HAL open science

Quels enjeux sont associés à la biodiversité des sols ?

Stephan Hattenschwiler, Sandra Barantal, Pierre Ganault, Lauren Gillespie, Sylvain Coq

To cite this version:

Stephan Hattenschwiler, Sandra Barantal, Pierre Ganault, Lauren Gillespie, Sylvain Coq. Quels enjeux sont associés à la biodiversité des sols ?. Innovations Agronomiques, 2018, 69, pp.1-14. 10.15454/EFFGEC . hal-02059771

HAL Id: hal-02059771

https://hal.science/hal-02059771v1

Submitted on 6 Mar 2019

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.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Quels enjeux sont associés à la biodiversité des sols ?

Hättenschwiler S.[1], Barantal S.[2], Ganault P.[1], Gillespie L.[1], Coq S.[1]

[1] Centre d'Ecologie et Evolutive (CEFE) UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE – IRD

[2] Ecotron Européen de Montpellier - CNRS

Correspondance : stephan.hattenschwiler@cefe.cnrs.fr

Résumé

Les organismes du sol, caractérisés par une diversité phénoménale mais mal répertoriée, organisée en réseaux d'interactions complexes, sont traditionnellement traités comme une boîte noire dans la compréhension conceptuelle et mécanistique du fonctionnement de l'écosystème. Dans le contexte d'une érosion globale de la biodiversité, il est important de mieux connaître cette diversité et d'en comprendre le rôle fonctionnel afin de prédire les conséquences de la disparition des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes naturels et agricoles. En utilisant quelques exemples issus de la recherche récente, nous montrons ici qu'une caractérisation relativement simple de la biodiversité sur la base de quelques traits fonctionnels pourrait permettre de quantifier son impact sur des processus clés comme le recyclage de la matière organique. Nous mettons en lumière l'importance de prendre en compte les interactions entre niveaux trophiques, et en particulier le rôle de la diversité fonctionnelle des résidus végétaux dans ces interactions. Une recherche qui vise à définir des traits fonctionnels pertinents pour les processus du sol et les services écosystémiques associés, comme la production de matière végétale, le maintien de la fertilité des sols ou le stockage du carbone, devrait permettre de prendre en compte la diversité fonctionnelle des organismes du sol dans les décisions de gestion et les pratiques agricoles.

Mots-clés : Diversité fonctionnelle ; Faune du sol ; Fonctionnement de l'écosystème ; Microorganismes ; Résidus végétaux.

Abstract : Getting soil biodiversity out of the black box

The vast diversity of soil organisms, which are organized into highly complex interaction networks, was traditionally treated as a black box in conceptual and mechanistic models of ecosystem functioning. Considering the ongoing rapid decline of biodiversity worldwide this is no longer sufficient; it is imperative that we gain a better understanding of the role of biodiversity in the functioning of natural and agricultural ecosystems to be able to predict the consequences of biodiversity loss. Using examples from recent research, we argue that, rather than knowing taxonomic diversity in detail, a relatively simple functional characterization of soil biodiversity may sufficiently describe its impact on important ecosystem processes. We show that it is particularly important to consider trophic interactions with a key role for the functional diversity of plant residues. Future research activities should be directed towards identifying soil organism functional traits that are relevant for soil processes and associated ecosystem services such as the production of plant biomass, soil fertility, and carbon sequestration. Linking soil organism functional traits with soil processes might allow the incorporation of soil biodiversity into management decisions and agricultural practices.

Keywords : Ecosystem functioning ; Functional diversity ; Microorganisms ; Plant residues ; Soil fauna.

Introduction

Notre planète perd des espèces à un taux comparable à celui observé lors des extinctions de masse qui ont affecté la Terre dans un passé lointain (Dirzo et Raven 2003 ; Ceballos et al., 2010, 2015). Le facteur principal de cette perte de biodiversité est lié aux activités de l'Homme. Tandis que les changements d'utilisation des terres induisent une perte d'habitat pour les organismes, l'utilisation croissante d'énergies fossiles par l'Homme engendre un dérèglement climatique qui menace les organismes en modifiant leurs conditions de vie (Chapin et al., 2000). Cette érosion globale de biodiversité, souvent désignée par l'expression de « crise de la biodiversité », est alarmante pour plusieurs raisons. Avec la disparition des espèces, la Terre perd à jamais une partie de son héritage génétique, limitant ainsi fortement le potentiel d'évolution biologique actuel ou à venir et modifiant en particulier leur potentiel d'évolution face aux changements en cours.

Au-delà de la perte d'information génétique, le déclin de la biodiversité peut avoir des conséquences à des niveaux d'organisation supérieurs, notamment à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème. Cela a amené les écologues à se poser des questions sur lesquelles la science est étonnamment ignorante, mais qui ont des implications concrètes importantes, notamment pour les activités agricoles. Quelle-est par exemple la conséquence d'une diminution du nombre d'espèces dans une communauté locale pour le fonctionnement de l'écosystème ? Reformulé de manière plus concrète, une prairie permanente composée de cinq espèces de plantes produit-elle autant de foin qu'une prairie de dix espèces ? Une autre question essentielle, mais dont on ignore la réponse, peut être formulée comme suit : combien et quelles espèces peuvent disparaître d'une communauté avant que le fonctionnement de l'écosystème, et avec eux les services rendus à la société humaine, ne s'effondrent ? Ces questions ont suscité une activité de recherche très soutenue depuis le milieu des années 1990 (Loreau et al., 2001 ; Balvanera et al., 2006 ; Cardinale et al., 2011 ; Tilman et al., 2014), essentiellement sur des systèmes prairiaux. Pour les plantes, les résultats de ces études convergent dans le sens d'une diminution de la productivité lorsque le nombre d'espèces végétales décroit (Cardinale et al., 2011 ; Tilman et al., 2014), mais les mécanismes précis de cette relation entre productivité et biodiversité ne sont pas toujours bien identifiés. En outre, des processus autres que la productivité et des groupes d'organismes autres que les plantes, tout aussi importants pour le fonctionnement des écosystèmes, sont beaucoup moins étudiés.

Les sols, notamment, ont longtemps été considérés comme une boîte noire, et ce n'est que récemment qu'une vision plus globale de la biodiversité qu'ils hébergent a commencé à émerger (Decaëns, 2010 ; Wu et al., 2011 ; Tedersoo et al., 2012 ; Bardgett et van der Putten, 2014 ; Karimi et al., 2018). Pour de nombreux groupes d'organismes tels que les microorganismes, on ne connaît qu'une minorité des espèces, et les estimations du nombre d'espèces restent assez grossières (Bardgett et van der Putten, 2014). On ignore également si le déclin mondial des espèces, essentiellement estimé sur la base des vertébrés (Ceballos et al., 2015), a lieu dans les sols et à quelle vitesse (Veresoglou et al. 2015). Dans la suite, nous essayons de dresser un état des lieux des connaissances sur la diversité des organismes du sol et de son importance pour les processus qu'ils contrôlent, et plus généralement sur le fonctionnement de l'écosystème et les services écosystémiques qui en découlent. Nous concluons avec quelques perspectives de recherche et quelques considérations sur la gestion des sols et des écosystèmes.

1. Qu'est-ce que la biodiversité des sols et où se trouve-t-elle?

Les organismes du sol sont incroyablement diversifiés en forme, couleur, taille et fonction, des procaryotes microscopiques aux mammifères macroscopiques, et appartiennent à la majorité des branches de l'arbre de la vie (Figure 1). Le sol représente ainsi un des plus grands réservoirs de biodiversité de notre planète. Toutefois, les difficultés relatives à la description de la biodiversité du sol et l'intérêt bien moindre qui lui a été porté comparé au compartiment aérien font que la majorité des

groupes d'organismes du sol sont encore mal connus et que de grandes régions du globe n'ont pas encore été étudiées (Decaëns, 2010 ; Cameron et al., 2018). Les estimations de la richesse spécifique des organismes de sol se basent sur des extrapolations donnant une idée très approximative de leur diversité. Par exemple, on estime la richesse spécifique des procaryotes (bactéries et archées) entre 100 et 9000 dans un centimètre cube de sol (Torsvik et al., 2002) et entre quelques millions et un milliard au niveau mondial. De plus, seulement environ 1% des bactéries du sol étant cultivables en laboratoire, ces estimations se basent uniquement sur des données moléculaires. La plupart de ces organismes n'ont donc jamais été observés, et on ignore ainsi leur écologie ou leurs traits d'histoire[1] de vie. Les champignons, des microorganismes eucaryotes, représentent environ 100 000 espèces décrites aujourd'hui, et potentiellement 1 à 5 millions d'espèces mondialement (Hawksworth, 2001 ; Tedersoo et al., 2014).

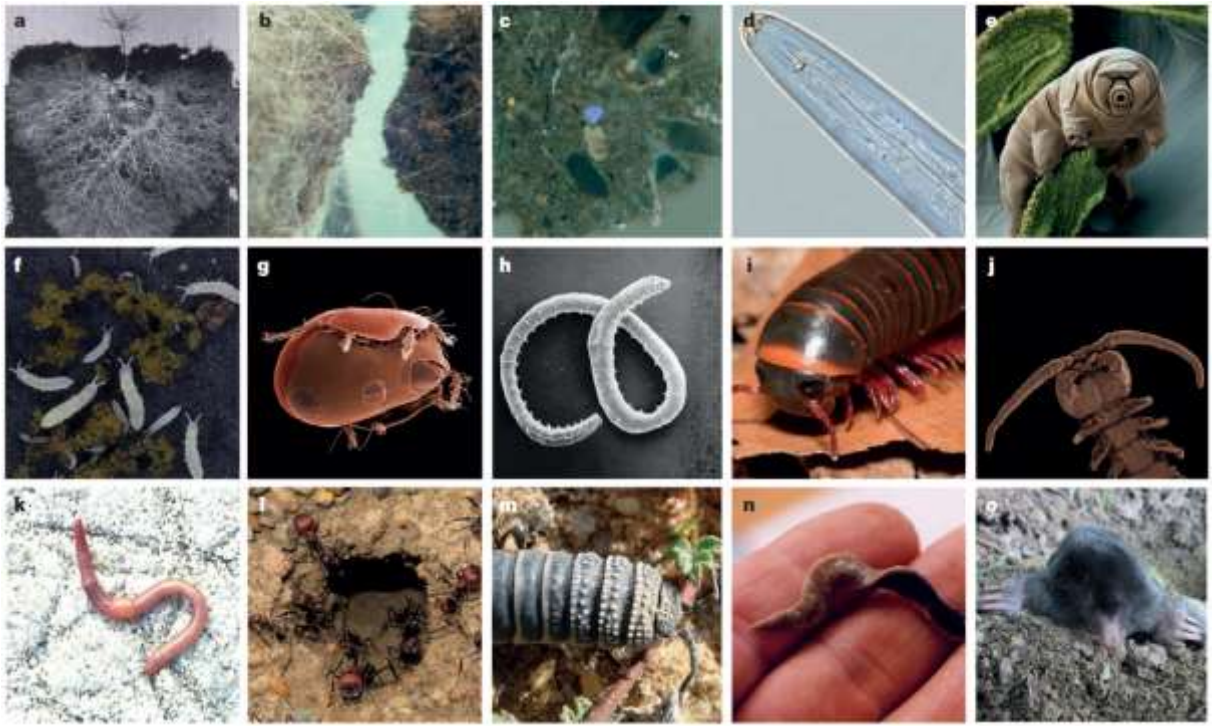

Figure 1 : Tiré de Bardgett et van der Putten (2014). Une sélection d'organismes du sol. a–o, cette sélection inclut des champignons ectomycorhiziens (a) champignon décomposeur (b), bactérie (c), nématode (d), tardigrade (e), collemboles (f), acarien (g), enchytréide (h), iule (i), scolopendre (j), ver de terre (k), fourmis (l), cloporte (m), plathelminthe (n) et taupe (o). Toutes les photos sont issues de l'European Soil Biodiversity Atlas, avec l'aimable autorisation de A. Jones; les crédits photos individuels sont : K. Ritz (b, c) ; H. van Wijnen (d) ; Water bear in moss, Eye of Science/Science Photo Library (e) ; P. Henning Krog (f) ; D. Walter (g) ; J. Rombke (h) ; J. Mourek (i, j) ; D. Cluzeau (k) ; European Soil Biodiversity Atlas, Joint Research Centre (l, n) ; S Taiti (m) ; and H. Atter (o).

Les autres groupes d'organismes sont généralement beaucoup moins nombreux dans le sol en nombre d'espèces, mais pas nécessairement en abondance, les nématodes et divers groupes d'unicellulaires eucaryotes pouvant en effet être particulièrement abondants (Bardgett et van der Putten, 2014). Pour mieux structurer notre compréhension de ces nombreux groupes d'organismes du sol, (Swift et al., 1979) ont proposé une classification basée sur la taille des organismes (notamment le diamètre), qui est largement utilisée depuis (Figure 2). Ainsi, par classe de taille croissante, les plus petits sont les microorganismes (bactéries et champignons) puis les nématodes et les unicellulaires eucaryotes

[1] Les traits d'histoire de vie sont l'ensemble des caractéristiques d'un organisme qui définissent sa démographie et qui sont donc liés à la survie et la reproduction.

regroupés sous le terme de microfaune. Ensuite, les groupes des acariens, collemboles et enchytraeides constituent la mésofaune, définie par un diamètre inférieur à 2 mm. Enfin, la macrofaune englobe de nombreux groupes très différents tels que les détritivores comme les vers de terre, les isopodes ou les millepattes (avec les chilopodes, ils sont regroupés sous le terme de myriapodes dans la Figure 2), qui se nourrissent de la matière organique morte, les prédateurs comme les araignées, les chilopodes et quelques groupes de coléoptères, et les insectes sociaux, fourmis et termites (formicoidea et isoptera dans la Figure 2). Ces insectes sociaux peuvent localement être extrêmement nombreux et avoir des effets importants sur les autres communautés d'organismes du sol (prédation par les fourmis par exemple) et les processus écosystémiques. Ceux-ci incluent par exemple la décomposition du bois mort par les termites ou la bioturbation et la formation des agrégats qui affectent indirectement l'infiltration de l'eau dans les sols, la stabilisation de la matière organique ou le recyclage des nutriments. Enfin, quelques espèces de vertébrés, surtout des mammifères comme de nombreux rongeurs ou la taupe, vivent majoritairement ou en partie dans le sol et contribuent également à la biodiversité du sol.

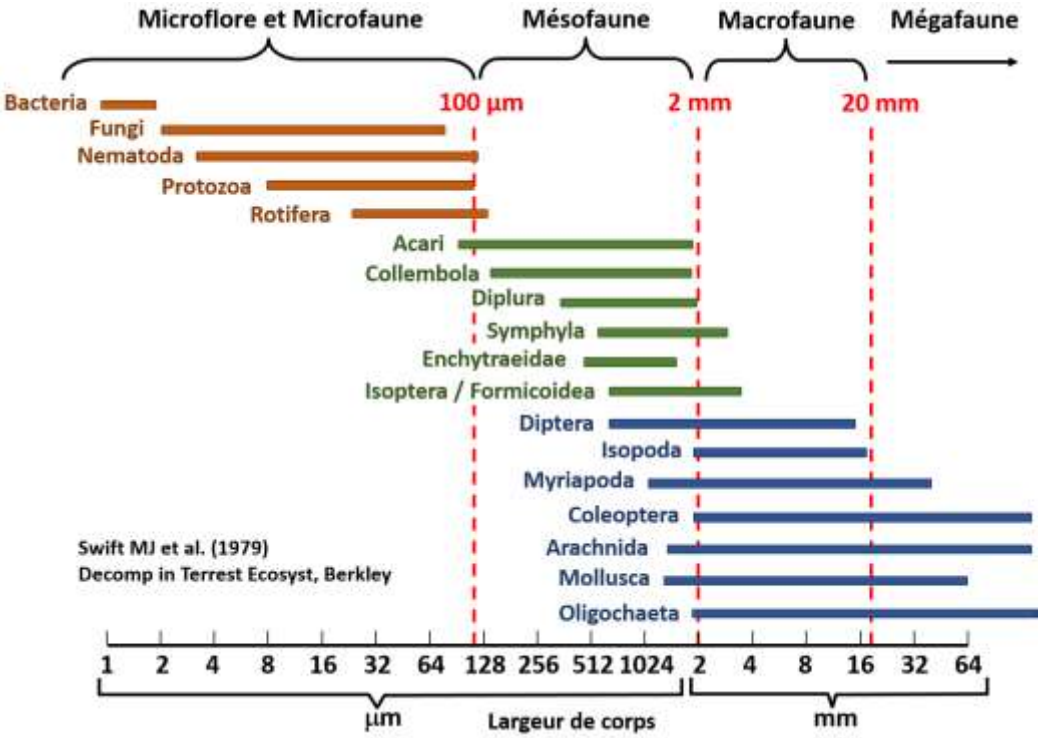

Figure 2 : La classification par taille (largeur des corps) des organismes du sol. Figure modifiée d'après Swift MJ et al. (1979).

Les plantes, quoique rarement considérées comme des organismes du sol, sont à l'interface entre les compartiments aériens et souterrains des écosystèmes, et jouent un rôle absolument crucial dans le fonctionnement du sol. En effet, le système racinaire représente la principale zone d'échange de nutriments et d'eau entre le sol, les microorganismes et les plantes. Dans la zone de sol sous leur influence, appelée rhizosphère, les racines vont très fortement modifier les propriétés physico-chimiques du sol et les communautés d'organismes (Hinsinger et al., 2006). De plus, des associations avec des organismes mutualistes, notamment les champignons mycorhiziens, et les bactéries fixatrices d'azote, influencent fortement les cycles biogéochimiques (Lambers et al., 2009). Les différentes espèces de plantes se distinguent fortement par rapport à leurs associations avec des microorganismes mutualistes et de la rhizosphère, mais aussi par rapport aux traits fonctionnels et à l'architecture (profondeur et densité) de leur système racinaire avec des forts impacts sur le fonctionnement du sol et de l'écosystème dans sa globalité (Bardgett et al., 2014 ; Derrien et al., 2016 ; Mariotte et al., 2018).

Déterminer les facteurs qui modèlent la biodiversité du sol à différentes échelles spatiales et temporelles constitue un grand défi encore mal résolu, souvent évoqué comme «l'énigme de la diversité du sol» (Anderson, 1975). Les grands patrons de diversité observés à l'échelle globale pour les organismes de surface n'ont pas été totalement confirmés pour les organismes du sol, en raison notamment du manque de données sur leur distribution (Bardgett et van der Putten, 2014). Toutefois, il a été montré (i) une augmentation de la richesse spécifique avec l'aire d'échantillonnage considérée (Gaston, 2000) chez les bactéries (Staddon et al., 1998), les acariens (Maraun et al., 2007), les collemboles (Ulrich et Fiera 2009) et les fourmis (Kusnezov, 1957); (ii) une diminution de la richesse spécifique vers les plus hautes latitudes chez les acariens (Maraun et al., 2007), les collemboles (Ulrich et Fiera 2009), les termites (Eggleton, 1994) et les vers de terre (Lavelle, 1983), tandis que les champignons montraient une diversité maximale aux latitudes moyennes (Shi et al., 2014); (iii) une diminution de la richesse spécifique en altitude pour les vers de terre (Bouché, 1972) et les fourmis (Cole et Jr., 1940), mais une richesse plus importante aux altitudes intermédiaires chez les collemboles (Loranger et al., 2001) et une absence de relation claire pour les bactéries (Fierer et al., 2011). Le découplage entre les patrons[2] de biodiversité à la surface et dans le sol suggèrent que d'autres mécanismes régissent l'assemblage des communautés du sol (Wardle, 2006). A l'échelle régionale, les types d'habitats (forêt, praires, etc.) et les substrats géologiques et les propriétés climatiques, qui sont deux déterminants majeurs du développement du profil du sol et ses caractéristiques (pH, teneur en carbone, etc.), structurent fortement les communautés. Grâce à des approches moléculaires en utilisant l'outil puissant du méta-barcoding, Karimi et al. (2018) ont pu démontrer que la distribution des procaryotes (bactéries et archaea) du sol et la diversité de ces communautés à l'échelle de la France sont structurées principalement par le pH du sol, mais aussi par le mode de gestion, la texture du sol, sa fertilité et le climat (par ordre décroissant d'importance). A une échelle encore plus fine de l'ordre de quelques centimètres ou millimètres, les types de microhabitats (végétation herbacées, mousses, etc.), la qualité du sol (nutriments, capacité de rétention d'eau, etc.), l'activité racinaire et la production d'exsudats, ou la bioturbation du sol par les ingénieurs de l'écosystèmes (vers de terre, termites et fourmis) contrôlent également les communautés du sol (Berg, 2012).

La répartition des organismes du sol varie également verticalement dans le profil de sol, l'abondance étant maximale dans les 25 premiers centimètres (Frey, 2015). Plus en profondeur, les organismes du sol restent présents, y compris la macrofaune lombricienne avec certaines espèces creusant des galeries jusqu'à 2 mètres de profondeur (Edwards, 2004). Cette hiérarchisation des facteurs contrôlant la diversité du sol ainsi que la nature extrêmement variable des propriétés physico-chimiques du sol expliquent en grande partie la distribution très hétérogène des organismes du sol à toutes les échelles (Orgiazzi et al., 2015). En combinant cette hiérarchisation des facteurs aux conséquences du changement planétaire (réchauffement climatique ou changement d'utilisation des sols) sur ces facteurs, on peut éventuellement créer des outils de prédiction de l'évolution des communautés et de leur richesse face à ces changements.

Dans un contexte agricole, les sols subissent d'importantes modifications mécaniques, chimiques et biologiques par la pratique ou non du labour, l'application d'engrais ou de pesticides ou la succession d'une ou de plusieurs espèces végétales. Le labour, pratique conventionnelle, aère le sol, favorise la minéralisation de la matière organique par les organismes aérobies mais induit aussi une perte de cette matière organique sur le plus long terme. Cette pratique entraine également une forte mortalité des communautés lombriciennes (Emmerling, 2001), avec des conséquences sur l'infiltration de l'eau que les vers favorisent grandement par leur galeries verticales et plus généralement par leurs effets sur la structuration du sol (Capowiez et al., 2009). L'absence de diversité végétale et la récolte régulière du couvert du sol (souvent sans laisser de résidus) impliquent une plus faible quantité et diversité de ressources réduisant la diversité et l'abondance des organismes du sol en comparaison d'une prairie

[2] Le terme du patron désigne en écologie des structures spatiales ou spatiotemporelles.

par exemple (Cavigelli et al., 2012). Les zones agricoles peuvent toutefois abriter une biodiversité particulière comme des espèces rares ou menacées en fournissant de nouveaux milieux ou ressources (Tscharntke et al., 2005). Cet effet positif a principalement été observé dans des systèmes traditionnels ou à faible intensité de gestion (Bignal et McCracken, 1996).

2. Quelle importance de cette biodiversité pour les processus écosystémiques ?

Indépendamment du nombre des espèces et de leur abondance, cette extraordinaire biodiversité du sol, décrite succinctement dans le paragraphe précédent, est structurée au sein de réseaux d'interactions très complexes. Les interactions prédominantes sont de nature trophique avec une grande majorité d'organismes hétérotrophes qui dépendent des apports de matière organique d'origine végétale (litières aériennes, souterraines et exsudats racinaires) pour constituer leur propre biomasse. Les apports de résidus végétaux au sol, leur quantité, qualité et distribution dans le temps sont ainsi des déterminants clés pour comprendre la biodiversité du sol dans le fonctionnement de l'écosystème.

Différentes espèces de plantes peuvent imposer un contrôle fort sur les communautés d'organismes décomposeurs à travers la variation de la qualité de leurs litières. La qualité de la litière végétale, communément définie par ses propriétés physico-chimiques, détermine la quantité et la disponibilité relative (stœchiométrie) des éléments essentiels à la croissance des décomposeurs (carbone (C), azote (N), phosphore (P), etc.) et *in fine* la vitesse de décomposition des litières. Par exemple, une litière pauvre en N et riche en composés récalcitrants comme la lignine aura tendance à décomposer lentement. Ces relations entre qualité des litières et le taux de décomposition sont bien décrites dans la littérature (e.g. Berg et McClaugherty, 2008 ; Prescott, 2010 ; Swift et al., 1979) et sont à la base du paradigme du contrôle de la décomposition par le rapport lignine:N ou le rapport C:N. La variabilité interspécifique de ces rapports prédit très bien le taux de décomposition pour la majorité des écosystèmes et ces paramètres simples sont largement utilisés dans les modèles mécanistes du cycle du carbone (Moorhead et al., 1999 ; Adair et al., 2008). Cependant, ce paradigme est entièrement basé sur des études empiriques manipulant des litières issues des espèces individuelles. En réalité, dans de nombreux écosystèmes, les litières de différentes espèces se retrouvent en mélange pendant la décomposition et les paramètres chimiques peuvent varier très fortement d'une espèce végétale à l'autre au sein d'une même communauté à une échelle très locale (Figure 3), créant ainsi une forte hétérogénéité chimique des apports de litières au sol.

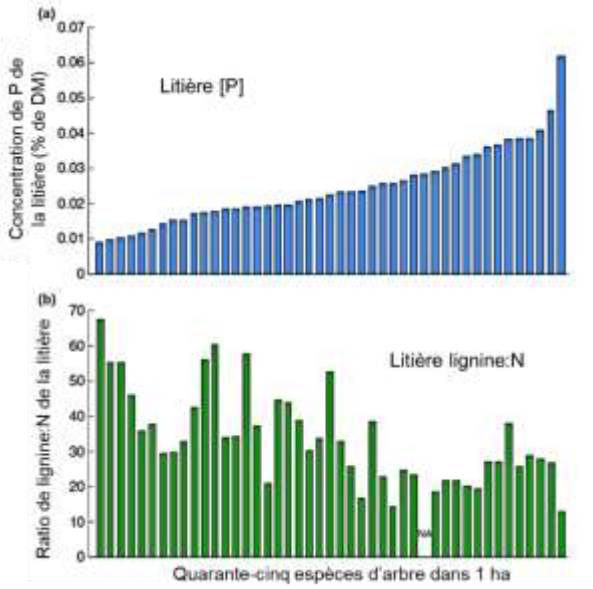

Figure 3 : D'après Hättenschwiler et al. (2011). Les concentrations de phosphore (P) (a) et les rapports lignine:azote (N) (b) pour les litières de 45 espèces d'arbres voisines (données de Hättenschwiler et al., 2008). Les données sont présentées par ordre croissant de la concentration de phosphore de litière (voir Hättenschwiler et al. 2008 pour les identités des espèces). DM = masse sèche ('dry mass' en anglais) ; NA = non disponible.

De nombreuses études ont montré que les mélanges de litières issues de différentes espèces de plantes favorisent les activités des décomposeurs et accélèrent les taux de décomposition (Hättenschwiler et al., 2005 ; Handa et al., 2014) par rapport aux litières de ces mêmes espèces décomposant seules. On assiste ainsi à l'émergence d'effets de diversité, c'est-à-dire de différences relatives entre le taux de décomposition total d'un mélange de litières et le taux prédit à partir de la décomposition des espèces individuelles constituant le mélange. Ces effets de diversité remettent en cause la généralité des modèles du cycle du carbone, basés sur les relations entre qualité et décomposition de litières individuelles considérées isolément. Plusieurs mécanismes ont été suggérés pour expliquer les effets positifs des mélanges de litières, tels que le transfert de nutriments entre les différents types de litières, un effet de complémentarité des ressources pour les décomposeurs ou encore une modification de la diversité des décomposeurs (Hättenschwiler et al., 2005). Ces mécanismes dépendent étroitement de la diversité fonctionnelle des litières (*i.e.* des différences entre les espèces en termes de caractéristiques physico-chimiques) mais très peu du nombre d'espèces en mélange (Vos et al., 2013 ; Barantal et al., 2014 ; Patoine et al., 2017). Par exemple, les travaux de Barantal et al (2014) ont permis de mettre en évidence que les effets de la diversité des litières peuvent s'expliquer en partie par la diversité des stœchiométries des litières au sein des mélanges, c'est-à-dire par la dissimilarité des rapports C:N, C:P et N:P entre les litières d'un même mélange. Dans cette expérimentation, l'effet positif du mélange sur la vitesse de décomposition augmente dans les mélanges de litières les plus contrastés en terme de stœchiométrie C :N :P (Figure 4) et cette relation disparait quand les mélanges sont exposés à une fertilisation en C, N, P. Ainsi, les fertilisations lèvent la limitation en C et nutriments pour les décomposeurs et neutralise les effets de diversité. Cela révèle l'importance de la disponibilité relative des éléments C, N et P pour expliquer les effets de la diversité des litières sur la décomposition. Ces effets de diversité des litières peuvent avoir des répercussions majeures sur le recyclage des nutriments et la séquestration du C dans le sol. En stimulant la vitesse de décomposition, les mélanges de litières peuvent en particulier contribuer à une meilleure stabilisation à long terme de la matière organique (MO) dans le sol. En effet, la fraction la plus stable de la MO dépend largement des premières phases de la décomposition et ne provient que très peu des composés récalcitrants des litières, lents à décomposer (Cotrufo et al., 2015).

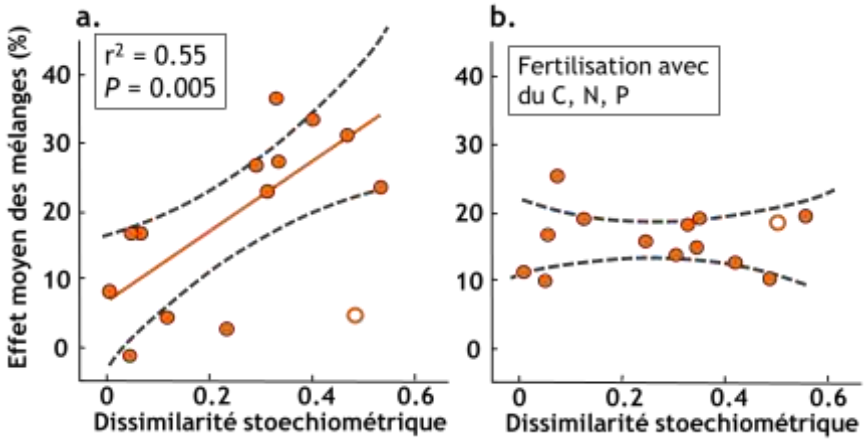

Figure 4 : D'après Barantal et al. (2014). L'effet moyen des mélanges sur la décomposition en fonction de la dissimilarité stœchiométrique du mélange de litière en présence de faune saprophage dans le traitement de contrôle sans fertilisation ((a), n=5), et dans le traitement de fertilisation CNP ((b), n=35). La dissimilarité stœchiométrique correspond à l'indice Rao calculé à partir des rapports initiaux de C:N, de C:P et de N:P de la litière foliaire des espèces individuelles contenues dans les mélanges. La ligne continue indique la ligne de régression linéaire (si la pente est différente significativement de zéro) et les lignes discontinues illustrent 95% d'intervalle de confidence des lignes de régression. Le mélange *Platonia-Vochysia* (petit cercle blanc) a été exclu des calculs.

Au-delà des interactions entre différentes espèces de litière, les organismes et les processus du sol sont influencés par d'autres aspects de la diversité végétale (modification des conditions environnementales, interactions racinaires, etc.). En manipulant directement la diversité des plantes à travers des approches expérimentales de long terme, il a été récemment montré que la richesse spécifique végétale augmente le stockage de carbone en prairie (Lange et al., 2015, Figure 5). D'une manière similaire, mais avec beaucoup plus de variabilité, la richesse spécifique des arbres dans des forêts naturelles européennes le long d'un gradient latitudinal entre l'Espagne et la Finlande, montre une relation positive avec le stock de carbone du sol (Dawud et al., 2017, Figure 5). Bien qu'il soit encore difficile de répondre à la question du nombre d'espèces nécessaire pour optimiser une ou plusieurs fonction(s) du sol, il apparaît clairement que la diversité végétale constitue un levier prometteur pour moduler la dynamique de processus clés du sol et les services écosystémiques associés. En particulier le développement d'une approche fonctionnelle de la diversité offre des perspectives intéressantes pour orienter le choix des espèces végétales en associations culturales ou comme plantes de services (*i.e.* une plante ciblée pour profiter des services écosystémiques qu'elle fournit mais qui n'est pas récoltée). Ce choix peut s'opérer en se basant sur certains traits fonctionnels clés des plantes (traits des litières, traits racinaires, etc.) impliqués dans la ou les fonctions ciblées.

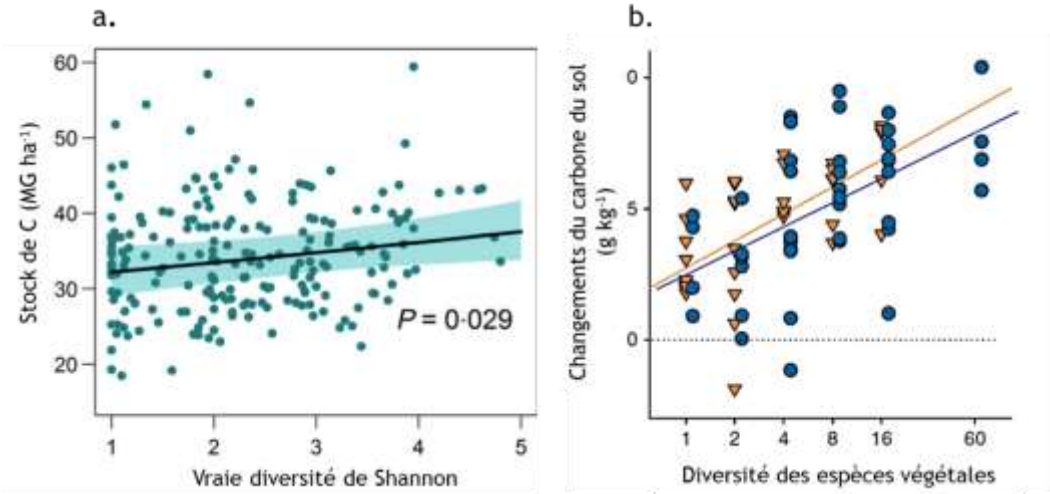

Figure 5 : (a.) D'après Dawud et al. (2017). L'effet de la vraie diversité de Shannon sur le stock de carbone (Mg ha^{-1}) dans la couche de sol 0-10 cm avec un intervalle de confiance de 95%. (b.) D'après Lange et al. (2015). Les changements du carbone du sol (g kg^{-1}) entre 2002 et 2011 en fonction de la richesse des espèces végétales (log) ($F_{1,73}$=41.29, P<0.001) et la présence (triangles oranges) ou l'absence de légumineuses (cercles bleus ; $F_{1,73}$=4.37, P=0.040). Les communautés herbacées étaient installées par semence sur sol nu en 2002. L'état antérieur à 2002 était un champ agricole dont le sol était labouré régulièrement.

Le paragraphe précédent a donc démontré combien les processus écologiques, et notamment la décomposition, dépendent de l'identité et de la diversité de la matière organique, essentiellement d'origine végétale, qui entre dans le sol. Mais les nombreux autres organismes édaphiques contribuent également de manière essentielle à son fonctionnement. Ainsi, (Wickings et al., 2012) placent des litières identiques sur différents sites soumis à des usages agricoles contrastés, et suivent pendant deux ans la qualité chimique des litières ainsi que les communautés d'organismes qui les dégradent. Ils démontrent que l'identité et l'activité enzymatique des organismes décomposeurs contrôle étroitement les transformations chimiques des litières et donc, *in fine*, la qualité de la matière organique du sol. Un résultat fort et inattendu est le constat que cette litière de qualité initiale identique est transformée différemment par des communautés de décomposeurs différentes en fonction du type d'usage du sol, résultant en une qualité chimique contrastée au terme des deux années de décomposition.

Comment, dès lors, appréhender et comprendre les rôles fonctionnels de cette vaste diversité d'organismes du sol ? Quelques études ont tenté, pour divers groupes d'organismes édaphiques, d'explorer le lien entre biodiversité et fonctionnement du sol. D'une manière très générale, le nombre d'espèces semble être un prédicteur assez médiocre des processus écologiques (Mikola et al., 2002), dont l'intensité sature rapidement avec l'ajout de nouvelles espèces dans les systèmes expérimentaux étudiés (Hedde et al., 2010 ; Mikola et al., 2002), (Figure 6). Cette apparente absence de relation entre biodiversité et fonctionnement des sols a nourri l'idée d'une forte redondance fonctionnelle dans le sol – c'est-à-dire le fait que plusieurs espèces pourraient y jouer un rôle similaire. Néanmoins elle reflète sans doute surtout le fait que le nombre d'espèce est un indicateur peu pertinent. En effet, le rôle des espèces dans les écosystèmes dépend de différents attributs fonctionnels que portent les organismes, et la diversité fonctionnelle des communautés devrait être, comme décrit plus haut pour les mélanges de litières, un indicateur plus pertinent.

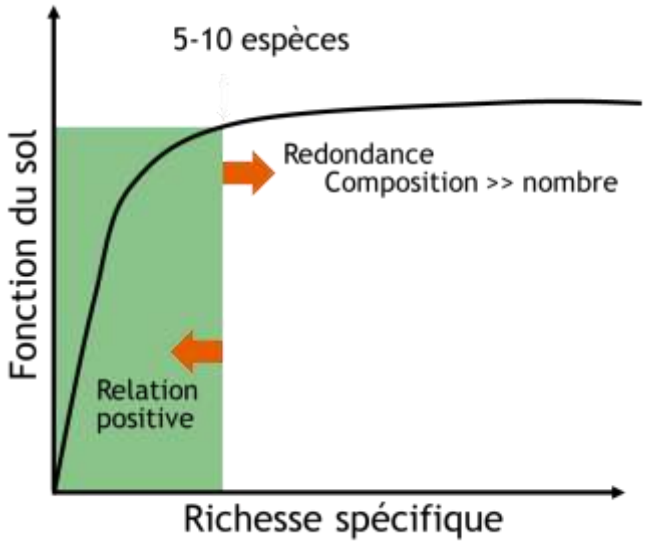

Figure 6 : Relation schématique entre la richesse spécifique et le fonctionnement du sol (cela peut représenter plusieurs processus différents comme la décomposition, la respiration du sol, ou l'absorption des nutriments sous forme minérale). Dans la plupart des études à ce jour, cette relation est positive mais atteint rapidement un seuil de saturation où l'addition des espèces n'augmente plus la ou les fonction(s) du sol. Cela est attribué à une augmentation de la redondance des traits fonctionnels avec l'augmentation des espèces. Par contre, la composition des communautés reste importante bien au-delà de ce seuil et continue à influencer le fonctionnement de manière fondamentale.

En accord avec cette prédiction, différentes études (Heemsbergen, 2004 ; Coulis et al., 2015) ont démontré l'importance de la diversité fonctionnelle de la faune du sol dans les processus écosystémiques. Coulis et al. (2015) ont d'abord mesuré, chez cinq espèces de macrofaune détritivore du sol, des attributs fonctionnels reliés à leur rôle dans la décomposition. Ces mesures ont servi de base à la construction de différents mélanges d'animaux, chacun constitué de deux espèces, mais différant par leur niveau de diversité fonctionnelle. Comment des processus importants du sol, comme la décomposition des litières et plus largement la dynamique du carbone et des nutriments dans le sol, sont-ils affectés par ce gradient expérimental de diversité fonctionnelle des organismes détritivores ? L'étude montre que deux variables essentielles, la perte de masse des litières et le lessivage de carbone organique dissous (*DOC* en anglais ; Figure 7) sont corrélés avec ce gradient de diversité fonctionnelle. De manière intéressante, ces relations sont amplifiées lorsque les mélanges de litières présentent eux-mêmes une plus forte diversité fonctionnelle.

Cet exemple illustre donc l'importance de la diversité fonctionnelle des différents niveaux trophiques en interaction dans le contrôle de certains processus essentiels au fonctionnement du sol. La caractérisation de cette diversité est évidemment directement dépendante du choix des traits fonctionnels mesurés. Dans un système complexe comme le sol, où les processus impliquent des interactions entre niveaux trophiques, mais aussi entre les organismes vivants et la matrice minérale du sol, identifier des attributs fonctionnels pertinents constitue un champ de recherche important. Dans cette perspective, Joly et al. (2018) ont montré que les modalités de transformation des litières dans les déjections des millepattes – et notamment les caractéristiques physiques de ces déjections –

constituent un trait pertinent pour expliquer le rôle de ces animaux dans le devenir de la matière organique. D'autre part, face à la vaste diversité des organismes du sol, des initiatives de construction de bases de données sur les traits des organismes, en particulier la base BETSI (Pey et al., 2014) au niveau français, ont vu le jour. Cette base devrait jouer un rôle essentiel pour généraliser les traits à utiliser et pour promouvoir des nouvelles idées, concepts et approches pour une meilleure prise en compte de la diversité fonctionnelle de la faune dans le fonctionnement des sols, comme c'est le cas des grandes bases de données sur les végétaux (par exemple « TRY » (Kattge et al., 2011).

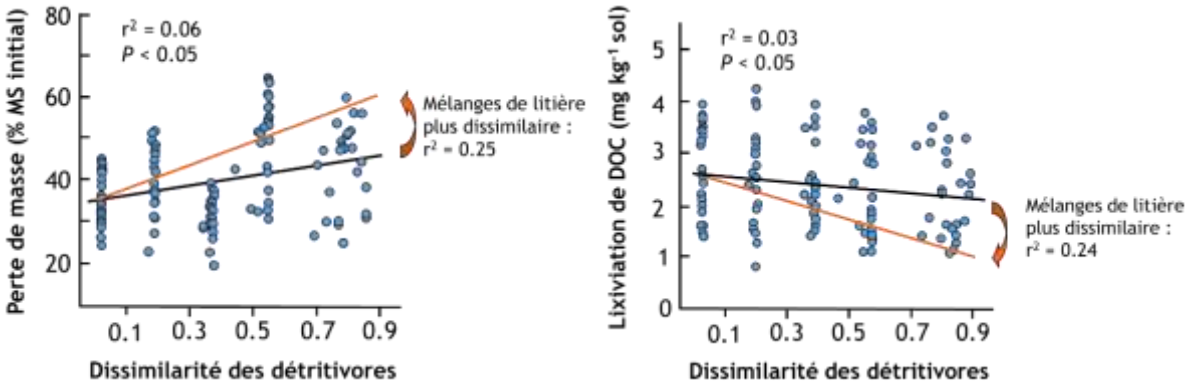

Figure 7 : D'après Coulis et al. (2015). Relation entre la diversité fonctionnelle des assemblages des détritivores et la perte de masse (a) ou la lixiviation de DOC (carbone organique dissous) (b). Les lignes de régression sont représentées avec leurs valeurs r^2 respectives quand les régressions linéaires sont significatives (P<0.05). MS = masse sèche, DOC = carbone organique dissous (Dissolved Organic Carbon en anglais).

Les travaux présentés ci-dessus ne manipulent qu'un ou deux niveaux trophiques, alors que dans son ensemble le sol présente une organisation trophique extrêmement complexe. L'organisation de ces réseaux dépend de l'usage des sols (Creamer et al., 2016) et de l'activité des organismes aériens, notamment les herbivores (e.g. Vandegehuchte et al., 2017). L'importance des relations interspécifiques et des réseaux trophiques pour le fonctionnement a été démontré à des échelles fines (Bonkowski et al., 2000) ou à de plus larges échelles (de Vries et al., 2013).

Conclusions et perspectives

Malgré les avancées considérables dans la connaissance de la diversité biologique des sols, en particulier grâce aux outils moléculaires, cette diversité reste encore mal décrite et mal connue, surtout dans certaines régions du globe moins accessibles. Le manque de connaissance sur la biologie, l'écologie et le rôle de la diversité des organismes du sol pour le fonctionnement des écosystèmes limite fortement leur intégration dans la gestion des écosystèmes. Sur la base des connaissances actuelles il est pourtant clair que jusqu'à un certain point, le nombre d'espèces présentes dans le sol affectent nettement son fonctionnement. Au-delà, la composition des communautés et surtout sa diversité fonctionnelle détermine de nombreux processus clé comme le recyclage de la matière organique, la minéralisation des nutriments, ou le stockage du carbone. Ces processus sont à la base des services écosystémiques importants comme la production de la matière végétale, la fertilité des sols, ou la stabilité des écosystèmes face aux changements planétaires.

Dans des projets de recherche futurs, nous proposons de mettre l'accent sur une caractérisation fonctionnelle des organismes du sol qui devra non seulement inclure la détermination des traits fonctionnels des organismes, mais aussi leur pertinence comme proxy d'un processus ou d'une fonction cible. Cela constituerait une base pour la construction d'un outil relativement simple pour décrire la

diversité fonctionnelle et son impact sur le fonctionnement du sol et la provision de services écosystémiques, et ce dans différents contextes de gestion des sols. Cela permettrait d'adapter la gestion des espaces pour favoriser l'établissement de certaines espèces porteuses des traits fonctionnels recherchés selon les fonctions ou services que l'on souhaite renforcer. Au vu des interactions fortes entre niveaux trophiques et surtout avec la base du réseau (résidus végétaux), il nous semble primordial de s'intéresser de manière spécifique aux interactions entre la diversité fonctionnelle des différents niveaux trophiques. En plus du maintien d'une couverture permanente des sols, la diversification des apports de matière organique au sol à travers la manipulation de différents résidus végétaux, la diversification des rotations culturales, les cultures associées ou l'utilisation de plantes de services sont tout autant de pratiques qui peuvent favoriser la diversité et le fonctionnement des sols agricoles. Une gestion renseignée des apports de matière organique au sol et leur impact sur les niveaux trophiques supérieurs pourrait s'avérer intéressante pour influencer les processus du sol dans une direction spécifique et avec des conséquences concrètes sur les services écosystémiques.

Références bibliographiques

Adair E.C., Parton W.J., Del Grosso S.J., Silver W.L., Harmon M.E., Hall S.A., Burke I.C., Hart S.C., 2008. Simple Three-Pool Model Accurately Describes Patterns of Long-Term Litter Decomposition in Diverse Climates. Global Change Biology 14 (11): 2636–2660.

Anderson J.M.M., 1975. The Enigma of Soil Animal Species Diversity. In Proceedings of the 5th International Colloquium Of Soil Zoology, Springer Netherlands, pp. 51-58.

Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., David Raffaelli D., Schmid B., 2006. Quantifying the Evidence for Biodiversity Effects on Ecosystem Functioning and Services. Ecology Letters 9 (10): 1146–1156.

Barantal S., Schimann H., Fromin N., Hättenschwiler S., 2014. C, N and P Fertilization in an Amazonian Rainforest Supports Stoichiometric Dissimilarity as a Driver of Litter Diversity Effects on Decomposition. Proceedings. Biological Sciences 281 (1796): 20141682.

Bardgett R.D., Mommer L., De Vries F.T., 2014. Going Underground: Root Traits as Drivers of Ecosystem Processes. Trends in Ecology & Evolution 29 (12): 692–699.

Bardgett R.D., van der Putten W.H., 2014. Belowground Biodiversity and Ecosystem Functioning. Nature 515 (7528): 505–511.

Berg B., McClaugherty C., 2008. Plant Litter - Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 315 p.

Berg M.P., 2012. Patterns of Biodiversity at Fine and Small Spatial Scales. In Soil Ecology and Ecosystem Services, pp. 136–152.

Bignal E.M., McCracken D.I., 1996. Low-Intensity Farming Systems in the Conservation of the Countryside. Journal of Applied Ecology 33 (3): 413-424.

Bonkowski M., Cheng W., Griffiths B.S, Alphei J., Scheu S., 2000. Microbial-Faunal Interactions in the Rhizosphere and Effects on Plant Growth. European Journal of Soil Biology 36 (3–4): 135–147.

Bouché M.B., 1972. Lombriciens de France: Écologie et Systématique. INRA, 671 p.

Cameron E.K., Martins I.S., Lavelle P., Mathieu J., Tedersoo L., Gottschall F., Guerra C.A., et al., 2018. Global Gaps in Soil Biodiversity Data. Nature Ecology & Evolution 2 (7): 1042–1043.

Capowiez Y., Cadoux S., Bouchant P., Ruy S., Roger-Estrade J., Richard G., Boizard H., 2009. The Effect of Tillage Type and Cropping System on Earthworm Communities, Macroporosity and Water Infiltration. Soil and Tillage Research 105 (2): 209–216.

Cardinale B.J., Matulich K.L., Hooper D.U., Byrnes J.E., Duffy E., Gamfeldt L., Balvanera P., O'Connor M.I., Gonzalez A., 2011. The Functional Role of Producer Diversity in Ecosystems. American Journal of Botany 98 (3): 572–592.

Cavigelli A.A., Maul J.E., Szlavecz K., 2012. Managing Soil Biodiversity and Ecosystem Services. In Soil Ecology and Ecosystem Services, pp. 337–358.

Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., Garcia A., Pringle R.M., Palmer T.M., 2015. Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. Science Advances 1 (5): e1400253–e1400253.

Ceballos G., García A., Ehrlich P.R., 2010. The Sixth Extinction Crisis: Loss of Animal Populations and Species. Journal of Cosmology 8: 1821–1831.

Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., et al., 2000. Consequences of Changing Biodiversity. Nature 405: 234–242.

Cole A.C., Jr. 1940. A Guide to the Ants of the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. American Midland Naturalist 24 (1): 1-88.

Cotrufo M.F., Soong J.L., Horton A.J., Campbell E.E., Haddix M.L., Wall D.H., Parton W.J., 2015. Formation of Soil Organic Matter via Biochemical and Physical Pathways of Litter Mass Loss. Nature Geoscience 8 (10): 776–779.

Coulis M., Fromin N., David J.F., Gavinet J., Clet A., Devidal S., Roy J., Hättenschwiler S., 2015. Functional Dissimilarity across Trophic Levels as a Driver of Soil Processes in a Mediterranean Decomposer System Exposed to Two Moisture Levels. Oikos 124 (10): 1304–1316.

Creamer R.E., Hannula S.E., Van Leeuwen J.P., Stone D., Rutgers M., Schmelz R.M., de Ruiter P.C., et al., 2016. Ecological Network Analysis Reveals the Inter-Connection between Soil Biodiversity and Ecosystem Function as Affected by Land Use across Europe. Applied Soil Ecology 97: 112–124.

Dawud S.M., Raulund-Rasmussen K., Ratcliffe S., Domisch T., Finér L., Joly F.-X., Hättenschwiler S., Vesterdal L., 2017. Tree Species Functional Group Is a More Important Driver of Soil Properties than Tree Species Diversity across Major European Forest Types. Edited by Rebecca Ostertag. Functional Ecology 31 (5): 1153–1162.

Decaëns T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. Global Ecology and Biogeography 19 (3): 287–302.

Derrien D., Dignac M.F., Basile-Doelsch I., Barot S., Cécillon L., Chenu C., Chevallier T., et al., 2016. Stocker du C dans les sols: quels mécanismes, quelles pratiques agricoles, quels indicateurs? Étude et Gestion des Sols. Etude et Gestion des Sols 23: 193-223.

Dirzo R., Raven P.H., 2003. Global State of Biodiversity and Loss. Annual Review of Environment and Resources 28 (1): 137–167.

Clive E.A., 2004. Earthworm Ecology. CRC Press, 456 p.

Clive A.E., Eggleton P., 1994. Termites Live in a Pear-Shaped World: A Response to Platnick. Journal of Natural History 28 (5): 1209–1212.

Emmerling C., 2001. Response of Earthworm Communities to Different Types of Soil Tillage. Applied Soil Ecology 17 (1): 91–96.

Fierer N., McCain C.M., Meir P., Zimmermann M., Rapp J.M., Silman M.R., Knight R., 2011. Microbes Do Not Follow the Elevational Diversity Patterns of Plants and Animals. Ecology 92 (4): 797–804.

Frey S.D., 2015. The Spatial Distribution of Soil Biota. In Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry, 4th ed., Academic Press, Elsevier, pp. 223–244.

Gaston K.J., 2000. Global Patterns in Biodiversity. Nature 405 (6783): 220–227.

Handa I.T., Aerts R., Berendse F., Berg M.P., Bruder A., Butenschoen O., Chauvet E., et al., 2014. Consequences of Biodiversity Loss for Litter Decomposition across Biomes. Nature 509: 218–221.

Hättenschwiler S., Aeschlimann B., Coûteaux M.-M., Roy J., Bonal D., 2008. High Variation in Foliage and Leaf Litter Chemistry among 45 Tree Species of a Neotropical Rainforest Community. New Phytologist 179 (1): 165–175.

Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S., Handa I.T., 2011. Leaf Traits and Decomposition in Tropical Rainforests: Revisiting Some Commonly Held Views and towards a New Hypothesis. New Phytologist 189 (4): 950–965.

Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S., 2005. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36 (1): 191–218.

Hawksworth D.L., 2001. The Magnitude of Fungal Diversity: The 1.5 Million Species Estimate Revisited. Mycological Research 105 (12): 1422–32.

Hedde M., Bureau F., Chauvat M., Decaëns T., 2010. Patterns and Mechanisms Responsible for the Relationship between the Diversity of Litter Macro-Invertebrates and Leaf Degradation. Basic and Applied Ecology 11 (1): 35–44.

Heemsbergen D.A., Berg M.P., Loreau M., van Hal J.R., Faber J.H., Verhoef H.A. 2004. Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. Science 306: 1019–1020.

Hinsinger P., Plassard C., Jaillard B., 2006. Rhizosphere: A New Frontier for Soil Biogeochemistry. Journal of Geochemical Exploration 88 (1–3): 210–213.

Joly F.-X., Coq S., Coulis M., Nahmani J., Hättenschwiler S., 2018. Litter Conversion into Detritivore Faeces Reshuffles the Quality Control over C and N Dynamics during Decomposition. Functional Ecology, in press.

Karimi B., Terrat S., Dequiedt S., Saby N.P.A., Horrigue W., Lelièvre M., Nowak V., et al., 2018. Biogeography of Soil Bacteria and Archaea across France. Science Advances 4 (7): eaat1808.

Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Bönisch G., Garnier E., et al., 2011. TRY - a Global Database of Plant Traits. Global Change Biology 17 (9): 2905–2935.

Kusnezov N., 1957. Numbers of Species of Ants in Faunae of Different Latitudes. Evolution 11 (3): 298–299.

Lambers H., Mougel C., Jaillard B., Hinsinger P., 2009. Plant-Microbe-Soil Interactions in the Rhizosphere: An Evolutionary Perspective. Plant and Soil 321 (1–2): 83–115.

Lange M., Eisenhauer N., Sierra C.A., Bessler H., Engels C., Griffiths R.I., Mellado-Vázquez P.G., et al., 2015. Plant Diversity Increases Soil Microbial Activity and Soil Carbon Storage. Nature Communications 6: 6707.

Lavelle P., 1983. The Structure of Earthworm Communities. In Earthworm Ecology Dordrecht: Springer Netherlands, pp 449–466.

Loranger G., Bandyopadhyaya I., Razaka B., Ponge J.-F., 2001. Does Soil Acidity Explain Altitudinal Sequences in Collembolan Communities? Soil Biology and Biochemistry 33 (3): 381–393.

Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., et al., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. Science 294: 804–808.

Maraun M., Schatz H., Scheu S., 2007. Awesome or Ordinary? Global Diversity Patterns of Oribatid Mites. Ecography 30 (2): 209–216.

Mariotte P., Mehrabi Z., Bezemer T.M., De Deyn G.B., Kulmatiski A., Drigo B., Veen G.F.(Ciska), van der Heijden M.G.A., Kardol P., 2018. Plant–Soil Feedback: Bridging Natural and Agricultural Sciences. Trends in Ecology & Evolution 33 (2): 129–142.

Mikola J., Bardgett R.D., Hedlund K., 2002. Biodiversity, Ecosystem Functioning and Soil Decomposer Food Webs. In Biodiversity and Ecosystem Functioning : Synthesis and Perspectives, Oxford University Press, pp.169-180.

Moorhead D.L., Currie W.S., Rastetter E.B., Parton W.J., Harmon M.E., 1999. Climate and Litter Quality Controls on Decomposition: An Analysis of Modeling Approaches. Global Biogeochemical Cycles 13 (2): 575–589.

Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J-L., De Deyn G.B., et al., 2015. Soil Biodiversity Atlas. Luxembroug, Luwembourg: Publications Office of the E.U.

Patoine G., Thakur M.P., Friese J., Nock C., Hönig L., Haase J., Scherer-Lorenzen M., 2017. Plant Litter Functional Diversity Effects on Litter Mass Loss Depend on the Macro-Detritivore Community. Pedobiologia 65: 29–42.

Pey B., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., Cluzeau D., Cortet J., Decaëns T., et al., 2014. Current Use of and Future Needs for Soil Invertebrate Functional Traits in Community Ecology. Basic and Applied Ecology 15 (3): 194–206.

Prescott C.E., 2010. Litter Decomposition: What Controls It and How Can We Alter It to Sequester More Carbon in Forest Soils? Biogeochemistry 101 (1): 133–149.

Shi L.L., Mortimer P.E., Slik J.W.F., Zou X.M., Xu J., Feng W.T., Qiao L., 2014. Variation in Forest Soil Fungal Diversity along a Latitudinal Gradient. Fungal Diversity 64 (1): 305–315.

Staddon W.J., Trevors J.T., Duchesne L.C., Colombo C.A., 1998. Soil Microbial Diversity and Community Structure across a Climatic Gradient in Western Canada. Biodiversity and Conservation 1092 (8): 1081–1092.

Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M., 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press, Berkeley, 266 p.

Tedersoo L., Bahram M., Polme S., Koljalg U., Yorou N.S., Wijesundera R., Ruiz L.V., et al., 2014. Global Diversity and Geography of Soil Fungi. Science 346: 1078-1088.

Tedersoo L., Bahram M., Toots M., Diédhiou A.G., Henkel T.W., Kjøller R., Morris M.H., et al., 2012. Towards Global Patterns in the Diversity and Community Structure of Ectomycorrhizal Fungi. Molecular Ecology 21 (17): 4160–4170.

Tilman D., Isbell F., Cowles J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 45 (1): 471–93.

Torsvik V., Øvreås L., Thingstad T.F., 2002. Prokaryotic Diversity--Magnitude, Dynamics, and Controlling Factors. Science 296: 1064–1066.

Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I., Thies C., 2005. Landscape Perspectives on Agricultural Intensification and Biodiversity - Ecosystem Service Management. Ecology Letters 8 (8): 857–74.

Ulrich W., Fiera C., 2009. Environmental Correlates of Species Richness of European Springtails (Hexapoda: Collembola). Acta Oecologica 35 (1): 45–52.

Vandegehuchte M.L., van der Putten W.H., Duyts H., Schütz M., Risch A.C., 2017. Aboveground Mammal and Invertebrate Exclusions Cause Consistent Changes in Soil Food Webs of Two Subalpine Grassland Types, but Mechanisms Are System-Specific. Oikos 126: 212-223.

Veresoglou S.D., Halley J.M., Rillig M.C. 2015. Extinction risk of soil biota. Nature Communications 6: 9862.

Vos V.C.A., van Ruijven J., Berg M.P., Peeters E.T.H.M., Berendse F., 2013. Leaf Litter Quality Drives Litter Mixing Effects through Complementary Resource Use among Detritivores. Oecologia 173 (1): 269–280.

Vries F.T. de, Thebault E., Liiri M., Birkhofer K., Tsiafouli M.A., Bjørnlund L., Jørgensen H.B., et al., 2013. Soil Food Web Properties Explain Ecosystem Services across European Land Use Systems. Proceedings of the National Academy of Sciences 110 (35): 14296–14301.

Wardle D.A. 2006. The Influence of Biotic Interactions on Soil Biodiversity. Ecology Letters 9 (7): 870–886.

Wickings K., Grandy A.S., Reed S.C., Cleveland C.C., 2012. The Origin of Litter Chemical Complexity during Decomposition." Edited by Nancy Johnson. Ecology Letters 15 (10): 1180–1188.

Wu T., Ayres E., Bardgett R.D., Wall D.H., Garey J.R., 2011. Molecular Study of Worldwide Distribution and Diversity of Soil Animals. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108 (43): 17720–17725.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).

https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL ou DOI).