

BALGUERIE BALITRAND Sarah

MOURIER Ylana

SAINSON Lili-Marie

Université Clermont Auvergne

IUT Clermont Auvergne

Campus universitaire Simone Veil, Aurillac

Département Génie Biologique

BUT 3^{ème} année parcours Agronomie

Recherches bibliographique bioindicateurs fertilité du sol



**IUT CLERMONT
AUVERGNE**

Aurillac - Clermont-Ferrand - Le Puy-en-Velay
Montluçon - Moulins - Vichy

Enseignant référent : Mme GAGNE CHAVALIER

Année universitaire 2025-2026

Sommaire

Introduction	1
1. Fertilité physique.....	2
1.1. Profondeur du sol	2
1.2. Texture du sol	2
1.3. Masse volumique apparente	4
1.4. Ecoulement de l'eau	5
1.5. Structure du sol.....	6
1.6. Indices et protocoles existant	6
2. Fertilité chimique	9
2.1. Capacité d'échange cationique.....	9
2.2. pH.....	10
2.3. Teneur en minéraux	11
2.4. Indices et protocoles existant	11
3. Fertilité biologique	13
3.1. Domaine des bactéries.....	14
3.1.1. Morphologie	14
3.1.2. Exigence écologique	14
3.1.3. Cyanobactéries	15
3.1.4. Actinobactéries.....	16
3.1.5. Bactéries PGPR	17
3.1.6. Bactéries fixatrices d'azote	19
3.1.7. Bactéries nitrifiantes.....	20
3.1.8. Exemple bactéries rendant le phosphate soluble.....	21
3.1.9. Limites.....	22
3.2. Domaine des archées	23
3.2.1. Morphologie	23
3.2.2. Exigences écologiques	24
3.2.3. Archéobactéries	24
3.2.4. Limites.....	25
3.3 Domaine des eucaryotes.....	25
3.2.5. Les protistes.....	25
3.2.5.1. Morphologie des protozoaires	26
3.2.5.2. Exigences écologiques des protozoaires	26

3.2.5.3.	Recyclage des nutriments	26
3.2.5.4.	Amélioration de la structure du sol	27
3.2.5.5.	Limites.....	27
3.2.6.	Les mycètes	27
3.2.6.1.	Morphologie des mycètes.....	27
3.2.6.2.	Exigences écologiques des mycètes	28
3.2.6.3.	Les champignons filamenteux.....	28
3.2.6.4.	Les champignons saprophytes.....	29
3.2.6.5.	Les champignons mycorhiziens	30
3.2.6.6.	Limites.....	31
3.3.	Mésafaune	32
3.3.1.	Morphologie des animaux apparentant à la mésafaune	32
3.3.2.	Exigences écologiques de la mésafaune	32
3.3.3.	Décomposeurs et recycleurs de matière organique	32
3.3.4.	Régulateurs microbiens	33
3.3.5.	Aérateurs du sol.....	33
3.3.6.	Limites.....	33
3.4.	Tableau de synthèse des organismes du sol.....	34
3.5.	Macrofaune.....	35
3.5.1.	Grands rôles écologiques	36
3.5.1.1.	Ingénieurs du sol	36
3.5.1.2.	Décomposeurs de la matière organique.....	38
3.5.1.3.	Prédateurs et régulateurs biologiques.....	39
3.5.2.	Macro-faune comme bio indicateur	40
3.5.2.1.	Justification de la bio indication.....	40
3.6	Indices et protocoles existant	44
	Conclusion.....	49
	Bibliographie	

Introduction

La fertilité d'un sol est primordiale pour chaque parcelle afin d'obtenir la meilleure production possible pour toutes les cultures. Une bonne fertilité peut permettre à un sol d'assurer une meilleure croissance et un bon développement de ses végétaux. Cela passe par des éléments indispensables comme l'eau, les minéraux, la matière organique et l'air.

Un sol est qualifié de vivant, car il a la capacité de soutenir durablement la végétation tout en se régénérant petit à petit.

Cependant, il existe des indices qui permettent de quantifier cette fertilité. Cela se nomme des bioindicateurs. Ce sont des « organismes végétal, fongique ou animal dont la présence, l'absence ou l'état renseigne sur les caractéristiques d'un écosystème ou permet d'en évaluer les altérations »[1].

Il existe un grand nombre d'indicateurs qui montrent l'état et la fertilité des sols. Ils se divisent en trois grandes catégories :

- La fertilité physique,
- La fertilité chimique,
- La fertilité biologique.

L'interaction qu'ont ces trois composantes peut déterminer la qualité d'un sol.

Ce rapport a pour but de répertorier ces différents bioindicateurs et d'identifier les méthodes de détection de chacun [2].



Figure 1 : Sondage à l'aide d'une tarière pour connaître la profondeur d'un sol

Source : www.youtube.com/watch?v=_g_G7P5KdR0

1. Fertilité physique

Dans un premier temps, sera abordée la fertilité physique. Cette fertilité est définie par l'état du sol ainsi que par sa structure. Y sont compris la texture (proportion d'argile, de limon et de sable), la profondeur des sols, la masse volumique apparente, la structure et l'écoulement de l'eau dans la terre [3].

1.1.Profondeur du sol

Premièrement, la profondeur des sols. Celle-ci peut fortement influencer la réserve utile en eau, c'est-à-dire la disponibilité d'eau à laquelle les végétaux ont accès à un instant t . Ensuite, cela joue aussi sur l'enracinement des plantes : plus les sols sont profonds, plus les organismes pourront s'enraciner et donc faire plus facilement face à des vents violents. Le rendement des cultures présentes sur des sols plus profonds peut mieux résister à la sécheresse, car la végétation pourra aller plus en profondeur pour chercher de l'eau [3].

Pour déterminer la profondeur des sols sur les parcelles, il est nécessaire de réaliser des sondages à l'aide d'une tarière (Figure 1), voire de creuser une fosse pédologique à l'aide d'un engin de chantier ou de matériel agricole. Si cela n'est pas possible, il est envisageable d'observer l'apparition de la roche mère aux abords des routes ou d'un fossé. Cependant, cela ne remplace pas un profil de sol, qui est beaucoup plus précis. Si la tarière est utilisée, il serait intéressant de disposer d'une gouttière de prélèvement afin d'obtenir un échantillonnage correct.

1.2.Texture du sol

Deuxièmement, la texture est tout aussi importante. Elle est définie par la répartition de ses constituants en fonction de leur granulométrie. Ce sont les différents pourcentages entre les petites particules comme l'argile, les moyennes avec le limon et les plus grosses avec le sable [3].

Un sol argileux va être très tassé et presque imperméable, ce qui n'a pas grand intérêt d'un point de vue agronomique, car les racines auront du mal à s'enfoncer en profondeur et l'accès à l'eau sera très difficile, la terre laissant passer difficilement cette dernière.



Figure 2 : Méthode de détermination de la texture d'un sol
Source : www.youtube.com/watch?v=iCRnps4zIP4

Un sol limoneux va, quant à lui, retenir plus facilement des oligoéléments ainsi que des nutriments. Néanmoins, c'est un sol relativement fragile et friable qui forme une croûte lorsque les parcelles reçoivent de l'eau.

Enfin, un sol sableux retient difficilement les oligoéléments, les nutriments et l'eau, ce qui est moins attrayant pour les insectes comme les vers de terre, qui favorisent l'aération et le brassage du sol. De plus, l'ancrage des plantes est plus difficile, car le sol est meuble.

Il est donc très important de pouvoir caractériser son sol afin d'adapter les pratiques agricoles à chaque parcelle.

Pour déterminer cette texture, il existe deux méthodes plus ou moins efficaces. La première est réalisée lorsque le sol est humide ou frais. Elle se fait avec les mains et de l'eau, c'est-à-dire de façon empirique. Ce n'est pas la plus précise, mais elle permet de donner une idée globale du type de sol. Dans un premier temps, sont déterminés les sables ($> 0,050\text{ mm}$, $> 50\text{ }\mu\text{m}$). Pour cela, il faut humecter un peu de terre et observer si, au toucher, la matière est rugueuse. Si cela est le cas, il est nécessaire de déterminer s'il s'agit de sable grossier ou fin, ce qui est perceptible au toucher. Dans le cas où la rugosité est importante, que les grains de sable sont visibles à l'œil nu et que le sol s'effrite rapidement, alors la proportion de sable est supérieure à 50 %. Dans le cas contraire, si la rugosité n'est pas perceptible, moins de 15 % de sable est présent dans le sol étudié. Pour les limons, ils sont compris entre 2 et 50 μm . Au toucher, ils sont plutôt doux, un peu comme la texture du talc. Le limon n'est pas facile à déterminer au niveau des proportions avec cette manipulation. Pour les argiles, les particules mesurent moins de 2 μm , ce sont les plus petites particules de terre présentes dans les sols. La présence d'argile est perceptible par le fait que la matière est collante. Si un boudin est réalisable avec l'échantillon, alors la proportion d'argile est comprise entre 17 et 20 %. S'il est possible de faire un anneau et que la terre colle fortement, alors plus de 30 % d'argile sont présents dans le sol.

Concernant la teneur en matière organique dans le sol, il est assez difficile de la déterminer avec cette méthode. Visuellement, la teinte du sol doit être plutôt foncée, car plus la terre est sombre, plus la matière organique est présente. L'aspect du sol est alors « gras ».

La deuxième technique (Figure 2) de détermination de la texture des sols est plus précise et fiable. Pour mener à bien cette expérience, il faut prélever un horizon de terre arable, d'environ 200 mL. Ensuite, mettre le tout dans un bocal muni d'un couvercle, ajouter de l'eau et agiter



Figure 3 : Méthode de détermination de la texture d'un sol
Source : www.youtube.com/watch?v=iCRnps4zIP4

pour mettre en suspension les particules de terre. Une pause d'au moins 35 minutes est indispensable afin d'hydrater les argiles, qui ne se décanteraient pas si cette étape n'était pas respectée.

Ensuite, une nouvelle agitation doit être effectuée, puis le mélange transvasé dans un récipient à fond carré, comme un bécher, car dans le cas contraire, cela fausserait les mesures qui vont suivre. Une attente de 4 jours est nécessaire pour obtenir une bonne sédimentation des différentes matières. Si l'attente est trop longue, il est possible d'ajouter du CaCl_2 , du MgCl_2 ou du NaCl pour accélérer la manipulation. Cependant, le sel est moins efficace que les deux autres. Au moment de la mesure (Figure 3), la couche du fond ne doit pas être prise en compte, car elle correspond aux petits cailloux. Trois autres phases sont visibles : la première, en partant du haut, est l'argile ; la suivante, le limon ; puis enfin, le sable. Il faut mesurer la hauteur de chaque phase, ainsi que leur hauteur totale. Pour connaître le pourcentage de chaque composant, la formule suivante est utilisée :

$$\frac{\text{Hauteur du composé voulu (ex argile)} \times 100}{\text{Hauteur totale des trois phases}}$$

Cette formule donne le pourcentage de chaque élément, qui est ensuite reporté sur le triangle des textures. Les traits de chaque particule doivent se rejoindre en un point pour donner la texture exacte du sol de la parcelle [4] [5].

1.3.Masse volumique apparente

Troisièmement, la masse volumique apparente indique le compactage du sol. Cette masse peut révéler quelle culture ou quelle graminée serait plus susceptible d'être dans de bonnes conditions de croissance, ce qui augmenterait indirectement la fertilité et donc le rendement.

Pour déterminer cette masse volumique apparente (MVA), il faut effectuer un prélèvement au niveau de la surface du sol. Pour cela, un dégagement du sol est nécessaire, ainsi qu'une coupe de la végétation alentour. Un cylindre d'un volume de 170 cm^3 est enfoncé dans la terre. Il est retiré en creusant autour jusqu'à sa base afin d'éviter des pertes de sol dans le cylindre lors de son extraction. À l'aide d'un couteau, l'excédent de matière est retiré pour obtenir une base plate par rapport aux bords du cylindre.

Ensuite, une pesée doit être effectuée. Pour ce faire, un sac est utilisé pour contenir l'échantillon,

Texture	MVA idéale (g/cm ³)	MVA pouvant affecter l'enracinement (g/cm ³)	MVA empêchant l'enracinement (g/cm ³)
Sable, sable-loameux, loam-sablonneux	<1.6	1.7	>1.8
Loam, loam sablo-argileux, loam-argileux, limons, loam-limoneux, argile limoneuse	<1.4	1.6	>1.8
Argile sablonneuse, argile, loam-argileux (35-45 % argile)	<1.1	1.5	>1.6
Argile (>45 %)	<1.1	1.4	>1.5

Figure 4 : Tableau intégrant la MVA en fonction de la texture du sol.

Source : www.agrireseau.net/documents/Document_101213.pdf

mais, afin de ne pas prendre en compte son poids, il est taré sur la balance au préalable.

L'échantillon est ensuite ajouté, puis le sac est fermé après la pesée. La valeur obtenue correspond à la masse humide. Le cylindre est ensuite placé dans un four à une température de 105 °C pendant 24 h afin d'assécher le sol.

Lorsque l'échantillon est sec, il est de nouveau pesé pour connaître sa masse sèche. Cette manipulation doit être réalisée quatre fois au total afin d'obtenir un résultat représentatif.

Vient ensuite le calcul de cette MVA :

$$\text{MVA (g/cm}^3\text{)} = \frac{\text{masse séché (g)}}{\text{volume cylindre (cm}^3\text{)}}$$

Avec les résultats obtenus, il est possible d'avoir la porosité du sol ainsi que la teneur en eau :

$$\text{Teneur en eau (g/g)} = \frac{(\text{masse humide} - \text{masse sèche})}{\text{masse sèche}} \times 100$$

Un tableau (Figure 4) permet de déterminer la condition idéale pour cette MVA en fonction de la texture du sol [4].

1.4.Ecoulement de l'eau

Quatrièmement, l'écoulement de l'eau vient augmenter la fertilité d'un terrain, car elle est indispensable aux cultures. Cela permet de caractériser le sol en fonction de son taux d'infiltration. Il est important de prendre cela en considération avant de planter une culture ou une prairie en particulier. En effet, une culture exigeante en eau va préférer un taux d'infiltration rapide, comparé à une plante moins demandeuse.

Concernant la manipulation pour caractériser le sol, le principe est similaire à celui précédemment décrit pour le prélèvement, mais le cylindre fait 10 cm de diamètre. Afin de l'enfoncer plus facilement, un bout de bois et un marteau peuvent être utilisés. Le bout de bois est positionné sur le cercle et le marteau exerce une pression pour que le cylindre puisse s'enfoncer de 2,5 cm de profondeur.

Par la suite, une enveloppe plastique est ajoutée à l'intérieur du cylindre de façon à recouvrir également le sol. Deux cents millilitres d'eau sont incorporés dans le cercle, puis l'enveloppe

Taux d'infiltration (min/2,5 cm)	Classification
< 30	Très rapide à rapide
30-60	Modérément rapide
60-90	Moyen à lent
> 90	Lent à imperméable

Figure 5 : Tableau déterminant l'infiltration dans les sols en fonction de son taux.
Source : www.agrireseau.net/documents/Document_101213.pdf



Figure 6 : Photographie de deux types de structure du sol
Source : www.agrireseau.net/documents/Document_101213.pdf

plastique est retirée. L'eau s'infiltre alors complètement. Un nouvel ajout de 200 mL d'eau est effectué sur le plastique, qui est ensuite retiré. Le chronomètre est lancé à ce moment et arrêté lorsque le sol a absorbé l'eau en totalité et qu'il est luisant.

Cette expérience doit être répétée plusieurs fois sur la parcelle, à des profondeurs différentes, afin de pouvoir comparer les résultats.

Le tableau ci-contre (Figure 5), permet de définir l'infiltration de l'eau dans le sol [4].

1.5. Structure du sol

Cinquièmement, la structure du sol est très importante pour indiquer la fertilité d'un sol. Elle a un effet direct sur la productivité des plantations, car lorsqu'un terrain est bien structuré, les bioindicateurs biologiques sont favorisés et les intrants sont plus efficaces. De plus, les racines ont la possibilité de s'étendre davantage dans les sols afin d'accéder aux nutriments et à l'eau en plus grande quantité. Un sol avec une apparence granuleuse et poreuse constitue la condition la plus recherchée. Lorsque ce n'est pas le cas, les racines auront du mal à se développer en profondeur, l'infiltration de l'eau sera amoindrie, de même que l'aération des sols, ce qui impactera la croissance des végétaux.

Afin de déterminer si la structure du sol est favorable ou non à la vie des cultures et des insectes, il faut creuser un trou à l'aide d'une pelle et essayer de casser la motte de terre pour observer sa structure (Figure 6). Si elle apparaît granuleuse alors la structure est correcte, si elle reste unie cela est plus compliqué pour les racines, donc moins fertile. Pour l'aération du sol, sa couleur peut varier du brun au brun-jaune, voire au rouge-brun. Si le sol présente une couleur gris-bleu, cela indique une mauvaise aération et donc un état défavorable du sol. Il peut également être caractérisé par une odeur désagréable [4].

1.6. Indices et protocoles existant

Paramètres du sol	Indice de présence	Signification pour la fertilité	Protocole à mettre en place
------------------------------	---------------------------	--	--

Profondeur	Pierrosité, végétation, topographie, hydrométrie, profondeur enracinement, présence de roche mère, horizons pédologiques	Augmente la fertilité physique, chimique, biologique et l'hygrométrie	Fausse pédologique ou un sondage avec une tarière 
Texture	Toucher, malléabilité, aspect visuel, infiltration de l'eau, comportement par rapport à la pluie, densité apparente,	Sol argileux : Fertilité chimique élevée, fertilité physique limitée Sol limoneux : Fertilité moyenne à élevée Sol sableux : Faible fertilité Texture équilibrée : Fertilité optimale	Détections empiriques (boudin, film d'argile, visuel, comportement à l'eau, roulage), analyse granulométrique par sédimentation 
MVA	Porosité, densité, tassement	Sol léger, poreux = bonne aération, développement racinaire correct Sol moyen = équilibre (aération/rétention d'eau) Sol compact = peu de pores, racines	Méthode du cylindre ou de tassement

		étouffées, mauvais drainage	
Ecoulement de l'eau	Pénétration de l'eau, porosité, aération sol	Bonne infiltration de l'eau, accessibilité de l'humidité et des nutriments pour la plante, bon équilibre du sol entre eau et air, favorise les micro-organismes du sol	Méthode des cylindres, des colonnes
Structure	Taille, forme, stabilité agrégats, compactage, porosité, infiltration, croissance racinaire	Disponibilité de l'eau, aération, respiration racines, développement racinaire, activité biologique, disponibilité d'éléments nutritifs.	Test de la bêche, test de slaking,

2. Fertilité chimique

Dans un second temps, sera abordée la fertilité chimique du sol, qui est plus technique que la précédente. Elle correspond à l'aptitude du sol à assurer une certaine disponibilité minérale pour les plantes. Les éléments doivent être présents de façon suffisante et équilibrée pour le bon développement des cultures.

Pour évaluer si la fertilité chimique du sol est correcte, il faut examiner le pH de ce dernier, la capacité d'échange cationique, ainsi que la teneur en éléments nutritifs (azote, phosphore et potassium) [3].

2.1.Capacité d'échange cationique

Tout d'abord, la capacité d'échange cationique (CEC) permet d'évaluer la quantité maximale de cations qu'une parcelle est capable de détenir. Cette capacité est évaluée en fonction des charges négatives disposées sur les particules d'argile et sur la matière organique. Les cations étudiés sont les suivants : Ca^{2+} (calcium), Mg^{2+} (magnésium), Al^{3+} (aluminium), K^{+} (potassium) et Na^{+} (sodium) [6].

Cependant, si le sol est défini comme acide, une grande proportion d'ions H^{+} est présente, ce qui bloque par la suite l'échange des charges négatives avec les cations. Du point de vue agronomique et agricole, connaître la CEC permet d'estimer le potentiel de fixation de certains éléments chimiques essentiels aux plantes. Elle peut aussi indiquer les différents échanges de cations entre les cultures et le sol.

La CEC reflète également la capacité du sol à résister aux variations de pH, ce qui représente un effet tampon. Enfin, en fonction de cette donnée, les amendements appliqués sur les différentes parcelles pourront être adaptés afin d'optimiser au maximum les dépenses en fonction des rendements [7].

Il est donc très intéressant de connaître la CEC de ses parcelles, mais les analyses doivent être effectuées en laboratoire, ce qui n'est pas le plus pratique pour les agriculteurs, car cela demande du temps et de l'argent. Les protocoles pour obtenir la capacité d'échange cationique ne seront pas abordés.

2.2.pH

Le pH est une unité correspondant à la mesure de l'acidité qu'un élément peut contenir. Deux types de pH se différencient l'un de l'autre. Le pH eau et le pH KCl. La différence entre les deux est que le pH eau fait référence à la présence de terre dans l'eau, alors que le KCl correspond à la présence de terre dans du chlorure de potassium. Le KCl détient une valeur inférieure de 0,5 par rapport à l'eau. Étant donné que le pH eau est le plus répandu, c'est celui-ci qui sera traité.

Son échelle varie de 0 à 14, avec une phase acide de 0 à 6,9, une phase neutre à 7 et une phase basique de 7,1 à 14. Si un sol n'est pas adapté au niveau du pH pour la culture, cela peut entraîner une perte de production, souvent lorsqu'il est inférieur à 5,5.

Quand le pH devient de plus en plus acide, il favorise la solubilité de certains composés contenant de l'aluminium, ce qui entraîne une toxicité pour les plantes dans le sol. À l'inverse, si le pH est au-dessus de 6,5, cela peut provoquer des carences en zinc, manganèse, bore et cuivre, ce qui peut favoriser le développement important de champignons inféodés, responsables de certaines maladies comme la gale des pommes de terre ou le piétin-échaudage affectant certaines céréales ou graminées.

Concernant les méthodes pour connaître le pH d'un sol, il en existe deux, identiques pour le début de l'analyse. Tout d'abord, il est nécessaire de préparer des tubes Falcon remplis aux trois quarts avec de l'eau distillée. L'échantillon de sol doit être dilué au 1/5 (par exemple 10 mL de sol pour 40 mL d'eau dans un tube de 50 mL). Il est important de connaître le volume de sol introduit dans chaque tube.

Sur le terrain, il faut se placer sur une zone dite homogène, c'est-à-dire que la végétation y est à peu près identique. À l'aide d'une tarière, il faut prélever un échantillon dans l'horizon souhaité. Si l'agriculteur souhaite analyser plusieurs horizons, l'opération doit être répétée pour chacun d'entre eux.

Il est possible de connaître le pH à l'aide d'un pH-mètre. Pour cela, il faut homogénéiser la solution présente dans les Falcon et la laisser reposer pendant 1 à 2 heures si le sol est de nature calcaire, en remuant de temps en temps. Ensuite, la sonde du pH-mètre est introduite et il ne reste plus qu'à lire la valeur affichée.

Pour l'autre méthode d'analyse du pH, il est possible d'utiliser du papier à pH. Il faut homogénéiser la solution et la laisser reposer quelques minutes. Après avoir humidifié le papier,

quelques gouttes de la solution préparée sont appliquées dessus. Une couleur apparaît sur la bande, qui doit être comparée avec les couleurs de référence [8].

2.3. Teneur en minéraux

Enfin, la teneur en minéraux, tels que l'azote, le phosphore et le potassium, est indispensable à la croissance des plantations. Ils font partie des minéraux susceptibles de manquer pendant le cycle de vie des graminées ou des céréales. L'azote utilisé par les cultures se présente sous forme de NO_3^- (ions nitrate) et de NH_4^+ (ammonium). Toutes les méthodes d'analyses des éléments minéraux sont effectuées en laboratoire, ce qui ne peut pas être réalisé directement par les agriculteurs. Cependant, il paraît intéressant de les développer tout de même.



Pour l'azote, une pesée de 10 mL de terre humide est effectuée, puis insérée dans un tube. Ensuite, 40 mL de solution 2 M KCl sont ajoutés. Une agitation d'une heure est entreprise à 200 rpm (rotations par minute), puis un temps de repos d'une heure est observé. Une centrifugation est fondamentale pour pouvoir récupérer le filtrat. Il est également possible de filtrer la solution. Pour le NH_4^+ , une colorimétrie au bleu d'indophénol est réalisée. À la suite de cela, la concentration de l'ammonium est déterminée par rapport à une courbe de la gamme étalon. Quant au NO_3^- , il est converti en NO_2^- , puis sa concentration est déterminée par colorimétrie.

Pour le phosphore, 10 g de sol sont sélectionnés et mis en contact dans un tube Falcon avec 40 mL de solution $\text{P}_4\text{O}_{10}\text{H}_2\text{K}$, contenant 50 ppm (parties par million) de P_2O_5 . Un temps de repos de 4 jours est observé, puis l'échantillon est analysé à l'auto-analyseur [9].

Enfin, pour le potassium, une solution acide de pH 4,1 est utilisée. Elle est composée d'acétate de calcium, de lactate de calcium et d'acide acétique. L'extrait est ensuite analysé par photométrie de flamme. C'est une méthode relativement rapide et peu coûteuse [10].

2.4. Indices et protocoles existant

Paramètres du sol	Indice de présence	Signification pour la fertilité	Protocole à mettre en place
----------------------	--------------------	------------------------------------	--------------------------------

CEC	<ul style="list-style-type: none"> • < 10 meq/100g : faible • 10–25 meq/100g : moyenne • > 25 meq/100g : élevée 	<p>Sol qui retient et échange les éléments chimiques (nutritifs)</p> <p>Une bonne CEC permet une meilleure fertilité.</p>	<p>Méthode CEC Metson</p>
pH	<ul style="list-style-type: none"> • < 5,5 : acide • 5,5–7,5 : optimal • > 7,5 : basique 	<p>Variation des éléments chimiques et la fertilité biologique. Peut limiter l'absorption des nutriments quand pH extrême</p>	<p>Mesure pH_{eau}, pH_{KCl}, papier pH</p> 
Teneur en minéraux	Varie fortement en fonction des zone géographique	<p>Disponibilité en minéraux, essentiel pour la croissance des végétaux.</p> <p>Manque = carence, si excès → toxique</p>	<p>Tests laboratoires</p> 

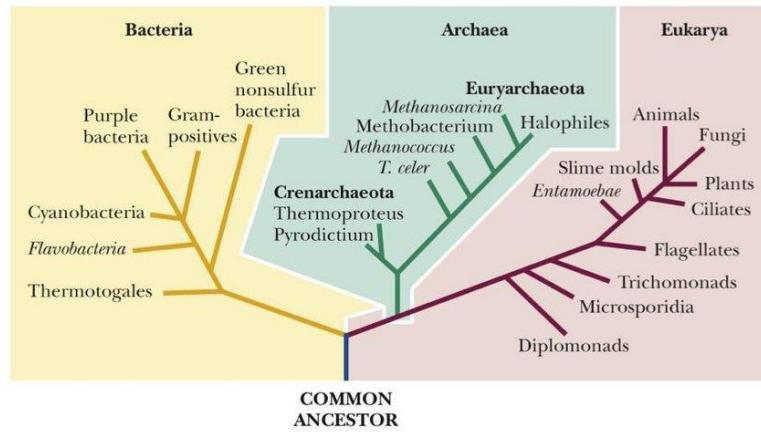


Figure 7 : Répartition des êtres vivants selon Woese (1977)
Source : ResearchGate

3. Fertilité biologique

Un sol est composé de minéraux (90 à 99 %) et de matières organiques (1 à 10 %). Dans la matière organique, on retrouve des organismes vivants (15%) et de la matière organique mortes (85%). Les organismes vivants regroupent les microorganismes (75 à 90 %), les racines (5 à 15 %) et la faune (5 à 10%) [11].

En 1977, Carl Woese propose une nouvelle classification du vivant fondée non plus sur la morphologie (Whittaker, 1969), mais sur des données moléculaires, notamment la comparaison de l'ARN ribosomique (ARNr 16S). Cette approche a permis de distinguer des groupes d'organismes auparavant confondus et de mettre en évidence trois grands domaines du vivant.

Ces trois domaines regroupent tous les êtres vivants connus :

Le domaine des bactéries qui regroupe les procaryotes, c'est-à-dire les organismes unicellulaires, sans noyau, ni organites membraneux. De plus, leur matériel génétique est contenu dans une région appelée nucléoïde, directement en contact avec le cytoplasme. Leur paroi, dite cellulaire rigide est composée de peptidoglycane. On retrouve les bactéries pathogènes ou commensales et les cyanobactéries (anciennement appelées algues bleues).

Ensuite vient les domaines des archées. Ces organismes procaryotes, mais ils présentent des caractéristiques moléculaires et biochimiques distinctes des bactéries. En effet, leur paroi ne contient pas de peptidoglycane, et leurs membranes possèdent des lipides uniques.

Puis, le domaine des eucaryotes, qui regroupe tous les organismes dont les cellules possèdent un noyau différencié, et des organites membraneux (mitochondries, chloroplastes, etc.). Il comprend les règnes suivants :

- **Protistes** : eucaryotes unicellulaires (ex. protozoaires, algues unicellulaires),
- **Mycètes** : champignons (levures, moisissures, champignons supérieurs),
- **Végétaux** : plantes (photosynthétiques et pluricellulaires),
- **Animaux** : organismes pluricellulaires hétérotrophes [11].

La pédofaune se classe par taille, en quatre groupes (Figure 7). Ainsi est distingué :

- La microfaune, dont la taille est inférieure à 0.2 millimètres.
- La mésofaune, dont la taille est comprise entre 0.2 à 2 millimètres.

- La macrofaune, dont la taille est comprise entre 2 à 20 millimètres.
- La mégafaune, dont la taille est comprise entre 20 à 200 millimètres.

Le but de ce projet est de travailler sur les organismes vivants dans le sol, cependant les végétaux et la mégafaune ne sera pas abordé au cours de ce travail [12].

L'utilisation d'engrais et de pesticides chimiques favorise des améliorations significatives du développement des cultures, mais certains problèmes et risques associés en limitent l'application. Une alternative consiste à utiliser des intrants biologiques à base de micro-organismes, permettant d'accroître la production et la fertilité du sol, tout en alliant efficacité et durabilité [13].

3.1.Domaine des bactéries

3.1.1. Morphologie

Deux types de paroi sont retrouvées chez les bactéries. Les Gram-négatives, possèdent une paroi à deux couches, dont une constituée de peptidoglycanes. Les Gram-positives, possèdent une paroi épaisse contenant des peptidoglycanes. Les Gram-négatives, elles possèdent du peptidoglycane mais en faible quantité.

Ces bactéries, du fait de leur taille microscopique (de 0,2 à 2 μm en moyenne), font partie de la microfaune du sol et des milieux naturels. Leur petite taille et leur paroi spécifique leur permettent de coloniser efficacement les pores du sol et d'échanger rapidement des nutriments avec leur environnement, favorisant la formation de biofilms et la protection contre le stress environnemental.

3.1.2. Exigence écologique

Les bactéries présentent une diversité génétique exceptionnelle, en grande partie grâce à leur plasticité génomique. Cette plasticité est rendue possible par la présence de plasmides, de transposons et par les transferts horizontaux de gènes, qui permettent le partage rapide de gènes codant pour des traits adaptatifs comme la résistance aux métaux, aux antibiotiques ou la capacité à dégrader des composés complexes. Cette flexibilité génétique explique leur adaptabilité à une large gamme de niches écologiques et leur permet de moduler l'expression de gènes selon le stress environnemental, comme la sécheresse, la salinité ou la compétition microbienne [14].

En effet, les bactéries semblent pouvoir prospérer dans des milieux très divers étant donné leurs variétés d'espèces innombrables. En effet, ces organismes ubiquitaires sont retrouvés dans des zones à très fortes (thermophiles) comme à très basse température (psychrophiles), à l'air libre (aérobie) ou en l'absence totale d'oxygène (anaérobie), en milieu alcalin ou à des pH proches de zéro. De plus, des microorganismes prospèrent également dans des environnements acides, avec un pH inférieur à 6. Ils sont souvent trouvés dans des mines ou des sols acides (acidophiles). D'autres nommés Alcalinophiles, se développent dans des milieux alcalins, avec un pH supérieur à 9, comme certaines sources d'eau minérale. Cependant, la plupart des bactéries se développent dans une plage de pH neutre de 6 à 8.

Dans le sol, on rencontre des bactéries mésophiles (température optimale entre 20 et 40°C), préférant les pH neutres ou légèrement alcalins.

D'un point de vue métabolique, les bactéries exploitent diverses sources d'énergie et de carbone. Certaines sont hétérotrophes, utilisant la matière organique existante comme source de carbone et d'énergie, souvent en produisant des enzymes extracellulaires capables de dégrader la cellulose, la lignine ou la chitine, contribuant ainsi à la minéralisation des nutriments. D'autres sont autotrophes : les chimio-autotrophes oxydent des composés inorganiques (NH_3 , H_2S , Fe^{2+}) pour produire de l'énergie, tandis que les photoautotrophes, comme les cyanobactéries, utilisent l'énergie lumineuse pour fixer le CO_2 et produire de la biomasse. Ces mécanismes métaboliques leur permettent d'agir sur les cycles biogéochimiques du sol, en particulier ceux du carbone, de l'azote et du soufre, et de moduler la disponibilité des nutriments pour les plantes et autres micro-organismes [15].

3.1.3. Cyanobactéries

Les cyanobactéries représentent une fraction très faible de la biomasse microbienne du sol (environ 10^3 – 10^5 cellules par gramme), soit bien moins que les bactéries hétérotrophes. Cependant, elles jouent un rôle essentiel, notamment dans la fixation de l'azote atmosphérique, la stabilisation des sols et la production de matière organique.

Elles possèdent notamment de la chlorophylle (a), qui en présence de lumière, lui permet de synthétiser ses composés organiques à partir du CO_2 atmosphérique. Elles produisent donc de l'oxygène. Elles se nomment bactéries photosynthétiques et produisent de l'énergie et de la biomasse, ce qui favorisent la croissance des plantes et des autres micro-organismes.

De plus, elles jouent un rôle essentiel dans de nombreux cycles biogéochimiques. En effet, elles ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique pour la transformer en ammonium, grâce à une enzyme appelé nitrogénase. L'azote atmosphérique est transformé en composé assimilables par les végétaux et enrichit donc le sol en azote, élément essentiel à leurs croissances. De plus, dans les rizières certaines cyanobactéries vivent en symbiose avec les plantes et remplacent partiellement les engrais azotés [16]. Certaines cyanobactéries, comme *Anabeana*, *Nostoc* et *Oscillatoria* vivent en symbiose avec des plantes aquatiques (exemple : *Anabeana* avec *Azolla* (fougère) dans les rizières) et permettent donc de fixer l'azote atmosphérique et ainsi améliorer la fertilité dans les sols inondés. En effet, contrairement à l'exemple des légumineuses, elles vivent dans les cavités des feuilles ou en surface de l'eau avec la plante (cas de *Azolla* dans les rizières). Elles fixent donc l'azote atmosphérique grâce à des cellules spécialisées appelées hétérocystes pour protéger la nitrogénase de l'oxygène [17].

3.1.4. Actinobactéries

Streptomyces est une actinobactéries qui a pour fonction de décomposé la matière organique complexe (cellulose, lignine, chitine etc.) ce qui libère des éléments nutritifs (N, P, C etc.) utilisables par les plantes.

De plus, les actinobactéries produisent des antibiotiques naturels qui limitent les pathogènes du sol (champignons nocifs et les bactéries pathogènes). En effet, de nombreuses espèces produisent des composés bioactifs qui inhibent la croissance d'autres micro-organismes, contribuant ainsi au contrôle de la population microbienne.

Elles produisent également des phytohormones (auxines, cytokinines etc.) qui stimulent la croissance végétale [13].

Ces bactéries améliorent la structure du sol, comme par exemple sa porosité, rétention en eau et son aération [18].

De plus, les bactéries *Frankia*, vivent en symbiose avec des arbres tropicales et tempérées, en formant des nodosités sur les racines, capables de fixer l'azote atmosphérique et donc d'enrichir le sol en azote [16].

En plus de leur rôle dans la minéralisation de la matière organique et le recyclage des nutriments, les bactéries du sol participent également à la dégradation des polluants organiques tels que les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), les solvants chlorés, les résidus de pesticides et autres contaminants issus des activités agricoles et industrielles. Ce processus,

appelé bioremédiation, repose sur l'activité enzymatique de certaines bactéries capables d'utiliser ces composés toxiques comme source de carbone ou d'énergie, ou de les transformer en molécules moins nocives.

Parmi ces bactéries, on retrouve notamment *Rhodococcus*, dont les enzymes oxydatives (monooxygénases, dioxygénases) et hydrolytiques permettent la rupture des liaisons chimiques complexes présentes dans les hydrocarbures et pesticides. Par exemple, *Rhodococcus* est reconnue pour sa capacité à biodégrader des hydrocarbures aromatiques persistants.

Ce rôle de décontamination microbienne est essentiel pour le maintien de la qualité écologique des sols, puisqu'il limite l'accumulation de polluants, réduit leur toxicité et leur transfert potentiel vers les plantes, les eaux souterraines ou la chaîne alimentaire. Ainsi, les bactéries ne participent pas seulement à la fertilité du sol, mais également à son autoépuration, renforçant ainsi sa résilience face aux perturbations environnementales [19].

3.1.5. Bactéries PGPR

Certaines bactéries présentent dans la rhizosphère, dites PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) font parties de la famille des rhizobiums. Généralement symbiotiques, les PGPR sont spécialisées dans les structures nodales des *Fabaceae*. En effet, cela crée ainsi une symbiose mutualiste. Les bactéries transforment l'azote en ammonium assimilable par la plante. En échange celle-ci fournit à la bactérie de l'énergie, des sucres et des composés organiques produits par la photosynthèse. Elle offre aussi un abri dans les nodules racinaires, où la bactérie est protégée de l'oxygène (qui inhibe la nitrogénase) [20].

Il faut noter que ces bactéries sont très utilisées comme biofertilisants.

Les micro-organismes utilisés en tant que biostimulants sont appliqués sur les semences (enrobés), les feuilles ou le sol. Ces microorganismes sont souvent utilisés en complément de la fertilisation « classique », le plus souvent pour en réduire l'utilisation par amélioration de l'efficacité.

De plus, les bactéries *Pseudomonas fluorescens*, *Azospirillum brasilense*, *Enterobacter cloacae* et *Bacillus subtilis*, produisent des phytohormones telles que les auxines (acide indole-3-acétique, AIA), gibbérellines, cytokinines et autres qui stimulent la germination, le développement racinaire, la croissance des plantes. Ces métabolites régulent l'élongation des racines, la formation des poils absorbants et la ramification du système racinaire, favorisant ainsi l'absorption des nutriments et de l'eau.

Elles synthétisent également des exopolysaccharides (EPS), qui améliorent la structure du sol autour des racines, augmentent la rétention d'eau et la tolérance osmotique, et facilitent la colonisation racinaire.

Elle participe à l'augmentation de la tolérance aux stress abiotiques (sécheresse, salinité, métaux lourds). Cela en favorisant le développement racinaire, entraînant une zone d'absorption des nutriments essentiel plus large, mais également en formant des pores et poils absorbant au niveau des racines. De plus, certaines PGPR produisent une enzyme appelée ACC désaminase, qui dégrade un précurseur de l'éthylène (l'1-aminocyclopropane-1-carboxylate). L'éthylène étant une hormone qui, en excès, inhibe la croissance sous stress (sécheresse, salinité). En réduisant l'éthylène, les bactéries permettent à la plante de continuer sa croissance malgré le stress. Certaines bactéries aident la plante à accumuler de la proline, des sucres solubles et des polyols, ce qui augmentent la pression osmotique cellulaire, et empêche donc que les cellules se déshydratent. Ces bactéries améliorent la rétention d'eau et l'aération du sol par la production de polymères extracellulaires nommés EPS (exo-polysaccharides). Les EPS servent à retenir l'eau près des racines, protègent la plante contre la sécheresse, améliorent la structure du sol autour des racines, augmentent la rétention d'eau et la tolérance osmotique, et facilitent la colonisation racinaire. Il est également à noter que les PGPR stimulent la production de protéines de stress et d'enzymes antioxydantes (SOD, catalase, peroxydase) dans la plante, ce qui limitent les dommages causés par les radicaux libres générés lors de stress abiotique [21], [22], [23], [24], [25].

Parmi les bactéries responsables de la dégradation des polluants organiques, plusieurs espèces du genre *Pseudomonas* jouent un rôle majeur. Par exemple, parmi les bactéries PGPR on retrouve *Pseudomonas putida* et *Pseudomonas fluorescens* qui sont capables de dégrader des hydrocarbures pétroliers et divers pesticides grâce à des enzymes telles que les dioxygénases et hydrolases [19].

Sur le plan métabolique et écologique, les PGPR sécrètent une large gamme de composés antimicrobiens tels que les sidérophores, qui chélatent le fer limitant sa disponibilité pour les pathogènes, des antibiotiques (pyolutéorine, 2,4-diacetylphloroglucinol, surfactine) et des enzymes hydrolytiques (chitinases, glucanases, protéases) capables de dégrader la paroi des champignons phytopathogènes. Elles sécrètent également des antibiotiques (pyolutéorine, bacillomycine, etc.) qui protègent les racines des champignons pathogènes [26], [27], [28], [29], [30].

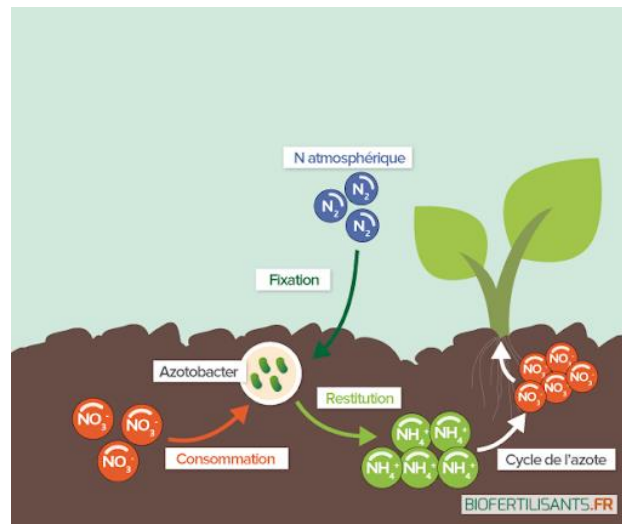


Figure 8 : Représentation de la fixation biologique de l'azote par *Azotobacter*
Source : Biofertilisants.fr

Elles ont également pour rôle d'inhiber les bio-agresseurs par compétition. En effet, les microorganismes compétitifs peuvent limiter la croissance d'autres espèces en consommant les nutriments plus rapidement. Certaines espèces produisent des antibiotiques pour inhiber la croissance d'autres microorganismes, créant ainsi un environnement compétitif, on appelle ce phénomène antibiose. Ces mécanismes participent à la biocontrôle des maladies du sol, en limitant la prolifération des pathogènes tout en stimulant les défenses de la plante.

Les PGPR influencent aussi le quorum sensing, un système de communication cellulaire basé sur des signaux chimiques (acyl-homosérine lactones) permettant la régulation de comportements tels que la formation de biofilms, la production d'antibiotiques, ou la virulence. Dans la rhizosphère, ce mécanisme favorise la coordination des fonctions bénéfiques pour la plante et la colonisation efficace des racines [31], [32].

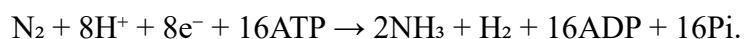
Elles ont également pour rôle d'augmenter la disponibilité des éléments nutritifs (N, P, K) et en oligoéléments. En effet, le phosphore est disponible en quantité suffisante dans les sols mais on le trouve majoritairement sous des formes insolubles et donc non disponibles pour les plantes. Il existe des bactéries capables de solubiliser le phosphore inorganique, dites Phosphate-Solubilizing Bacteria (PSB), comme *Bacillus* et *Pseudomonas*. En effet, elles produisent des enzymes phosphatases (et phytases) qui hydrolysent les composés organophosphorés. Cette hydrolyse libère du phosphore inorganique sous forme de groupements phosphate (PO_4^{3-}), ainsi les plantes peuvent assimiler ces ions phosphate [17], [18], [33], [34], [35].

Ainsi, ces bactéries améliorent la nutrition minérale (disponibilité et la biodisponibilité des nutriments essentiels pour les végétaux), la santé des plantes et la structure microbienne du sol. En retour, les plantes fournissent des substrats carbonés aux bactéries. Leur activité s'intègre donc dans une relation symbiotique fonctionnelle.

3.1.6. Bactéries fixatrices d'azote

Les *Azotobacter* (à cils péritriches ou polaires) *Rhizobium*, *Azomonas* sont capables de fixer l'azote de l'air. Cela enrichit le sol en azote et le rend assimilable pour les plantes (Figure 8) [36].

Ce processus repose sur l'activité de l'enzyme nitrogénase, un complexe métalloenzymatique constitué d'une dinitrogénase et d'une dinitrogénase réductase, contenant du fer et du molybdène (FeMo-cofacteur). Cette enzyme catalyse la réduction du diazote atmosphérique (N_2) en ammoniac (NH_3) selon la réaction suivante :



La nitrogénase est extrêmement sensible à l'oxygène, ce qui explique que ces bactéries développent des stratégies de protection. En effet, *Azotobacter* produit des protéines protectrices et consomme rapidement l'O₂ par respiration intensive. Les bactéries symbiotiques comme *Rhizobium* vivent dans des nodules racinaires où l'oxygène est régulé par la légghémoglobine, une protéine fixant l'O₂ et assurant un environnement micro aéroophile favorable à la fixation de l'azote [37], [38].

Parmi les bactéries fixatrices symbiotiques, on retrouve *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* qui vivent dans les nodosités des racines des légumineuses [39]. Ces symbioses mutualistes résultent d'une communication moléculaire spécifique : les flavonoïdes racinaires induisent l'expression des gènes nod chez la bactérie, entraînant la production de facteurs nod (oligosaccharides signal), qui déclenchent la formation du nodule racinaire [40].

Dans ce microenvironnement, la bactérie différenciée en bactéroïde fixe activement l'azote et transfère l'ammonium (NH₄⁺) à la plante, qui l'incorpore dans des acides aminés (glutamine, asparagine). En retour, la plante fournit des sucres et acides dicarboxyliques comme source d'énergie [41], [42].

Ces interactions symbiotiques jouent un rôle clé dans le cycle de l'azote et la durabilité des sols, en réduisant la dépendance aux engrais azotés chimiques.

3.1.7. Bactéries nitrifiantes

Les bactéries, comme *Nitrospira* et *Nitrobacter* sont capables de transformer le nitrite en nitrate. Ce processus rend l'azote très facilement absorbable par les plantes en contribuant à leurs croissances [43].

La nitrification (l'ammonium (NH₄⁺) en nitrate (NO₃⁻)) est une oxydation biologique qui se déroule en deux étapes réalisées par deux types de bactéries différentes.

Premièrement, les bactéries oxydant l'ammonium (AOB) comme *Nitrosomonas* ou *Nitrosococcus*, convertissent l'ammonium (NH₄⁺) en nitrite (NO₂⁻). Pour cela, elles utilisent deux enzymes. La première est *ammonium mono-oxygénase* (AMO), qui transforme NH₄⁺ en hydroxylamine (NH₂OH). La seconde est *hydroxylamine oxydoréductase* (HAO), qui transforme ensuite NH₂OH en NO₂⁻.

Deuxièmement, les bactéries oxydant le nitrite (NOB) telles que *Nitrobacter* et *Nitrospira*, qui catalysent ensuite la conversion du NO_2^- en nitrate (NO_3^-) grâce à l'enzyme nitrite oxydoréductase (NXR).

Ce nitrate (NO_3^-) représente la forme la plus assimilable d'azote pour les plantes, participant directement à la synthèse des acides aminés et protéines végétales utiles à leur croissance [44], [45], [46].

Les bactéries nitrifiantes jouent un rôle majeur dans la dynamique de l'azote du sol. Elles assurent la conversion des formes réduites d'azote issues de la minéralisation ou de la fixation biologique en formes oxydées disponibles pour les plantes. Toutefois, cette nitrification peut aussi induire des pertes d'azote par lessivage ou dénitrification, et produire du protoxyde d'azote (N_2O), un gaz à effet de serre.

Il est important de noter que la nitrification n'est pas uniquement bactérienne : des archées oxydant l'ammoniac (AOA), notamment du phylum *Thaumarchaeota*, contribuent de manière significative à ce processus dans de nombreux sols agricoles et forestiers. Ces archées présentent une affinité plus élevée pour l'ammonium que les bactéries nitrifiantes classiques, ce qui leur confère un avantage compétitif dans les environnements pauvres en nutriments [47].

Ainsi, la nitrification microbienne représente un maillon essentiel du cycle biogéochimique de l'azote, reliant la fixation de l'azote atmosphérique, l'ammonification et la disponibilité des nutriments pour les plantes

3.1.8. Exemple bactéries rendant le phosphate soluble

Cependant les bactéries dénitrifiantes comme *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus megaterium*, *Streptomyces*, *Rhizobium* et *Burkholderia* jouent un rôle bénéfique dans la fertilité du sol. En effet, elles libèrent du phosphore inorganique en hydrolysant les composés organophosphorés grâce aux enzymes phosphatases (acides et alcalines) et phytases, dégradant l'acide phytique (principale forme organique du phosphore dans le sol). Cela rend le phosphate assimilable et utile à la croissance des plantes [43].

De plus, certaines espèces produisent des acides organiques (gluconique, citrique, oxalique, malique) qui abaissent localement le pH et chélatent les cations métalliques (Ca^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+}), libérant ainsi le phosphate minéral précipité sous forme de $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, FePO_4 ou AlPO_4 . Ce mécanisme de chélation et acidification micro-locale accroît la biodisponibilité du phosphore pour les plantes.

Les bactéries solubilisatrices de phosphate (*Phosphate Solubilizing Bacteria*) interagissent souvent de manière synergique avec d'autres PGPR, en stimulant la croissance racinaire et en facilitant l'absorption du phosphore libéré. Certaines, comme *Pseudomonas putida* et *Bacillus polymyxa*, peuvent également produire des phytohormones et des sidérophores, renforçant leur rôle multifonctionnel dans le sol [48], [49].

Enfin, ces bactéries contribuent au recyclage du phosphore organique dans les sols agricoles, réduisant la dépendance aux engrais chimiques, améliorant la durabilité des pratiques agricoles et participant à la restauration de la fertilité des sols appauvris.

3.1.9. Limites

Certaines bactéries bénéfiques peuvent être inactivées par les pratiques agricoles intensives telles que le labour profond (qui perturbe les gradients d'aération nécessaires aux bactéries aérobies et anaérobies) et l'usage excessif d'engrais chimiques, qui modifie fortement le pH du sol. Leur activité dépend fortement du pH, de la température et de l'humidité du sol. La pollution et la compaction du sol les impactent également, en effet, l'utilisation des machines lourdes réduisent la porosité, donc la circulation de l'air, de l'eau et des nutriments, ce qui limite leur activité métabolique. La pollution par les métaux lourds et les nitrates entraîne une toxicité directe pour cette microfaune.

La fertilisation minérale azotée affecte également la structure des communautés bactériennes. Des apports élevés en azote (ammonitrate, urée) favorisent les bactéries nitrifiantes mais réduisent la diversité globale des bactéries du sol en abaissant le pH, ce qui peut diminuer l'activité des bactéries fixatrices d'azote et des PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). À l'inverse, les amendements organiques (composts, fumier, résidus végétaux, par exemple) enrichissent le sol en carbone, ce qui stimule la croissance des bactéries hétérotrophes bénéfiques et améliore la stabilité du microbiote du sol.

Le climat influence également fortement les communautés bactériennes. En effet, la température conditionne la vitesse des réactions enzymatiques, les bactéries sont plus actives dans des sols chauds et humides, tandis que le froid ou la sécheresse réduit leur métabolisme et peut conduire à l'état de dormance. Les épisodes de sécheresse prolongée diminuent non seulement leur activité, mais peuvent entraîner la lyse cellulaire, alors que les variations d'humidité successives (alternance sécheresse/humidité) modifient la composition des populations microbiennes [13].

3.2.Domaine des archées

3.2.1. Morphologie

Les archées sont des micro-organismes procaryotes, comme les bactéries, c'est-à-dire qu'elles sont unicellulaires et dépourvues de noyau. Leur ADN est libre dans le cytoplasme sous forme d'un nucléoïde. Cependant, elles se distinguent des bactéries par plusieurs caractéristiques biochimiques et structurales. En effet, leur membrane plasmique est unique, elle est constituée de lipides tétra-éthers isoprénoïdes reliés par des liaisons éther, et non ester comme chez les bactéries et eucaryotes. Ces lipides forment parfois une couche monomoléculaire très stable, adaptée face à la chaleur, aux pH extrêmes et aux stress chimiques, ce qui leur permet de coloniser des environnements extrêmes (sources chaudes, milieux hypersalins, sols fortement acides ou alcalins). Ces lipides spécifiques (comme le glycerol dialkyl glycerol tetraether) contiennent des chaînes latérales ramifiées et des cycles pentacycliques qui limitent la perméabilité membranaire, assurant ainsi une stabilité thermique et chimique. Cette particularité explique la survie d'espèces hyperthermophiles au-delà de 100 degrés ou halophiles dans des concentrations salines proches de la saturation.

Leur paroi cellulaire ne contient pas de peptidoglycane, mais d'autres polymères (la pseudo peptidoglycane (pseudo-muréine), des couches de protéines cristallines (S-layer), polysaccharides complexes). Ces structures confèrent rigidité et résistance aux pressions osmotiques.

Elles possèdent des ribosomes semblables à ceux des bactéries, mais dont la composition moléculaire et la machinerie de transcription/traduction se rapprochent davantage de celles des eucaryotes (ARN polymérase à plusieurs sous-unités, histones associées à l'ADN) [50], [51].

Leur taille est comparable à celle des bactéries, généralement comprise entre 0,1 et 2 μm , ce qui les classe aussi dans la microfaune.

Elles présentent une grande diversité de formes morphologiques : sphériques, bâtonnets, spiralées, en forme de plaques ou de filaments. Cette diversité morphologique reflète aussi leur adaptation écologique à des niches variées et à des modes de vie spécifiques (libres, symbiotiques ou syntrophiques) [52].

3.2.2. Exigences écologiques

Les archées sont connues pour leur capacité à vivre dans des conditions extrêmes, d'où leur ancien nom d'« extrémophiles ». Elles occupent une grande variété d'environnements naturels, allant des sources chaudes aux milieux salés, acides ou alcalins, mais certaines vivent aussi dans des milieux modérés comme les sols, les sédiments marins et même le tube digestif humain.

En effet, on distingue plusieurs grands groupes selon leurs préférences écologiques. Les thermophiles vivent dans des zones à haute température (jusqu'à 120°C), les hyperthermophiles se développent au-delà de 80°C, les psychrophiles supportent les basses températures. Il est retrouvé également les halophiles extrêmes qui vivent dans des milieux très salés, comme les marais salants ou la mer Morte. Les acidophiles prospèrent dans des environnements très acides ($\text{pH} < 3$) contrairement aux alcalinophiles qui se développent dans des milieux basiques ($\text{pH} > 9$). Et enfin, les méthanogènes qui vivent en anaérobiose stricte et produisent du méthane à partir de CO_2 et d'hydrogène. Ces archées sont essentielles dans la fermentation, la décomposition de la matière organique dans les sols saturés d'eau et le cycle du carbone [53].

3.2.3. Archéobactéries

Les archéobactéries ont-elles aussi un rôle non négligeable dans l'écologie microbienne du sol. Il y est retrouvé des bactéries dénitrifiantes comme *Pseudomonas*, *Paracoccus* et *Thiobacillus denitrificans*, qui ont pour rôle d'appauvrir le sol en azote.

De plus, elles jouent un rôle central dans les cycles biogéochimiques et sont capables de réaliser un processus, appelé nitrification. Ceci influence directement la disponibilité de l'azote pour les plantes et la régulation des flux de gaz à effet de serre, contribuant ainsi à la stabilité des sols et au climat global. Ce phénomène est réalisé grâce aux archées nitrifiantes (*Ammonia-Oxidizing Archaea*). En effet, ces microorganismes utilisent l'enzyme ammonium mono-oxygénase pour transformer l'ammoniac (NH_3) en nitrite (NO_2^-). Cela confère aux archées nitrifiantes un rôle dominant dans les sols pauvres en azote, notamment dans les écosystèmes forestiers et agricoles tempérés.

De plus, les archéobactéries participent à la minéralisation de la matière organique en dégradant des composés complexes (lipides, protéines, hydrocarbures) en humus et minéraux, ce qui libère des nutriments essentiels (phosphore, soufre, azote) [54], [55].

Les archées méthanogènes, quant à elles, catalysent la production de méthane en anaérobiose à partir de CO₂ et d'H₂. Elles jouent un rôle central dans la régulation du cycle du carbone, la fermentation et la décomposition de la matière organique dans les sols saturés d'eau (zones humides, rizières). Leur métabolisme repose sur des coenzymes spécifiques telles que la coenzyme M, la coenzyme F420 et la méthanofurane, intervenant dans la réduction du CO₂ en méthane [56].

Enfin, certaines archées méthanotrophes vivent en symbiose avec des bactéries sulfato-réductrices dans des processus synergiques. Par exemple, des consortiums archée-bactérie assurent la dégradation complète de composés organiques ou polluants tels que le méthane ou des hydrocarbures en CO₂, ou bien la transformation du soufre dans les sols pollués. Ces interactions reposent sur des transferts directs d'électrons. Ceci augmente ainsi l'efficacité des cycles biogéochimiques dans ces écosystèmes [57].

Ainsi, les archées constituent une composante importante des communautés microbiennes du sol, jouant un rôle déterminant dans la minéralisation, la nitrification et la régulation des gaz à effet de serre.

3.2.4. Limites

Beaucoup d'archées vivent dans des environnements extrêmes (hautes températures, milieux hypersalins, pH acides ou alcalins), ce qui limite leur rôle direct dans les sols agricoles. Cependant, certaines archées, notamment les archées oxydant l'ammoniac (AOA) telles que *Nitrososphaera*, sont très importantes dans les sols tempérés, car elles participent activement à la nitrification. Comme pour les bactéries, leur activité peut être perturbée par l'usage intensif d'engrais chimiques ou de pesticides, qui modifient l'équilibre microbien du sol, ainsi que le pH. Par ailleurs, les archées sont souvent difficiles à cultiver en laboratoire, car elles nécessitent des conditions physiques et nutritionnelles très spécifiques, ce qui limite leur étude expérimentale et leur valorisation en agriculture. Leur diversité et leurs fonctions sont donc encore moins bien connues que celles des bactéries du sol [58], [59].

3.3 Domaine des eucaryotes

3.2.5. Les protistes

Parmi les protistes, est retrouvé les protozoaires et les algues unicellulaires. Cependant les algues unicellulaires ne seront pas abordées.

3.2.5.1. Morphologie des protozoaires

Ces animaux, appartenant à la microfaune, sont généralement microscopiques et de formes très diverses (sphérique, ovale, allongée, amiboïde). Ils possèdent une membrane plasmique souple ou renforcée (pellicule) et certains ont des cils ou des flagelles. Concernant leurs organites internes, ils ont un ou plusieurs noyaux selon le type, des vacuoles digestives afin d'assurer la digestion des aliments et des vacuoles contractiles pour l'excrétion et la régulation de l'eau. Ils ont également un cytosquelette leur permettant de bouger.

Leur reproduction est principalement dite asexuée par fission binaire mais certaines espèces ont une reproduction sexuée (conjugaison chez les ciliés). Leur déplacement est assuré par des cils (ex : chez les ciliés), des flagelles (ex : chez les euglènes) et des pseudopodes (ex : chez les amibes) [60].

3.2.5.2. Exigences écologiques des protozoaires

Les protozoaires vivent majoritairement en milieu aquatiques mais certains sont parasites et vivent dans des hôtes. La plupart des protozoaires préfèrent des températures modérées, mais certaines espèces peuvent tolérer le froid ou la chaleur extrême.

La majorité sont aérobies et certaines espèces sont anaérobies facultatives ou obligatoires. Ils se nourrissent de bactéries, petites particules organiques, ou d'autres protozoaires. Ils vivent dans des milieux à pH neutres ou légèrement alcalins, et certaines espèces tolèrent des eaux légèrement salées ou très salées (halophiles).

3.2.5.3. Recyclage des nutriments

En digérant les bactéries, les protozoaires libèrent des nutriments minéraux, notamment azote (sous forme d'ammonium, NH_4^+) et phosphore, qui deviennent disponibles pour les plantes. Ce processus est souvent appelé "minéralisation microbienne". Par exemple, dans un sol riche en bactéries saprophytes, les protozoaires comme les rhizopodes et les ciliés, consomment ces bactéries. Ceci libère de l'azote sous forme d'ammonium (NH_4^+). Cet ammonium est ensuite absorbé par les racines de maïs, blé ou soja, favorisant leur croissance [61], [62].

3.2.5.4. Amélioration de la structure du sol

Le mouvement des protozoaires dans le sol, aide à aérer le sol et à maintenir des canaux pour l'eau et l'air, favorisant un environnement propice aux racines et aux autres micro-organismes. Par exemple, les protozoaires amiboïdes comme les *Amoeba spp.* se déplacent à travers les pores du sol humide, créant des micro-canaux. Ces canaux permettent à l'eau de s'infiltrer plus facilement et à l'air de circuler, ce qui est bénéfique pour les racines de carottes ou de betteraves. De plus, en se déplaçant, les protozoaires dispersent des bactéries et des champignons utiles dans le sol, améliorant la colonisation des racines par des micro-organismes bénéfiques, comme les rhizobiums pour les légumineuses [63], [64].

3.2.5.5. Limites

Les protozoaires sont sensibles aux perturbations chimiques du sol, notamment aux pesticides, herbicides et métaux lourds, qui peuvent réduire leur abondance, efficacité et leur diversité. Dans les sols fortement pollués ou appauvris, leur rôle dans la régulation des populations bactériennes et dans la minéralisation de l'azote peut donc être considérablement limité. De plus, leur efficacité dépend directement de la disponibilité en bactéries, puisqu'elles constituent leur principale source de nourriture. Ainsi, dans un sol pauvre en matière organique ou à faible activité microbienne, l'action des protozoaires sur la fertilité du sol est réduite. Leur activité est donc étroitement liée à la qualité biologique du sol et à l'équilibre des communautés microbiennes [65], [66].

3.2.6. Les mycètes

3.2.6.1. Morphologie des mycètes

Les champignons, peuvent être définis comme des microorganismes hétérotrophes filamenteux et immobiles. Cependant le caractère filamenteux n'est pas un critère absolu, tout comme l'absence de mobilité totale. En effet, beaucoup de champignons se présente sous forme unicellulaire, exemple des levures et champignons inférieurs. De plus, grâce à des zoospores flagellées, les champignons inférieurs peuvent assurés leur dispersion. Y est retrouvé également, chez des organismes non filamenteux, la possibilité de mouvements amiboïdes.

Les champignons du sol appartiennent à trois grands groupes : les phycomycètes, les ascomycètes et les basidiomycètes.

Les phycomycètes apparaissent sous forme de moisissures et des filaments mycéliens sans cloisons transversales caractérisent ce groupe. Les ascomycètes possèdent des hyphes septées, capables de produire des ascospores dans des asques (reproduction sexuée) et des conidies (reproduction asexuée), avec une grande diversité écologique. Les basidiomycètes sont des champignons à hyphes septées, produisant des basidiospores et présentant des filaments avec des cloisons. Certains basidiomycètes sont mycorhiziens, d'autres sont saprophytes [12].

3.2.6.2. Exigences écologiques des mycètes

Les champignons ont besoin de conditions humides. En effet, ils se développent sur des bois morts en décomposition, à même le sol, sur différents constituants de la litière, chaumes des plantes herbacées, cupules des fruits, en forêts ou bien sur des sols riches [12].

Le sol doit être aéré et non compacté pour la respiration du mycélium, avec un pH souvent neutre à légèrement acide (mais certaines espèces aiment les sols calcaires) avec une présence de matière organique décomposable. Ils ont également besoin de conditions tempérées (10–25°C) mais certains se développent en hiver ou en été, selon l'espèce. Ils vivent sur ou dans des matières organiques (bois, feuilles mortes, humus, racines...) dont ils tirent leurs nutriments [67].

La présence de lumière n'est pas nécessaire car ils ne sont pas photosynthétiques, la lumière peut seulement influencer la fructification [68].

Les champignons sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils tirent leurs matières organiques de l'environnement. Il existe trois types écologiques, à savoir les saprophytes qui se nourrissent de matière organique morte (ex. : *Agaricus campestris*, champignon de Paris), les parasites qui vivent aux dépens d'un organisme vivant (ex. : *Armillaria mellea*, le pourridié du bois) et les symbiotiques (mycorhiziens) qui vivent en association bénéfique avec les racines des plantes (ex. : *Boletus*, *Amanita*).

3.2.6.3. Les champignons filamenteux

Les champignons filamenteux améliorent la structure du sol et sa capacité à retenir l'eau. En effet, ils participent à la formation de l'humus, c'est-à-dire la couche fertile du sol. L'humus améliore la rétention d'eau, l'aération du sol et la stabilité des particules du sol.

Ces champignons peuvent utiliser des hydrocarbures comme source de carbone et d'énergie (cas des polluants issus du pétrole). Par exemple, des champignons filamenteux isolés dans un

sol pollué au pétrole en Équateur, ont retiré jusqu'à 77,3 % et 79,9 % des hydrocarbures totaux, et ce, en 30 jours, cultivés en milieu de culture et en microcosme de sol [69].

Un examen de revue intitulé « Three strategy rules of filamentous fungi in hydrocarbon remediation » souligne trois stratégies majeures. La première est l'utilisation directe de l'hydrocarbure comme source de carbone, puis ils peuvent opérer un co-métabolisme : les hydrocarbures ne sont pas nécessairement la source principale de croissance, mais sont transformés en parallèle via des voies enzymatiques. Ils peuvent également pratiquer la biosorption, c'est-à-dire l'adsorption des polluants sur le mycélium, ce qui augmente la biodisponibilité et facilite leur transformation [70].

Un autre article signale que les champignons filamenteux ont l'avantage d'une grande biomasse/mycélium capable d'explorer le substrat, de sécréter des enzymes extracellulaires, et de tolérer des concentrations élevées de composés toxiques [71].

Prenons un cas précis, par exemple, *Aspergillus sp. RFC-1* a retiré environ 60 % du pétrole brut, environ 97 % du naphthalène et environ 85 % du phénanthrène en 7 jours [72].

Cependant, pour certains hydrocarbures très aromatiques ou hautement condensés, la dégradation complète (minéralisation) par champignons seuls reste limitée.

3.2.6.4. Les champignons saprophytes

Les champignons saprophytes recyclent de la matière organique et libèrent des nutriments. En effet, ils dégradent la matière organique morte principalement lignifiées (feuilles, racines, bois) et cela libère des nutriments minéraux tel que l'azote, phosphore (rapidement immobilisé dans le sol) et potassium, utilisables par les plantes. Par exemple les champignons *Penicillium*, *Aspergillus* ou *Trichoderma* décomposent la cellulose et la lignine, enrichissant le sol. En créant des faisceaux mycéliens, ils structurent le sol, densifient les connexions vers les ressources, et contribuent à la formation de microporosité, améliorant ainsi la réserve en eau du sol.

Bien que leur rôle principal soit la décomposition de matière organique, ils sont aussi capables de dégrader des composés anthropiques structurés de façon similaire (ex. pesticides, matières aromatiques) grâce à leurs enzymes. Par exemple, les champignons peuvent dégrader diverses classes de pesticides (OC, OP) via hydrolyse, oxydation, conjugaison [73]. Les champignons saprophytes utilisent aussi les mécanismes de biosorption et bioaccumulation pour les polluants [74].

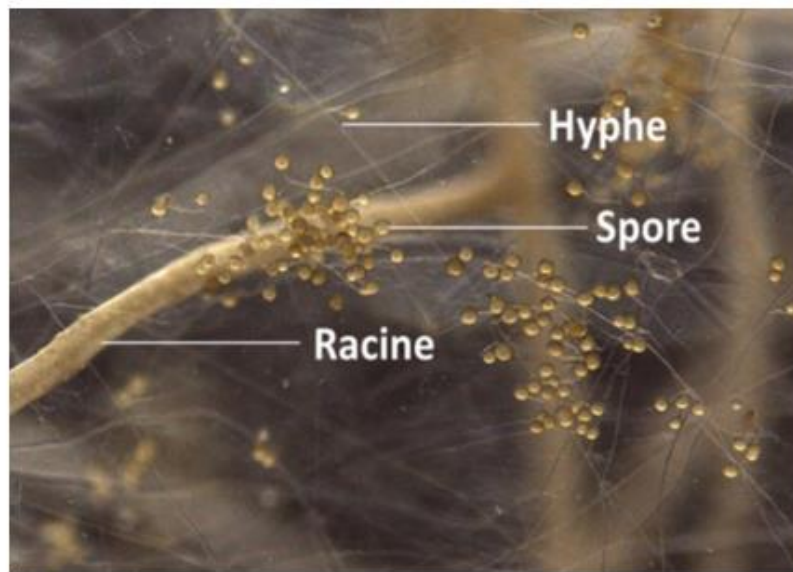


Figure 9 : Photographie d'une symbiose mycorhizienne
Source : Regenacterre

Une étude a testé la minéralisation de phosphore organique issu d'insecticides par des champignons saprophytes : par exemple, *Aspergillus terreus*, *A. tamaritii*, *A. niger*, *Trichoderma harzianum*, *Penicillium brevicompactum* ont montré une capacité à libérer ou rendre disponible le phosphore (P) contenu dans des composés organiques ou minéraux, à partir de certains insecticides organophosphorés [75].

Cependant, le temps de dégradation peut être long, et la mise en œuvre sur site peut nécessiter des conditions optimisées (température, pH, oxygène).

3.2.6.5. Les champignons mycorhiziens

Deux grands types de champignons mycorhiziens existent : les mycorhizes arbusculaires (AMF) et les mycorhizes ectomycorhiziennes (EM). Ils augmentent la surface de contact racinaire, favorisant ainsi la croissance des plantes, améliorent l'absorption des nutriments et modifient la rhizosphère. En effet, de nombreux champignons forment des mycorhizes, c'est-à-dire des symbioses avec les racines des plantes (Figure 9).

Ils forment un réseau souterrain interconnecté qui permet aux plantes de mieux absorber l'eau. En effet, plus 1 pourcent de champignons dans le sol permet de retenir 200 m³ d'eau supplémentaires par hectare, ce qui est crucial face aux sécheresses croissantes. En plus de l'eau, ils permettent aux plantes de mieux absorber le phosphore et l'azote, de transmettre des signaux de défense, et de partager de l'énergie entre elles. Ce réseau fonctionne comme un système racinaire étendu. Par exemple, le champignon *Glomus spp.* dans les cultures de maïs ou de blé.

Les champignons mycorhiziens sécrètent des acides organiques capables de solubiliser le phosphore immobilisé. De plus, avec leur réseau d'hyphes qui augmente la surface d'exploration des racines, ils permettent à la plante d'accéder à des réserves de phosphore situées hors de portée. Cette caractéristique est d'autant plus intéressante que la disponibilité en engrais phosphatés se fera rare à l'avenir [76].

De plus, une méta-analyse a montré que l'inoculation de mycorhizes arbusculaires (AMF) dans des sols contaminés par des PAH a réduit les concentrations de ces polluants d'environ 48,5 % en moyenne comparé aux traitements non-mycorhiziens [77].

Une étude avec *Rhizophagus intraradices* ainsi que d'autres AMF associés à *Salix viminalis* ont montré que la concentration en benzo(α)pyrène (hydrocarbure aromatique polycyclique (HAP) de haut poids moléculaire) a été fortement diminuée à l'aide de la symbiose. Cette amélioration

était liée à une augmentation des acides organiques et des enzymes (laccase, polyphénol oxydase) dans le sol [78].

Pour cela, ces champignons participent à l'extension de la zone racinaire via le mycélium extramatériel. Cela permet une meilleure exploration du sol contaminé et donc une meilleure interception des polluants. Ils vont également participer à la stimulation de la microflore du sol (bactéries et champignons libres) dans la rhizosphère/mycorrhizosphère, ce qui améliore la biodégradation. Ils modifient également les propriétés du sol (pH, teneur en oxygène, exsudats racinaires/ fongiques), améliorant la biodisponibilité des polluants [79].

Ce n'est pas toujours le champignon mycorhizien seul qui réalise la dégradation, mais il fournit un support et un environnement amélioré pour la plante et les microorganismes qui dégradent les polluants. Il contribue à la mobilisation, exposition du polluant (via le réseau hyphal) et à l'augmentation de l'activité enzymatique ou microbienne autour de la racine.

Ils participent donc à l'amélioration de la phytoremédiation (plante, champignon, microflore) dans les sols pollués. Cependant, la dégradation directe des polluants par l'hyphes mycorhiziens est encore moins documentée que pour les champignons saprophytes et filamenteux. Leur efficacité dépend fortement du bon enracinement de la plante, de la santé de l'association, et des conditions de sol [78].

3.2.6.6. Limites

De nos jours, la majorité des sols agricoles ne parviennent pas à maintenir les réseaux mycorhiziens actifs. En effet, le travail du sol, les longues périodes sans racines vivantes et l'application régulière de fongicides sont des freins à l'installation de réseaux durables. De plus, beaucoup de cultures modernes ne mycorhizent plus, comme c'est le cas de certaines variétés modernes de blé, la mycorhization n'ayant pas été prise en compte lors des programmes de sélection.

La fertilisation joue également un rôle clé, en effet, les apports élevés en engrais phosphatés (superphosphates, MAP, DAP) réduisent fortement l'association mycorhizienne. Lorsque le phosphore est disponible en grande quantité dans le sol, les plantes ne recherchent plus à coopérer avec les champignons mycorhiziens, ce qui conduit à leur déclin. À l'inverse, les amendements organiques (compost, fumier, couverts végétaux) favorisent leur maintien en enrichissant le sol en carbone et en racines vivantes.

Le climat influence également la vitalité des réseaux mycorhiziens. Les périodes de sécheresse prolongée réduisent leur activité, même si certaines espèces mycorhiziennes sont capables d'améliorer la tolérance hydrique des plantes. Les épisodes de pluie intensive ou d'inondation peuvent au contraire limiter leur survie en réduisant l'oxygénation du sol. Les mycorhizes sont donc particulièrement dépendants d'un sol vivant, couvert, stable et non perturbé [80], [81].

3.3.Mésafaune

3.3.1. Morphologie des animaux apparentant à la mésafaune

Les animaux apparentant à la mésafaune ont un corps segmenté ou non selon le groupe, il est souvent recouvert d'une cuticule chitineuse (rigide ou souple). Ils possèdent une symétrie bilatérale et se déplace à l'aide de pattes articulées, soies, ou mouvements ondulatoires (selon le groupe). Concernant leurs organes sensoriels, on retrouve des antennes, soies, poils sensoriels pour détecter l'humidité et les vibrations. Leur mode de respiration s'effectue par la peau (diffusion) ou par trachées (chez certains arthropodes) et leur système digestif est complet.

3.3.2. Exigences écologiques de la mésafaune

Ces animaux préfèrent les milieux humides, car leur petite taille et leur cuticule fine les rendent sensibles à la déshydratation. Leurs températures optimales est comprise entre 15 °C et 25 °C mais certaines espèces tolèrent le froid ou la chaleur. Ils préfèrent les sols neutres à légèrement acides (pH 5,5–7) et dépendent fortement de la matière organique décomposable (feuilles mortes, racines, humus). Ces animaux aiment les sols aérés et poreux qui facilitent la circulation et la respiration. Certains organismes appelés lucifuges, c'est-à-dire fuyant la lumière, vivent dans les couches sombres du sol [63].

3.3.3. Décomposeurs et recycleurs de matière organique

Certains animaux ont pour rôle de dégrader et fermenter la matière organique morte (feuilles, racines, débris végétaux). Ceci produit de l'humus stable et libère des nutriments comme l'azote, le phosphore et le carbone, qui constituent des éléments nutritifs pour les plantes. De plus, ils ont également pour rôle d'améliorer la structure et la porosité du sol.

Par exemple, les acariens saprophages (ex. *Oribatida*) broient les débris végétaux en mangeant le parenchyme des feuilles de litière. De plus, les collemboles et les acariens transforment les

feuilles mortes en particules plus fines, ce qui facilite le travail des bactéries et champignons décomposeurs.

Les enchytréides digèrent la matière organique et rejettent un humus fin. Les petits myriapodes comme les symphyles et les pauropodes fragmentent les débris organiques et mangent des champignons. Les tardigrades eux, mangent des débris de plante.

3.3.4. Régulateurs microbiens

Ces animaux ont pour rôle de contrôler et stimuler l'activité des micro-organismes (bactéries et champignons) mais également de maintenir l'équilibre microbien. Ceci régule biologiquement et accélère la minéralisation. Une meilleure biodisponibilité des éléments pour les racines est également assurée.

Par exemple, les collemboles se nourrissent de champignons et bactéries dans la litière, ce qui équilibre les populations microbiennes et stimulent la libération de nutriments (azote, phosphore). Les acariens mycophages ou bactériophages consomment les micro-organismes, évitant ainsi leur prolifération excessive.

3.3.5. Aérateurs du sol

Leur rôle est de creuser des galeries ou de se déplacer dans les pores du sol. Ceci permet l'amélioration de la structure du sol ainsi qu'une meilleure circulation et infiltration de l'eau et l'air. Ils favorisent également de ce fait la croissance des racines et l'activité microbienne

Par exemple, les Enchytréides se déplacent dans les pores du sol, créant ainsi des micro-canaux dans le sol humide, favorisant l'infiltration de l'eau et la respiration des racines. De plus, les petits myriapodes creusent des canaux en se nourrissant et les larves de petits insectes remuent la litière et le sol superficiel [63].

3.3.6. Limites

L'agriculture intensive avec le passage du labour profond, le compactage du sol et la réduction de la matière organique détruisent les micro-habitats où vit la mésofaune. En effet, les collemboles, acariens et enchytréides vivent dans les micropores du sol et dépendent d'un environnement stable et humide. Le travail mécanique du sol brise ces structures ce qui entraîne une forte mortalité et une baisse de diversité. Après un labour intensif, la densité de collemboles peut chuter de 50 à 80 %.

Les insecticides et fongicides touchent directement les collemboles et acariens, très sensibles aux substances chimiques. En effet, les sols traités au glyphosate présentent une réduction notable des collemboles fongivores, essentiels à la décomposition. Les engrais azotés modifient le pH et la structure du sol, ce qui perturbe la composition des communautés. Ces produits réduisent la diversité spécifique et la résilience des populations de mésofaune.

De plus, les monocultures entraînent une uniformisation des ressources alimentaires ce qui appauvrit les espèces spécialisées de la mésofaune (certaines dépendent de champignons ou de matières organiques spécifiques). La chute de diversité entraîne moins de fonctions écologiques (décomposition, régulation microbienne).

Le passage fréquent de machines lourdes compacte le sol, ferme les pores et limite la circulation d'air et d'eau. Les organismes de la mésofaune, qui respirent à travers la cuticule et se déplacent dans les micro-espaces, ne survivent plus dans ces conditions.

Cela entraîne une réduction de l'activité biologique et un ralentissement de la décomposition.

L'agriculture intensive simplifie les habitats du sol, réduit les ressources alimentaires, et exerce des pressions chimiques et physiques qui diminuent drastiquement l'abondance et la diversité de la mésofaune. Cela entraîne un ralentissement de la décomposition de la matière organique et une perte de fertilité biologique.

3.4. Tableau de synthèse des organismes du sol

Groupe / Domaine	Abondance moyenne dans les sols	Nombre de genres représentés (ordre de grandeur)	Exemples de genres / espèces fréquents	Rôles principaux dans le sol
Bactéries	10^8 à 10^{10} cellules / g de sol	> 10 000 genres connus	<i>Pseudomonas</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Nitrosomonas</i> , <i>Nitrospira</i>	Décomposition, nitrification, fixation d'azote, solubilisation du phosphore, PGPR
Cyanobactéries	Faible proportion (<1 % des bactéries du sol)	200 genres	<i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Oscillatoria</i>	Production d'O ₂ , fixation de l'azote, stabilisation des sols

Actinobactéries (groupe majeur à part entière)	10–40 % des bactéries du sol	400 genres	<i>Streptomyces</i> , <i>Frankia</i> , <i>Micromonospora</i>	Dégradation de la lignine/chitine, production d'antibiotiques, symbiose
Archées	10 ⁶ à 10 ⁸ cellules / g de sol	20 grands ordres	<i>Nitrososphaera</i> , <i>Methanobacterium</i> , <i>Halobacterium</i>	Nitrification (AOA), méthanogenèse, cycle du carbone
Protozoaires	10 ³ à 10 ⁵ individus / g de sol	2000 espèces décrites	<i>Amoeba spp.</i> , <i>Colpoda</i> , <i>Paramecium</i> , <i>Vahlkampfia</i>	Régulation des bactéries, minéralisation de l'azote, aération
Champignons saprophytes	Mycélium = 10 à 500 m / g de sol	100 000 espèces	<i>Penicillium</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Trichoderma</i>	Décomposition du bois et humification
Champignons mycorhiziens	40 à 90 % des plantes terrestres associées	300 genres mycorhiziens	<i>Glomus</i> , <i>Rhizophagus</i> , <i>Boletus</i> , <i>Amanita</i>	Absorption de l'eau, du P, protection racinaire
Mésafaune (ex : collembolés, acariens)	10 ² à 10 ⁴ individus / m ²	10 000 espèces	<i>Oribatida</i> , <i>Collembola</i> , <i>Enchytraeus</i> , <i>Pauropoda</i>	Fragmentation organique, aération du sol, régulation microbienne

3.5. Macrofaune

La macrofaune du sol regroupe l'ensemble des invertébrés mesurant plus de 2 mm. Ils doivent être facilement visibles à l'œil nu. Cette faune est caractérisée par plusieurs groupes comme : les Annélides (vers de terre), les Insectes (carabes, termites ou fourmis), les Myriapodes (mille-pattes), les Arachnides (araignées), les Crustacés terrestres (cloportes) et les Mollusques (limaces et les escargots). La plupart des individus de la macrofaune sont des bons indicateurs biologiques du sol car ils jouent un rôle dans la production agricole avec de nombreux services écosystémiques (minéralisation du sol, rétentions d'eau, contrôle des

pathogènes [82]). C'est pourquoi, cette gamme d'individus a largement été étudiée par des scientifiques lors de recherches en tant que bio indicateur de la diversité biologique telles que les nématodes, les coccinelles et les araignées [83]. En général, ces organismes sont caractérisés comme des ingénieurs physiques, fragmentateur de la matière organique et prédateurs/régulateurs : puisqu'ils fabriquent des trous et des tunnels permettant d'aérer le sol puis découpent également les déchets en des particules plus petites utilisables pour des organismes de taille inférieure tout en régulant la biodiversité au sein du sol [84]. Ainsi, ils aident les micro-organismes et la méga-faune à se développer et à assurer leurs rôles écologiques.

3.5.1. Grands rôles écologiques

3.5.1.1. Ingénieurs du sol

Les ingénieurs du sol sont définis par des organismes qui modifient les habitats microbiens en créant des galeries ou des turricules dans le sol pouvant être le centre de différentes activités. Ces ouvriers sont aussi spécialisés dans le recyclage de la matière organique permettant de libérer des éléments essentiels pour la vie sur terre. Ils permettent donc une modification biologique et physique du sol. Ces derniers sont principalement des fourmis, des termites et des vers de terre.

Premièrement, les fourmis sont des ingénieurs du sol, puisque leur première activité est de creuser des galeries et des tunnels. Elle transporte les particules et les petits cailloux en surface. Enfin, elles organisent et déstructurent [85] le sol en décomposant et dans se nourrissant de déchets organiques, d'insectes et d'autres animaux. Morphologiquement, les fourmis peuvent mesurer entre 0,75 à 53 mm. La plupart sont rouges ou noir. Les fourmis sont divisées en trois parties, la tête, le thorax et l'abdomen. Leur tête est constituée des yeux, d'antennes coudées, et de mandibules qui permettent de creuser le sol, transporter et découper des éléments. Le thorax à trois paires de pattes (et des ailes). L'abdomen peut présenter une aiguillon à son extrémité pour se défendre.

La création des nids de fourmis impacte le sol d'une manière chimique. En effet, en transformant et en déplaçant les particules (graines, feuilles, agrégats, insectes...) du sol, en changeant les conditions environnementales du nid et en concentrant les ressources alimentaires dans un même endroit, leurs activités permettent de neutraliser le pH autour de 6. En effet, celles-ci affectent la solubilité des nutriments et chargent le sol en azote et en phosphore comme

avec l'espèce *Lasius niger*. Par ailleurs, leur nid modifie la structure physique du sol et impacte la circulation de l'eau et de l'air. Les fourmis mélangent les horizons du sol permettant un processus de bioturbation (création de chambre, de tunnel et accroissement des pores). Le contenu de la matière organique du nid est modifié ce qui agit aussi sur l'infiltration de l'eau [86]. Toutes ces améliorations permettent augmenter la porosité et le drainage du sol (favorisant l'écoulement de la pluie).

Les termites jouent un rôle écologique important dans la décomposition et l'aération du sol. Ils mesurent 4 à 10 mm de longueur. Ils possèdent un corps allongé avec des pièces buccales broyeuses et puissantes. Les termites sont partagés en castes (selon leur rôle) comme les ouvriers (réalise des tâches essentielles comme s'occuper des œufs ou construire) et les soldats (défendre leur nid et sécrète des substances chimiques de défense).

Tout comme les fourmis, ils ont des rôles similaires comme construire et maintenir la structure du sol, participer au drainage, favoriser l'apport des minéraux (azote mais aussi méthane). En revanche, les termites se différencie des fourmis puisqu'ils décomposent la litière et l'incorpore au sol en dégradant la cellulose et en enrichissant le sol de matière organique. Ils protègent aussi les plantes contre des pathogènes et contrôle la diversité des activités microbiennes.

Les derniers ingénieurs du sol sont les vers de terre. Ceux-ci présentent un corps allongé, cylindrique et segmenté avec un tégument recouvert de mucus permettant leur déplacement dans les galeries. Le système musculaire circulaire et longitudinal leur permet de progresser facilement dans les petits ports. Il existe trois types de verre de terre. Le premier est épigé (1-5cm) c'est le plus petit, il est coloré et vit dans la litière du sol. Il permet le fractionnement de la matière organique. Les seconds vers sont endogés, il mesure de 1 à 20 cm, ils sont peu colorés et vivent à une profondeur de 2 à 30 cm du sol. Ils construisent des galeries qu'ils rebouchent parfois avec leur déjections permettant une structure granuleuse dans le sol améliorant la rétention d'eau. Les anéciques d'une taille plus grande (8-110cm) ont un gradient de couleur allant du rouge au noir de la tête à la queue. Il creuse de longue galerie verticale peu ramifiée permettant l'infiltration et l'aération de l'eau et de l'air dans le sol. Ils enfouissent les matières organiques dans le sol, ils font leur déjection au niveau de la surface ce qui crée des turricules permettant de réduire la vitesse de ruissellement de l'eau [87].

Ainsi, ils jouent un rôle dans la bioturbation, la formation d'agrégat et la structure du sol facilitant la porosité, la pénétration des racines et la disponibilité en nutriments.

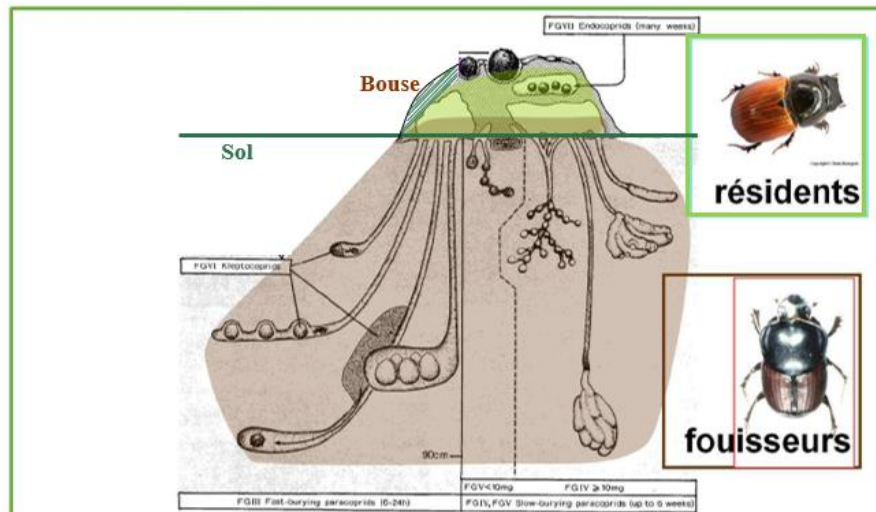


Figure 10 : Différents modes de reproduction des scarabées coprophages
Source : Agronomes et Vétérinaires sans frontières

3.5.1.2. Décomposeurs de la matière organique

Les décomposeurs de la matière organique ont les mêmes rôles : fragmenter, transformer et incorporer la matière organique dans le sol pour la rendre disponible aux autres organismes. La manière de décomposer la matière organique est similaire pour tous les organismes. Cette décomposition est assurée par différents groupes comme des crustacés terrestres et des myriapodes. Dans cette partie, les insectes saprophages, plus particulièrement les scarabées qui appartiennent à l'ordre des coléoptères, seront décrits.

Parmi les scarabées, les bousiers réalisent parfaitement le rôle de décomposeurs de la matière organique. En effet, ces insectes se nourrissent des excréments des herbivores et de matière organique en décomposition. Ainsi, ils consomment / enterrent des fragments de bouses et permettent le recyclage de l'azote en favorisant la formation de nitrate assimilable par les plantes.

Ces coléoptères sont de couleur noir ou brun et mesure de 5 à 30 mm. Leur tête possède des mandibules puissantes qui permettent le découpage et le transport des matières organiques. Le thorax se décompose en trois paires de pattes permettant de creuser et de manipuler les débris. Ils possèdent des pattes très puissantes qui permettent de se déplacer dans les fèces, mais aussi de creuser dans le sol pour les fousseurs. Et enfin l'abdomen est recouvert d'une carapace très rigide (élytre) protégeant les ailes et le corps du scarabée.

Son principal rôle écologique est la décomposition permettant d'accélérer la minéralisation en enrichissant le sol en azote et phosphore et favorisant sa respiration. Ainsi, ils accélèrent la formation d'engrais naturel et enrichissent le sol en matière organique et en minéraux. Ces scarabées protègent aussi les troupeaux d'une contamination par un pathogène tiers, qui pourrait contaminer les excréments [88].

Il existe deux types de bousiers, des espèces fousseuses et résidentes (Figure 10). Les fousseurs sont des espèces nocturnes qui creusent les bouses afin de pouvoir se nourrir et se reproduire. Leur comportement est caractérisé par des galeries forcées dans le sol. En effet, les fousseurs viennent gratter la terre afin de créer des galeries qui vont, pour certaines, être remplies d'œufs de bousiers. Ces forages sont situés sous la bouse des animaux afin qu'ils puissent transporter des fragments d'excréments jusque dans leurs terriers. Cette matière déplacée sert à nourrir les larves. Ce système de galeries permet une protection de la descendance. Par la suite, les œufs sont recouverts de terre afin de les protéger. Pour les

scarabées coprophages résidents, ils vivent uniquement sur ou dans la bouse, comme le montre la zone verte. Ils pondent leurs œufs au sein de la bouse et n'y touchent plus par la suite. Lorsque les larves éclosent, elles se développent directement sur place. Elles ont alors un accès immédiat à leur nourriture.

3.5.1.3. Prédateurs et régulateurs biologiques

Les prédateurs biologiques sont essentiels pour réguler et permettre l'équilibre de la communauté d'organismes du sol. Les araignées (arthropodes) sont considérées comme les plus grands prédateurs d'insectes dans la nature.

La réputation d'être les plus grands prédateurs pour les araignées est due à leur biologie unique. Elles peuvent mesurer quelques millimètres jusqu'à plusieurs centimètres. Leur corps est divisé en deux parties distinctes avec le céphalothorax (les organes sensoriels et les pattes), et l'abdomen (les organes vitaux et les glandes séricigènes qui produisent la soie). Les araignées possèdent des poils ultra sensibles aux vibrations (organes sensoriels) qui permettent de trouver les proies et les prédateurs. Les araignées possèdent entre 6 et 8 yeux simples ou groupés selon les espèces, permettant de repérer tous les mouvements. Elles possèdent des pièces buccales (chélicères) munies de crochets et glandes à venin, utilisées pour capturer et paralyser les proies. De plus, les glandes séricigènes servent à tisser la soie pour la construction de toiles afin de capturer les proies ou encore la fabrication des sacs pour leurs œufs, leur retraite et pour faciliter leur déplacement dans les airs.

Grâce à leur aisance en chasse, les araignées régulent les populations et maintiennent les écosystèmes. Elle limite la surpopulation des micro-invertébrés. À la suite de cette prédation, elles influencent les décomposeurs et le recyclage de leur matière organique. Elles évitent les déséquilibres et accentuent la stabilité de la fertilité du sol. Quelques araignées permettent la dispersion des débris organiques en transportant des proies sur leur toile. Leurs toiles peuvent être utilisées comme indicateur de la santé environnementale, en différenciant les araignées par leur soie [89].

La macrofaune est riche en organisme qui réalise de multiples rôles comme : les ingénieurs du sol, les décomposeurs et les régulateurs. Ainsi, ils participent tous à la structure du sol, la fertilité et sa stabilité. Leur présence et leur activité sont essentielles et traduisent directement des conditions physiques, chimiques et biologiques du milieu. La macrofaune peut être considérée comme un ensemble d'organisme bioindicateur pouvant refléter la qualité et la santé du sol.

LE CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

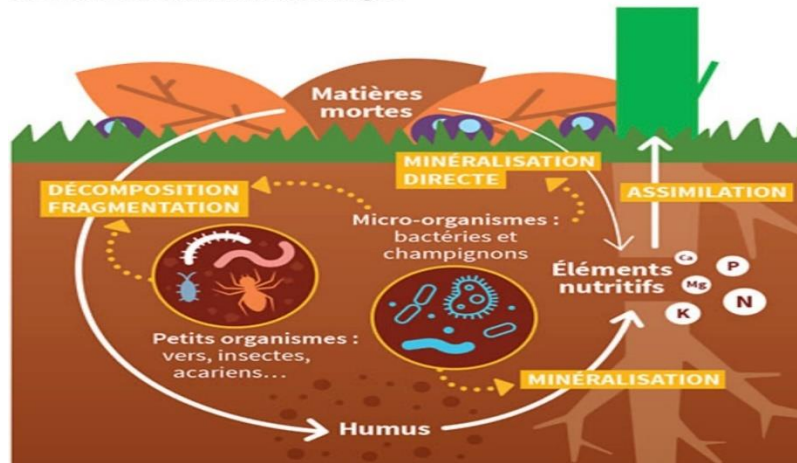


Figure 11 : Le cycle de la matière organique
Source : bas-rhin.gouv.fr

En effet, tous les organismes de la macrofaune contribuent à la structure et au fonctionnement du sol, mais en bioindication, il est privilégié l'observation de certains groupes clés. Les vers de terre (ISO 23611-1), les collemboles (ISO 23611-2), les enchytréides (ISO 23611-3) et les acariens oribates (ISO 23611-4) constituent les bioindicateurs de référence, car leur abondance, diversité et activité reflètent directement l'état physique, chimique et biologique du sol.

3.5.2. Macro-faune comme bio indicateur

3.5.2.1. Justification de la bio indication

Le sol regroupe une biodiversité immense reliant tous les organismes par des interactions complexes. Les constituants de la macrofaune vivent en majorité dans le substrat entre 50 cm et 5 m de profondeur. Ainsi, cette faune possède d'excellents bio indicateurs car ils modifient à la fois la structure physique et chimique du sol.

La minéralisation se compose d'un cycle à part entier. Il se décrit en plusieurs étapes (Figure 11) :

La première étape est la dégradation des molécules contenant de l'azote comme des protéines, des biomolécules ou de l'humus qui par la suite donneront des petites molécules de chaînes carbonées et d'acide aminé. Cette dégradation est donc réalisée par la faune décomposeurs. Les vers de terre (*Lumbricidae*) constituent les bioindicateurs faunistiques normés de référence pour l'évaluation de la qualité des sols selon la norme ISO 23611-1 (2006). Leur abondance, biomasse et proportion des groupes fonctionnels (épigés, endogés, anéciques) reflètent l'état de structure du sol, son niveau de perturbation et la dynamique de la matière organique.

Ensuite, l'hydrolyse des acides aminés permettra d'obtenir des ions organiques comme NH_4^+ , et se retrouveront à la surface du sol. L'ensemble des réactions se fait grâce aux micro-organismes qui produisent des enzymes extracellulaires (protéase : hydrolyser les protéines, désaminase : hydrolyser les acides aminés, phytase : hydrolyse des composés organiques phosphatés). Lorsqu'un ion nutritif se retrouve dans le sol différentes possibilités s'offrent à lui, il peut être absorbé et nourrir une plante ou des cultures pour leurs développements (comme l'azote, le phosphore, le soufre et potassium), il peut être ingurgité par un micro-organisme comme utilisation d'un nutriment, il peut retourner avec des particules minérales et organiques pour réaliser un complexe d'échange, il peut avec le ruissellement se retrouver dans l'eau et rejoindre les nappes phréatiques ou les rivières et enfin tout utilisé comme élément dans une

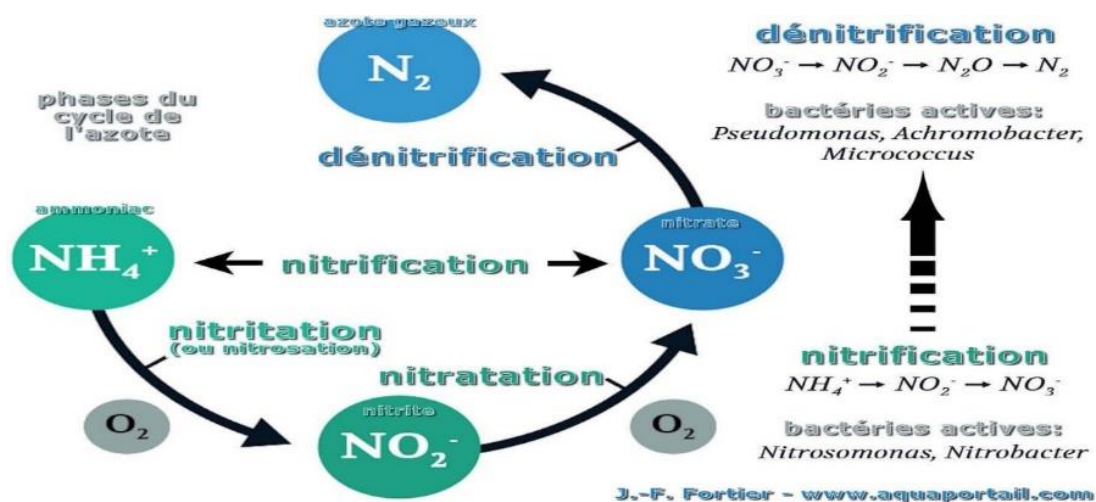


Figure 12 : Le cycle de la dénitrification
Source : Aquaportail

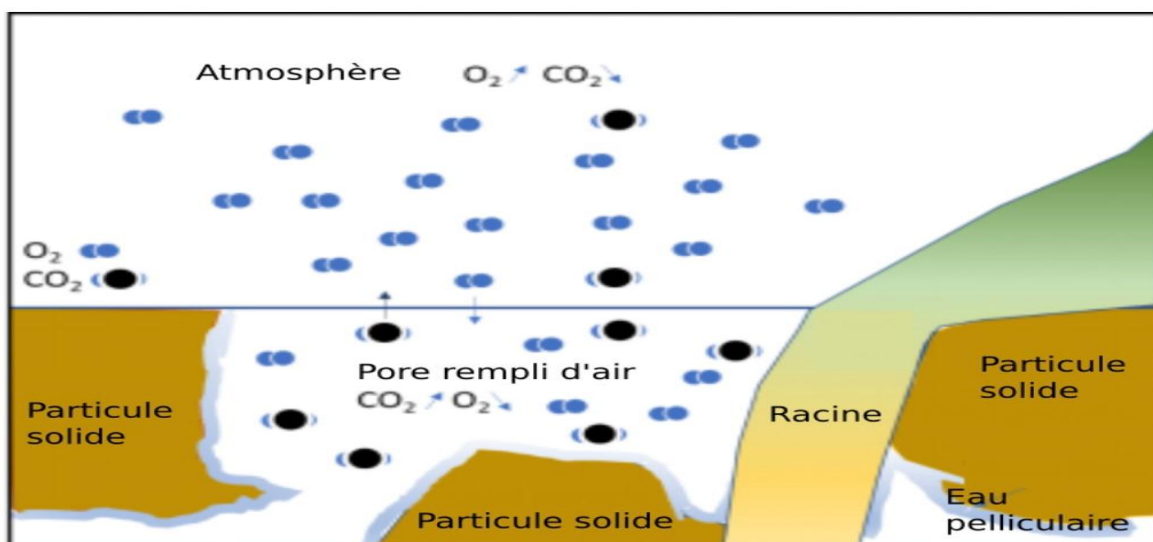


Figure 13 : Schématisation de la diffusion d' O_2 et de CO_2 entraînée par des gradients de concentration de gaz individuels près de la surface du sol.

Source : www.saskoer.ca/soilsciencefrench/chapter/soil-physics/

réaction chimique. La décomposition permet donc une meilleure fertilité du sol avec un apport d'éléments nutritifs.

L'acidification du sol est un processus naturel qui est également réalisé par la faune (Figure 12).

Cette baisse de pH est due à la quantité d'ion H^+ présente dans la solution. Plus les quantités sont élevées, plus le pH est acide et vice versa. Par exemple, la nitrification, donc la production de NH_4^+ produits des ions H^+ . À l'inverse, des réactions aérobies comme la dénitrification absorbe des H^+ . Ces réactions interviennent dans le cycle de l'azote. La nitrification est une réaction réalisée par les organismes aérobies et transforme l'azote NH_4^+ (issue de la décomposition par la macro-faune) en nitrite NO_2^- et enfin en nitrate NO_3^- . Selon les espèces, certains préfèrent certaines formes d'azote comparé à d'autres. Le résultat du nitrate est directement assimilable par les plantes et il y a une acidification du milieu permettant des réactions chimiques. La dénitrification est un processus réalisé par des bactéries dénitrifiantes dans des endroits pauvres en oxygène [90]. La macrofaune est essentielle car les galeries et les amas favorisent les microzones anaérobies essentielles pour la dénitrification. Les déjections de la faune sont un apport de carbone (source d'énergie) utile pour les bactéries. Mais cette fois-ci les nitrates sont réduits en gaz azoté, libérant de l'azote dans l'atmosphère. Les variations de pH ont des conséquences sur le sol (formation et stabilité des agrégats) et leur végétation (humus). Des éléments comme le zinc, le manganèse ou le calcium dépendent forcément du pH [91]. L'azote n'est pas le seul élément subissant les bienfaits de la macrofaune avec la déminéralisation, il y a par exemple le phosphore et le potassium.

La macro-faune joue un rôle déterminant sur la structure du sol avec leur déplacement, leur alimentation, la construction de galeries. Un sol est composé de plusieurs horizons avec des particules minérales, de la matière organique, de l'eau et des forces électrostatiques. Comme dit précédemment, la dégradation permet de produire des ions comme le calcium ou le magnésium qui se fixent à de l'argile. Ceci forme des ponts et assure la cohésion entre les particules. C'est ainsi que les agrégats plus ou moins stables de taille différente (selon les liaisons et les ponts) sont produits. L'humus présent en profondeur permet de coller les agrégats entre eux, ce qui favorise des petites structures et à l'inverse des agglomérations d'agrégats (Figure 13).

La place des agrégats dans le sol forme la hiérarchisation de la porosité. Les macropores permettent la circulation de l'air et le drainage de l'eau alors que les pores plus petits retiennent

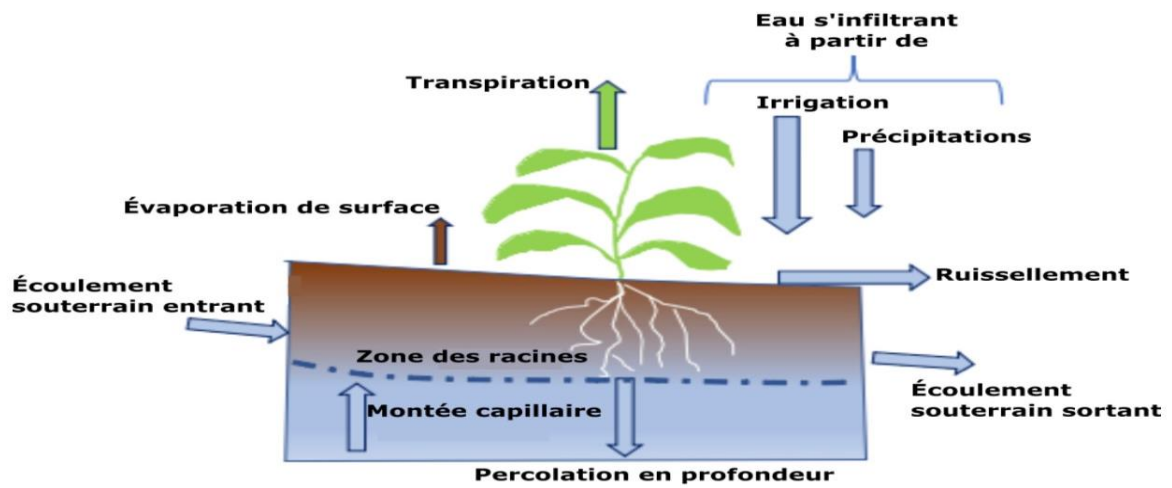


Figure 14 : Distribution de l'eau dans le sol

Source : www.saskoer.ca/soilsciencefrench/chapter/soil-physics/

l'eau par des capillaires en maintenant un taux d'humidité favorable. Tous les pores et les galeries forment un réseau permettant la propagation du gaz. L'oxygène pénètre à la surface du sol pour pouvoir accomplir la respiration alors que des gaz sont évacués, tels sont le cas du méthane du protoxyde, d'azote et du dioxyde de carbone. Ces échanges de gaz permettent par la suite les réactions comme la nitrification, dénitrification (Figure 14) [92].

La structure du sol permet la filtration de l'eau. Quand l'eau ruisselle et est absorbée par le sol, celle-ci crée des ponts d'hydrogène avec des forces capillaires et relie les particules d'entre elles. Un sol sableux est un sol très filtrant et aéré, un sol limoneux assure la fertilité et une bonne rétention d'eau, alors qu'un seul argileux donne de la cohésion, retient bien l'eau et les nutriments. Lorsque l'eau est absorbée, elle transporte les minéraux sous forme d'ions vers des racines et les micro-organismes. Elle permet également de nombreuses réactions chimiques (hydrolyse, oxydation, échange d'ion). Si un manque d'eau se fait ressentir, un ralentissement de la minéralisation et de l'activité microbienne sera observable, mais les cycles d'humus et séchage contribuent à la désagrégation des agrégats et la libération progressive des nutriments. En revanche, un excès d'eau peut provoquer une dispersion des éléments pouvant effondrer la structure du sol. En effet, la circulation de gaz et l'utilisation d'azote seront difficiles. Par ailleurs, les ions seront réduits en leur forme soluble, modifiant les réactions chimiques et la couleur du sol. Le pH sera donc altéré [92].

3.6.Limites

Premièrement, les pratiques agricoles peuvent favoriser ou détruire la macrofaune, selon leur intensité et leur nature. Tout d'abord, le labour profond perturbe mécaniquement les galeries et détruit les habitats, il expose les organismes à la lumière, à la chaleur et aux prédateurs. En revanche, les systèmes sans labour ou en agriculture de conservation favorisent leur développement (apport de nourriture, amélioration du sol) [93].

Puis, les pesticides peuvent être toxiques pour de nombreux organismes non ciblés (vers, insectes, etc.). Les engrais chimiques tendent à modifier le pH et la salinité du sol, ce qui peut déséquilibrer la faune. En revanche, les amendements organiques (fumier, compost) nourrissent directement la macrofaune.

La diversité des cultures et la rotation augmentent la diversité des ressources alimentaires et des micro-habitats. De plus, les monocultures intensives appauvrissent les ressources et réduisent la biodiversité du sol [94].

Ensuite, le maintien de résidus végétaux à la surface du sol protège contre la dessiccation et nourrit la faune. Le pâturage intensif ou le sol nu exposent le sol et nuisent à la macrofaune.

Par ailleurs, les vers de terre occupent une place essentielle dans les pratiques agricoles, car ils participent activement à l'amélioration de la qualité et de la fertilité des sols. Cependant, l'utilisation croissante de pesticides et de produits chimiques dans les exploitations agricoles a des répercussions négatives sur ces organismes. En effet, les variations observées dans certaines enzymes clés impliquées dans le métabolisme énergétique, le stress oxydatif ou le système de neurotransmission reflètent leur exposition à différents polluants et pesticides. Ainsi, l'étude de ces marqueurs biochimiques et moléculaires permet d'évaluer plus finement l'impact des pratiques agricoles sur la santé des sols.


Deuxièmement, le climat agit directement et indirectement sur la macrofaune par la température, l'humidité et la végétation.


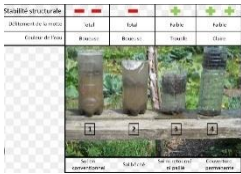

La température influence le métabolisme et l'activité biologique des organismes du sol. En effet, des températures trop basses ralentissent leur activité et leur reproduction, et des températures trop élevées peuvent causer la mortalité ou la migration vers des zones plus profondes du sol.



Ensuite, l'eau est essentielle : la plupart des macro-organismes respirent à travers la peau ou dépendent d'un environnement humide. En effet, une sécheresse prolongée réduit leur activité, voire provoque leur disparition temporaire, et un excès d'eau (inondations) peut provoquer un manque d'oxygène dans le sol, entraînant aussi la mortalité.

De plus, les climats influencent la quantité et la qualité de la litière végétale, qui représente une principale source de nourriture. Dans les climats trop arides, la faible productivité végétale limite la nourriture disponible pour la macrofaune [93].

3.7.Indices et protocoles existant

Paramètres du sol	Organismes indicateurs	Indice de présence	Signification pour la fertilité	Protocole à mettre en place
Minéralisation	Vers de terre et les décomposeurs	La teneur en nutriments du sol est élevée. Il y a une abondance des décomposeurs.	Les nutriments sont recyclés et disponibles en quantité suffisante pour les plantes	Extraction et piégeage de la faune dans les différents horizons de du sol, riche en matière. Exemple du scarabée avec le bousier
pH	Les vers et les coléoptères	pH du sol	Optimisation de la solubilité des nutriments et l'activité microbienne lorsque le pH est  neutre	Il faut dans un premier temps, identifier les espèces sensibles au pH. Prélever le sol et mesurer le pH au pH mètre ou avec des indicateurs chimiques.

Structure du sol	Les ingénieurs du sol	<p>Observation des agrégats, stables, calculer leur pourcentage et regarder la densité apparente.</p> 	<p>Amélioration de la filtration, de l'aération et de la pénétration des racines ainsi que la stabilité du sol.</p> 	<p>Observation des galeries et réaliser un tamisage humide pour mesurer la proportion d'agrégat stable. Il est possible de mélanger 1L d'eau avec la moitié de la bouteille en terre et attendre une heure pour pouvoir regarder les résultats.</p>
Présence d'oxygène	Vers de terre (Notamment anécique)	<p>Les présences et densité des galeries de la biomasse et du type de vers</p>	<p>Permet la respiration du sol et donc des micro-organismes, la confection de réaction chimique tel que la minéralisation et la nitrification</p> 	<p>2 méthodes sont possibles, soit manuelle soit chimique.</p> <p>Manuellement, il faut creuser un volume connu ou faire avec un test bêche et trier les vers de terre pour réaliser un calcul et estimer le nombre de vers dans la parcelle.</p> <p>Chimiquement, il faut réaliser une solution en mettant 300 g de moutarde forte dans 10L d'eau et le verser dans 1 m² pour faire remonter les vers à la surface (puis réaliser un</p>

				calcul pour connaître le nombre de vers).
L'humidité	Vers de terre et les coléoptères saprophages.	Regarder la teneur en eau et le potentiel hydrique.	Permet la diffusion des nutriments et une bonne activité microbienne et enzymatique.	Observer l'abondance des organismes selon l'humidité du sol. Mesurer la teneur en eau volumique ou le potentiel hydrique avec un four de déshydratation 
Prédateurs	Arthropodes	Une diversité nombreuse d'espèces capturées	Régule la population de proie et équilibre les communautés et la santé du sol 	Pitfall trap : gobelet enterré au ras du sol, rempli d'eau + quelques gouttes de détergent/éthanol. Laisser 24-48 h.
Minéralisation	Bactéries et archées	Abondance et diversité microbienne mesurée par culture ou séquençage	Favorise la décomposition de la matière organique et la libération d'éléments nutritifs	Prélèvement de sol stérile, extraction d'ADN et analyse par qPCR ou séquençage

			assimilables (N, P, K)	
Décomposition de la matière organique	Mycètes saprotrophes	Présence de filaments mycéliens et spores dans le sol	Accélère la minéralisation et la libération des nutriments, améliore la structure du sol	Observation microscopique et culture sur milieu spécifique, ou utilisation de marqueurs enzymatiques (cellulase, ligninase)
Structure du sol	Méso-faune (acariens, collemboles)	Densité et diversité dans différents horizons	Fragmentation de la matière organique et stimulation de l'activité microbienne, favorise la formation d'agrégats stables	Extraction par Tullgren ou Berlese : tamisage et pièges lumineux pour récupérer les organismes, puis identification.
pH	Bactéries et archées acidophiles ou neutrophiles	Prévalence d'espèces adaptées à un pH donné	Influence la solubilité des nutriments et l'activité enzymatique	Analyse chimique du sol combinée à l'identification des espèces par culture ou séquençage ciblé.
Humidité	Protozoaires	Activité et densité dans	Régule la population bactérienne, favorise la	Extraction avec des milieux d'ensemencement

	(flagellés, amibes)	le sol humide	libération de nutriments	et observation microscopique.
Présence d'oxygène / aération	Mycètes filamen- teux et proto- zoaires aérobies	Abondance dans les horizons bien aérés	Indique la porosité et l'oxygénation du sol, essentielle à la respiration microbienne et à la minéralisation	Mesure de l'oxygène dissous dans le sol, couplée à l'extraction et l'identification des organismes.

Conclusion

Le sol constitue un écosystème complexe et vivant, dont l'équilibre repose sur les interactions étroites entre ses composantes minérales, organiques et biologiques.

La santé des sols est très importante pour le développement des cultures ou des prairies. Connaître certains paramètres du sol peut être très utile pour les agriculteurs. De plus, les organismes du sol jouent un rôle fondamental dans le maintien de sa fertilité, de sa structure et de sa capacité à soutenir la vie végétale. Cependant, certains bioindicateurs sont plus efficaces que d'autres.

Du côté de la fertilité physique, c'est la profondeur du sol qui prédomine, car c'est elle qui définit la réserve utile en eau (RFU) et la profondeur d'enracinement. Vient ensuite la structure du sol, qui permet d'avoir une activité biologique plus élevée grâce à sa porosité.

Pour la fertilité chimique, c'est le pH qui est le plus indicateur. En fonction de ce dernier, les cultures peuvent être déséquilibrées si le sol n'est pas adapté aux végétaux présents sur la parcelle. La capacité d'échange cationique vient ensuite en importance.

Concernant la fertilité biologique, c'est le ver de terre qui prédomine. Avec son action de structuration du sol et de recyclage de la matière organique, il reflète le mieux la fertilité d'un sol. Derrière lui se trouve le mille-pattes. Son effet sur la décomposition des litières indique une bonne humidité du sol.

Bibliographie

- [1] « bio-indicateur - Définitions, synonymes, prononciation, exemples », Dico en ligne Le Robert. Consulté le: 8 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/bio-indicateur>
- [2] « La fertilité des sols, de quoi s'agit-il ? », Terres Inovia. Consulté le: 11 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.terresinovia.fr/-/la-fertilite-des-sols-de-quoi-s-agit-il>
- [3] « La fertilité des sols : comment la mesurer ? », Terres Inovia. Consulté le: 1 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.terresinovia.fr/-/la-fertilite-des-sols-comment-la-mesurer>
- [4] S. Martin, Malenfant Nancy, et J. J. Hoorman, « Santé des sols ». Action Semis Direct. Consulté le: 19 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.agrireseau.net/documents/Document_101213.pdf
- [5] BCPST-Véto Angers et agrégation SVT, *Déterminer la texture d'un sol avec le triangle des textures*, (15 février 2022). Consulté le: 19 octobre 2025. [En ligne Vidéo]. Disponible sur: <https://www.youtube.com/watch?v=iCRnps4zIP4>
- [6] P.-A. Lesbegueris, S. Gourdien, et J.-P. Sarthou, « Fertilité physico-chimique du sol : Définition », INRAE, 2018. doi: 10.17180/J5CE-PE28.
- [7] « Capacité d'échange cationique (CEC) », Triple Performance. Consulté le: 20 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: [//wiki.tripleperformance.fr/wiki/Capacit%C3%A9_d%27%C3%A9change_cationique_\(CEC\)](https://wiki.tripleperformance.fr/wiki/Capacit%C3%A9_d%27%C3%A9change_cationique_(CEC))
- [8] G. Terpereau, C. Mulatero, et L. Vahé, « Mesure du pH du sol ». Conservatoire Botanique National Alpin & Conservatoire Botanique National des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, août 2023. Consulté le: 19 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.cbn-alpin-biblio.fr/GED_CBNA/128735794691/BB_45617_SOL-PH_fiche-indicateur_RES_SOL.pdf
- [9] A. Fahd-Rachid, « Mise au point méthodologique sur l'estimation de l'azote organique potentiellement minéralisable dans le sol ».
- [10] « Le potassium dans les sols – détermination rapide et économique par addition standard ». Consulté le: 20 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.metrohm.com/fr_fr/applications/application-notes/aa-i-001-100/an-i-021.html
- [11] D. Aubert, « La transition bimembranées/unimembranées : une révolution au royaume des bactéries ? », *Hyper Artic. En Ligne*, p. hal-01063767, sept. 2013.
- [12] P. Touyre, *Le sol, un monde vivant : Formation, faune, flore*. France: DELACHAUX, 2015.
- [13] G. da C. Silva, I. T. Kitano, I. A. de F. Ribeiro, et P. T. Lacava, « The Potential Use of Actinomycetes as Microbial Inoculants and Biopesticides in Agriculture », *Front. Soil Sci.*, vol. 2, févr. 2022, doi: 10.3389/fsoil.2022.833181.
- [14] « Torsvik V, Ovreas L.. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. Curr Opin Microbiol 5: 240-245 | Request PDF ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/11315852_Torsvik_V_Ovreas_L_Microbial_diversity_and_function_in_soil_from_genes_to_ecosystems_Curr_Opin_Microbiol_5_240-245
- [15] E. Universalis, « AUTOTROPHIE & HÉTÉROTROPHIE : Les modes de vie hétérotrophiques », Encyclopædia Universalis. Consulté le: 12 novembre 2025. [En

- ligne]. Disponible sur: <https://www.universalis.fr/encyclopedie/autotrophie-et-heterotrophie/3-les-modes-de-vie-heterotrophiques/>
- [16] D. R. Benson et W. B. Silvester, « Biology of Frankia strains, actinomycete symbionts of actinorhizal plants », *Microbiol. Rev.*, vol. 57, n° 2, p. 293-319, juin 1993, doi: 10.1128/mr.57.2.293-319.1993.
- [17] O. COUILLEROT, « Compatibilité des bactéries phytobénéfiques *Azospirillum* et *Pseudomonas* dans la rhizosphère », DOCTORAT, UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD, LYON, 2009. Consulté le: 18 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://theses.hal.science/tel-00876883/document>
- [18] « Biological Nitrogen Fixation | Learn Science at Scitable ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/biological-nitrogen-fixation-23570419/>
- [19] « Guide d'interprétation à l'analyse des bioindicateurs ». Microbioterre, 2022. Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: file:///C:/Users/Utilisateur/Downloads/Microbioterre_Guide%20d'interpr%C3%A9tation%20%C3%A0%20l'analyse%20des%20bioindicateurs_juillet%202022-3.pdf
- [20] M. Chieb et E. W. Gachomo, « The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses », *BMC Plant Biol.*, vol. 23, n° 1, p. 407, août 2023, doi: 10.1186/s12870-023-04403-8.
- [21] M. Chieb et E. W. Gachomo, « The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses », *BMC Plant Biol.*, vol. 23, n° 1, p. 407, août 2023, doi: 10.1186/s12870-023-04403-8.
- [22] R. J. L. Morcillo et M. Manzanera, « The Effects of Plant-Associated Bacterial Exopolysaccharides on Plant Abiotic Stress Tolerance », *Metabolites*, vol. 11, n° 6, p. 337, juin 2021, doi: 10.3390/metabo11060337.
- [23] M. F. Mekureyaw *et al.*, « The cytokinin-producing plant beneficial bacterium *Pseudomonas fluorescens* G20-18 primes tomato (*Solanum lycopersicum*) for enhanced drought stress responses », *J. Plant Physiol.*, vol. 270, p. 153629, mars 2022, doi: 10.1016/j.jplph.2022.153629.
- [24] M. Kaushal et S. P. Wani, « Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands », *Ann. Microbiol.*, vol. 66, n° 1, p. 35-42, mars 2016, doi: 10.1007/s13213-015-1112-3.
- [25] B. Ali *et al.*, « PGPR-Mediated Salt Tolerance in Maize by Modulating Plant Physiology, Antioxidant Defense, Compatible Solutes Accumulation and Bio-Surfactant Producing Genes », *Plants Basel Switz.*, vol. 11, n° 3, p. 345, janv. 2022, doi: 10.3390/plants11030345.
- [26] N. Mehmood *et al.*, « Multifaceted Impacts of Plant-Beneficial *Pseudomonas* spp. in Managing Various Plant Diseases and Crop Yield Improvement », *ACS Omega*, vol. 8, n° 25, p. 22296-22315, juin 2023, doi: 10.1021/acsomega.3c00870.
- [27] « Characterization and Assessment of 2, 4-Diacetylphloroglucinol (DAPG)-Producing *Pseudomonas fluorescens* VSMKU3054 for the Management of Tomato Bacterial Wilt Caused by *Ralstonia solanacearum* ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/8/1508>
- [28] A. Hashem, B. Tabassum, et E. Fathi Abd Allah, « *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress », *Saudi J. Biol. Sci.*, vol. 26, n° 6, p. 1291-1297, sept. 2019, doi: 10.1016/j.sjbs.2019.05.004.
- [29] « Recent advances of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for eco-restoration of polluted soil - ScienceDirect ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666790824001253>

- [30] N. Ghazy et S. El-Nahrawy, « Siderophore production by *Bacillus subtilis* MF497446 and *Pseudomonas koreensis* MG209738 and their efficacy in controlling *Cephalosporium maydis* in maize plant », *Arch. Microbiol.*, vol. 203, n° 3, p. 1195-1209, 2021, doi: 10.1007/s00203-020-02113-5.
- [31] S. Poonguzhali, K. Kim, M. Madhaiyan, et T. Sa, « The plant growth-promoting *Burkholderia vietnamiensis* produces acyl-homoserine lactones and modulates the quorum-sensing signaling in the rhizosphere », *Front. Microbiol.*, vol. 16, août 2025, doi: 10.3389/fmicb.2025.1638793.
- [32] L. M. Babenko, I. V. Kosakivska, et K. O. Romanenko, « Molecular mechanisms of N-acyl homoserine lactone signals perception by plants », *Cell Biol. Int.*, vol. 46, n° 4, p. 523-534, avr. 2022, doi: 10.1002/cbin.11749.
- [33] B. R. Glick, « Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications », *Scientifica*, vol. 2012, p. 963401, 2012, doi: 10.6064/2012/963401.
- [34] S. S. K. P. Vurukonda, S. Vardharajula, M. Shrivastava, et A. SkZ, « Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria », *Microbiol. Res.*, vol. 184, p. 13-24, mars 2016, doi: 10.1016/j.micres.2015.12.003.
- [35] D. Haas et G. Défago, « Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads », *Nat. Rev. Microbiol.*, vol. 3, n° 4, p. 307-319, avr. 2005, doi: 10.1038/nrmicro1129.
- [36] « Zoom sur les bactéries fixatrices d'azote », Biofertilisants.fr. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <http://www.biofertilisants.fr/zoom-les-bacteries-fixatrices-dazote/>
- [37] L. C. Seefeldt, B. M. Hoffman, et D. R. Dean, « Mechanism of Mo-dependent nitrogenase », *Annu. Rev. Biochem.*, vol. 78, p. 701-722, 2009, doi: 10.1146/annurev.biochem.78.070907.103812.
- [38] V. C. S. Pankievicz, T. B. Irving, L. G. S. Maia, et J.-M. Ané, « Are we there yet? The long walk towards the development of efficient symbiotic associations between nitrogen-fixing bacteria and non-leguminous crops ». *BMC Biology*, 2019. Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://bmcbiol.biomedcentral.com/counter/pdf/10.1186/s12915-019-0710-0.pdf>
- [39] D. Sylvia, J. Fuhrmann, P. Hartel, et D. Zuberer, « Principles and Applications of Soil Microbiology Edited by », *Up. Saddle River N. J. Prentice Hall*, vol. 550, janv. 2005.
- [40] B. Relić *et al.*, « Nod factors of *Rhizobium* are a key to the legume door », *Mol. Microbiol.*, vol. 13, n° 1, p. 171-178, juill. 1994, doi: 10.1111/j.1365-2958.1994.tb00412.x.
- [41] E. M. Lodwig *et al.*, « Amino-acid cycling drives nitrogen fixation in the legume-*Rhizobium* symbiosis », *Nature*, vol. 422, n° 6933, p. 722-726, avr. 2003, doi: 10.1038/nature01527.
- [42] « Legumes regulate *Rhizobium* bacteroid development and persistence by the supply of branched-chain amino acids | PNAS ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.0903653106>
- [43] A. AquaPortail, « Nitrobacter : définition et explications », AquaPortail. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.aquaportail.com/dictionnaire/definition/12689/nitrobacter>
- [44] « Nitrification ». Princeton University, 2013. Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://nitrogen.princeton.edu/sites/g/files/toruqf2361/files/publications/pdfs/Ward_2015_Nitrification.pdf

- [45] J. D. Caranto et K. M. Lancaster, « Nitric oxide is an obligate bacterial nitrification intermediate produced by hydroxylamine oxidoreductase », *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 114, n° 31, p. 8217-8222, août 2017, doi: 10.1073/pnas.1704504114.
- [46] H. Daims, S. Lückner, et M. Wagner, « A New Perspective on Microbes Formerly Known as Nitrite-Oxidizing Bacteria », *Trends Microbiol.*, vol. 24, n° 9, p. 699-712, sept. 2016, doi: 10.1016/j.tim.2016.05.004.
- [47] R. J. E. Alves *et al.*, « Ammonia Oxidation by the Arctic Terrestrial Thaumarchaeote Candidatus Nitrosocosmicus arcticus Is Stimulated by Increasing Temperatures », *Front. Microbiol.*, vol. 10, juill. 2019, doi: 10.3389/fmicb.2019.01571.
- [48] « Phosphate-Solubilizing Bacteria: Advances in Their Physiology, Molecular Mechanisms and Microbial Community Effects ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/12/2904>
- [49] P. Vyas et A. Gulati, « Organic acid production in vitro and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent *Pseudomonas* », *BMC Microbiol.*, vol. 9, p. 174, août 2009, doi: 10.1186/1471-2180-9-174.
- [50] S. Albers, J. Eichler, et M. Aebi, « Archaea », in *Essentials of Glycobiology*, 3rd éd., A. Varki, R. D. Cummings, J. D. Esko, P. Stanley, G. W. Hart, M. Aebi, A. G. Darvill, T. Kinoshita, N. H. Packer, J. H. Prestegard, R. L. Schnaar, et P. H. Seeberger, Éd., Cold Spring Harbor (NY): Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2015. Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK453046/>
- [51] « Bilayer-Forming Lipids Enhance Archaeal Monolayer Membrane Stability ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.mdpi.com/1422-0067/26/7/3045>
- [52] « Archaea - Extremophiles, Metabolism, Cell Structure | Britannica ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.britannica.com/science/archaea/Characteristics-of-the-archaea>
- [53] « Archaea », Biology LibreTexts. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Microbiology/Microbiology_\(OpenStax\)/04%3A_Prokaryotic_Diversity/4.06%3A_Archaea](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Microbiology/Microbiology_(OpenStax)/04%3A_Prokaryotic_Diversity/4.06%3A_Archaea)
- [54] G. W. Weidler, F. W. Gerbl, et H. Stan-Lotter, « Crenarchaeota and their role in the nitrogen cycle in a subsurface radioactive thermal spring in the Austrian Central Alps », *Appl. Environ. Microbiol.*, vol. 74, n° 19, p. 5934-5942, oct. 2008, doi: 10.1128/AEM.02602-07.
- [55] K. Alain, M. Cozannet, M. Allieux, S. Thiroux, et J. Hartunians, « Archées : habitats et physiologies associées », in *Les archées, micro-organismes du troisième domaine du vivant I*, ISTE Group, 2024, p. 161-215. doi: 10.51926/ISTE.9168.ch4.
- [56] R. K. Thauer, A.-K. Kaster, H. Seedorf, W. Buckel, et R. Hedderich, « Methanogenic archaea: ecologically relevant differences in energy conservation », *Nat. Rev. Microbiol.*, vol. 6, n° 8, p. 579-591, août 2008, doi: 10.1038/nrmicro1931.
- [57] V. J. Orphan, C. H. House, K. U. Hinrichs, K. D. McKeegan, et E. F. DeLong, « Methane-consuming archaea revealed by directly coupled isotopic and phylogenetic analysis », *Science*, vol. 293, n° 5529, p. 484-487, juill. 2001, doi: 10.1126/science.1061338.
- [58] G. V. Subbarao *et al.*, « Suppression of soil nitrification by plants », *Plant Sci. Int. J. Exp. Plant Biol.*, vol. 233, p. 155-164, avr. 2015, doi: 10.1016/j.plantsci.2015.01.012.

- [59] P. Hugenholtz et N. R. Pace, « Identifying microbial diversity in the natural environment: a molecular phylogenetic approach », *Trends Biotechnol.*, vol. 14, n° 6, p. 190-197, juin 1996, doi: 10.1016/0167-7799(96)10025-1.
- [60] A. DAHBI, « Biologie des organismes animaux et végétaux ». Université Cadi Ayyad Faculté Polydisciplinaire de Safi Département de Biologie Filière BCG, 2024. Consulté le: 18 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://fps.uca.ma/wp-content/uploads/2024/04/Polycopie-LES-PROTOZOAIRES-S2-2023-2024-Pr-Dahbi.pdf>
- [61] « Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited - Bonkowski - 2004 - New Phytologist - Wiley Online Library ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2004.01066.x>
- [62] D. Coleman, M. Callaham, et C. Jr, *Fundamentals of Soil Ecology: Third Edition*. 2017.
- [63] P. Davet, *Vie microbienne du sol et production végétale*. Paris: INRA Edition, 1996.
- [64] M. Hedde, « Faune du sol et production végétale | Planet-Vie ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/ecologie/production-agricole-agrosystemes/faune-du-sol-et-production-vegetale>
- [65] F. Ekelund et R. Rønn, « Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology », *FEMS Microbiol. Rev.*, vol. 15, n° 4, p. 321-353, déc. 1994, doi: 10.1111/j.1574-6976.1994.tb00144.x.
- [66] « Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples - ScienceDirect ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444500199500091>
- [67] « Top 6 des facteurs environnementaux qui ont un impact sur la croissance – Le Petit Champi ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://petitchampi.com/fr/blogs/news/top-6-environmental-factors-that-impact-mushroom-growth-and-development?srltid=AfmBOop2r6WLGDC0ZkYeBvXDVDZFhlpp-rXAFeh9UD8peYTCWsmPlxe>
- [68] « Les 4 paramètres de culture à maîtriser pour cultiver des champignons – La Mycosphère ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://lamycosphere.com/fr-fr/blogs/the-futur-is-fungi/les-4-parametres-de-culture-a-maitriser?srltid=AfmBOooZ74I2SjHZ7o2OCdHQAARnpnrZYRg1M7_90mkFtQB1pbHr-bnJ0
- [69] N. R. Maddela, L. Scalvenzi, M. Pérez, C. Montero, et J. M. Gooty, « Efficiency of Indigenous Filamentous Fungi for Biodegradation of Petroleum Hydrocarbons in Medium and Soil: Laboratory Study from Ecuador », *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, vol. 95, n° 3, p. 385-394, sept. 2015, doi: 10.1007/s00128-015-1605-6.
- [70] M. H. S. Rani *et al.*, « Three strategy rules of filamentous fungi in hydrocarbon remediation: an overview », *Biodegradation*, vol. 35, n° 6, p. 833-861, oct. 2024, doi: 10.1007/s10532-024-10086-1.
- [71] I. F. Hasan et Al-Jawhari, « Role of Filamentous Fungi to Remove Petroleum Hydrocarbons from the Environment », in *Microbial Action on Hydrocarbons*, V. Kumar, M. Kumar, et R. Prasad, Éd., Singapore: Springer Singapore, 2018, p. 567-580. doi: 10.1007/978-981-13-1840-5_23.
- [72] A. B. Al-Hawash, X. Zhang, et F. Ma, « Removal and biodegradation of different petroleum hydrocarbons using the filamentous fungus *Aspergillus* sp. RFC-1 », *MicrobiologyOpen*, vol. 8, n° 1, p. e00619, janv. 2019, doi: 10.1002/mbo3.619.

- [73] « Pesticides in Foods: Towards Bioremediation Biocatalysts? » Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.mdpi.com/2073-4344/13/7/1055>
- [74] S. M. Mnkandla et P. V. Otomo, « Effectiveness of mycofiltration for removal of contaminants from water: a systematic review protocol ». *Environmental Evidence*, 2021. Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://environmentalevidencejournal.biomedcentral.com/counter/pdf/10.1186/s13750-021-00232-0.pdf>
- [75] S. A. Omar, « Availability of phosphorus and sulfur of insecticide origin by fungi », *Biodegradation*, vol. 9, n° 5, p. 327-336, 1998, doi: 10.1023/a:1008310909262.
- [76] Regenacterre, « Champignons mycorhiziens : Les alliés invisibles de la fertilité ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://regenacterre.be/carnet_des_champs/champignons-mycorhiziens/
- [77] « Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on the phytoremediation of PAH-contaminated soil: A meta-analysis - PubMed ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35981621/>
- [78] X. Li *et al.*, « Allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi promote *Salix viminalis* L.-mediated phytoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons characterized by increasing the release of organic acids and enzymes in soils », *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, vol. 249, p. 114461, janv. 2023, doi: 10.1016/j.ecoenv.2022.114461.
- [79] M. Rajtor et Z. Piotrowska-Seget, « Prospects for arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) to assist in phytoremediation of soil hydrocarbon contaminants », *Chemosphere*, vol. 162, p. 105-116, nov. 2016, doi: 10.1016/j.chemosphere.2016.07.071.
- [80] S. E. Smith et D. J. Read, *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, 2010.
- [81] « Frontiers | Breeding Practice Improves the Mycorrhizal Responsiveness of Cotton (*Gossypium* spp. L.) ». Consulté le: 12 novembre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2021.780454/full>
- [82] C. Raimbault, « COMPRENDRE L'INTÉRÊT ET LE RÔLE DE LA MACROFAUNE ». CIVAM, 2018. Consulté le: 18 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: file:///C:/Users/Utilisateur/Downloads/Fiche5_Pourquoi_Comment_Associer_ses_cultures_macrofaune.pdf
- [83] J. MUSSINI, « Effets de l'intensification de l'utilisation du sol sur la macrofaune du sol : cas d'étude en Suisse et en France ». Université Paris VI, 2002. Consulté le: 18 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers15-06/010029096.pdf
- [84] Programme SOL'ERE, « Tableau des organismes vivants du sol - Pédofaune ». Programme SOL'ERE. Consulté le: 18 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.aqsss.com/IMG/pdf/a8-e2_tableau_organismes.pdf
- [85] « L'importance écologique des fourmis », Espace pour la vie. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://espacepurlavie.ca/limportance-ecologique-des-fourmis>
- [86] « Fourmis des prairies : un groupe clé de voûte - Zoom Nature ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.zoom-nature.fr/fourmis-des-prairies-un-groupe-cle-de-voute/>
- [87] « Les vers de terre, ingénieurs de l'écosystème », Jardins de France. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.jardinsdefrance.org/les-vers-de-terre-ingenieurs-de-lecosysteme/>
- [88] A. Coulombel, « Les bousiers ». 2007. Consulté le: 1 juillet 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://abiodoc.docressources.fr/doc_num.php?explnum_id=1718

- [89] « Les Araignées | Observatoire de la Biodiversité des Forêts ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://biodiversite-foret.fr/les-araignees/>
- [90] « Minéralisation et Immobilisation », LearningApps. Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://learningapps.org/display?v=p7tiko3dt16>
- [91] « Nitrification - dénitrification | InfoMetha ». Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.infometha.org/pour-aller-plus-loin/le-cycle-de-lazote/nitrification-denitrification>
- [92] S. Brown, A. Biswas, J. Caron, M. Dyck, et B. Si, « La physique du sol », 2021, Consulté le: 22 octobre 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.saskoer.ca/soilsciencefrench/chapter/soil-physics/>
- [93] P. Lavelle, *Soil Ecology*, vol. 2. 2001. doi: 10.2113/2.2.277.
- [94] A. Tibi, V. Martinet, et A. Vialatte, « Protéger les cultures en augmentant la diversité végétale des espaces agricoles ». INRAE, 2023. [En ligne]. Disponible sur: https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/RegulNat-synth%C3%A8se_12-12-23_V3.pdf