
- VENNETIER (M.), CECILLON (L.), GUÉNON (R.), SCHAFFHAUSER (A.), VERGNOUX (A.), BOICHARD (J.-L.), BOTTÉRO (J.-Y.), BRUN (J.-J.), CARRARA (M.), CASSAGNE (N.) *et al.* (50 co-auteurs). — Étude de l'impact d'incendies de forêt répétés sur la biodiversité et sur les sols : recherche d'indicateurs. Rapport final. — Aix-en-Provence : Cemagref, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche ; Union européenne, 2008. — 236 p.

APERÇU DES AVANCÉES DANS LE DOMAINE DE LA BIOLOGIE DES SOLS FORESTIERS [Résumé]

Appréhender le cortège d'organismes des sols forestiers est essentiel, que ce soit pour recenser ces communautés, comprendre leur rôle, ou déterminer leur comportement face à des perturbations. Cette caractérisation se révèle être un réel défi scientifique du fait de la diversité de ces organismes et du nombre important d'espèces encore inconnues. Dans ce contexte, cet article présente un aperçu des contraintes liées à leur étude, les singularités des sols forestiers et les développements méthodologiques et conceptuels ayant eu lieu ces dix dernières années. Il aborde les avancées dans la prise en considération de la biologie au niveau politique qui s'est traduite par une augmentation des appels d'offres dans le domaine des sols, de leur biologie et des services écosystémiques rendus.

HIGHLIGHTS ON PROGRESS IN FOREST SOIL BIOLOGY [Abstract]

Determining the identity and function of forest soil organisms is essential to understand their relative roles, but also to determine their resilience after environmental perturbations. These characteristics are scientific challenges because of the high biological diversity of forest soil organisms, but also because many of them currently remain unknown. In this context, this review presents a snapshot of the difficulty associated with soil organism characterization, the uniqueness of forest soils and methodological and conceptual developments of the last decade. This review also presents the progress in political consideration of soil biology and highlights recent projects related to soil biology and ecosystem services.
