



**HAL**  
open science

## Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol

Grégoire T. Freschet, Cyrille Violle, Catherine Roumet, Eric Garnier

### ► To cite this version:

Grégoire T. Freschet, Cyrille Violle, Catherine Roumet, Eric Garnier. Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol. P. Lemanceau & M. Blouin. Les sols au cœur de la zone critique : vol. 6 : écologie, 6, ISTE Editions, pp.83-104, 2018, 9781784053840. hal-02359528

**HAL Id: hal-02359528**

**<https://hal.science/hal-02359528>**

Submitted on 12 Nov 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.

**Citation** : « Freschet, G.T., Violle, C., Roumet, C. & Garnier, E. (2018) Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol. Les sols au cœur de la zone critique : écologie (eds P. Lemanceau & M. Blouin), pp. 83-99. ISTE editions, London, UK. »

## Chapitre 5

# Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol

Grégoire T. Freschet, Cyrille Violle, Catherine Roumet & Eric Garnier.

### 5.1. Introduction

#### 5.1.1. *Le couple sol-plantes au cœur des écosystèmes*

Les écosystèmes sont des entités complexes caractérisées par des flux de matières et d'énergie et de multiples interactions entre composantes vivantes et non-vivantes. Au cœur des écosystèmes, les sols et les plantes sont à la fois sous l'influence de paramètres abiotiques, tels le climat, la roche mère et la topographie, et de celle des organismes vivants [CHA 11]. L'ensemble de ces influences biotiques et abiotiques ont de multiples implications en termes de genèse, d'organisation spatiale et de fonctionnement des sols, ainsi que de structuration des communautés de plantes. Enfin, les sols et les plantes sont intimement liés et interdépendants.

La disponibilité et les flux des ressources du sol (p.ex. composition et transferts d'éléments minéraux et d'eau entre les différents horizons de sol) ainsi que la structuration du sol en tant qu'habitat (p.ex. phénomènes érosifs, mélange entre horizons de sol) sont des déterminants majeurs de l'identité et de l'activité des organismes vivants, en particulier des plantes. La plupart des plantes sont en effet en interaction directe avec le sol tout au long de leur existence, de la graine jusqu'aux débris végétaux, et reposent largement sur lui pour leur alimentation en eau, leur nutrition minérale et leur ancrage. En retour, les plantes sont des ingénieures du sol. Elles influencent notamment les propriétés physico-chimiques (p.ex. pH, agrégation, porosité) et hydriques du sol et constituent l'essentiel des apports de matières organiques aux sols, ce qui les place en amont de tous les réseaux trophiques.

Ainsi, les sols et les plantes forment des couples dynamiques en interaction permanente, s'influçant mutuellement, avec des conséquences multiples et de grande ampleur sur l'ensemble des cycles biogéochimiques (p.ex. carbone, azote, eau) et des composantes des écosystèmes terrestres : roche-mère, micro-topographie, micro-climat, faune et microbiote souterrains et aériens.

### **5.1.2. Décrire l'interaction entre les plantes et le sol : Traits de réponse (response traits), traits d'effet (effect traits) et boucles de rétroaction (feedback loops)**

L'ensemble des plantes partagent de nombreuses fonctions, parmi lesquelles la synthèse de composés carbonés organiques et le relargage d'oxygène dans l'atmosphère. Néanmoins, le règne végétal est très diversifié, des algues unicellulaires jusqu'aux arbres géants (p.ex. *Boscia albitrunca*, dont les racines atteignent 68 m de profondeur ; ou *Sequoia sempervirens*, culminant à 115 m de hauteur). Pour caractériser et comparer de manière standardisée les interactions de l'ensemble de ces plantes avec leur environnement et le sol en particulier, il est possible de recourir à des mesures quantitatives ou qualitatives communes à une majorité de plantes, tels que les *traits fonctionnels* (functional traits) [voir revue par GAR 13].

L'utilisation du concept de traits permet de rendre compte d'une part de la capacité de certaines plantes à survivre et persister dans un environnement donné (p.ex., en milieu sec, la capacité à acquérir l'eau du sol est conditionnée par l'architecture racinaire, avec des conséquences sur la compétitivité et la survie des plantes), et d'autre part des réponses morphologiques, physiologiques ou encore phénologiques des plantes à des variations de tels ou tels facteurs environnementaux (p.ex., influence du pH du sol sur la morphologie racinaire). Elle permet également de quantifier l'effet des plantes sur les propriétés des différents compartiments des écosystèmes (p.ex., influence positive de la densité et du turnover racinaire sur la porosité du sol). Enfin,

en prenant en compte à la fois les réponses des plantes et du sol ainsi que leurs effets l'un sur l'autre (au travers de boucles de rétroaction), cette approche permet de caractériser des trajectoires environnementales (p.ex. variation de composition de la végétation couplée à la raréfaction ou à l'accumulation d'une ressource donnée) induites par des variations de conditions environnementales [p.ex. l'action de l'homme, FRE 14].

Dans ce chapitre, nous aborderons dans une première partie le rôle du sol dans la structuration des communautés végétales (*plant communities*) et la modulation des caractéristiques fonctionnelles des plantes. Dans une deuxième partie, nous nous intéresserons aux effets de ces communautés végétales sur le fonctionnement du sol, à travers les cycles de trois éléments clés des écosystèmes terrestres, le carbone, l'azote et l'eau.

## **5.2. Le sol comme déterminant majeur de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes**

### **5.2.1. Déterminants principaux de la structure des communautés végétales : généralités**

A l'échelle de la planète, le climat est le principal déterminant de la distribution des communautés végétales. Ainsi, la combinaison d'un petit nombre de variables bioclimatiques permet de prédire la distribution de types de végétation dans les différents continents de façon très réaliste [p.ex. PRE 92]. C'est notamment le cas des indices de température (sommées de température, basses températures hivernales et hautes températures estivales) et de disponibilité en eau (capacité au champ des différents types de sol estimée à partir de leur texture).

A une échelle plus locale et au sein d'un type de climat, les propriétés du sol (influencées notamment par l'histoire du lieu, sa topographie et la nature de la roche-mère) et le régime de perturbation sont deux des principaux facteurs qui déterminent la présence des espèces et les communautés végétales [CHA 11].

De façon générale, les variables du milieu, en particulier les propriétés du sol, agissent comme des « filtres » qui éliminent certaines espèces au profit d'autres selon leur capacité à tolérer des conditions plus ou moins défavorables pour leur croissance et leur survie. A l'instar d'un tamis qui ne laisse passer que certains grains de sable selon leur taille, seules les espèces présentant des caractéristiques (valeurs de traits fonctionnels) qui leur confèrent une adaptation à des conditions environnementales données sont « filtrées » et donc présentes localement. Cette idée a été conceptualisée par la « théorie des filtres environnementaux » (*theory of environmental filtering*)

[DIA 75, WEI 11] développée dans le but de comprendre la façon dont les communautés s'organisent et se structurent. Par la suite, nous présentons l'effet « filtre » des propriétés du sol sur la végétation de façon directe (présence de telle ou telle espèce) et de façon indirecte (via les interactions entre les espèces végétales au sein d'une communauté).

### **5.2.2. Quelles variables de sol influencent la végétation ?**

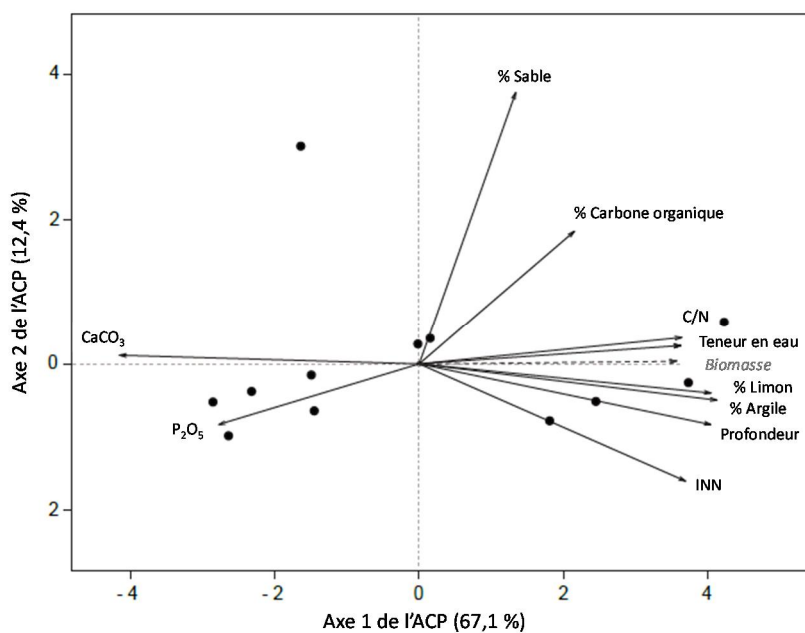
De très nombreux facteurs édaphiques influencent la végétation, il peut s'agir de facteurs physiques (texture, densité, structure, température, etc.), de facteurs chimiques (quantité de matière organique, potentiel redox, capacité d'échange anionique et cationique), ou de la disponibilité en ressources (eau, éléments minéraux) [GAR 99, EPS 05, CHA 11]. A titre d'exemple, le Tableau 5.1 liste les principales conditions abiotiques de sol qui influencent l'établissement, la croissance et la survie des plantes.

<b>Contraintes abiotiques</b>	<b>Effets sur le fonctionnement des plantes</b>
<i>Facteurs physiques</i>	
Faible contenu en argiles	Faible disponibilité en éléments minéraux limitant la croissance des plantes, et plus particulièrement leurs parties aériennes
Forte compaction	Forte densité de sol en profondeur et absence de pores limitant la croissance racinaire
Sols sableux et absence d'agrégation	Sols érosifs et faible ancrage des plantes
Sols âgés et/ou forte profondeur de l'interface sol/roche-mère	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier du phosphore, entraînant une forte dépendance aux associations mycorhiziennes ou à des organes racinaires spécialisés
Sols inondés	Faible disponibilité en oxygène et éléments minéraux limitant la croissance des plantes et favorisant le développement d'aérenchymes
Température	Faibles et fortes températures réduisant la croissance des plantes
<i>Facteurs chimiques</i>	
Faible contenu en eau liquide	Faible disponibilité en eau et éléments minéraux en milieux arides et sols gelés limitant la croissance des plantes et peuvent entraîner un flétrissement
Faible contenu en matières organiques	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote limitant la croissance des plantes
Forte salinité	Stress osmotiques et toxicité en sodium et chlore
Forte teneur en métaux lourds	Toxicité des métaux lourds, en particulier de l'aluminium, notamment dans les sols acides où ils sont présents dans la solution du sol
Sols acides	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote, phosphore et potassium limitant la croissance des plantes
Sols calcaires	Déficience en microéléments, en particulier fer, zinc entraînant des dysfonctionnements métaboliques

**Tableau 5.1.** Principales propriétés du sol imposant des contraintes aux plantes. Inspiré de [GAR 99, EPS 05].

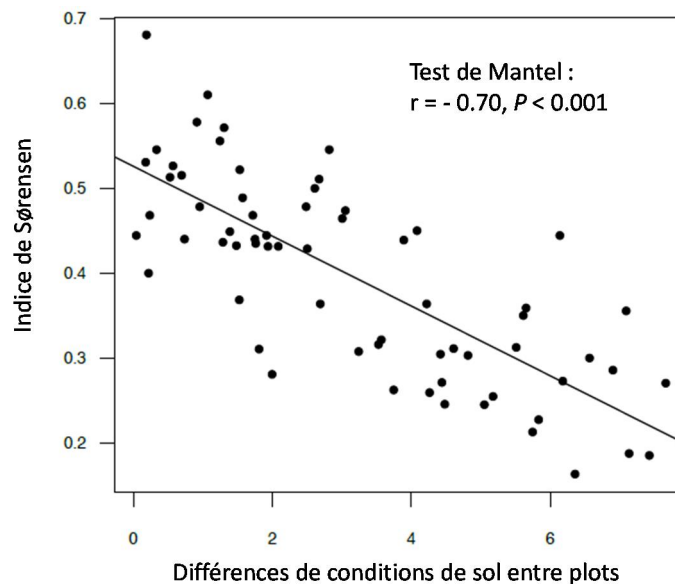
Par ailleurs, les différentes caractéristiques du sol ne sont pas indépendantes les unes de autres, et la végétation répond bien entendu à l'action combinée des

différentes variables. Une étude réalisée sur le Causse du Larzac dans le sud de la France permet d'illustrer ces deux points. Tout d'abord, la quantité d'eau du sol dépend fortement de sa texture et de sa profondeur (Fig. 5.1), et la limitation de la croissance de la végétation par les éléments minéraux apparaît fortement corrélée à la teneur en eau du sol [cf. EPS 05, CHA 11]. De plus, la variation simultanée des différentes variables de sol, synthétisée par l'axe 1 de la Fig. 5.1, induit un remplacement spectaculaire des espèces végétales (Fig. 5.2) aux différents points du gradient. Les espèces dominantes des communautés végétales qui se trouvent sur les sols profonds à forte teneur en eau et dont la disponibilité en éléments minéraux est bonne sont des espèces de plus grande stature, à plus forte capacité d'acquisition du carbone et dont la phénologie est plus tardive que les espèces présentes à des profondeurs de sol plus faibles [BER 12]. Cette association entre forte disponibilité en ressources, stature des plantes et potentiel d'acquisition du carbone est étayée par de nombreuses études [voir GAR 13 pour une synthèse].



**Figure 5.1.** Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur des variables édaphiques de 12 parcelles de parcours situés sur le Causse du Larzac (Aveyron, France). Ces variables sont les suivantes : profondeur moyenne du sol (cm); teneurs en argile, limon et sable (%); teneur en carbone organique (%); rapport entre teneurs en carbone et azote (C/N); teneurs en CaCO<sub>3</sub> et en P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (%); teneur en eau moyenne au printemps (mm); indice de nutrition azotée (INN, %). La biomasse verte sur pied des communautés végétales mesurée au pic de production de printemps (Biomasse, g m<sup>-2</sup>) a été ajoutée comme variable indépendante (en gris). L'axe 1 de l'ACP explique 67% de la variation des variables édaphiques et synthétise donc bien les changements au sein d'un « gradient édaphique ». Tiré de [BER 12].

L'étude conduite par Delhaye *et al.* [DEL 16] constitue un autre exemple de modification des communautés végétales et des traits fonctionnels des espèces qui les composent en rapport avec les modifications de concentration en métaux lourds dans le sol : une augmentation des teneurs en cuivre et en cobalt édaphiques induisent une diminution de la stature des plantes (hauteur moyenne et surface individuelle des feuilles) accompagnée d'une augmentation de la teneur en cuivre et en cobalt ainsi que de la surface spécifique des feuilles (le rapport entre surface et masse des feuilles).





**Figure 5.2.** Remplacement des espèces le long du gradient édaphique présenté sur la Fig. 5.1. L'indice de Sørensen représente la similarité de composition en espèces entre paires de communautés végétales (une forte valeur de l'indice indique une forte similarité entre communautés). Les distances le long du gradient édaphique ont été calculées pour chaque paire de communautés comme la différence de positions sur l'axe 1 de l'ACP synthétisant le gradient édaphique (Fig. 5.1). Tiré de [BER 12].

Ces exemples illustrent bien la « théorie des filtres environnementaux » : le sol sélectionne certaines espèces selon leurs traits fonctionnels et façonne *in fine* la communauté végétale, aussi bien d'un point de vue taxonomique (composition en espèces, nombre d'espèces) que fonctionnel (caractéristiques des plantes : architecturales, morphologiques, physiologiques, etc.).

Au-delà de l'influence de variables édaphiques, les plantes interagissent entre elles de façon synergétique (on parlera de facilitation ou de complémentarité) ou au contraire de façon antagoniste (on parlera de compétition). Ces interactions au sein même de la communauté végétale sont considérées comme un autre « filtre », dit filtre biotique, qui élimine ou au contraire favorise certaines espèces. L'action de ce filtre pourrait être expliquée par les traits fonctionnels des plantes censés refléter leur aptitude à interagir avec d'autres plantes. Cependant, de nouveau, ces interactions entre plantes sont médiées en partie par le sol, sa structure et sa composition, ses communautés microbiennes ou encore des réseaux biotiques d'interconnexions entre plantes via les champignons endomycorhiziens [WAL 15]. Les plantes sont en compétition pour les ressources du sol, l'eau et les nutriments. Lorsque ces ressources ne sont pas suffisamment abondantes pour satisfaire les besoins nutritionnels de chaque plante au sein de la communauté végétale (on parle de *ressources limitantes*), les espèces les plus compétitives sont celles capables de capter prioritairement ces ressources et ainsi de défavoriser ou d'éliminer les autres espèces en compétition. Différentes plantes sont cependant capables de se spécialiser dans l'extraction et l'utilisation d'un nombre limité de ressources édaphiques (p. ex. différentes formes de ressources azotées : nitrate, ammonium, acides aminés), ce qui favorise leur coexistence [HAR 07, ASH 10]. A l'inverse, certaines espèces trop proches écologiquement (p. ex. des espèces à faible profondeur d'enracinement en milieu aride) s'excluraient l'une l'autre par compétition : « hypothèse de la limite à la similarité » (*limiting similarity hypothesis*) [MAC 67]. Le nombre de ressources limitantes dans le sol serait ainsi un facteur déterminant du nombre d'espèces susceptibles de s'établir et persister au sein d'une communauté de plantes, ainsi que des caractéristiques fonctionnelles de ces espèces (on parle de *structure fonctionnelle des communautés*) (*functional structure of communities*).

Ainsi les différents filtres environnementaux, abiotiques et biotiques ont un rôle prépondérant sur la structure des communautés, tant d'un point de vue taxonomique

que d'un point de vue fonctionnel, et les facteurs édaphiques en sont des acteurs majeurs.

### **5.2.3. Rôle des hétérogénéités spatiales et temporelles du sol**

Le sol est un milieu généralement très hétérogène, dans l'espace et dans le temps, et ce quelle que soit l'échelle considérée. La description pédologique du sol par horizons et la grande variabilité physico-chimique de ces horizons entre grandes catégories de sol en sont les illustrations les mieux connues. Cette hétérogénéité verticale influence bien évidemment la végétation, en relation avec la capacité des plantes à atteindre, coloniser et exploiter efficacement ces divers horizons aux conditions abiotiques (cf. Tableau 5.1) et biotiques variables. Mais une hétérogénéité spatiale du sol moins visible, plus fine, existe également : la distribution non homogène des ressources nécessaires à la croissance des plantes (p.ex. ressources plus ou moins abondantes au sein de « patches » de matières organiques) [HOD 04]. De la même manière, les conditions abiotiques et biotiques du sol ne sont pas figées dans le temps. Les fluctuations temporelles (à l'échelle de la journée, de l'année ou du siècle), sous l'influence du climat, du fonctionnement de la végétation ou encore du fonctionnement de la micro- et de la macrofaune, régulent très fortement la végétation [BAR 05]. La succession végétale en est une illustration bien connue. Les changements dans le temps (sur plusieurs dizaines voire centaines d'années dans le cas des successions végétales) de la composition floristique et faunistique d'une communauté suite à une perturbation modifient le milieu et le sol en particulier [p. ex. disponibilité en nutriments des sols, FRE 14] et ces modifications provoquent en retour des modifications biotiques, de la structure de la végétation notamment.

Ces formes spatiales et temporelles de hétérogénéité offrent généralement plus de possibilités à des espèces de coexister dans la mesure où, d'une part, différentes conditions abiotiques et biotiques sont présentes dans l'espace et dans le temps favorisant ainsi différentes espèces de plantes, et d'autre part, différentes espèces sont à même d'utiliser le même type de ressources du sol (p.ex. le phosphore, l'eau) mais sur différents patches, profondeurs, saisons, etc. L'hétérogénéité du sol semble donc jouer un rôle critique en assouplissant les règles d'assemblages des communautés végétales liées à l'hypothèse de la limite à la similarité citée plus haut. Pour autant, le rôle de l'hétérogénéité du sol dans la régulation de la végétation reste encore peu testé expérimentalement et constitue un champ de recherche prioritaire aujourd'hui.

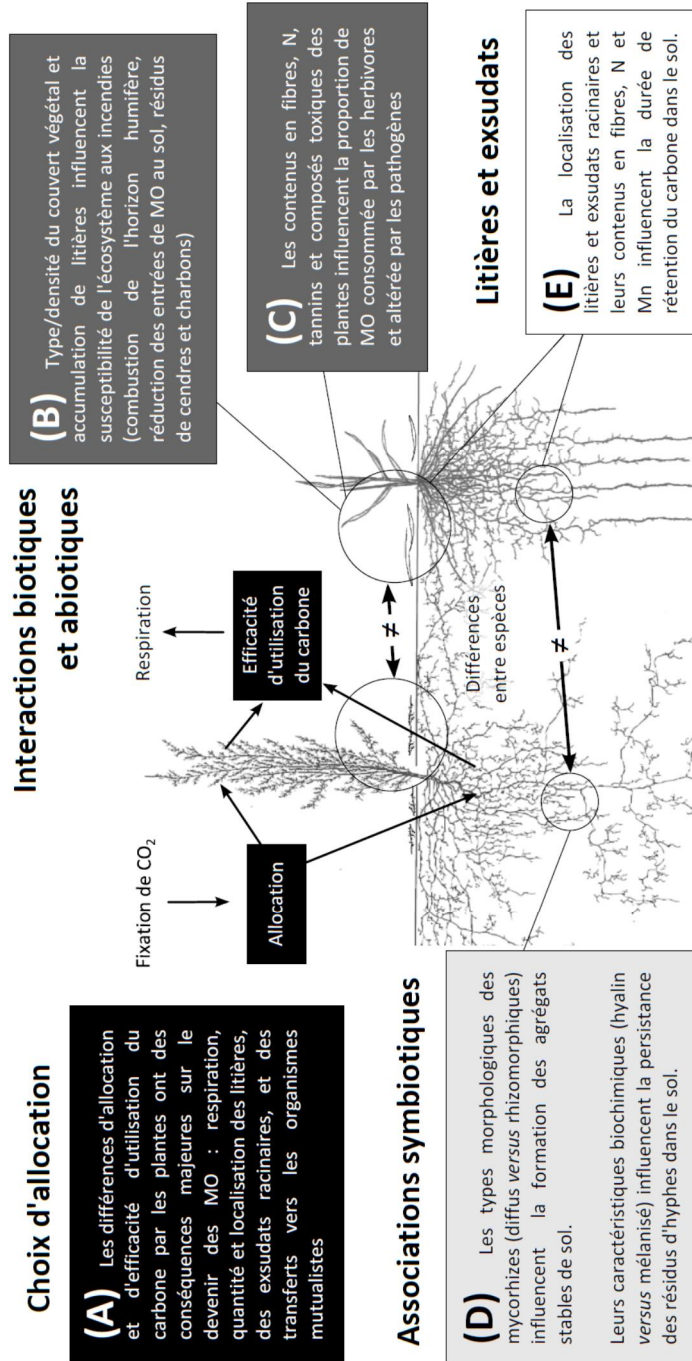
### 5.3. Effets de la végétation sur le fonctionnement du sol

#### 5.3.1. Cycles biogéochimiques

En tant que producteurs primaires, les plantes sont à l'origine de la transformation du carbone atmosphérique en composés organiques permettant la construction de biomasse vivante. Elles sont également impliquées dans l'acquisition et l'incorporation de nombreux éléments minéraux du sol (principalement azote, phosphore et potassium) dans la biomasse vivante et sont ainsi un moteur clé de leurs cycles biogéochimiques. Elles participent enfin aux transferts d'eau entre les sols et l'atmosphère. Dans cette partie nous aborderons plus particulièrement l'impact des plantes sur les cycles de trois éléments majeurs dans le sol, le carbone, l'azote et l'eau.

##### 5.3.1.1. Influence sur le cycle du carbone dans le sol

Une fois synthétisés par la plante, les composés organiques carbonés peuvent servir à son métabolisme induisant un retour du carbone à l'atmosphère par la respiration. Le carbone fixé peut également être incorporé dans les tissus des différents organes de la plante, être exsudé par les racines des plantes vers le microbiote rhizosphérique hétérotrophe, ou encore être transféré vers des organismes mutualistes (p.ex. champignons mycorhiziens, bactéries fixatrices d'azote). L'efficacité d'utilisation du carbone (*carbone use efficiency*) par la plante, c'est-à-dire le rapport entre le carbone alloué à la croissance (ou exsudé, transféré au microbiote rhizosphérique) et le carbone total fixé par les plantes (le reste étant respiré), varie fortement entre plantes et écosystèmes [VAN 94]. Elle détermine la part du carbone fixé ayant à terme un impact sur le devenir du carbone dans le sol à travers une des voies décrites ci-dessous (Fig. 5.3 A).



**Figure 5.3.** Les différences de traits fonctionnels et de cortège d'associations mutualistes entre espèces végétales influencent les entrées et le devenir du carbone dans le sol.

Le carbone ayant intégré la biomasse végétale peut suivre cinq voies principales : consommation par des organismes herbivores, combustion, exsudation vers le microbiote rhizosphérique, transferts aux organismes mutualistes, et entrée dans le compartiment détritique du sol sous forme de matières organiques mortes. La voie prise par le carbone organique dépend fortement de la présence et de l'identité des organismes présents dans l'écosystème (p.ex. herbivores, pathogènes) et des perturbations abiotiques (p.ex. incendie, gel, glissement de terrain), mais il est avant tout déterminé par la composition de la végétation. En effet, il existe une grande diversité d'espèces de plantes et leurs traits fonctionnels déterminent dans une large mesure leur susceptibilité à subir, résister ou éviter tout ou partie de ces influences extérieures (Fig. 5.3 B et C).

Les traits fonctionnels des plantes contrôlent par exemple en partie la prédisposition des plantes à limiter ou encourager les départs d'incendies et leur intensité [COR 09] (Fig. 5.3 B). Les incendies brûlent en moyenne 4% de la production primaire des écosystèmes terrestres et ont des effets majeurs sur les stocks de carbone du sol (horizons organiques, litières). Les cendres et les charbons de bois retournés au sol sont également influencés par les traits fonctionnels des plantes brûlées et ont de multiples effets sur les propriétés physico-chimiques et les communautés du sol [DEM 01].

La proportion de production primaire des écosystèmes terrestres consommée par les herbivores varie de 0.1 à 75% [CEB 04] pour une moyenne située autour de 10-15%. Pour se prémunir contre la large gamme d'herbivores et de pathogènes qu'elles côtoient, les plantes recourent plus ou moins fortement à diverses stratégies de défense (toxicité, défenses physiques, qualité nutritionnelle, etc.). Or, ces défenses des plantes impactent fortement le cycle du carbone dans les écosystèmes en contrôlant notamment la quantité et les formes de carbone (plus ou moins récalcitrantes) retournées au sol sous forme de fèces ou de débris végétaux [BAR 03] (Fig. 5.3. C).

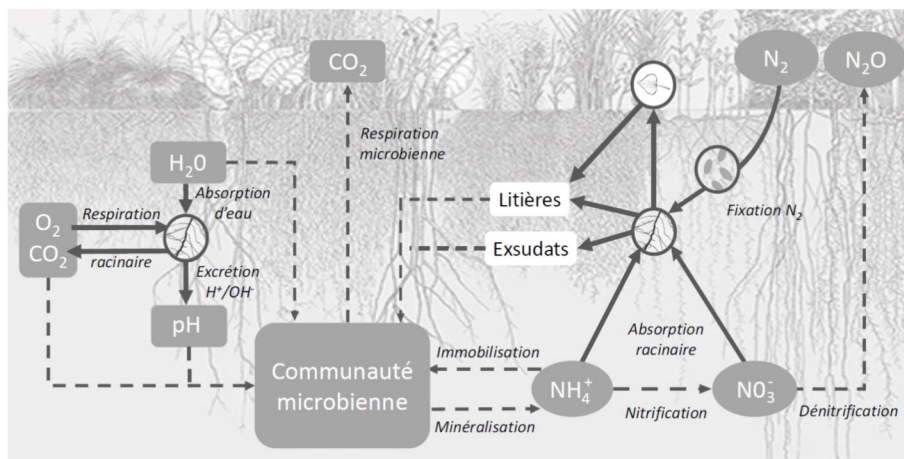
La proportion de carbone transféré par les plantes à leurs organismes mutualistes ou exsudé par leurs racines vers le microbiote rhizosphérique représenterait environ 11% du carbone fixé par les plantes [JON 09], mais cette moyenne varie également fortement entre espèces et peut augmenter en conditions de limitation en nutriments du sol [VAN 94]. La composition chimique des exsudats racinaires, qui conditionne la composition du microbiote rhizosphérique, et le type et l'intensité des associations mycorhiziennes varient également entre espèces et selon les conditions du milieu [SOU 15]. Alors que les effets des différences de composition des exsudats racinaires

sur le devenir du carbone du sol sont encore mal connus, on sait aujourd'hui que les différences d'associations mycorhiziennes influencent fortement les transferts de carbone vers les hyphes mycéliens et leur devenir dans le sol [CLE 15] (Fig. 5.3. D). Par exemple, les racines colonisées par des ectomycorhizes, de même que les hyphes mycéliens ecto- et endomycorhiziens se décomposent plus lentement que les racines non mycorhizées [LAN 06]. De même, les hyphes mycorhiziens présentant des composés mélanisés semblent augmenter la persistance des composés carbonés d'origine fongique dans le sol [FER 15].

Une grande partie de la production primaire des écosystèmes terrestres se retrouve dans le compartiment détritique (*detrital compartment*) du sol [ $>70\%$  pour la grande majorité des écosystèmes, CEB 04]. D'un écosystème à l'autre, la diversité des traits fonctionnels des plantes induit de grandes différences de composition physico-chimique des litières avec des effets majeurs sur le cycle du carbone (Fig. 5.3. E). A titre d'exemple, la teneur en lignine et autres fibres non-hydrolysables influence positivement la taille du pool de matières organiques du sol non dégradées à court terme et augmente la durée de rétention du carbone dans le sol. A l'inverse, à travers la formation de manganèse peroxydase, le contenu en manganèse des litières stimule la dégradation de la lignine et limite la durée de rétention du carbone dans le sol [KEI 15]. De fortes teneurs en azote accélèrent quant à elles la cinétique initiale de décomposition tout en inhibant la formation de manganèse peroxydase et la décomposition d'une partie des matières organiques [BER 14]. Enfin, les racines, qui contribuent pour un tiers des entrées de litières en milieu prairial et la moitié en milieu forestier, se dégradent globalement 30% plus lentement que les litières de feuilles [FRE 13] et cette différence s'accroît avec la profondeur des apports de matières organiques racinaires.

### 5.3.1.2. Influence sur le cycle de l'azote dans le sol

Les espèces végétales influencent directement les entrées d'azote dans le sol via les apports de litières aériennes et racinaires, les exsudats racinaires et par la capacité des espèces fixatrices d'azote à réduire l'azote atmosphérique en azote assimilable par les plantes (Fig. 5.4). De par leur capacité d'absorption de l'azote, pour lequel elles sont en compétition avec les communautés microbiennes, elles contrôlent également la disponibilité en nitrate, ammonium et acides aminés du sol. S'ajoute à cela une série d'effets indirects; les plantes et principalement les racines modifient leur environnement abiotique (température, humidité, pression d'oxygène, pH) et biotique en libérant dans la rhizosphère des exsudats, composés riches en énergie qui alimentent un microbiote spécifique. Elles contrôlent en particulier l'abondance, la diversité et l'activité des microorganismes impliqués dans les processus de minéralisation, nitrification, dénitrification et le lessivage.



**Figure 5.4.** Rôle des plantes dans le cycle de l'azote dans les sols

La vitesse de *minéralisation* de l'azote varie en fonction des espèces [FOR 09, ORW 10], en lien avec des changements des conditions abiotiques induites par ces espèces, de la disponibilité en carbone issu de l'exsudation racinaire, mais surtout de la qualité de la litière. Des schémas conceptuels [WAR 04] et des expérimentations ont en effet montré que les espèces de milieux fertiles, à forte vitesse de croissance, renouvellent leurs tissus rapidement et produisent des litières riches en azote et facilement dégradables qui favorisent l'activité microbienne et la minéralisation de l'azote et conduisent *in fine* à une plus forte disponibilité en azote minéral [ORW 10]. Par ailleurs, la vitesse de minéralisation de l'azote est plus importante sous un couvert de légumineuses que sous des graminées [FOR 09] qui ont généralement de plus faibles teneurs en azote.

La *nitrification* peut être soit inhibée soit stimulée dans la rhizosphère [PHI 09]. Ce processus, assuré par les bactéries chimiolithotrophes (*chemiolithotrophs*) qui utilisent pour substrat l'ammonium et le  $\text{CO}_2$  comme seule source de carbone, est influencé indirectement par les espèces végétales. Celles-ci modulent la disponibilité en ammonium par trois mécanismes principaux. L'exsudation racinaire stimule d'une part le développement et l'activité de la communauté microbienne, laquelle immobilise l'ammonium et limite ainsi sa disponibilité pour les bactéries nitrifiantes. D'autre part, lorsque l'absorption d'ammonium par les racines est supérieure à la production par minéralisation, des zones de déplétion en ammonium se créent où la nitrification est limitée. Enfin, les racines de certaines espèces utilisant l'ammonium comme principale source d'azote libèrent dans le sol des inhibiteurs de la nitrification [SUB 09]. Des travaux récents ont montré que la vitesse de nitrification est corrélée négativement à la proportion de graminées et positivement à la proportion de



légumineuses des communautés végétales [LER 13]. La présence de légumineuses augmente en effet la disponibilité en ammonium [MAL 90] car celles-ci prélèvent peu l'azote minéral du sol ; de plus elles ont des tissus riches en azote qui enrichissent le sol en azote lors de la décomposition.

La *dénitrification*, processus assuré par la microflore hétérotrophe anaérobie facultative, est généralement stimulée par la présence de racines [PHI 09, GRI 13]. La consommation d'oxygène par les racines et le microbiote associé contribue en effet à créer des conditions anoxiques favorables à la dénitrification. L'absorption de nitrates par les racines peut également réduire la disponibilité en nitrates pour les bactéries dénitrifiantes. La présence d'espèces ayant de fortes densités de racines fines, comme les graminées, permettrait de réduire les émissions de  $N_2O$  [ABA 14].

*Lessivage (leaching)* : dans les communautés végétales la coexistence d'espèces ayant des architectures et des morphologies racinaires contrastées permettrait une meilleure acquisition du nitrate sur tout le profil de sol et pourrait limiter les pertes de nitrates par lessivage [GRI 13].

### 5.3.1.3. Influence sur la teneur en eau du sol

A un instant donné, la quantité d'eau présente dans le sol est fonction du bilan entre les précipitations, l'évapotranspiration réelle (qui dépend de la couverture végétale), du ruissellement des eaux de surface et de l'infiltration de l'eau dans le sol. Généralement, le contenu en matières organiques du sol (largement contrôlé par les apports de litières végétales) favorise l'infiltration de l'eau dans le sol. Il a également été montré qu'un chevelu racinaire (*root network*) dense et profond, avec un turnover rapide, permettrait la formation de galeries et une meilleure infiltration de l'eau dans le sol [GYS 05] alors que l'importance relative du ruissellement de surface dépendait plus largement de l'architecture aérienne et de la production de litière. Pour les deux autres termes du bilan, en considérant que l'évapotranspiration réelle pendant un intervalle de temps  $\Delta t$  est la somme de l'évaporation directe et de l'absorption d'eau par le couvert végétal, on peut écrire un bilan hydrique simplifié de la façon suivante :

$$S_{t+1} = \min[S_t + P_{\Delta t} - E_{\Delta t} - A_{\Delta t}, CC] \quad \text{Eq. 5.1}$$

dans lequel  $S_{t+1}$  et  $S_t$  correspondent aux stocks d'eau présents dans le sol aux temps  $t+1$  et  $t$ , respectivement,  $P_t$ ,  $E_t$  et  $A_t$  correspondent aux précipitations, à l'évaporation du sol et à l'absorption d'eau par les plantes sur l'intervalle de temps  $\Delta t$ , alors que  $CC$  représente la capacité au champ. Selon l'équation 5.1, la diminution de la quantité d'eau présente dans un sol après un événement pluvieux dépend donc



de  $E_t$  et  $A_t$  [voir aussi EVI 03]).  $E_t$  dépend fortement du rayonnement reçu par unité de surface de sol, excepté après une pluie lorsque l'eau interceptée par la végétation est évaporée directement.  $E_t$  est inversement proportionnelle à la surface totale de feuilles de la végétation par unité de surface de sol [SCH 96] et à l'accumulation de litière [EVI 03].

La quantité d'eau prélevée sur l'ensemble du profil racinaire ( $A_t$ ) est souvent subdivisée en quantités d'eau prélevées par strate de profondeur et peut s'écrire comme la somme des absorptions dans chacune des strates. La profondeur de racinement, la distribution verticale des racines ainsi que leurs caractéristiques morpho-anatomiques affectent les réserves en eau du sol dans les différentes strates concernées [voir GAR 13]. Les propriétés hydrauliques du système sol-plante et le potentiel hydrique des plantes affectent également les réserves en eau du sol, au-delà des effets de taille liés à la biomasse et à la longueur des racines [voir EVI 03, GAR 13]. Finalement, la phénologie des plantes a un impact évident sur les variations temporelles de l'absorption d'eau : par exemple, une espèce qui boucle son cycle de vie au printemps aura très peu d'influence sur les réserves d'eau en été, excepté dans le cas où aucune pluie ne viendrait reconstituer les réserves du sol [GRO 08].

### 5.3.2. Macro-structure et aggrégation

La structure physique du sol est influencée par de nombreux facteurs abiotiques comme la texture et la minéralogie, le climat et les perturbations [SIX 04]. Toutefois les facteurs biotiques, et la végétation en particulier, exercent également des effets directs et indirects majeurs sur les entrées de matières organiques au sol, la porosité du sol, l'aggrégation des particules de sols et la cohésion du sol dans son ensemble. L'importance de ces effets est fonction de la composition et de la pérennité des communautés végétales.

Les racines des plantes lorsqu'elles se décomposent laissent dans le sol des micro- et macro-galeries qui améliorent la circulation de l'eau et de l'air. L'architecture et le diamètre moyen des racines sont donc deux traits qui influencent la porosité des sols. Les espèces ligneuses (*woody species*) à systèmes racinaires pivotants (*taproots*) améliorent la porosité du sol de façon plus efficace que des graminées à systèmes racinaires fasciculés [GYS 05].

Les plantes contribuent également à la formation et au maintien d'agrégats stables (matières organiques protégée de la dégradation) de sol par l'intermédiaire de leurs parties aériennes (et l'accumulation de litières) qui atténuent l'impact des gouttes de pluie sur l'éclatement des agrégats [LEB 05], mais surtout par l'intermédiaire de leurs racines fines et des associations mycorhiziennes. De fortes densités de racines fines et

Les hyphes mycéliens améliorent la stabilité des agrégats [GOU 16] par différents mécanismes : i) une augmentation de la production d'exsudats racinaires, tels que les polysaccharides qui jouent le rôle de colle entre les particules du sol, ii) un meilleur piégeage des particules de sol facilité par l'enchevêtrement des racines et des hyphes, iii) une augmentation des alternances de cycles humectation-dessiccation du sol en relation avec l'acquisition de l'eau par les racines et iv) la libération lors de la décomposition de composés améliorant la stabilité des agrégats, tels que l'hémicellulose, la subérine ou les composés phénoliques [SIX 04, RIL 15]. Ces processus varient entre espèces végétales mais également entre types de champignons mycorhiziens associés [RIL 15]. Les hyphes à morphologie diffuse, favorisant les interactions sol-hyphes, auraient un impact plus important sur la formation des agrégats de sol que les hyphes de type rhizomorphiques [FER 15].

En termes d'amélioration de la cohésion générale du sol, les couverts de graminées semblent avoir les effets les plus forts, et ceux de légumineuses les plus faibles [GOU 16]. L'efficacité des graminées est associée à une plus forte densité racinaire et à la présence de racines fines capables de libérer de nombreux exsudats. En revanche, les racines des légumineuses améliorent la conductivité hydraulique et la résistance au cisaillement du sol et donc la stabilité des pentes [GOU 16].

### **5.3.2. Relations avec la biodiversité du sol**

Les communautés végétales sont à la base des interactions trophiques des écosystèmes. Généralement, les effets des plantes sur les communautés d'organismes du sol varient selon leur production primaire (notamment les quantités et composition de litières et d'exsudats produits) ainsi que par leurs traits fonctionnels [WAR 04]. Ces caractéristiques, variables entre espèces de plantes, influencent l'abondance, l'activité et la diversité des consommateurs primaires et secondaires du sol, de leurs symbiontes, ainsi que celle des organismes décomposeurs [voir revue de DED 05]. Il a par exemple été montré que différentes espèces de plantes diffèrent dans la composition microbienne de leurs rhizosphères, avec des conséquences sur l'abondance des communautés microbiennes dans le sol et de leurs prédateurs [BAR 10].

Plus généralement, la diversité des communautés végétales semble être à l'origine d'une plus grande hétérogénéité spatiale et temporelle des propriétés des sols (à de multiples échelles) et favorise ainsi une plus grande biodiversité de la micro et macro-faune souterraine [WAR 04]. Ces effets positifs de la biodiversité des plantes ne sont cependant pas toujours observés, ce qui pourrait s'expliquer par l'existence de l'effet prédominant de certaines espèces de plantes plutôt que d'un effet de la diversité des plantes elle-même. Il semblerait également que les effets positifs attendus de la

diversité des plantes sur la diversité des organismes du sol soient découplés dans le temps, la colonisation des sols par les organismes souterrains étant largement retardée en regard de celle des plantes de par leur faible taille et mobilité [DED 05]. Le rôle joué par les plantes dans la biodiversité et l'activité des communautés du sol, mais également le rôle réciproque des communautés microbiennes sur la diversité des plantes [VAN 08], est aujourd'hui un champ de recherche prioritaire.

#### 5.4. Conclusions

Nous avons montré ici, dans les grandes lignes, comment le sol jouait un rôle prépondérant sur la structuration des communautés végétales et la modulation des caractéristiques fonctionnelles des plantes. Aujourd'hui, nous connaissons de mieux en mieux l'ensemble des paramètres du sol et du climat qui contribuent à déterminer l'assemblage des espèces végétales dans les différents biomes terrestres. Cependant, les modèles théoriques actuels n'atteignent pas une précision suffisante pour prédire comment l'ensemble des paramètres du sol et du climat combinés peuvent être intégrés par une plante de manière à favoriser son établissement, sa survie et sa reproduction dans un écosystème. A cela se rajoute la difficulté de modéliser les interactions positives et négatives qui se manifestent entre les différentes plantes présentes dans l'écosystème. L'amélioration des prédictions, passe par une avancée des connaissances sur de nombreux volets relatifs aux interactions sol-plante (cf. Tableau 5.2).

---

#### Verrous

---

Quelles sont les variables édaphiques clefs à prendre en compte pour prédire l'assemblage et la structure des communautés de plantes ?

Comment différentes espèces de plantes intègrent-elles et répondent-elles à de multiples paramètres abiotiques ?

Comment le résultat des interactions positives et négatives entre plantes varie-t-il sous l'effet de paramètres abiotiques ?

Quelle est la part relative des effets biotiques et abiotiques sur les différentes propriétés du sol ?

Comment la variation des caractéristiques fonctionnelles des plantes, notamment racinaires, influe-t-elle les différentes fonctions des sols ?

Comment les composés apportés au sol par les plantes interagissent-ils avec les organismes et les propriétés physico-chimiques des sols pour déterminer le devenir des éléments (p.ex. carbone, azote, phosphore) ?

---

**Tableau 5.2.** Quelques exemples de verrous à lever dans la compréhension de la réponse des plantes aux variations de conditions du sol et des effets des plantes sur son fonctionnement.

Nous avons également abordé dans ce chapitre les multiples manières dont les plantes, par l'intermédiaire de leurs caractéristiques fonctionnelles variées, modulaient les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes et influençaient certaines propriétés clés des sols. Bien que l'influence des plantes sur les cycles des éléments majeurs (carbone, azote, phosphore, eau) semble de mieux en mieux comprise et prédite par les modèles, on commence aujourd'hui seulement à comprendre comment l'interaction entre les caractéristiques fonctionnelles des plantes, des organismes vivants du sol, et les propriétés physico-chimiques des sols modulent ces cycles. De même que l'on a pu identifier des effets précis des plantes sur la formation des sols et des horizons organiques en particulier, la gamme des effets induits par la variabilité et la diversité des caractéristiques fonctionnelles des plantes reste à établir (cf. Tableau 5.2).

La conséquence directe du rôle joué par le sol sur l'assemblage des plantes, et du rôle des plantes sur le fonctionnement des sols est l'existence omniprésente d'interactions entre les plantes et les sols au travers de boucles de rétroaction. Ces ensembles sol-plante dynamiques sont en constante évolution, spatialement et temporellement et à de multiples échelles simultanément et atteignent parfois des états dit « stables » (ou semi-stables) qui leur permettent de perdurer sans changement majeur pendant de longues périodes. Cependant, dans ce contexte, des changements de conditions environnementales peuvent faire évoluer les écosystèmes et plus ou moins rapidement vers de nouveaux états, avec de nombreuses conséquences pour les communautés végétales et le fonctionnement des sols [SCH 12].

Enfin, malgré l'attention portée ici au couple sol-plante, l'approche fonctionnelle des écosystèmes ne peut être restreinte à ces deux entités et doit prendre en considération les rôles clés joués par les autres organismes vivants composant les écosystèmes. De nombreux aspects des relations entre la micro-faune et la macro-faune du sol, le microbiote, les plantes, et le fonctionnement du sol sont notamment abordés dans les autres chapitres de cet ouvrage, et certaines synthèses ont pu montrer la complexité de ces relations multipartites [p.ex. DED 05, VAN 08].

## Références

- [ABA 14] ABALOS, D., DE DEYN, G.B., KUYPER, T.W. & VAN GROENIGEN, J.W., "Plant species identity surpasses species richness as a key driver of N<sub>2</sub>O emissions from grassland", *Global Change Biology*, 20, 265-275, 2014.

- [ASH 10] ASHTON, I.W., MILLER, A.E., BOWMAN, W.D. & SUDING, K.N., "Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms", *Ecology*, 91, 3252-3260, 2010.
- [BAR 05] BARDGETT, R.D., BOWMAN, W.D., KAUFMANN, R. & SCHMIDT, S.K., "A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology", *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 634-641, 2005.
- [BAR 03] BARDGETT, R.D. & WARDLE, D.A., "Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities", *Ecology*, 84, 2258-2268, 2003.
- [BAR 10] BARDGETT, R.D. & WARDLE, D.A., *Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change*. Oxford University Press, Oxford, UK, 2010.
- [BER 14] BERG, B., "Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors", *Soil Biology and Biochemistry*, 78, 222-232, 2014.
- [BER 12] BERNARD-VERDIER, M., NAVAS, M.-L., VELLEND, M., VIOLLE, C., FAYOLLE, A. & GARNIER, E., "Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland", *Journal of Ecology*, 100, 1422-1433, 2012.
- [CEB 04] CEBRIAN, J. & LARTIGUE, J., "Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems", *Ecological Monographs*, 74, 237-259, 2004.
- [CHA 11] CHAPIN, F.S.I., MATSON, P.A. & VITOUSEK, P.M., *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, 2nd edn. edn. Springer, New-York, 2011.
- [CLE 15] CLEMMENSEN, K.E., FINLAY, R.D., DAHLBERG, A., STENLID, J., WARDLE, D.A. & LINDAHL, B.D., "Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests", *New Phytologist*, 205, 1525-1536, 2015.
- [COR 09] CORNWELL, W.K., CORNELISSEN, J.H.C., ALLISON, S.D., BAUHUS, J., EGGLETON, P., PRESTON, C.M., SCARFF, F., WEEDON, J.T. *ET AL.*, "Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed?", *Global Change Biology*, 15, 2431-2449, 2009.
- [DED 05] DE DEYN, G.B. & VAN DER PUTTEN, W.H., "Linking aboveground and belowground diversity", *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 625-633, 2005.
- [DEL 16] DELHAYE, G., VIOLLE, C., SÉLECK, M., ILUNGA WA ILUNGA, E., DAUBIE, I., MAHY, G. & MEERTS, P., "Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients", *Journal of Vegetation Science*, 27, 854-864, 2016.
- [DEM 01] DEMEYER, A., VOUNDI NKANA, J.C. & VERLOO, M.G., "Characteristics of wood ash and influence on soil properties and nutrient uptake: an overview", *Bioresource Technology*, 77, 287-295, 2001.
- [DIA 75] DIAMOND, J.M., "Assembly of species communities".(eds M.L. Cody & J.M. Diamond), *Ecology and evolution of communities*, pp. 342-444. Belknap Press, Cambridge, MA, US, 1975.
- [EPS 05] EPSTEIN, E. & BLOOM, A.J., *Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives*, 2nd edn. edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 2005.

- [EVI 03] EVINER, V.T. & CHAPIN, F.S.I., "Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystems", *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 455-485, 2003.
- [FER 15] FERNANDEZ, C.W. & KENNEDY, P.G., "Moving beyond the black-box: fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils", *New Phytologist*, 205, 1378-1380, 2015.
- [FOR 09] FORNARA, D.A., TILMAN, D. & HOBIE, S.E., "Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates", *Journal of Ecology*, 97, 48-56, 2009.
- [FRE 13] FRESCHET, G.T., CORNWELL, W.K., WARDLE, D.A., ELUMEEVA, T.G., LIU, W., JACKSON, B.G., ONIPCHENKO, V.G., SOUDZILOVSKAIA, N.A. ET AL., "Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide", *Journal of Ecology*, 101, 943-952, 2013.
- [FRE 14] FRESCHET, G.T., ÖSTLUND, L., KICHENIN, E. & WARDLE, D.A., "Aboveground and belowground legacies of native Sami land-use on boreal forest in northern Sweden 100 years after abandonment", *Ecology*, 95, 963-977, 2014.
- [GAR 99] GARDNER, C.M., LARYEA, K.B. & UNGER, P.W., "Soil physical constraints to plant growth and crop production".(ed.(eds. Land and Water Development Division, Food and Agriculture Organization., 1999.
- [GAR 13] GARNIER, E. & NAVAS, M.-L., *Diversité fonctionnelle des plantes. Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. De Boeck, Bruxelles, 2013.
- [GOU 16] GOULD, I.J., QUINTON, J.N., WEIGELT, A., DE DEYN, G.B. & BARDGETT, R.D., "Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands", *Ecology Letters*, 19, 1140-1149, 2016.
- [GRI 13] GRIGULIS, K., LAVOREL, S., KRAINER, U., LEGAY, N., BAXENDALE, C., DUMONT, M., KASTL, E., ARNOLDI, C. ET AL., "Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services", *Journal of Ecology*, 101, 47-57, 2013.
- [GRO 08] GROSS, N., ROBSON, T.M., LAVOREL, S., ALBERT, C., LE BAGOUSSE-PINGUET, Y. & GUILLEMIN, R., "Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture", *New Phytologist*, 180, 652-662, 2008.
- [GYS 05] GYSSELS, G., POESEN, J., BOCHET, E. & LI, Y., "Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review", *Progress in Physical Geography*, 29, 189-217, 2005.
- [HAR 07] HARPOLE, W.S. & TILMAN, D., "Grassland species loss resulting from reduced niche dimension", *Nature*, 446, 791-793, 2007.
- [HOD 04] HODGE, A., "The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients", *New Phytologist*, 162, 9-24, 2004.
- [JON 09] JONES, D.L., NGUYEN, C. & FINLAY, R.D., "Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface", *Plant and Soil*, 321, 5-33, 2009.

- [KEI 15] KEILUWEIT, M., NICO, P., HARMON, M.E., MAO, J., PETT-RIDGE, J. & KLEBER, M., "Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, E5253-E5260, 2015.
- [LAN 06] LANGLEY, J.A., CHAPMAN, S.K. & HUNGATE, B.A., "Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy", *Ecology Letters*, 9, 955-959, 2006.
- [LEB 05] LE BISSONNAIS, Y., CERDAN, O., LECOMTE, V., BENKHADRA, H., SOUCHÈRE, V. & MARTIN, P., "Variability of soil surface characteristics influencing runoff and interrill erosion", *CATENA*, 62, 111-124, 2005.
- [LER 13] LE ROUX, X., SCHMID, B., POLY, F., BARNARD, R.L., NIKLAUS, P.A., GUILLAUMAUD, N., HABEKOST, M., OELMANN, Y. *ET AL.*, "Soil environmental conditions and microbial build-up mediate the effect of plant diversity on soil nitrifying and denitrifying enzyme activities in temperate grasslands", *PLoS ONE*, 8, e61069, 2013.
- [MAC 67] MACARTHUR, R. & LEVINS, R., "The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species", *The American Naturalist*, 101, 377-385, 1967.
- [MAL 90] MALLARINO, A.P. & WEDIN, W.F., "Effect of species and proportion of legume on herbage yield and nitrogen concentration of legume-grass mixtures", *Grass and Forage Science*, 45, 393-402, 1990.
- [ORW 10] ORWIN, K.H., BUCKLAND, S.M., JOHNSON, D., TURNER, B.L., SMART, S., OAKLEY, S. & BARDGETT, R.D., "Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland", *Journal of Ecology*, 98, 1074-1083, 2010.
- [PHI 09] PHILIPPOT, L., HALLIN, S., BÖRJESSON, G. & BAGGS, E.M., "Biochemical cycling in the rhizosphere having an impact on global change", *Plant and Soil*, 321, 61-81, 2009.
- [PRE 92] PRENTICE, I.C., CRAMER, W., HARRISON, S.P., LEEMANS, R., MONSERUD, R.A. & SOLOMON, A.M., "A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate", *Journal of Biogeography*, 19, 117-134, 1992.
- [RIL 15] RILLIG, M.C., AGUILAR-TRIGUEROS, C.A., BERGMANN, J., VERBRUGGEN, E., VERESOGLOU, S.D. & LEHMANN, A., "Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation", *New Phytologist*, 205, 1385-1388, 2015.
- [SCH 12] SCHEFFER, M., HIROTA, M., HOLMGREN, M., VAN NES, E.H. & CHAPIN, F.S., "Thresholds for boreal biome transitions", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012.
- [SCH 96] SCHULZE, E.-D., LEUNING, R. & KELLIHER, F.M., "Environmental regulation of surface conductance for evaporation from vegetation". (eds T. Hirose & B.H. Walker), *Global change and terrestrial ecosystems in monsoon Asia*, pp. 79-87. Springer Netherlands, Dordrecht, 1996.
- [SIX 04] SIX, J., BOSSUYT, H., DEGRYZE, S. & DENEFF, K., "A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics", *Soil and Tillage Research*, 79, 7-31, 2004.
- [SOU 15] SOUDZILOVSKAIA, N.A., DOUMA, J.C., AKHMETZHANOVA, A.A., VAN BODEGOM, P.M., CORNWELL, W.K., MOENS, E.J., TRESEDER, K.K., TIBBETT, M. *ET AL.*, "Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry", *Global Ecology and Biogeography*, 24, 371-382, 2015.

- 
- [SUB 09] SUBBARAO, G.V., NAKAHARA, K., HURTADO, M.P., ONO, H., MORETA, D.E., SALCEDO, A.F., YOSHIHASHI, A.T., ISHIKAWA, T. *ET AL.*, "Evidence for biological nitrification inhibition in Brachiaria pastures", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 17302-17307, 2009.
- [VAN 08] VAN DER HEIJDEN, M.G.A., BARDGETT, R.D. & VAN STRAALEN, N.M., "The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems", *Ecology Letters*, 11, 296-310, 2008.
- [VAN 94] VAN DER WERF, A., POORTER, H. & LAMBERS, H., "Respiration as dependent on a species' inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant". (ed.^(eds J. Roy & E. Garnier), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, pp. 91-110. SPB Academic Publishing, The Hague, 1994.
- [WAL 15] WALDER, F., BRULÉ, D., KOEGEL, S., WIEMKEN, A., BOLLER, T. & COURTY, P.-E., "Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax", *New Phytologist*, 205, 1632-1645, 2015.
- [WAR 04] WARDLE, D.A., BARDGETT, R.D., KLIRONOMOS, J.N., SETALA, H., VAN DER PUTTEN, W.H. & WALL, D.H., "Ecological linkages between aboveground and belowground biota", *Science*, 304, 1629-1633, 2004.
- [WEI 11] WEIHER, E., FREUND, D., BUNTON, T., STEFANSKI, A., LEE, T. & BENTIVENGA, S., "Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory", *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2403-2413, 2011.