



Distribution de la drilosphère lombricienne et caractérisation bio-physique des faciès de bioturbation sous gradient de désintensification du travail mécanique des sols

Denis Piron

► To cite this version:

Denis Piron. Distribution de la drilosphère lombricienne et caractérisation bio-physique des faciès de bioturbation sous gradient de désintensification du travail mécanique des sols. Ecologie, Environnement. Université Rennes 1, 2008. Français. NNT : . tel-00456024

HAL Id: tel-00456024

<https://theses.hal.science/tel-00456024>

Submitted on 11 Feb 2010

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

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

N° Ordre: 3885

THESE
présentée
DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1
pour obtenir
Le grade de : DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1
Mention : BIOLOGIE

PAR

Denis PIRON

Equipe d'accueil : UMR ECOBIO 6553
Equipe Rôle Biologique dans le Processus des Ecosystèmes
Ecole doctorale Vie-Agro-Santé
U.F.R Sciences de la vie et de l'environnement

Distribution de la drilosphère lombricienne
et caractérisation bio-physique des faciès de bioturbation
sous gradient de désintensification du travail mécanique des sols

Soutenue publiquement le 10 Décembre 2008 devant la commission d'examen :

Chaussod R.
Cluzeau D.
Curmi P.
Hallaïre V.
Morand P.
Ponge J.-F.

DR, INRA Dijon
MCU, Université de Rennes1
PR, ENESAD Dijon
CR, INRA Rennes
CR, CNRS Rennes
PR, MNHN Brunoy

Rapporteur
Directeur de thèse
Président
Examinateur
Examinateur
Rapporteur

RESUME

L'objectif de la thèse est de développer une approche de caractérisation de la drilosphère lombricienne qui soit transférable vers des contextes agricoles variés. Notre étude a été menée en Bretagne sur un dispositif expérimental comparant trois modes de gestion des sols (labour, travail superficiel et semis direct), associés à deux modes de fertilisation (minérale ou organique). Le concept de « faciès » est introduit afin de définir les entités morphologiques de surface observables sur un profil pédologique, dont les processus structuraux ont une origine anthropique, biologique ou pédoclimatique. Nous présentons ainsi une typologie de 11 faciès (dont 7 d'origine lombricienne) confortée par une approche micromorphologique. Via la cartographie des profils pédologiques, les distributions de faciès sont comparées afin de déterminer les filtres environnementaux affectant la bioturbation lombricienne. Nous avons également étudié sur les faciès les caractéristiques chimiques (C, N) et les structures des communautés bactériennes (diversité d'ADN). Nos résultats indiquent que l'intensification du travail du sol affecte fortement l'organisation spatiale des faciès de bioturbation. En revanche, le mode de fertilisation qui conditionne pourtant les communautés lombriciennes, ne modifie pas la distribution des faciès de bioturbation. Ces résultats indiquent une implication majeure des processus pédoclimatiques sur l'évolution temporelle et spatiale des biostructures lombriciennes. Les approches de biologie moléculaire confirment l'influence des activités lombriciennes sur les structures de communautés bactériennes. La caractérisation des faciès constitue de nouveaux indicateurs de qualité des sols et permet d'appréhender *in situ* les activités lombriciennes d'un sol.

MOTS-CLES : faciès, lombriciens, drilosphère, profil de sol, structure du sol, désintensification du travail des sols, structure des communautés bactériennes.

Remerciements

Je souhaite remercier ici tout ceux ou celles qui ont participé de près ou de loin à ce travail de thèse et surtout ceux que j'aurais pu oublier.

En premier lieu, je tiens à remercier mon encadrant **Daniel Cluzeau** pour m'avoir embarqué depuis la maîtrise dans le monde des lombriciens et de m'avoir proposé au final ce travail de thèse.

Je remercie les Membres du Jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail : **Rémi Chaussod**, **Pierre Curmi** et **Jean-François Ponge**. Je remercie particulièrement **Philippe Morand** pour avoir accepté la direction de ma thèse à ses débuts et le rôle d'examinateur président ensuite. Merci à **Vincent Hallaire** pour avoir accepté d'endosser le rôle de tuteur, et de partenaire scientifique et pour sa disponibilité pour la finalisation d'écriture d'article.

Je remercie également les membres de mes comités de thèse et la pertinence des remarques de **Eric Blanchard** et **Safya Menasseri**. Merci à **Philippe Vandenkoornhuysen** pour m'avoir soutenu positivement et m'avoir permis de réaliser les analyses biomoléculaires.

Je tiens spécialement à remercier **Guénola Pérès** pour ses encouragements permanents, sa gentillesse, ses remarques trop pertinentes, pour sa légendaire trop grande disponibilité et d'avoir aussi endossé le rôle de partenaire en covoiturage.

Un grand merci aux Chambres d'agriculture de Bretagne et en particulier à **Djilali Heddadj** pour avoir accepté que je grignote un peu plus le précieux essai de travail du sol et **Patrice Cotinet** pour le soutien technique lors de mes interventions sur le terrain.

Je tiens également à remercier tout le personnel technique : **Yannick Bénard** (UMR SAS) qui enrésine et découpe des tranches de sols à profusion et pour la qualité de son travail ; **Marie-Paule Briand** (UMR EcoBio) pour les différentes aides techniques et surtout de m'avoir grandement aidé à relancer les manip de biomol. et également **Nathalie Josselin**. Tant qu'on parle d'EcoBio, merci à **Oscar LIMA** pour m'avoir soutenu durant les phases difficiles de mises en place de ce biorobot mais également pour ses nombreux conseils techniques. Je remercie les personnes qui m'ont mis le pied à l'étrier dans les analyses biomoléculaires : **Nolwenn Bougon** dans un premier temps, puis **Cécile Monard** pour les mises au point, je salue en même temps les copains d'ADN: Stéphane et **Thomas**. Merci à **D. Jouanneau** pour la réalisation des impressions de thèse.

Merci à **Alain Bellido**, pour sa disponibilité et sa patience pour donner ses conseils en analyse **crs** statistiques. Merci à **Muriel Guernion**, comme partenaire de bureau et pour m'avoir branché sur R.

Je salue tous les Stationnaires de Paimpont qui sont pour les Rennais ce que sont des émigrants vers les îles Kerguelen pour moi. Je tiens en particulier à remercier le jeune retraité **Yves Picard** pour sa gentillesse et pour les nombreux services, merci également à tous les **maîtres du monde** sans qui la vie ne serait plus possible à Paimpont... ; Une grande pensée pour les murs porteurs de la station biologique : Michel, Léon (c'est qui le patron !), Maryvonne, Catherine...

Merci aux préleveurs de vers de terre : **Audrey**, **Mathieu**, **Guillaume** et surtout à **Arnaud Deschamp** qui a eu le courage de me suivre ensuite dans les fosses pédologiques, et qui arrivait toujours à me surprendre par sa rapidité de relooking après une douzaine d'heure passée dans la terre ! Merci à **Camille** pour son aide de dernière minute et d'avoir évité le mauvais temps. Merci **Komlan Agbessi** pour avoir participé à l'acquisition des données.

Je tiens enfin à saluer tous les autres membres de la *Lumbricus Master Company Unlimited* : **Vincent**, **Laurence**., et à tous les stagiaires côtoyés dans mon bureau, au final ils sont super nombreux !!!

Une dernière pensée pour mes parents, à Chrystèle et à ma petite fille Léonie

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE

LE SOL	3
Support des activités humaines et ressource non renouvelable	3
Le sol est vivant	3
Des fonctions biologiques essentielles	4
LES LOMBRICIENS	4
Biologie et écologie générale des lombriciens	5
Les lombriciens et la qualité des sols	6
LA MORPHOLOGIE DES SOLS	7
Morphologie et l'échelle spatiale	7
Morphologie, profil pédologique et profil cultural	7
Morphologie et structures du sol	8
Morphologie des sols et pratiques agricoles	8
Morphologie des sols et activités biologiques	8
Morphologie et activités lombriciennes	9
LA DRILOSPHERE OU SPHERE D'INFLUENCE DES LOMBRICIENS	9
Définition	9
Drilosphère et catégorie écologique	11
Drilosphère et propriétés du sol	11
Caractérisation de la drilosphère au champ	13
La drilosphère et les faciès de bioturbation	13
OBJECTIFS DE LA THESE ET APPROCHE CHOISIE	15

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

CONTEXTE PEDOCLIMATIQUE	19
1. Localisation géographique	19
2. Le climat	19
3. Le sol	19
CARACTERISTIQUES AGRONOMIQUES DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL	21
1. Objectif du dispositif	21
2. Organisation du dispositif expérimental	21
3. Description des itinéraires techniques	21
EVOLUTION DES SOLS SOUS LES PRATIQUES CULTURALES	23
1. Evolution physique des sols	23
2. Evolution des profils de teneur en carbone	25
3. Caractéristiques microbiennes du sol	25
CARACTERISTIQUES DES COMMUNAUTES LOMBRICIENNES	25
1. Echantillonnage	25
2. Evolution des communautés lombriciennes depuis 2001 jusqu'à 2005	26
3. Les communautés lombriciennes en 2005	28

PARTIE A

Formalisation d'une typologie des faciès et procédures de caractérisation spatiale au sein des profils pédologiques

CHAPITRE 1. Use the concept of facies to assess the biogenic and anthropogenic features involved in soil structure

INTRODUCTION	39
MATERIALS AND METHODS	40
Study site	40
Field identification of facies	40
Micromorphological analysis of facies	41
RESULTS	41
Field description of soil facies	41
Micromorphological description of facies macroporosity	44
DISCUSSION	46
Discrimination of facies	46
Evolution of the facies	48
Contribution and perspectives of “facies” concept	48
CONCLUSION	49
APRES PROPOS DE L'ARTICLE	50

CHAPITRE 2. Cartographie des profils pédologiques et stratégie d'étude des faciès

1. CARTOGRAPHIE DES FACIES	54
1.1. Préparation du profil pédologique	54
1.2. Représentation schématique des faciès	54
1.3. Digitalisation des cartes de faciès	55
2. STRATEGIE DE DESCRIPTION DES PROFILS PEDOLOGIQUES	55

PARTIE B

Organisation spatiale de la drilosphère sous la contrainte des filtres environnementaux

CHAPITRE 3. Distribution des faciès dans un profil pédologique sous influence des filtres environnementaux : profondeur de sol et modes de gestion du sol

INTRODUCTION	63
---------------------	-----------

METHODE	64
1. Utilisation de cartographie des faciès	64
2. Traitement des cartes de profils pédologiques	65
3. Traitement des données	65
RESULTATS	66
1. Variabilité intra-modale de distribution des faciès	66
2. Variabilité inter-modale de distribution des faciès	66
3. Distribution verticale des faciès selon la modalité.	68
4. Influence des communautés lombriciennes sur la distribution des faciès de bioturbation.	71
DISCUSSION	72
1. Contribution des activités lombriciennes à la structuration des sols	72
2. Distribution verticale des faciès de bioturbation	73
3. Les limites de la méthode de description des faciès	75
EN RESUME	76

CHAPITRE 4. Caractéristiques géométriques des faciès de bioturbation sous l'influence des filtres environnementaux

INTRODUCTION	81
METHODES	81
1. Acquisition et traitement informatique des cartes de faciès	81
2. Pré-requis à l'analyse géométrique des faciès	82
3. Choix des coordonnées d'un polygone pour localiser la profondeur	82
4. Présélection des polygones	82
5. Paramétrage des formes polygonales modèles	82
6. Mesure de l'orientation moyenne d'un polygone dans l'espace du profil	83
7. Traitement des données	84
RESULTATS	85
1. Diversité de taille des faciès de bioturbation B3	85
2. Influence des pratiques culturales sur la taille des faciès	85
3. Relation entre la distribution verticale et la taille des faciès	87
4. Diversité de forme d'un polygone de bioturbation	90
5. Orientation polygonale des faciès B3	95
DISCUSSION	97
1. Caractéristiques surfaciques des faciès de bioturbation B3	97
2. Influence des filtres environnementaux sur la géométrie des faciès de bioturbation	97

PARTIE C LES FACIES DE BIOTURBATION COMME MESOSITES DE DIFFERENCIATION DES COMMUNAUTES BACTERIENNES

CHAPITRE 5. Faciès de bioturbation et paramètres de mésosites particuliers

INTRODUCTION	105
MATERIEL ET METHODES	106
1. Echantillonnage au terrain des faciès.	106
2. Analyse Ctot et Ntot	107

RESULTATS	107
1. Distribution des teneurs en carbone total	107
2. Distribution des teneurs en azote total	108
DISCUSSION	109

CHAPITRE 6. Faciès de bioturbation et structures de communautés bactériennes

INTRODUCTION	113
MATERIEL ET METHODES	115
1. Stratégie d'analyse des faciès	115
2. Extraction des ADN totaux du sol	115
3. Analyse T-RFLP : amplification du gène codant pour <i>ARNr 16S</i>	116
RESULTATS	118
1. Variabilité intermodale des structures de communautés bactériennes associées aux faciès dominants d'un profil pédologique.	118
2. Variabilité intra-modale des structures de communautés bactériennes dans les faciès de bioturbation vis-à-vis du faciès S.	118
3. Variabilité intra-faciès des structures des communautés bactériennes selon la profondeur.	119
DISCUSSION	120
1. Contribution des faciès aux structures de communautés bactériennes	120
2. Les faciès de bioturbation lombricienne et micro-habitats spécifiques	121

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS GENERALES

1. UNE APPROCHE VERTICALE EN 2D POUR ETUDIER LES TRACES D'ACTIVITE BIOLOGIQUE	125
2. CRITERES D'OBSERVATION ET TYPOLOGIE DES FACIES.	125
3. DISTRIBUTIONS CARTOGRAPHIQUES DES FACIES DE BIOTURBATION	126
4. ORIGINE ET EVOLUTION DES ETATS STRUCTURAUX REPRESENTES PAR LES FACIES	126
4.1. Origine génétique des faciès	126
4.2. Dynamique des structures - relation entre les faciès	127
4.3. Perception écologique de l'évolution des structures d'un sol à travers la typologie des faciès.	128
5. FACIES ET ACTIVITES MICROBIENNES DANS LES SOLS	129
6. FACIES DE BIOTURBATION ET CATEGORIES ECOLOGIQUES LOMBRICIENNES	129
7. FACIES DE BIOTURBATION ET AGE DES STRUCTURES	130
8. PERSPECTIVE POUR L'APPLICATION DE LA METHODE	130

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

INTRODUCTION GENERALE

LE SOL

La formation d'un sol est un processus de l'ordre du millénaire et plurimillénaire qui amène à considérer le sol comme une ressource « non renouvelable » à l'échelle humaine (Robert, 1996). Un sol résulte d'une interaction entre un matériel parental, le climat, un relief et des organismes, qui évolue avec le temps (Jenny, 1941). Le sol est une interface constituée d'éléments solides (lithosphère), liquides (hydrosphère), gazeux (atmosphère) et d'organismes (biosphère) (Rimmer, 1998).

Support des activités humaines et ressource non renouvelable

A l'échelle planétaire, les sols sont d'une épaisseur infime mais constituent l'interface indispensable à la vie continentale. Ainsi, les sols accompagnent le développement des civilisations humaines : ils fournissent la nourriture, les matériaux de construction et des fibres (Blum, 2005). Les sols rendent également des services « éco-systémiques » : ils conditionnent la qualité de l'eau par sa fonction épuratrice en filtrant et en recyclant chaque goutte d'eau qui tombe à sa surface. Les sols sont également des systèmes sources et puits de carbone et sont considérés dans le protocole de Kyoto comme une alternative de séquestration du carbone atmosphérique (Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 1996)).

Pour satisfaire des besoins croissants en ressources agricoles, les activités humaines ont accéléré les processus naturels d'évolution des sols (Rose, 2004). Cette gestion, bénéfique à court terme, s'avère pourtant dommageable pour les sols à moyen terme. De ce fait, l'Union Européenne a élaboré une réflexion sur une Directive Cadre sur les sols, en constatant une dégradation du sol par l'érosion, la salinisation, les contaminations, la baisse des teneurs en matières organiques, la baisse de biodiversité, l'acidification, la compaction et les glissements de terrain (Eckelmann *et al.*, 2006). Cette dégradation des sols a des effets dramatiques car elle diminue les surfaces de sol exploitable et agit également négativement sur la qualité de l'eau. Paradoxalement, les sols sont rarement pris en compte dans les programmes de restauration des écosystèmes (Usher, 2005).

Le sol est vivant

Vasily Dokuchaev (1846–1903) en discutant des facteurs de formation des sols (1883), mettait en évidence l'importance des communautés végétales en place et du climat. Au cours du 20^{ème} siècle, les Sciences du sol se sont développées en relation étroite avec les Sciences Agronomiques : menant des recherches sur le système « sol-plante » et en développant de nouvelles techniques agricoles (mécanisation, fertilisation, amendement...). Durant cette période, le sol a plutôt été appréhendé comme un réacteur physico-chimique, le rôle des matières organiques et de la biologie des sols restant les parents pauvres de la science du sol (Toutain, 1984). Pourtant, avec «The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits » en 1881, Charles Darwin était un ambassadeur « de poids » en mettant notamment en évidence le rôle des activités lombriciennes

dans la formation du complexe organo-minéral des sols. La prise en compte des facteurs biologiques s'est probablement heurtée à la difficulté d'observer des organismes dans un milieu opaque.

En référence à l'ouvrage de Gobat *et al.* (2004), la notion de « sol vivant » est largement adoptée aujourd'hui. Selon certains auteurs, la diversité biologique des sols serait plusieurs fois supérieure à celle présente au dessus de ces sols (Heywood, 1995). Le sol abrite des formes et des tailles variées de faune, une diversité microbienne et génétique considérable (Tiedje *et al.*, 1999). Selon le schéma de Bachelier (1978), la MO vivante (que constituent les organismes édaphiques) représente environ 5% de la MO totale du sol, soit une biomasse équivalente à 2 ou 5 tonnes par hectare (Bachelier, 1978).

Outre qu'il abrite une diversité d'organismes vivants, le «sol» peut donc être considéré comme une ressource vivante dans le sens où il naît, évolue, remplit certaines fonctions : le sol est un « écosystème », il pourrait être apparenté à un métaorganisme (Lavelle & Spain, 2001).

Des fonctions biologiques essentielles

La préservation de la biodiversité des sols est nécessaire pour maintenir le fonctionnement durable des sols et des écosystèmes supportés par les sols (Barrios, 2007). Toutefois, les interactions biologiques sont encore mal quantifiées et sont difficiles à établir, le sol constituant ainsi une des dernières « boîte noires » (black box) pour les écologistes (Tiedje *et al.*, 1999; Andrén et Balandreau, 1999). De ce fait, les conséquences d'un déclin de biodiversité sur les fonctions du sol sont encore mal établies. Face à une telle complexité, les travaux de recherche sont souvent focalisés sur les modèles biologiques dont la valeur indicatrice est importante. Ainsi, les ingénieurs de l'écosystème sont souvent employés comme des modèles biologiques d'intérêt car ils ont l'aptitude à modifier fortement leur environnement et à redéfinir des habitats disponibles pour les organismes de taille réduite (Jones *et al.*, 1994)

LES LOMBRICIENS

Les lombriciens sont considérés comme des organismes « clé » du fonctionnement des sols (Lavelle, 1988 ; Hutha, 2007) ou des « ingénieurs de l'écosystème sol » selon la définition de Jones *et al* (1994). Quelques chiffres pour introduire certaines caractéristiques de ces organismes qui représentent l'une des plus grandes biomasses animales continentales. Dans une prairie de climat tempéré, ils représentent 1 à 3 tonnes par hectare avec près d'un million d'individus. La capacité d'ingestion de ces organismes est de l'ordre de 1kg de sol/ 100gr d'individus par an ce qui représente 20t de sol par ha et par an (Bachelier, 1978). En définitif, l'ensemble d'un horizon organo-minérale de prairie est passé dans le tube digestif des lombriciens au bout de 5 à 10 ans.

L'intérêt des lombriciens est illustré dans des ouvrages spécifiques de référence depuis Darwin (1881), en passant par Bouché (1972b), Edwards & Lofty (1972), Lee (1985), ou Edwards & Bohlen (1996) et Lavelle & Spain (2001)...

Biologie et écologie générale des lombriciens

Appartenant à l'embranchement des Annélides, les lombriciens rassemblent plusieurs familles de la classe des Oligochètes qui sont adaptés à la vie continentale (Vers annelés avec des soies). Ces organismes présentant une grande étendue de caractères morphologiques et éthologiques, Marcel Bouché (1972b) a proposé une classification qui est largement utilisée dans la littérature internationale. Il classe les lombriciens selon trois catégories écologiques dont les principaux caractères sont exposés :

- **Les épigés** : organismes de taille réduite fortement pigmentés (rouge vineux). Ils vivent souvent hors du substrat minéral, ils sont fortement liés aux litières (straminicoles), aux bois morts ou vivent dans les tas de compost et fumier qui composent la majeure partie de leur régime alimentaire.
- **Les endogés** : organismes de taille petite à moyenne, faiblement pigmentés (albiniques). Ils vivent constamment dans le substrat organo-minéral, puisant leurs ressources à partir des matières organiques liées au substrat : ils sont géophages stricts mais ingèrent également des racines mortes.
- **Les anéciques** : organismes de grande taille caractérisés par un gradient antéro-postérieur de la pigmentation. Ils construisent des galeries sub-verticales dans lesquelles ils vivent, venant s'alimenter en surface de résidus organiques en voie de décomposition. Ils peuvent cependant exprimer un comportement géophage selon la disponibilité des matières organiques de surface

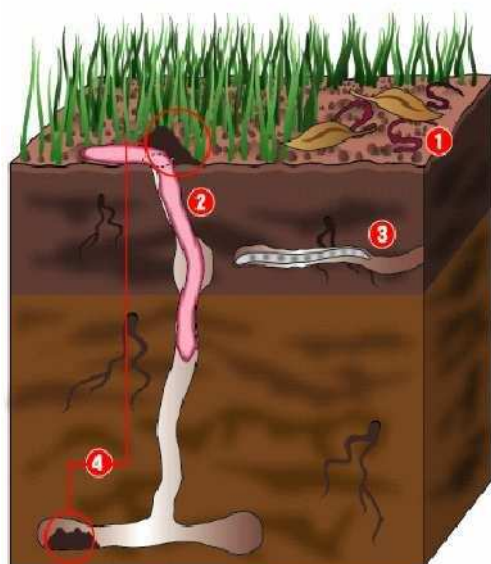


Figure 1 : Représentation schématique de l'habitat des trois catégories lombriciennes définies par Bouché avec (1) les Epigés, (3) les Endogés, et (2) les Anéciques. (4) indique la production de Middens¹ et de turricules déposés en surface ainsi que dans les galeries ou cavités du sol (issu de Alletto, 2001)

Cette classification peut être approfondie pour mettre en évidence des spécificités internes au sein des catégories : c'est le cas de la catégorie endogée qui peut être différenciée selon le rendement

¹ Middens : assemblage de déjections lombriciennes et de débris végétaux grossiers à la surface du sol, ces structures spécifiques générées par les anéciques accélérant la décomposition des débris.

énergétique de la ressource trophique que les espèces ingèrent (oligohumiques, mésohumiques, et polyhumiques) (Lavelle, 1981).

Les lombriciens et la qualité des sols

En contact épidermique permanent avec les constituants du sol, les lombriciens sont des organismes qui peuvent intégrer les variations environnementales. L'évolution des lombriciens leur a permis de s'adapter à des gammes de stress associées à leur environnement. De ce fait, la répartition naturelle des lombriciens résulte d'une réponse de la diversité des espèces lombriciennes aux contraintes pédoclimatiques.

Sur la base d'un échantillonnage régulier sur le territoire français, Bouché (1972) a déterminé les relations existant entre les espèces lombriciennes recensées et les caractéristiques mésologiques (pH, MO, Ntot, granulométrie...). A l'échelle de la parcelle, la sensibilité lombricienne peut être illustrée par la distribution spatiale des espèces comme la répartition de *Lumbricus terrestris* et *Aporrectodea caliginosa* en fonction d'un gradient d'hydromorphie sur une prairie bretonne (Cannavacciuolo *et al.*, 1998). Toutefois, la distribution d'une espèce n'est pas toujours interprétable, comme le montre Rossi *et al.* (1997) où les distributions spatiales des populations juvéniles et adultes de *Polypheretima elongata* dans une prairie martiniquaise ne sont pas corrélables aux caractéristiques mésologiques mesurées.

Les usages anthropiques, en modifiant les propriétés naturelles d'un sol, conditionnent l'évolution des communautés lombriciennes en place. Ainsi, des différenciations de communautés lombriciennes apparaissent entre les grandes catégories d'occupation des sols : forestière, prairiale ou céréalière (Bachelier, 1978; Lee, 1985). Les prairies apparaissent comme des milieux de référence, car elles abritent souvent une abondance et une biomasse élevée en comparaison des sols de forêt et des sols de champs cultivés (Lee, 1985 ; Decaëns *et al.*, 2008). Chacune des situations citées présente en effet des filtres environnementaux particuliers qui conditionnent la structure des communautés.

Dans les parcelles cultivées, l'intensification des pratiques culturales conduit à une décroissance forte des communautés lombriciennes (Bouché, 1972; Ehlers, 1975; Cluzeau *et al.*, 1987; Paoletti *et al.*, 1998; Curry *et al.*, 2002). Parmi ces pratiques incriminées, le labour est avéré comme défavorable pour les communautés lombriciennes, notamment pour les catégories anéciques et épigées (Edwards et Bolhen, 1996; Paoletti *et al.* 1998 ; Pitkänen & Nuutinen, 1998 ; Tebrügge & Düring 1999, Jordan *et al.*, 2004). La nature des matières fertilisantes est prépondérante en conditionnant l'abondance des ressources trophiques : les apports de fumures organiques (fumier, compost...) étant toutefois favorables aux communautés lombriciennes en comparaison d'une fertilisation avec une fumure minérale (Lee, 1985 ; Edwards & Bohlen, 1996). De plus, les communautés lombriciennes répondent différemment selon la qualité (C/N, tanin) et la forme des fumures organiques apportées (solide ou liquide) (Lee, 1985, Leroy *et al.* 2008). Les pratiques comme l'application de pesticides et l'épandage d'un amendement calcaire ont des impacts considérables négatifs comme positifs (Edwards & Lofty,

1977; Lee 1985). L'évolution des communautés lombriciennes est considérée pour sa valeur indicatrice de l'usage des sols agricoles (Buckerfield *et al.*, 1997 ; Paoletti, 1999). Prendre en compte les caractéristiques fines d'une communauté (diversité spécifique, stade de développement) en plus des densités et biomasses globales, est nécessaire pour diagnostiquer les conséquences des filtres environnementaux tant naturels qu'anthropiques (Pérès, 2003).

LA MORPHOLOGIE DES SOLS

« Les constituants ne sont pas disposés les uns par rapport aux autres d'une manière quelconque. Le sol a une morphologie : c'est son anatomie. » (Ruellan, 1983). Pouvant être appréciée à l'oeil nu ou sous un microscope, la morphologie d'un sol est caractérisée par ce qui se voit, se sent et se mesure, elle met en évidence la forme et l'arrangement des traces dont les origines sont variées (Buol, 1994). De ce fait, l'étude de la morphologie est le socle de la pédologie car elle permet d'accéder aux processus de formation et aux propriétés intrinsèques du sol.

Morphologie et l'échelle spatiale

La morphologie d'un sol peut être observée à différentes échelles : du paysage au *solum*² jusqu'à l'agrégat. Ainsi la morphologie (=Field morphology) peut être décrite au terrain par les seuls sens de l'observateur, et la « micromorphologie » nécessite un outillage d'observation spécifique (microscope). Selon Koppi & McBratney (1991) et Holden (2001), les observations morphologiques donnent surtout des informations qualitatives sur la structure d'un sol, tandis que les observations micromorphologiques donnent à la fois des informations qualitatives et quantitatives sur la structure d'un sol et notamment sur les processus structuraux. Ces deux échelles d'observation s'avèrent toutefois complémentaires, bien que la micromorphologie soit actuellement l'approche la plus couramment employée pour caractériser la structure d'un sol, et que les caractéristiques morphologiques soient souvent réservées pour une caractérisation globale d'un sol.

Cependant, l'observation de la morphologie des sols est pertinente pour caractériser les entités structurales tant d'origine climatique, anthropique, et biologique (Hénin *et al.*, 1960)

Morphologie, profil pédologique et profil cultural

Le profil pédologique est « la surface de prédilection » pour observer quantifier et interpréter la morphologie d'un sol. Par ailleurs, la description du profil pédologique est l'analyse classique pour la classification des sols selon le référentiel international WRB (FAO, 2006). La description morphologique du profil permet de déterminer dans un premier temps, la succession des horizons, chaque horizon pouvant être décrit finement selon une terminologie descriptive (critères de couleur et de structure, la granulométrie) et par des tests simples (effervescence, mesure du pH) (Baize & Jabiol,

² En Science du sol, le *solum* est défini comme la succession des horizons qui sont reliés par la pédogenèse, cette succession d'horizon étant observable sur la surface d'un profil pédologique.

1995). La description du profil permet de diagnostiquer les facteurs principaux de formation et d'évolution du sol.

Le profil cultural est une déclinaison du profil pédologique limitée à la description des horizons culturaux. Ces descriptions, dont celle développée par Manichon (1987) n'ont pas pour objectif d'étudier les processus de pédogenèse mais de diagnostiquer les états structuraux générés par les interventions culturelles sur un sol agricole.

Morphologie et structures du sol

La structure d'un sol est définie selon une combinaison de processus complexes (aggrégation, fragmentation) et des paramètres de taille (Diaz-Zorita *et al.*, 2002), cette structure étant observée sur un profil pédologique fraîchement dégagé ou à partir de blocs de sol. A une échelle macroscopique, la structure peut être appréciée diversement selon le niveau d'organisation, qui va de l'agrégat millimétrique (assemblage de particules élémentaires) jusqu'à des assemblages décimétriques (mottes) et métriques (horizon pédologique) (Stengel, 1979; Tessier, 1996). A l'échelle d'un horizon, cette appréciation comprend l'analyse morphologique des agrégats et de la porosité pour lesquels sont déterminés des critères de taille, de forme et des modes d'arrangement. Ces observations permettent de déterminer les grands types de structures : particulaires, granulaires, massives, anguleuses, sub-anguleuses et prismatiques.

Morphologie des sols et pratiques agricoles

Parce que la structure d'un sol conditionne à la fois la disponibilité en eau et en nutriments, les activités biologiques et la pénétration racinaire et donc *in fine* sa qualité agronomique, les pratiques aratoires agricoles sont employées pour générer un état structural propice à l'implantation d'une culture. Le labour est une pratique agricole courante qui permet la fragmentation des structures du sol et produit ainsi un horizon cultural considérablement poreux. L'observation morphologique d'un profil cultural permet cependant d'identifier différents états structuraux : des mottes et des structures grumeleuses (Hénin *et al.*, 1960). Dans le guide méthodique du profil cultural, Gautronneau & Manichon (1988) distinguent ainsi différents états morphologiques dont trois classes de mottes (Δ , Φ , Γ) caractérisées par un aspect massif ou très poreux et la terre fine.

Morphologie des sols et activités biologiques

Par opposition aux processus de fragmentation (physiques et anthropiques) qui cassent des états structuraux existants (breaking-down), Diaz Zorita *et al.* (2002) définissent les processus d'aggrégation comme l'assemblage des particules élémentaires du sol (sable, limon, argiles) (building-up). L'aggrégation est souvent une résultante des activités biologiques qui sont à la fois impliquées dans les processus globaux de formation, de stabilisation ainsi que de dégradation des structures (Oades, 1993). La structuration des sols, le transfert des MO et le maintien des structures morphologiques sont assurés par des organismes édaphiques de taille et de forme variée; ainsi Lavelle *et al.* (1993) concluent-ils à

une organisation hiérarchique des fonctions biologiques du sol. La macrofaune (>2cm) est impliquée dans la construction et la destruction de structures du sol et le transfert de matières organiques, tandis que les plus petits organismes (microflore) sont davantage impliqués dans les processus de minéralisation et dans la stabilisation d'agrégats par les sécrétions bactériennes ou les champignons mycéliens (Chenu & Guérif, 1991).

Certains organismes y participent plus intensément : c'est le cas des ingénieurs de l'écosystème (Jones *et al.*, 1994) comme les termites, les fourmis, les lombriciens et les racines (Lavelle, 1997). Si l'action des deux premiers groupes est reconnue en milieu tropical, les lombriciens et les racines sont les véritables acteurs des modifications morphologiques des sols en climat tempéré.

Morphologie et activités lombriciennes

En construisant des galeries, en ingérant de grands volumes de matières organiques et minérales, les lombriciens bioturbent le système sol, ils modifient la porosité et l'agrégation existante (Lee & Foster, 1991) et laissent des traits morphologiques dans les sols (Figure 1). La bioturbation lombricienne se répercute à différents niveaux dans un profil pédologique :

- perturbation des limites entre les horizons pédologiques,
- redistribution verticale et horizontale de volumes de sol caractérisés par des quantités et des qualités différenciées en terme de composition granulométrique et en composants organiques,
- modification des structures existantes,
- production d'agrégats et génération de macroporosité.

Les lombriciens agissent sur le remaniement des couches pédologiques et permettent une redistribution horizontale et verticale des constituants minéraux et organiques du sol (Zhang & Hendrix, 1995). La bioturbation est reconnue de ce fait comme perturbatrice des mesures de datation stratigraphique des horizons pédologiques (Canti, 2003).

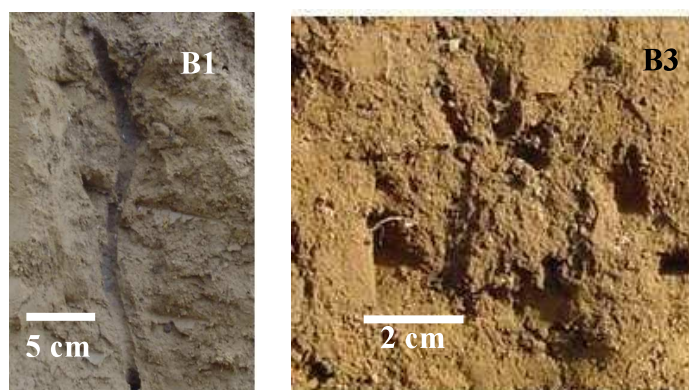


Figure 2: Traces morphologiques de la bioturbation lombricienne : galeries et amas de déjections.

LA DRILOSPHERE³ ou sphère d'influence des lombriciens

Définition

³ Drilos (grec) = vers

Le terme de « drilosphère » a été développé par Bouché en 1975 (d'après Brown *et al.*, 2000), qui l'a défini comme l'interface de 2 mm de couleur sombre associée aux parois des galeries lombriciennes. Dans « Lombriciens de France : Ecologie et systématique », Bouché (1972) avait amorcé ce terme: en introduisant « l'effet drilomicrobien » qui *a contrario* de l'effet microbien, « découle non seulement du rôle direct des vers mais aussi indirect résultant des processus microbiologiques que les lombriciens ont causé ». Cet effet correspond mieux à l'effet de la drilosphère qui a été défini par George Brown *et al.* (2000) où la drilosphère représente l'ensemble des volumes du sol sous l'influence des lombriciens, liée soit à la production de déjections soit aux sécrétions.

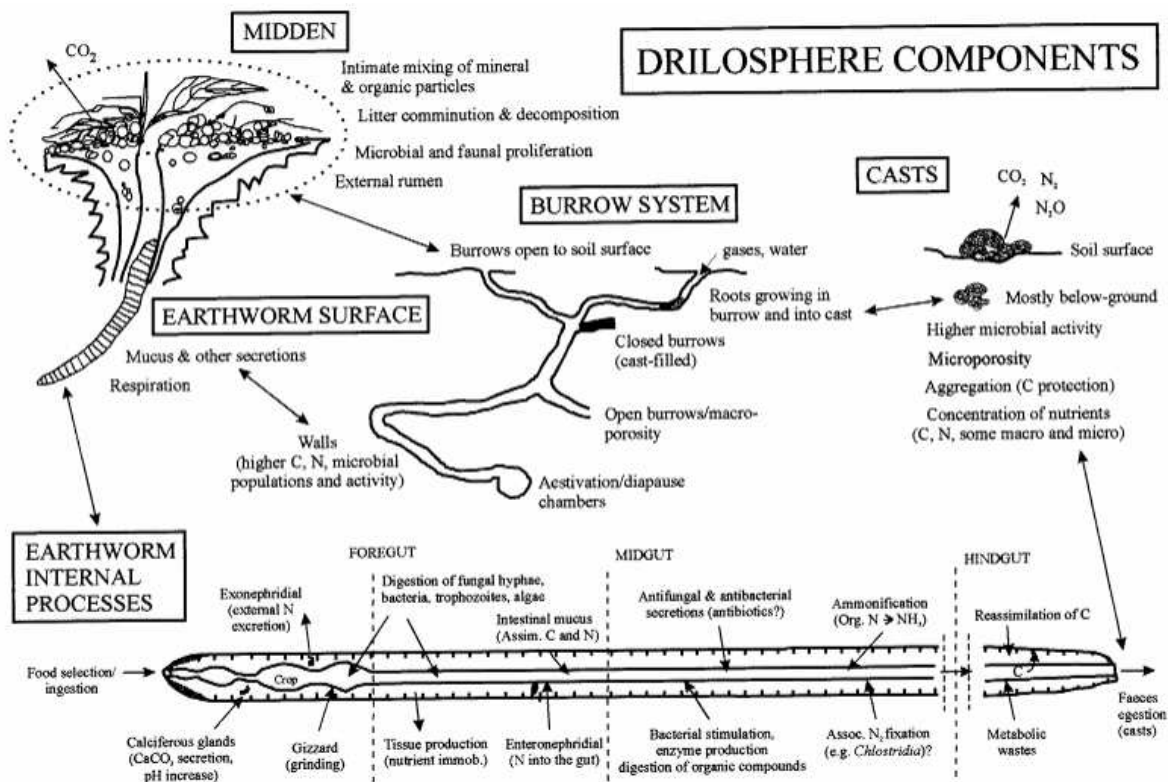


Figure 3 : Illustration des composantes de la drilosphère au sens large (Source Brown *et al.*, 2000)

La drilosphère a un sens encore plus large pour Lavelle (1997) qui associe la communauté lombricienne elle-même, le contenu du tube digestif, les communautés microbiennes et d'invertébrés avec lesquelles interagissent les lombriciens (Brown *et al.*, 2000) : la drilosphère « externe » comprend alors les réseaux de galeries, les amas de turricules (déjections) déposés en surface et en profondeur, et les middens (Figure 3).

Dans le sol, la drilosphère est une sphère ambulante tributaire des activités lombriciennes qui sont elles-mêmes mobiles, les volumes bioturbés persistant plus ou moins longtemps (Brown *et al.*, 2000).

En résumé, nous proposons la définition complète et synthétique suivante : la drilosphère peut être caractérisée par l'ensemble des volumes de sol qui ont été bioturbés par les lombriciens et qui en conservent des caractéristiques morphologiques tangibles.

Drilosphère et catégorie écologique

Selon le comportement éthologique de l'espèce lombricienne, la drilosphère peut avoir des formes variées. Ainsi, les épigés qui agissent faiblement sur la fraction minérale du sol, sont considérés comme « marginalement drilosphériques » selon Lavelle & Spain (2001). De leur côté, les anéciques apparaissent comme des producteurs remarquables par la construction d'un vaste réseau de galeries semi-verticales, par la translocation des matières organiques de surface, par la construction de middens, par le dépôt de déjection en surface ou par le remplissage de galeries. Les endogés produisent probablement une drilosphère moins diverse car leurs déjections sont souvent émises postérieurement dans les galeries sub-horizontales creusées précédemment par ingestion. Les espèces endogées ont une production individuelle de déjections 2 à 3 fois supérieure à celle d'un anécique (Buck *et al.*, 2000).

La description d'une drilosphère reste néanmoins réductrice en considérant uniquement les catégories écologiques qui réunissent des espèces au comportement variable. Jégou *et al.* (2001) puis Bastardie *et al.* (2003) ont observé des différences de construction de réseaux de galerie pour les deux espèces anéciques *Lumbricus terrestris* et *Aporrectodea giardi*. Par ailleurs, des disparités de production de structures existent entre les espèces endogées comme la longueur des galeries produites par *Aporrectodea caliginosa* et *Allolobophora rosea* (Joschko *et al.*, 1992). Enfin, l'intensité des activités lombriciennes d'une seule espèce doit être considérée car elle varie selon les caractéristiques mésologiques telles que la qualité des matières organiques ou la compaction (Jeanson, 1968 ; Buck *et al.*, 2000)

Drilosphère et propriétés du sol

La bioturbation lombricienne génère des bio-structures dont les propriétés bio-physico-chimiques diffèrent des volumes de sols environnants (Edwards et Bohlen, 1996; Boyle *et al.*, 1997).

Agrégation et porosité

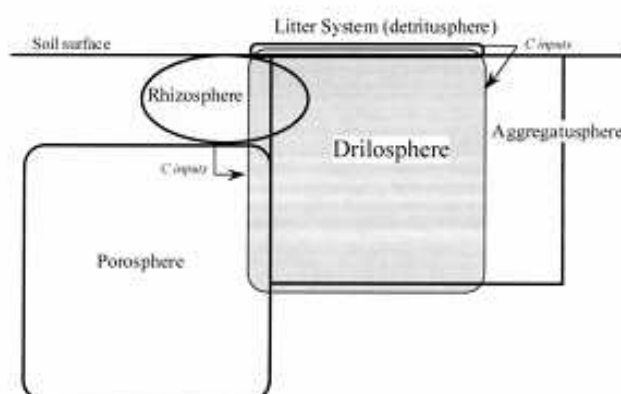


Figure 4 : Représentation hypothétique des contributions de la drilosphère aux autres sphères édaphiques (Rhizosphère, Agrégatusphère, Porosphère et système litière) d'après Brown *et al.* (2000)

Dans la Figure 4, Brown (2000) a schématisé l'interaction entre le domaine fonctionnel « drilosphère » et les autres domaines fonctionnels identifiés : l'agrégatusphère, la détritosphère, la porosphère et la

rhizosphère. Dans un sol sous climat tempéré, les lombriciens sont les plus importants producteurs d'agrégats biologiques *via* la production de déjections et la construction de galeries. Les lombriciens affectent ainsi les échelles de porosité (Brown *et al.*, 2000) : la macroporosité des galeries, la macroporosité inter-agrégat des déjections et la microporosité intra-agrégat (déjection et parois de galerie). La porosité d'assemblage (packing void) est une forme caractéristique des dépôts de déjections, il faut toutefois ajouter que la porosité d'assemblage est également produite par la fragmentation mécanique (Bullock *et al.*, 1985; Fitzpatrick, 1993; Lamandé *et al.*, 2003).

Matières organiques

L'évolution des teneurs en matière organique des structures drilosphériques est dépendante généralement des catégories écologiques mais également des espèces émettrices (Jégou *et al.*, 1998). Dans le cas des anéciques, le régime alimentaire étant constitué de résidus organiques de surface : les structures produites sont généralement très concentrées en MO. A l'opposé, les endogés peuvent appauvrir le sol en composants carbonés dont ils extraient une partie par digestion pour satisfaire leurs besoins nutritionnels. Au sein de la catégorie écologique des anéciques, Jégou *et al.* (1998) ont mesuré des teneurs différentes de C_{tot} entre la paroi de galerie de *Lumbricus terrestris* L. et de *Aporrectodea giardi*, indiquant une redistribution diffuse des composants organiques selon la longueur du réseau de galerie établi.

Dans les sols, l'interaction entre les lombriciens et les microorganismes stimule le turn-over des composés carbonés du sol (Blair *et al.*, 1995). D'après Bossuyt *et al.*, (2005), la drilosphère a un impact ambivalent sur le cycle du carbone, en participant à la fois au stockage et à la minéralisation des matières organiques du sol. Les activités microbiennes sont en effet drilo-stimulées au niveau des galeries et à la surface des agrégats (Bundt *et al.*, 2001). Dans certaines conditions climatiques, la section interne des agrégats offre une forme de protection physique des MOS (Tisdall & Oades, 1982; Blanchart *et al.*, 1993; Jongmans *et al.*, 2001; Pulleman & Marinissen, 2004), les processus microbiens de minéralisation étant inhibés au sein même des agrégats (Blackwood *et al.*, 2006).

Activités microbiennes

L'effet drilomicrobien défini par Bouché (1972), englobe l'effet direct et indirect des lombriciens sur les communautés microbiennes.

Durant le transit intestinal, les microorganismes du sol subissent des contraintes fortes : favorisant ou inhibant certaines souches et en ingérant d'autres (Pedersen & Hendriksen, 1993). Il résulte des agrégats fécaux se trouvant appauvris en microorganismes (Lee, 1985). Cependant, Egert *et al.* (2004) mettent en évidence que le contenu du tube digestif et les déjections (vis-à-vis du sol environnant) sont faiblement différenciés en terme de diversité microbienne. Selon Mummey *et al.* (2006), une différenciation existe toutefois dans la structure des communautés microbiennes au sein des compartiments étudiés : sol environnant, sol du tube digestif et les déjections. Hors du tube digestif, l'effet indirect des lombriciens peut persister assez longtemps (Parle, 1963 dans Bouché, 1972b).

Scullion *et al.* (2003) ont observé des successions de structure des communautés microbiennes en lien avec l'âge des déjections.

L'évolution des activités microbiennes d'un sol est contrôlée par la richesse en composants organiques et par les conditions d'aération. De ce fait, les structures agrégatives présentent des conditions de développement microbien différenciées en périphérie ou dans leur section interne (Blackwood *et al.*, 2006). Selon Gilot-Villenave *et al.* (1996), les lombriciens stimuleraient les activités microbiennes à court terme et les inhiberaient à long terme : le court terme concernant la surface des agrégats et le long terme la section interne des agrégats.

Caractérisation de la drilosphère au champ

Longtemps, la mesure des activités lombriciennes a été établie sur la base de la production de turricule de surface et de la caractérisation des réseaux de galeries (Bouché, 1972b), la production « endogée⁴ » de déjections restant accessoirement étudiée. Pourtant, il est avéré que les turricules de surfaces sont sous représentatifs des volumes de sol ingérés et restitués par les lombriciens : selon Bouché (1972a) et Cortez & Bouché (1998) elles représenteraient entre 10 et 30% du total. De plus, les turricules de surface représentent généralement la seule contribution des espèces anéciques durant les phases de construction ou de rénovation de galerie sur un laps de temps limité (Bouché, 1972b). Malgré cette difficulté à mesurer la production endogée, certains travaux dont ceux de Monnier (1965) et de Pérès (1998) ont montré la possibilité, à partir de caractéristiques élémentaires de couleur ou de morphologie, de quantifier la part des activités lombriciennes associée aux processus agrégatifs dans un profil pédologique. Il persiste cependant une absence de méthodologies formelles de caractérisation des productions de déjections endogées (Whalen *et al.*, 2004), et d'autant moins de méthodes de caractérisation de l'ensemble des traits d'activité lombricienne. De ce fait, les méthodes classiques de diagnostic pédologique de terrain prennent peu en compte les traits morphologiques des activités macrobiologiques et notamment celles des lombriciens (Lavelle & Spain, 2001)

La drilosphère et les faciès de bioturbation

Dans le dictionnaire "Soil and Environmental Science Dictionary" de Gregorich *et al.*, (2002), le terme "faciès" est employé pour définir « the group of units that exhibits lithological, sedimentological and faunal (fossil) characteristics that enable them to be classified as distinct from another group ». En clair, le terme de faciès est essentiellement employé par les géologues pour définir une fraction de roche spécifique dont les caractéristiques morphologiques peuvent être considérées du point de vue de leur genèse. En Sciences du Sol, ce terme est rarement utilisé à l'exception des travaux de Le Bissonnais pour décrire les états de surface résultant d'une dégradation par l'érosion (Le Bissonnais & Gascuel-Oudou, 1998; Bertan *et al.*, 2004).

⁴ Dans ce cas, la production « endogée » ne signifie pas la production par les seules lombriciens endogés, mais la production de turricules dans le sol par l'ensemble des lombriciens (Below-ground) en opposition à la production de surface ou épigée (Above-ground)

Le concept de faciès utilisé durant la thèse est l'aboutissement de réflexions sur la valeur indicatrice de la drilosphère à travers de nombreux travaux au sein de l'UMR EcoBio–Univ-Rennes1-CNRS (Cluzeau, 2005) :

- Pérès *et al.* (1998), pour relier des données de porosité et des fonctions de pédotransferts aux activités lombriciennes, avaient caractérisé et quantifié les biostructures lombriciennes en place.
- Jégou *et al.* (2000) et (2001) ont montré que les biostructures lombriciennes présentent des caractéristiques physiques et chimiques distinctes d'un sol environnant, et une variabilité de réponse selon les catégories écologiques étudiées.
- Dans le cadre du projet DEMOSTRA (Grandin, 2003) et dans un projet régional de différenciation de parcelles soumises ou non à un labour (Giteau, 2003), une méthodologie d'observation des biostructures lombriciennes a été élaborée sur le modèle et en complément du « guide méthodique de description du profil cultural » de Gautronneau et Manichon (1988). Le concept de faciès est alors apparu approprié pour définir les surfaces d'un profil cultural soumis ou non à la bioturbation.

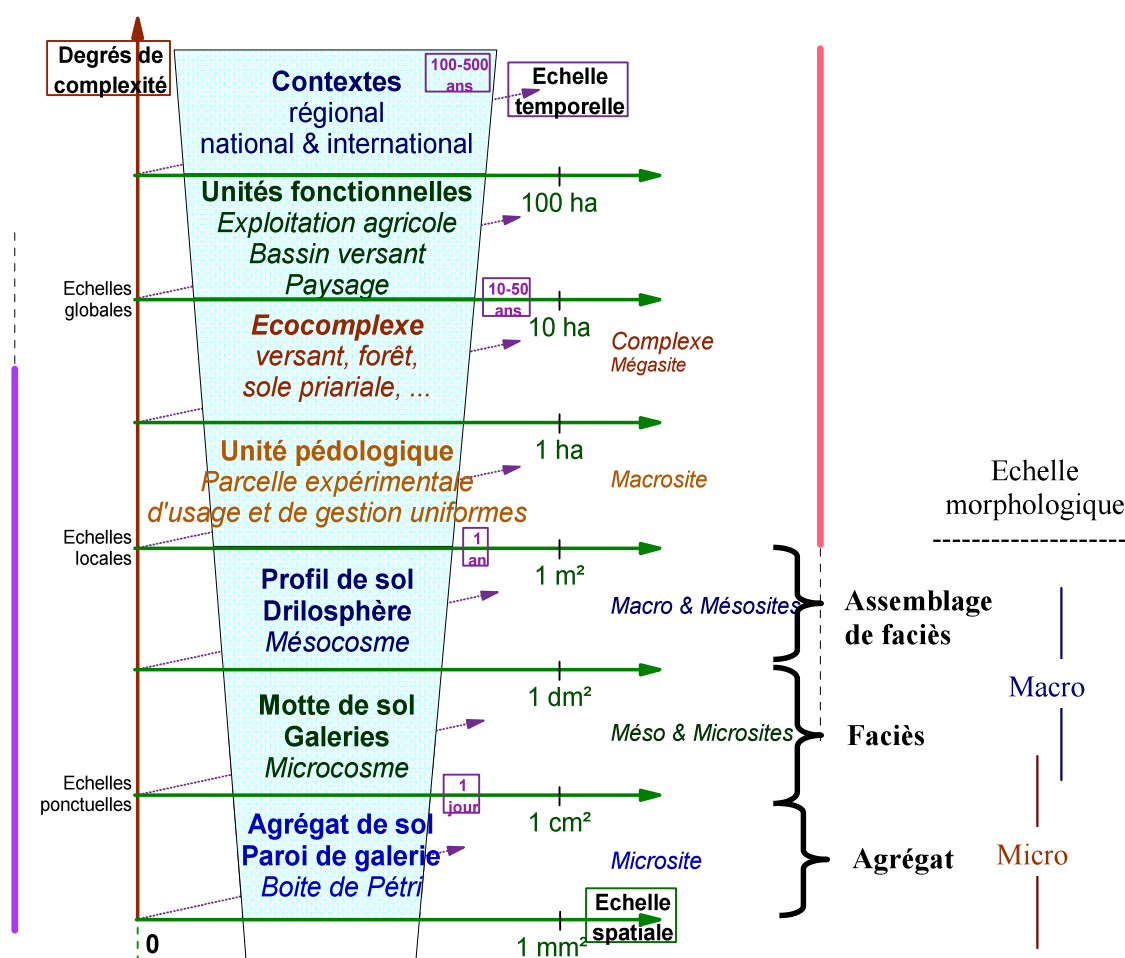


Figure 5 : Echelle d'étude des communautés et des biostructures pédologiques (Cluzeau, 2005).

- Une nouvelle étude a été menée sur un système agricole de référence (la prairie) afin de définir une typologie de faciès intégrant la variabilité des faciès de bioturbation lombricienne et les faciès liés à des processus physiques et anthropiques (Piron, 2004). L'importance surfacique des faciès

de bioturbation a été mis en évidence à travers des cartes de profil, mais l'interprétation de distribution s'est alors révélée difficile étant donnée la complexité de distribution en lien avec les filtres environnementaux en place, à savoir : un sol avec une évolution complexe sous bocage (Néoluvisol), une semelle de piétinement bovine et un mat racinaire important.

En utilisant le mode de représentation de la Figure 5, où sont positionnées les échelles d'investigation des communautés et activités lombriciennes, un faciès de bioturbation est contenu dans une dimension centimétrique qui correspond ainsi à l'échelle de caractérisation sur l'ensemble du profil pédologique.

Le concept de faciès est employé ici pour définir une entité surfacique du profil pédologique dont les caractéristiques morphologiques sont distinctes de celles des entités adjacentes, reflétant ainsi un processus structural particulier.

OBJECTIFS DE LA THESE ET APPROCHE CHOISIE

L'objectif principal de la thèse est de formaliser une typologie de faciès qui puisse servir d'une part, à des outils de diagnostic de la qualité des sols et d'autre part servir dans les méthodes pour appréhender les activités lombriciennes dans des sols de contextes agricoles variés.

Afin de compléter la typologie existante, nous avons souhaité réaliser nos observations sur un dispositif comparatif de modes de gestion agricole intégrant la désintensification du travail mécanique des sols. Ce contexte d'étude nous est apparu approprié car ces dispositifs proposent différents niveaux de contraintes anthropiques et biologiques. Lamandé *et al.* (2003) ayant mis en évidence les ambiguïtés sur l'origine de la macroporosité d'assemblage, notre approche de terrain a été complétée par une approche micromorphologique pour tenter de lever cette ambiguïté et aussi, de valider nos critères d'observation à l'œil nu.

Via des procédures cartographiques adaptées à la description des faciès, nous avons appréhendé la distribution spatiale des faciès dans les profils pédologiques pour chacune des modalités expérimentales. Ces approches ont également permis d'évaluer l'influence des filtres environnementaux sur les caractéristiques géométriques associées aux surfaces des faciès de bioturbation.

Le concept de drilosphère étant fréquemment associé à la notion de « hot spot » de carbone et d'activités microbiennes, nous avons à la fois mesuré les caractéristiques chimiques élémentaires et étudié les variations de structures des communautés bactériennes dans les faciès de bioturbation. Nous discuterons ainsi de la pertinence de relier le concept de « faciès » et celui de « mésosite » d'un profil pédologique.

DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE

Ce chapitre a pour objectif de présenter le site d'étude de Kerguéhennec (Bignan 56, France).

Pour répondre à nos objectifs, un cahier des charges a été constitué afin de choisir un contexte expérimental approprié :

- Les modalités étudiées doivent répondre à l'évolution des modes de gestion des sols agricoles,
- Nous voulons comparer des modes contrastés de gestion des sols agricoles dans un contexte pédoclimatique proche,
- Les modalités doivent entraîner une différenciation des caractéristiques des communautés lombriciennes.

Nous avons choisi d'établir notre étude sur la Station expérimentale de Kerguéhennec qui est gérée par les Chambres d'Agriculture de Bretagne, et qui dispose de dispositifs expérimentaux dont l'un d'entre eux mis en place en 1999 permet de mesurer les impacts d'une désintensification du travail du sol.

CONTEXTE PEDOCLIMATIQUE

1. Localisation géographique

La station expérimentale est implantée sur le domaine de Kerguéhennec qui est situé sur la commune de Bignan (latitude 47°52'48"N longitude. 02°46'23"O) au nord du département du Morbihan(56), à proximité du centre géographique de la région Bretagne (Figure 6).

L'essai expérimental étudié est établi sur le «champs de la ferme», il a pour objectif d'évaluer les impacts agronomiques, économiques et environnementaux d'une réduction du travail des sols dans le contexte d'un modèle agricole breton centré sur la polyculture et l'élevage.



Figure 6 : Localisation du domaine expérimental de Kerguéhennec dans la région Bretagne.

2. Le climat

Cette région bénéficie d'un climat tempéré océanique généralement doux et humide avec une pluviométrie moyenne annuelle voisine de 890 mm répartie sur 171 jours (de 1968 à 1996).

3. Le sol

3.1. Substrat géologique et profondeur de sol

Le sol repose sur un substrat géologique composé des schistes briovériens métamorphisés et de micaschistes. Sur la parcelle, la profondeur moyenne constatée est de 70 cm, elle oscille cependant entre 45 et 100 cm, une prospection spatiale des profondeurs du sol réalisée par Viaud (2000) a montré une variation élevée sur des courtes distances, l'analyse géostatistique ne montrant pas une organisation spatiale spécifique. Selon Van Vliet Lanoé *et al.* (1998), ce type de substrat aurait subi une cryoturbation durant les périodes périglaciaires du quaternaire, la profondeur de sol variant en fonction des ondulations du schiste.

3.2. Caractéristiques générales du sol

Le sol est un sol brun acide formé sur micaschiste, il est classé comme un brunisol oligo-saturé selon le référentiel pédologique français (Afes, 1995), ou comme Cambisol Dystrique selon la classification WRB (FAO, 1988), il repose sur du micaschiste sous des formes plus ou moins dégradées.

Le sol présente une texture limono-sablo-argileuse **LSa** (42% limon, 17% argile et 41% de sable) (Diagramme des textures du GEPPA, 1963) et contient 4,3% de matière organique en moyenne dans l'horizon organo-minéral. Le profil ne présente pas de traces d'hydromorphie (Viaud, 2000)

3.3. Développement du profil

Le profil pédologique moyen de cette parcelle (défini par Viaud en 2000) comporte 4 horizons:

Horizons A (0 - 25 cm) : Horizon brun (10YR4/3) organo-minéral de texture limono-sablo-argileuse.

Il présente un taux de matière organique élevé (4.3 %) et une activité biologique importante. La structure est dépendante de l'application ou non d'un labour.

Horizons S (25 - 45 cm) : Horizon brun (10YR4/3) organo-minéral, de texture limono-sablo-argileuse. Cet horizon apparaît compact avec une structure polyédrique sub-anguleuse, toutefois il présente une activité biologique plutôt élevée. La semelle de labour est intégrée dans cet horizon.

Horizons S/C (45 - 90 cm) : Horizon minéral brun-jaunâtre (10YR5/6), de texture sablo-limoneuse sans trace d'hydromorphie. La matière organique est concentrée dans des pédotubules (10YR4/3) ou incorporée dans de plus larges zones de couleur brun foncé (10YR4/4). Cet horizon est caractérisé par une charge importante en graviers de schiste et en cailloux de quartz. La profondeur de cet horizon fluctue fortement dans la parcelle en fonction de la profondeur de la roche, l'horizon repose sur l'horizon d'altération.

Horizon d'altération C. Horizon de couleur hétérogène, majoritairement brun foncé, avec des taches plus claires (10YR5/6). La structure est en plaquettes (structure du substrat conservée), ou fragmentaire.

3.4. Caractéristiques granulométriques et chimiques

Tableau 1 : Caractéristiques analytiques moyennes des trois horizons pédologiques du dispositif expérimental de Kerguéhennec d'après Viaud (2000)

Horizon ↓	Granulométrie (g/kg)							pH		en g/kg	
	Argiles	L. fins	L. gros.	S. fins	S. gros.	LF/LG	Texture	pH KCl	pH eau	M. Org.	P. Dyer
A (0-25cm)	16.6	23.3	19.1	26	15	1.2	LSa	5.2	6	43	0.479
S (25-45cm)	16	25	17.9	26.5	14.4	1.4	LSa	4.5	5.4	25.2	0.101
S/C (>45cm)	13.7	19.9	15.7	28	21.6	1.3	LS	4.3	5	12	0.450

Horizon ↓	CEC meq./100 g	S/CEC	Cations échangeables en g/kg				Oligo-éléments en mg/kg		
			Ca	Na	Mg	K	Cu EDTA	Mn EDTA	Zn EDTA
A (0-25cm)	9.5	0.8	1.59	0.02	0.16	0.32	4.4	9.1	2.2
S (25-45cm)	6.8	0.4	0.61	0.10	0.06	0.17	4.0	4	0.7
S/C (>45cm)	5.1	0.2	0.19	0.01	0.03	0.11	1.5	10.8	1.1

Le sol du site présente une granulométrie équilibrée (LSa) depuis la surface jusqu'à l'horizon S (soit de 0 à 45cm) (Tableau 1). La proportion de limon fin / limon grossier étant constante dans le profil, indique une présence importante de limon d'altération de schiste. Le sol résultant est faiblement acide avec un horizon de surface présentant un taux élevé de MO (4,3%) et une CEC moyenne.

CARACTERISTIQUES AGRONOMIQUES DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

1. Objectif du dispositif

Le dispositif expérimental résulte d'un intérêt croissant pour la désintensification des travaux mécaniques du sol dont la suppression du labour profond. Les Chambres d'Agricultures de Bretagne ont voulu mesurer l'impact de ces techniques dans le modèle agricole breton. De ce fait, elles ont mis en place ce dispositif où sont comparées trois techniques de travail du sol associées à quatre modes de fertilisation. Cette combinaison est une réponse régionale pour valoriser les effluents d'élevages, incriminés dans la qualité médiocre des eaux bretonnes. Ce dispositif qui est géré de manière conventionnelle, permet de mesurer les impacts agronomiques, environnementaux et économiques d'une réduction de travail du sol et d'étudier la contribution des apports en MO exogènes sur l'évolution des composants du sol.

2. Organisation du dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est subdivisé en deux essais comparatifs (A et B⁵), notre étude est focalisée sur l'essai A. Cet essai est composé de six modalités avec trois techniques de travail des sols combinés à deux modes de fertilisation. L'essai A est un dispositif en split-plot réparti sur 3 blocs dont les parcelles élémentaires mesurent 12 m de large sur 25 m de long. Etant donnée la contrainte exercée par l'ouverture d'un profil pédologique, nous avons concentré notre étude sur le bloc1 situé en amont de la parcelle, et qui apparaît comme le plus homogène à partir de la prospection à la tarière réalisée par Viaud (2000) et avec une faible pente (< 2%).

3. Description des itinéraires techniques

3.1. Techniques de travail du sol

Dans les modalités en labour (L), le travail du sol est caractérisé par l'utilisation d'une charrue à soc qui permet le retournement sur 20 à 25 cm de l'horizon de surface. Le labour est suivi du semis qui est combiné au travail d'une herse rotative (excepté sur la culture de maïs en 2004 où le passage de herse a précédé le semis). Les modalités L peuvent être assimilées à des pratiques conventionnelles de travail (Conventional tillage), en opposition aux techniques culturales simplifiées où le labour est abandonné (Conservation tillage). Deux modalités de réduction de travail du sol sont comparées :

- le travail superficiel (TS) (Superficial tillage),
- le semis direct (SD) (No tillage).

⁵ Sur l'essai B, sont comparés deux types de travail du sol (labour et travail superficiel) selon deux modes de fertilisation organique (lisier de porc et fumier de bovin en alternance un apport d'engrais minéral)

En TS, un travail mécanique avec un outil rotatif est appliqué entre 5 à 10 cm de profondeur. De 2000 à 2004, le matériel utilisé (Samavator) permettait de combiner le travail du sol et l'ensemencement à la volée sous le flux de terre. Cette technique a évolué en 2004, où le blé a été semé à la volée avant d'utiliser un rota-labour. Pour le semis direct (SD), les interventions mécaniques sont limitées à la mise en place des semences; toutefois l'environnement direct des lignes de semis est perturbé mécaniquement (20cm pour le maïs et 3cm pour le blé). Le semoir est équipé d'un disque qui ouvre un sillon pour le dépôt de semence et d'un disque qui referme ce sillon.

3.2. Fertilisation

Deux modes de fertilisation sont comparés :

- une fumure minérale avec semis d'engrais de synthèse (M)
- une fumure organique avec épandage de fumier de volaille (FV).

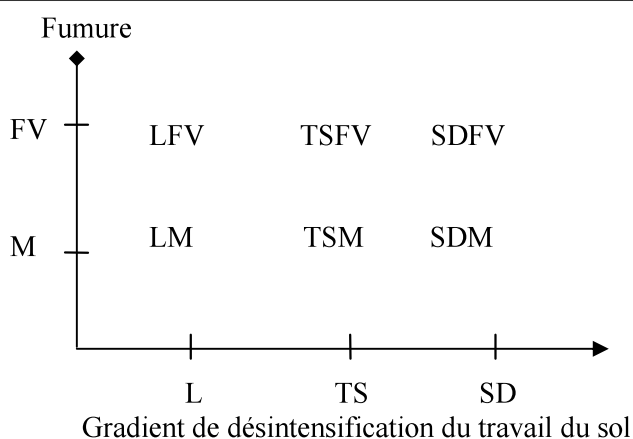
Dans les deux cas, la fertilisation est ajustée selon les besoins en azote de la culture calculés à partir d'un bilan en azote (120 unités / ha). Sur blé, le fumier de volaille est apporté au cours du mois de mars avec un épandeur de 2 m de large qui distribue une dose de 6T/ha, soit un apport annuel de 87,5 kg de carbone / ha. Les caractéristiques analytiques de ce fumier sont présentées dans le Tableau 2.

Tableau 2: Caractéristiques analytiques du fumier de volaille

Composants (en g/kg)	Résultats sur sec	Résultats sur brut	Composants (en g/kg)	Résultats sur sec	Résultats sur brut
Matières sèches	-	671	Cuivre	86 10^{-3}	58 10^{-3}
Cendres	201	135	Zinc	308 10^{-3}	206 10^{-3}
Matières organiques	799	536	Manganèse	432 10^{-3}	290 10^{-3}
Carbone	375	252			
Azote total	-	30.6	pH	-	8.02
Azote ammoniacal	-	8.9			
C/N	-	8.2	Fibres		
Phosphore (P₂O₅)	45.8	30.7	NDF	475	319
Potassium (K₂O₅)	34.1	22.9	ADF	295	198
Calcium (CaO)	40.3	27.1	Hémicellulose	181	122
Magnésium (MgO)	8.4	5.6	Cellulose	225	151
Sodium (Na₂O)	5.8	3.9	Lignine	69	46

En résumé

Notre étude s'est focalisée sur six modalités du dispositif expérimental de Kerguéhennec dont les intitulés sont figurés ci-joint :



3.3. Itinéraire de culture sur la parcelle

La succession des cultures depuis 1999 est la suivante : maïs - blé – colza – blé - maïs - blé. Un couvert végétal d'hiver (avoine) est implanté entre la culture du blé et du maïs. L'année de notre étude (en avril 2005), les parcelles sont cultivées avec du blé qui a semé en novembre 2004. Les parcelles ont été fertilisées au début du mois de mars.

EVOLUTION DES SOLS SOUS LES PRATIQUES CULTURALES

1. Evolution physique des sols

Les mesures de macroporosité sont réalisées par analyse d'image sur des blocs de sol imprégnés d'une résine polyester comprenant un pigment fluorescent. Les blocs ont été échantillonnés en 2005 sur quatre intervalles de profondeur (0-5 cm; 5-10 cm ; 10-15 cm et 15-25 cm) ;

Quelle que soit la fertilisation adoptée, le labour génère une macroporosité supérieure sur l'ensemble de l'horizon (). Les modalités TS se différencient des SD par un accroissement de macroporosité entre 0 et 5 cm. Sous labour, la fertilisation organique est accompagnée d'une baisse sensible de macroporosité sur l'ensemble du profil. Excepté pour les premiers centimètres en TS, la fertilisation organique n'a pas d'impact sur les sols en non labour. Pour l'ensemble des profils, l'intervalle de 5 à 15 cm apparaît toujours plus compact.

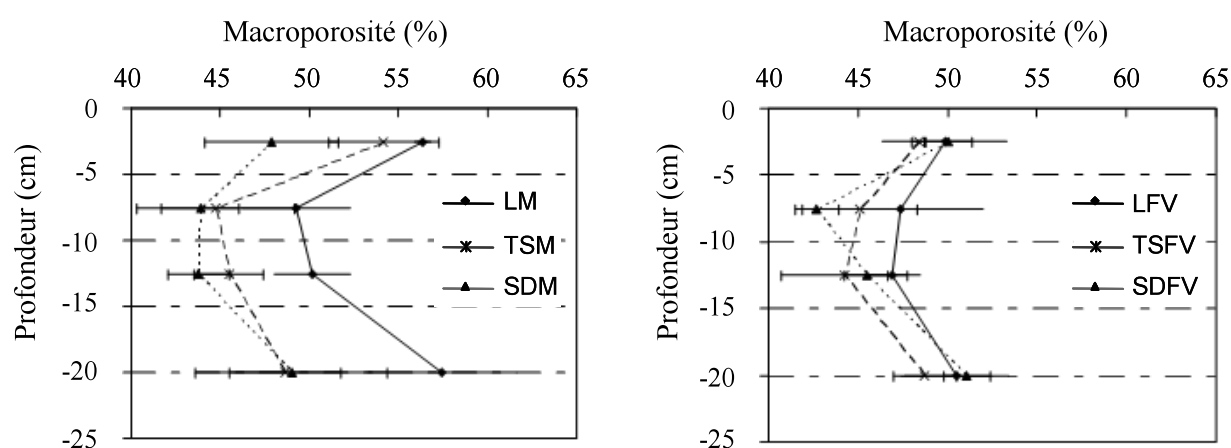


Figure 7: Profil des macroporosités moyennes mesurées sur les intervalles de profondeur (0-5cm; 5 - 10cm; 10-15cm et 15-25cm) (Comm. perso Vincent Hallaire, UMR SAS INRA Agrocampus Rennes).

La perte de macroporosité en non labour est illustrée sur la Figure 8, par la simplification des macropores d'assemblage (Packing void) qui n'est pas compensée par le volume des macropores tubulaires.

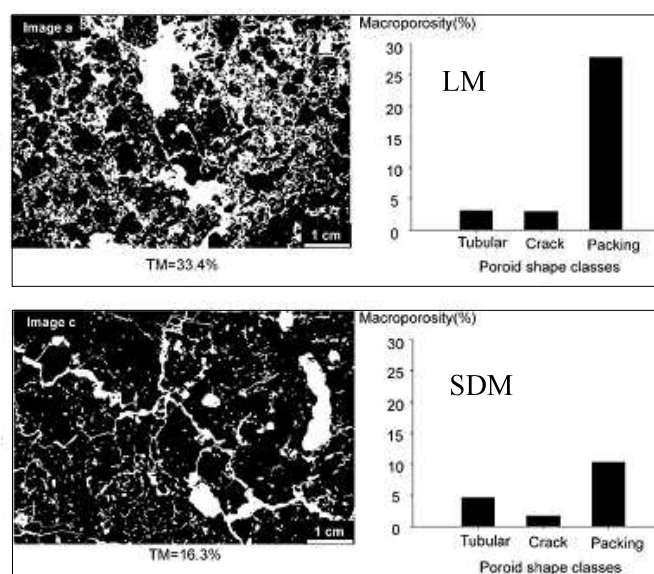


Figure 8: Image binaire des lames de sol pour les modalités LM et SDM entre 1-7cm et composition en formes de pore selon les paramètres utilisés par Lamandé *et al.* (2003) (Source Hubert et al., 2007).

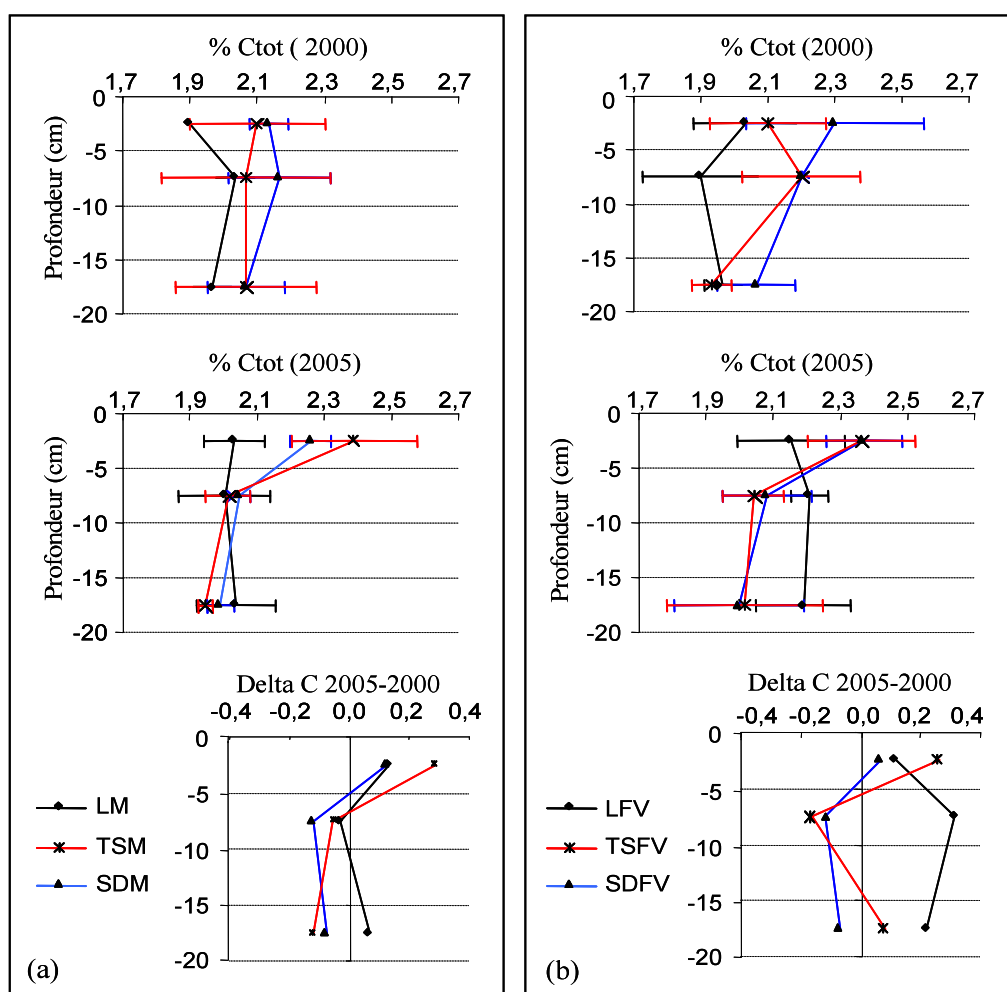


Figure 9: Profils des teneurs en Ctot sur trois profondeurs réalisés en 2000 et 2005, (a) pour les modalités sous fertilisation minérale M et (2) sous fertilisation organique (FV). L'évolution des teneurs est exprimée par le delta des teneurs en 2005/2000.

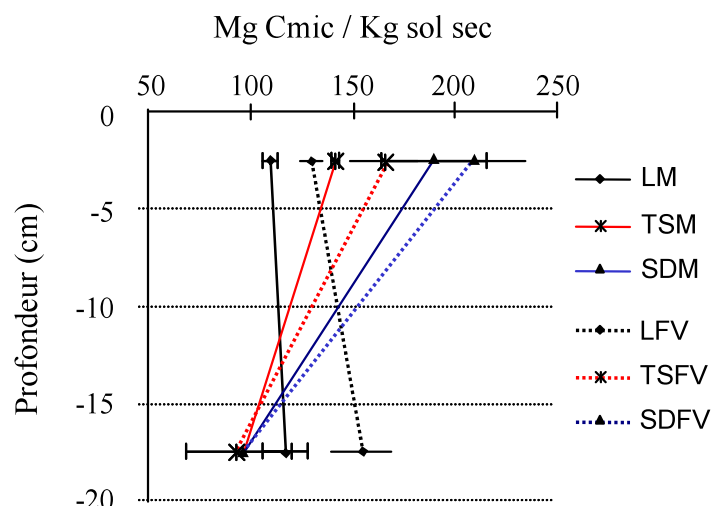


Figure 10: Profil des biomasses microbiennes mesurée sur 2 profondeurs (0-5cm et 15-20cm) en 2006.

2. Evolution des profils de teneur en carbone

Lors de l'implantation de l'essai, des fortes variabilités de teneurs en Ctot n'ont pas permis d'observer des différenciations intermodales (Figure 9). En 2005, ces profils ont évolué et une différenciation entre les modalités sous labour et les TSL est observable. En labour, les teneurs en C sont homogènes sur la profondeur du profil et s'accroissent avec l'apport de fumier de volaille. Dans le cas des modalités TS et SD, les profils de distribution en Ctot sont proches avec des teneurs élevées en surface et une décroissance avec la profondeur. L'apport de fumier de volaille (FV) ne permet pas une différence nette avec la fertilisation minérale.

3. Caractéristiques microbiennes du sol

Par la méthode d'extraction-fumigation adaptée de Jenkinson et Powlson (1976), les biomasses microbiennes ont été réalisées sur des échantillons prélevés sur deux profondeurs (0-5cm et 10-15cm) en 2006 (Goulevant, 2006).

Les biomasses microbiennes maximales sont observées dans les premiers centimètres des modalités TS suivies de celles de SD et de L, ces teneurs sont toujours supérieures avec l'apport de fumier de volaille. En profondeur, ces biomasses s'infléchissent en TS et SD et atteignent une valeur constante (env. 100 $\mu\text{g C/g}$ de sol sec) quelle que soit la fertilisation. En labour, les teneurs évoluent légèrement avec la profondeur mais les écart-types sont également plus élevés.

CARACTERISTIQUES DES COMMUNAUTES LOMBRICIENNES

1. Echantillonnage

L'extraction des lombriciens est réalisée selon la méthode préconisée par Cluzeau *et al.* (1999) et comporte deux étapes : une extraction chimique suivie d'un tri manuel sur bloc de sol. Cette méthode repose sur l'efficacité partielle de l'extraction chimique pour échantillonner la catégorie écologique des endogés (Bouché et Gardner, 1984). L'extraction chimique réalisée sur une surface de 1 m²

comprend un triple épandage de dix litres d'une solution de formaldéhyde (2 x 2,5‰ puis 4‰). Cette extraction exploite le comportement de fuite des lombriciens vers la surface, par l'irritation épidermique induite par l'agent chimique (le formaldéhyde). Le bloc du tri manuel (TM) est extrait sur une surface de $1/16^{\text{ème}} \text{ m}^2$ et une profondeur de 20 cm au sein de la surface de l'extraction chimique.

Les lombriciens extraits sont alors fixés dans une solution formolée à 4%, la détermination taxonomique et la mesure pondérale de chaque individu sont ensuite réalisées au laboratoire.

L'étude des faciès de bioturbation, nous a conduit à adopter en 2005, un protocole d'échantillonnage lombricien spécifique selon la méthode de Cannavacciuolo *et al.* (1998), où les lombriciens sont échantillonnés de manière précise lors de l'extraction chimique selon les 64 subdivisions du cadre de prélèvement (

Figure 11). Par ailleurs, le bloc de sol (TM) est extirpé sur une zone précise, soit la partie amont du cadre de prélèvement, la partie aval étant préservée pour décrire les activités lombriciennes sur des profils pédologiques en aplomb du cadre de prélèvement.

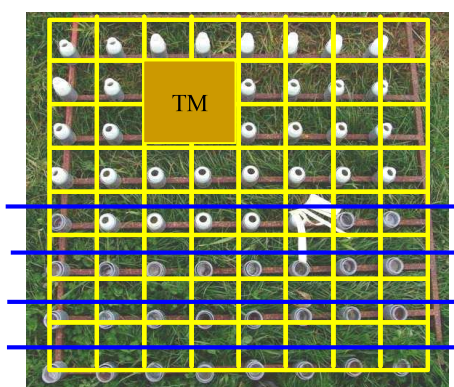


Figure 11: Organisation du cadre de prélèvement lombriciens en 2005 (TM = zone de tri manuel), les lignes bleues désignent l'aplomb des profils pédologiques qui ont été décrit ultérieurement

Pour chaque modalité, l'échantillonnage est répliqué 3 fois. En 2001 et 2003, les pseudo-réplicats ont été répartie sur les parcelles élémentaires. En 2005, l'objectif étant de relier la structure des communautés aux faciès de bioturbation lombricienne attenantes aux profils pédologiques, nous n'avons pas cherché à mesurer la variabilité spatiale des communautés dans les parcelles. Les variabilités inter-modales sont analysées par le test non-paramétrique de Mann et Whitney ($n=3$).

2. Evolution des communautés lombriciennes depuis 2001 jusqu'à 2005

Depuis la mise en place de l'essai, le suivi des communautés a été réalisé en 2001, 2003 et 2005 au printemps à chaque fois lorsque du blé est implanté. Les résultats de l'année 2003 ne sont pas présentés ici, car les conditions exceptionnelles (sécheresse printanière) ont fortement biaisé l'extraction chimique (mauvaise diffusion de la solution sur un sol déshydraté). La comparaison 2001/2005 est cependant riche d'enseignement sur la réponse des communautés lombriciennes soumises aux contraintes des pratiques culturales.

Le labour a généré une baisse des densités et des biomasses des communautés lombriciennes extraites par la méthode chimique et le tri manuel (TM). L'apport de fumier de volaille semble avoir limité la

diminution des communautés. En détail, la baisse des effectifs est importante pour les espèces endogées et anéciques, l'apport de fumier de volaille favorisant les épigés.

L'abondance des communautés lombriciennes indique des profils similaires d'évolution pour les modalités TS et SD pour un même mode de fertilisation. Avec une fumure minérale (SDM et TSM), aucune augmentation de densité n'est observée chez les anéciques et les endogés par l'extraction au formol; en revanche les épigés sont devenus une composante importante de ces communautés lombriciennes. Le tri manuel (TM) confirme la nette diminution des abondances endogées observées en labour.

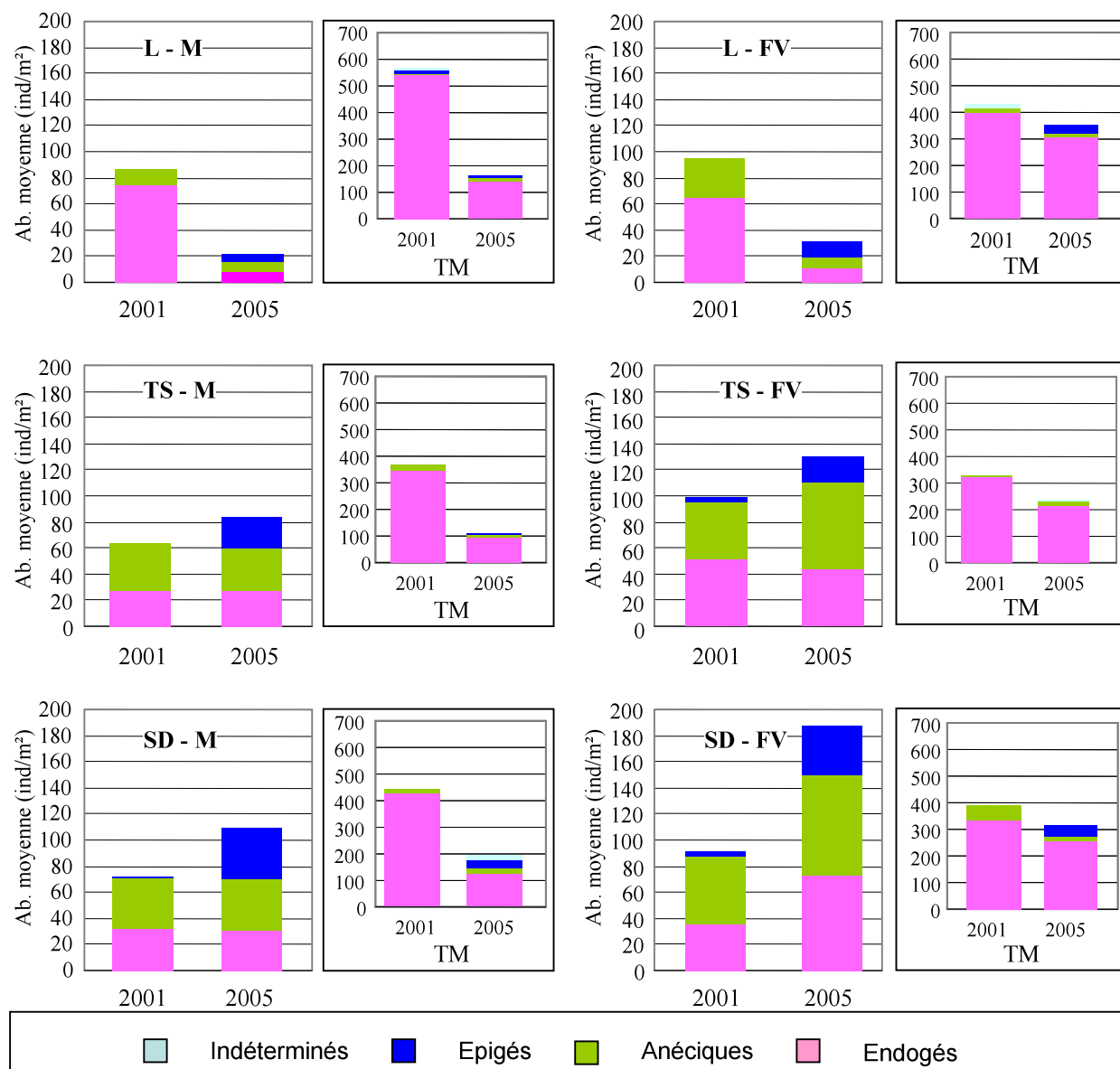


Figure 12: Structures des communautés lombriciennes en 2001 et en 2005 résultante de l'échantillonnage par extraction chimique et par le tri manuel sur bloc de sol.

La fumure organique entraîne une augmentation des trois catégories écologiques de la communauté extraite par le formol. Le TM établit la baisse des effectifs endogés, mais dans une moindre mesure en

comparaison des modalités M. La fertilisation organique permet également un fort accroissement de biomasse des communautés anéciques.

Compte tenu des communautés échantillonnées, la parcelle expérimentale a subi une baisse générale des effectifs endogés bien que l'apport de fumier de volaille ait atténué cette diminution. La comparaison (labour *vs* non labour) aboutit à des évolutions classiques des communautés, conformes à celles décrites dans la littérature, vis-à-vis notamment de la catégorie écologique des anéciques.

3. Les communautés lombriciennes en 2005

3.1. Densités et biomasses (par extraction au formol)

3.1.1. Impact du travail du sol

Les modalités de réduction du travail du sol (TS et SD) sont caractérisées par une communauté lombricienne de forte densité et biomasse par rapport au labour (L). Sans écart significatif avec les TS, les modalités SD apparaissent comme les plus favorables aux communautés lombriciennes quel que soit le mode de fertilisation.

Les catégories écologiques endogées et anéciques suivent les caractéristiques populationnelles similaires de la communauté globale : les itinéraires sans labour sont ainsi différenciés de ceux avec labour. La communauté épigée est significativement favorisée par le semi direct par rapport au labour (L) ; cette différence n'est cependant pas significative entre TS et L sous fumure organique (FV).

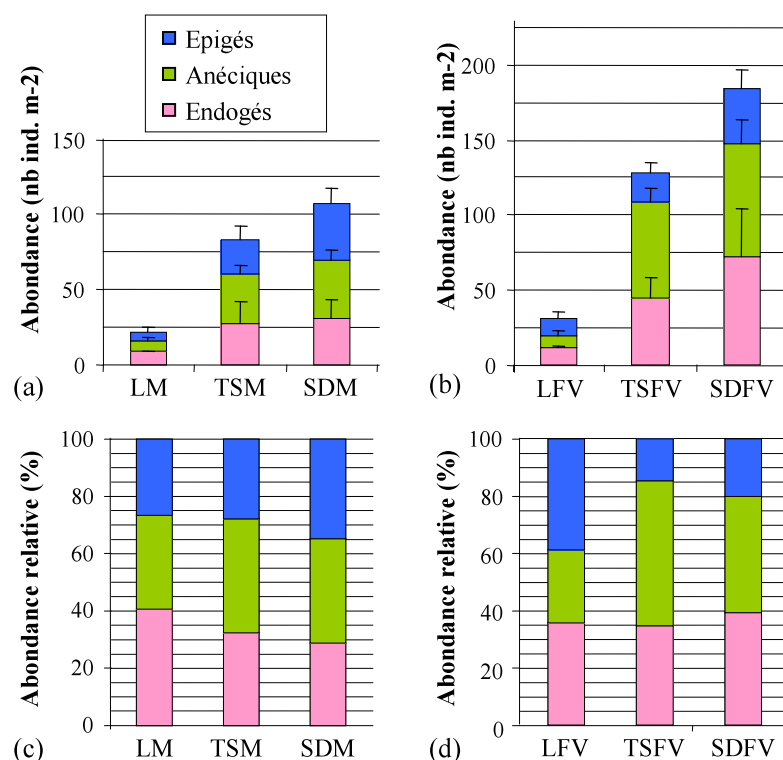


Figure 13: Représentation des abondances absolues (a et b) et relatives (c et d) des catégories écologiques lombriciennes présentes sur les différentes modalités.

3.1.2. Impact de la fertilisation

Pour les modalités **L**, la fertilisation organique n'entraîne pas une densification significative de la communauté lombricienne (21,3 à 31 ind. /m²); la différence est cependant notable en terme de biomasse. En détail, la fertilisation organique accroît la densité et la biomasse des trois catégories écologiques : cette différence n'étant pas significative pour les anéciques.

Pour les modalités **TS**, l'abondance moyenne en M est de 107 et de 127,3 ind. /m² en FV sans pour autant observer de différence significative. La fumure organique favorise significativement la biomasse lombricienne (155gr/m² contre 61 gr/m² en M). La communauté des anéciques dont la biomasse est significativement différenciée entre les deux fumures; contribue à l'évolution des biomasses pour l'ensemble de la communauté lombricienne. Les abondances endogées sont supérieures sous FV ; tandis que celles des épigés tendent à régresser; mais dans les deux cas aucune différence apparaît significative.

Pour les modalités **SD**, les densités et les biomasses lombriciennes augmentent significativement avec l'épandage de fumier de volaille, c'est le cas pour les catégories endogés et anéciques. La densité moyenne des populations épigés reste équivalente pour les deux modes de fertilisation (37, 3 en SDM contre 36,7 en SD FV)

Un Khi² d'homogénéité a été utilisé pour comparer la structure écologique des communautés lombriciennes. L'hypothèse d'une structure des communautés dissemblable entre les modalités est vérifiée. Cependant, si le même test est appliqué en excluant la catégorie des épigés, le test révèle une homogénéité de la structure des communautés entre les traitements ($p=0,053$; ddl.= 5).

En résumé, l'échantillonnage de lombriciens par le formaldéhyde :

$L < TS \leq SD$ en terme de biomasse et d'abondance,

$M < FV$ en terme de biomasse.

3.2. Structure et diversité taxonomique

Dix taxons lombriciens ont été déterminés : 4 épigés, 2 anéciques et 4 endogés. Toutefois, seuls cinq d'entre eux sont présents sur l'ensemble des modalités : *Lumbricus castaneus* (LC), *Lumbricus terrestris* (LT), *Aporrectodea giardi* (AG), *Aporrectodea caliginosa* (AC) et *Allolobophora icterica* (AI). Trois espèces appartenant chacune à une catégorie écologique dominant le peuplement : LC, LT et AC. L'espèce AI occupe une part moins importante mais sa population est constante soit 6 et 12 % des effectifs totaux. De son côté, l'espèce AG compose de façon résiduelle la communauté (2 à 3%) à l'exception de la modalité LFV (8 %). Les six autres espèces sont présentes sur certaines modalités et représentent moins de 1% des effectifs totaux. Toutefois, l'espèce *Lumbricus rubellus castaneus* (espèce épigée) atteint 8 % des effectifs en LM, dans ce cas comme dans celui des AG en LFV, cette valeur peut être attribuée à la faiblesse des effectifs dans les modalités L.

La richesse spécifique est comprise entre 6 et 9 espèces quel que soit le traitement : la richesse maximale (=9) est atteinte dans des modalités SDM et TSFV. L'évolution de cette richesse ne peut pas être attribuable à l'un ou l'autre des filtres environnementaux (travail du sol ou fertilisation). L'indice de Shannon reste relativement constant entre les modalités (de 1,99 à 2,17). Toutefois, l'indice d'équitabilité met en évidence que la désintensification du travail du sol favorise le potentiel de diversification taxonomique des lombriciens.

Tableau 3 : Richesse spécifique, indice de diversité (Shannon) et équitabilité des communautés lombriciennes

	<i>M</i>			<i>FV</i>		
	<i>L</i>	<i>TS</i>	<i>SD</i>	<i>L</i>	<i>TS</i>	<i>SD</i>
<i>Richesse spécifique</i>	6	6	9	7	9	7
<i>Diversité</i>	2,17	1,99	1,99	2,22	2,03	2,04
<i>Diversité Max</i>	2,58	2,58	3,17	2,81	3,17	2,81
<i>Equitabilité</i>	0,84	0,77	0,63	0,79	0,64	0,73

3.4. Tri manuel

Le complément du tri manuel (TM) est un procédé d'extraction nécessaire pour évaluer la structure des communautés lombriciennes, notamment vis à vis des communautés endogées, le labour apparaissant à cet égard, la pratique la plus favorable à ces communautés, notamment lors d'apport de fumier de volaille (Figure 12).

Les deux modalités TS apparaissent les plus défavorables aux endogés, ces résultats pourraient indiquer un effet du travail superficiel par pulvérisation de sol (sur 5 à 10 cm de profondeur), entraînant une perturbation efficace sur les espèces endogées de sub-surface comme *A. caliginosa* (AC), qui sont localisées en contact avec la rhizosphère.

Pour l'ensemble des modalités L, TS et FV, la communauté des endogés double lors que l'on apporte du fumier de volaille.

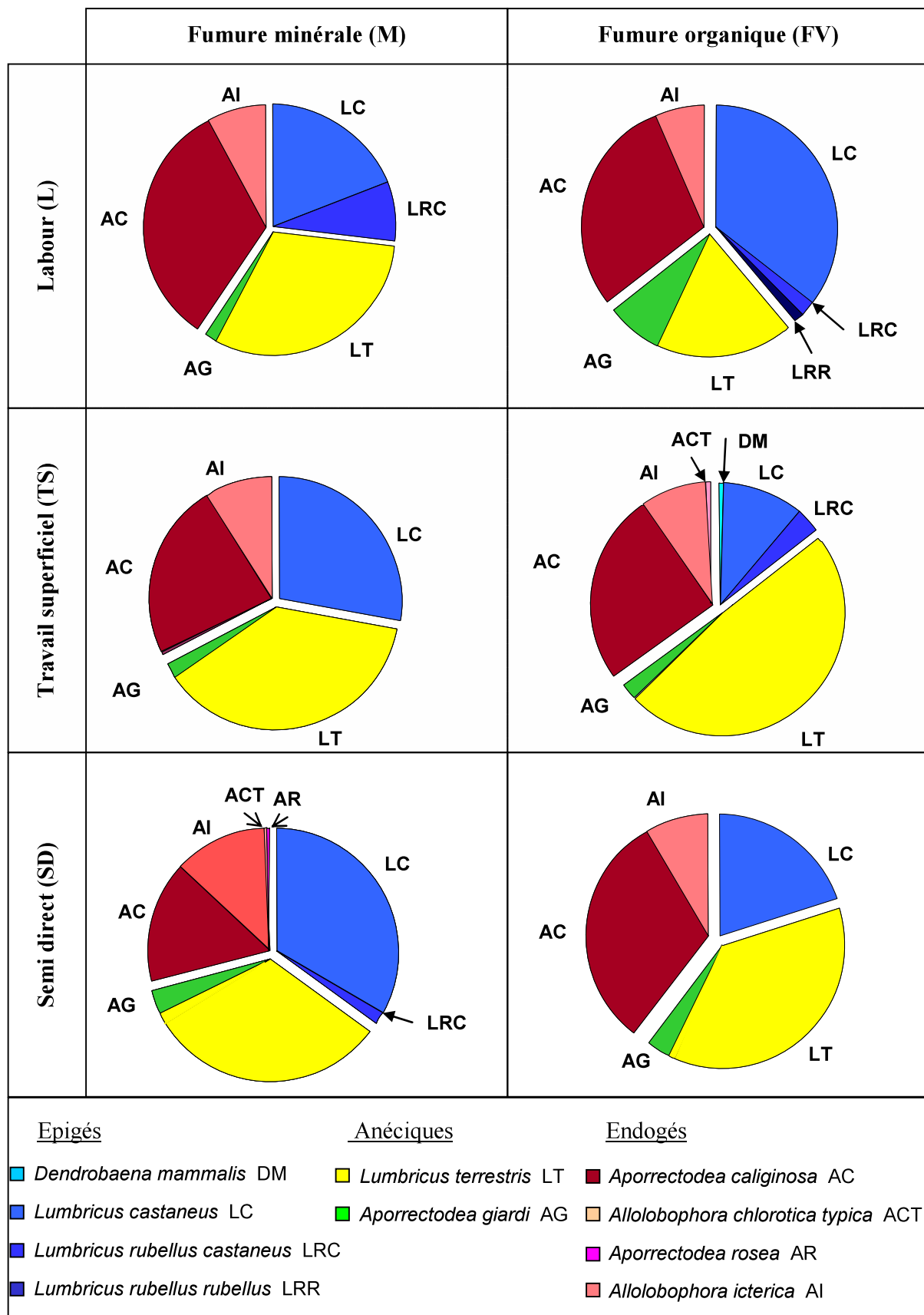


Figure 14: Abondances relatives des espèces lombriciennes représentées sur les six modalités expérimentales du dispositif expérimental de Kerguéhennec.

EN RESUME

Le site du « champs de la ferme » présente des caractéristiques pédologiques peu contraignantes pour les activités lombriciennes : excepté la forte variation de profondeur du sol, il n'y a pas de rupture brutale de la granulométrie entre les horizons et le profil est sain (dépourvu de traces d'hydromorphie).

Les modalités présentent des différenciations parfois nettes, parfois plus subtiles d'évolution des caractéristiques physiques, chimiques de sols (C) et microbiologiques. Les modalités expérimentales présentent des communautés lombriciennes dont les évolutions populationnelles sont conformes aux communautés attendues sous désintensification de travail du sol et sous fertilisation organique.

Les modalités du site doivent ainsi permettre d'observer une différenciation morphologique de la structure des sols et donc d'observer un panel de faciès, des variations de distribution des faciès de bioturbation.

Etant donné les filtres environnementaux étudiés, l'essai de Kerguéhennec présente des caractéristiques qui répondent à notre cahier des charges de départ.

PARTIE A

FORMALISATION D'UNE TYPOLOGIE DES FACIES ET PROCEDURES DE CARACTERISATION SPATIALE AU SEIN DES PROFILS PEDOLOGIQUES

Cette partie A est une partie méthodologique comprenant deux chapitres :

Chapitre 1 : Use the concept of facies to assess the biogenic and anthropogenic features involved in soil structure

Chapitre 2 : Cartographie des profils pédologiques et stratégie d'étude des faciès

Le Chapitre 1 est la synthèse des observations réalisées sur le dispositif expérimental de Kerguéhennec, et dans lequel est proposée une typologie des faciès qui est intégrative des processus biologiques, anthropiques et pédoclimatiques. Ce Chapitre est articulé autour d'un article soumis.

Dans le Chapitre 2, sont présentées les méthodes d'acquisition cartographique des faciès observés sur un profil pédologique, ainsi que la stratégie d'échantillonnage retenue pour répondre aux différents objectifs abordés dans la thèse.

CHAPITRE 1.

Use the concept of facies

to assess the biogenic and anthropogenic features

involved in soil structure

Utilisation du concept de facies

pour appréhender les processus biologiques et anthropiques

de structuration d'un sol

Summary

The structures of cultivated soil result from climatic, anthropic and biological processes. A field description of soil profile is the first step to assess their respective roles. The biological processes involved in soil structure are weakly taken into account, while biological activities, as those generated by earthworms, are perceptible by naked eye, and strongly control soil functioning. We propose to develop and apply the concept of facies to define areas of soil profile that exhibit some structural features with specific appearance and that reflect a particular soil structure process. Thus, a typology of eleven facies was built based on the study of a field situation presenting a large range of anthropic and biological constraints. This typology takes into account the origin of the soil feature morphology: anthropic (facies A) and biological (facies B) and indefinite origin (facies S). This macroscopic description is then validated by a micromorphological approach, using a characterization of the pore space by image analysis on undisturbed soil blocks. We point out that i) earthworm casts constitute the major biogenic facies, and ii) their morphological evolution is different from anthropogenic facies. At last, the concept of facies for describing the soil structure appears relevant and useful i) to assess soil structure when anthropic and biological processes are both involved, and ii) to especially characterize the soil changes due to the bioturbation.

Résumé

La structure d'un sol cultivé résulte de processus climatiques, anthropiques et biologiques imbriqués. La description du profil pédologique est première méthode pour accéder à ces rôles respectifs. Cependant, les processus biologiques impliqués dans la structure du sol sont faiblement pris en compte, alors que ceux générés par les lombriciens sont perceptibles à l'oeil nu et qu'ils régulent fortement le fonctionnement d'un sol. Nous proposons de développer et d'appliquer le concept de faciès qui sert à définir les surfaces du profil pédologique qui exposent des traits morphologiques distincts reflétant des processus particuliers de structuration des sols. Ainsi, une typologie de onze faciès a été élaborée sur la base de nos observations sur des situations agricoles diverses du point de vue des contraintes anthropiques et biologiques. Cette typologie prend en compte l'origine des traits morphologiques : anthropique (faciès A), biologique (faciès B) et d'origine indéfinie (faciès S). Cette description macro-morphologique est validée par une approche micro-morphologique, en recourant à une caractérisation de l'espace poral par analyse d'image sur des blocs de sol non remaniés. Nous mettons ainsi en évidence que i) les déjections lombriciennes constituent la forme principale des faciès de bioturbation, et ii) les évolutions morphologiques différents nettement des faciès d'origine anthropique. Pour décrire la structure d'un sol, l'utilisation du concept de faciès semble plutôt pertinente et assez adaptée i) à l'étude d'une structure de sol où sont imbriqués des processus anthropiques et biologiques et ii) pour caractériser plus finement les changements liés à la bioturbation.

Introduction

The maintaining of soil structure appears necessary as underlined by the recommendations emitted in 2003 by the European Common Agricultural Policy in favour of sustainable agricultural practices. Soil structure is defined as the arrangement of particles and associated pores in soil across the size range from nanometres to centimetres (Oades, 1993). Most of the structural features are due to climatic, anthropic, or biological processes, but the role of each of them is often difficult to assess. While climatic processes (e.g. freezing/thawing, or swelling/shrinking) and anthropic processes (e.g. soil compaction by wheel traffic, or fragmentation by tillage practices) are well known (Kay, 1990), there are few field approaches to describe biological processes (roots and fauna activity). So, in cultivated soils where anthropic and biological processes are both present, a description method able to distinguish between them is expected.

Biological processes due to roots activity were studied by Materechera *et al.* (1994) who described the mechanisms involved by roots in soil aggregation (tensile strength during the root growth, drying of soil and root exudates). In the other hand, the impact of earthworm activity on soil structure was underlined long time ago by Darwin (1881), and these macrofauna organisms are now recognised as the major biological actors in temperate agro-systems: they can move big volumes of particles in the whole soil and control strongly the activity of the other soil organisms, they are considered as soil ecosystem engineers (Lavelle, 1997). Bioturbation induced by earthworms results in two kinds of structures: burrows and casts. Burrows are produced by excavation (ingestion and casting of soil material), or by pushing the soil aside (Jégou *et al.*, 2000). Casts are the resulting form of soil ingested and then excreted by earthworm on the surface or in the soil; they are ovoid or spherical pellets, commonly 2 to 5 mm diameter (Brewer, 1964). The packing of individual or welded casts in the soil can compose a great part of soil aggregates (Lee, 1985; Pérès *et al.*, 1998), as the annual cast production can vary between 2 and 10 kg/m², corresponding to the creation of a soil horizon from 5 to 25 cm depth (Bachelier, 1978). Therefore, these biological structures influence some soil properties as porosity, water infiltration and retention (Ehlers, 1975; Joschko *et al.*, 1989; Francis & Fraser, 1998). However, this bioturbation is difficult to assess because i) even if some studies have shown relationships between the three ecological groups (epigeic, endogeic and anecic) and structural parameters (Pérès *et al.*, 1998; Baker, 1998; Lamandé *et al.*, 2003; Davidson *et al.*, 2004; Pulleman *et al.*, 2005), earthworm community structure present important variability related to environmental constraints (Nuutinen *et al.*, 2001; Curry *et al.*, 2002), ii) in other studies, casts production appeared more controlled by soil properties such as soil depth, soil compaction or SOM availability (Buck *et al.*, 2000; Bruneau *et al.*, 2004; Davidson & Grieve, 2006).

To describe soil structures, the methods used in the field vary according to the features. Pedologists perform observations by naked eye, able to discriminate structures resulting from physical and anthropic constraint (Manichon, 1987; Batey & McKenzie, 2006) but not those resulting from biogenic processes (Lavelle & Spain, 2001). The methods to characterize the biostructures are

especially used to estimate the tubular macroporosity and the burrow networks (Kretschmar, 1978; Capowiez, 2000; Pérès, 2003; Bastardie *et al.*, 2005; Sveistrup *et al.*, 1997). Earthworm casting activities are often studied through the production of surface casts (Rossi & Nuutinen, 2004), despite the fact that subsurface casts should represent the majority of the total cast production (Bouché, 1972a; Al Addan, 1990; Cortez & Bouché, 1998). There are few published methods for studying in situ casts produced under the surface (Whalen *et al.*, 2004): most of the methods make use of stereoscopic or microscopic observations (Brewer, 1964; Bullock *et al.*, 1985; Topoliantz *et al.*, 2000; Davidson *et al.*, 2004; Pulleman *et al.*, 2005), whereas morphological and colorimetric modifications should allow to recognize them by naked eye (Bouché, 1971; Boyle *et al.*, 1997; Jongmans *et al.*, 2001).

The aim of this paper was propose an original field tool to describe soil structure, introducing the concept of “facies”. This concept is already employed by the geologists to define “a body of rock with specified characteristics [...] that forms under certain conditions of sedimentation” (Reading, 1996). Here, we used “facies” to define areas of soil profile that exhibit some soil structural features with specific appearance and that reflect particular soil structure process. This study was performed on an experimental site where different tillage practices and manures were conducted, allowing a large range of structural processes to be expressed. We built a typology of facies, to distinguish between anthropic and biological processes. At last, we validated this typology obtained at macroscopic scale, using image analysis of soil samples of the main facies that permitted to characterize their pore space with a micromorphological tool.

Materials and Methods

Study site

Experiments were carried out at the experimental site of Kerguéhennec (Chambres d'Agriculture de Bretagne) in Brittany, France (47°52'48"N, 02°46'23"O). The climate is temperate oceanic, with a mean annual precipitation of 890 mm. The soil has a loamy sandy clay texture (at 0-45cm) derived from the weathering of micaschist; it could be classified as a Dystric Cambisol (FAO, 1988). At 0-25cm and 25-45cm, the means of OM content are respectively 4.3% and 2.5%.

Experimental plots allowed to compare six agricultural managements, involving a large range of anthropic and biological constraints. Three tillage practices were conducted: conventional tillage (ploughing at 20-25cm), reduced tillage (harrowing at 5-7cm), and no tillage (seeds implanted by means of disks). Each tillage practice was conducted under two fertilizations (mineral manure, or poultry manure). During the experiment, the field was planted with wheat in a crop-fallow sequence (wheat-maize-wheat-rape). The last tillage interventions were conducted in November before the sowing, fertilizers were brought in March.

Field identification of facies

Pits were dug in April in the six plots. The soil profiles were carefully prepared to preserve the roughness and the original aspect of a bare soil aggregate according to Brewer (1964)

recommendation. A fine-scale description of all features was then carried out, using the methodological guide of Manichon (1987), in which different types of soil structure features (as clods) are defined by naked-eye criteria and also by feel handling. We improved this method by using detailed morphological and colorimetric criteria to distinguish between biogenic structures (roots or earthworms) and anthropogenic structures. Based on these dominant soil-forming agents, we classified the structural features in terms of different ‘facies’, including biogenic facies (B), anthropogenic facies (A), and structural facies unrelated to either biological or anthropic activities (S). This approach led us to define eleven facies.

Micromorphological analysis of facies

Twenty-one undisturbed soil blocks (16cm x 9cm x 5cm) were collected from soil profiles between 5cm and 30cm depth, in order to obtain samples of each facies. Following the procedure of Ringrose-Voase (1996), blocks were dried using water-acetone exchange and impregnated with a polyester resin containing a fluorescent dye. Blocks were then cut vertically, and facies were marked out on polished soil sections. Out of the six facies that exhibited patches sufficiently wide, three images were captured using optical microscopy (x 15) with digital camera under reflected UV light, which rendered the solid phase dark and the pores bright. Images were digitized in 1200 x 1100 pixels with a spatial resolution of 5.88 $\mu\text{m pixel}^{-1}$, which corresponds to an area of 7mm x 6.5mm. Using Optimas software, images were segmented into binary images of the pore space.

Tableau 4 : Morphological classes of macroporosity, based on size and shape classes

Shape classes e	Size classes area (mm ²)			
	0.017-0.04	0.04-0.16	0.16-2.56	> 2.56
Tubular voids (e < 4)	T1	T2	T3	T4
Cracks (e = 4-8)	C1	C2	C3	C4
Packing voids (e > 8)	P1	P2	P3	P4

Porosity was quantified on binary images using: (i) total macroporosity, expressing the proportion of pixels belonging to the pore space; (ii) pore typology, classifying the pores after they are grouped into “poroids” (Moran *et al.*, 1988). Pore typology was determined according to pore size and shape. Pore size was measured by its area on the binary image; four size classes were determined. Pore shape was measured by the elongation index e with $e = (\text{perimeter})^2 / 4 \cdot \pi \cdot \text{area}$ (Coster & Chermant, 1989); three shape classes were determined to distinguish between tubular voids, cracks and packing voids (Hallaïre & Curmi, 1994). The thresholds used for the size and shape classes are given in Tableau 4.

Results

Field description of soil facies

According to their features, eleven facies were identified. The following typology describes 2 anthropogenic facies (A), 8 biogenic facies (B) and one facies with indefinite origin (S). Tableau 5 resumes this typology.

Concerning the anthropogenic facies, anthropic structural processes may be due to machinery traffic or cultivation tools. They result in two facies:

- a compacted facies **Ac**, which exhibits a massive structure with little roughness and few visible pores, resulting from the compaction due to the wheel traffic (Manichon, 1987; Boizard *et al.*, 2002; Batey & McKenzie, 2006). This facies was present in little patches in the soil profile.
- a fragmented facies **Ag** (Figure 15a), which exhibits a granular structure composed of a loose assemblage of various aggregates (in size, shape and origin) separated by large packing voids; this facies corresponds to a fine soil structure resulting from mechanical fragmentation, due to the use of cultivation tools (Lamandé *et al.*, 2003).

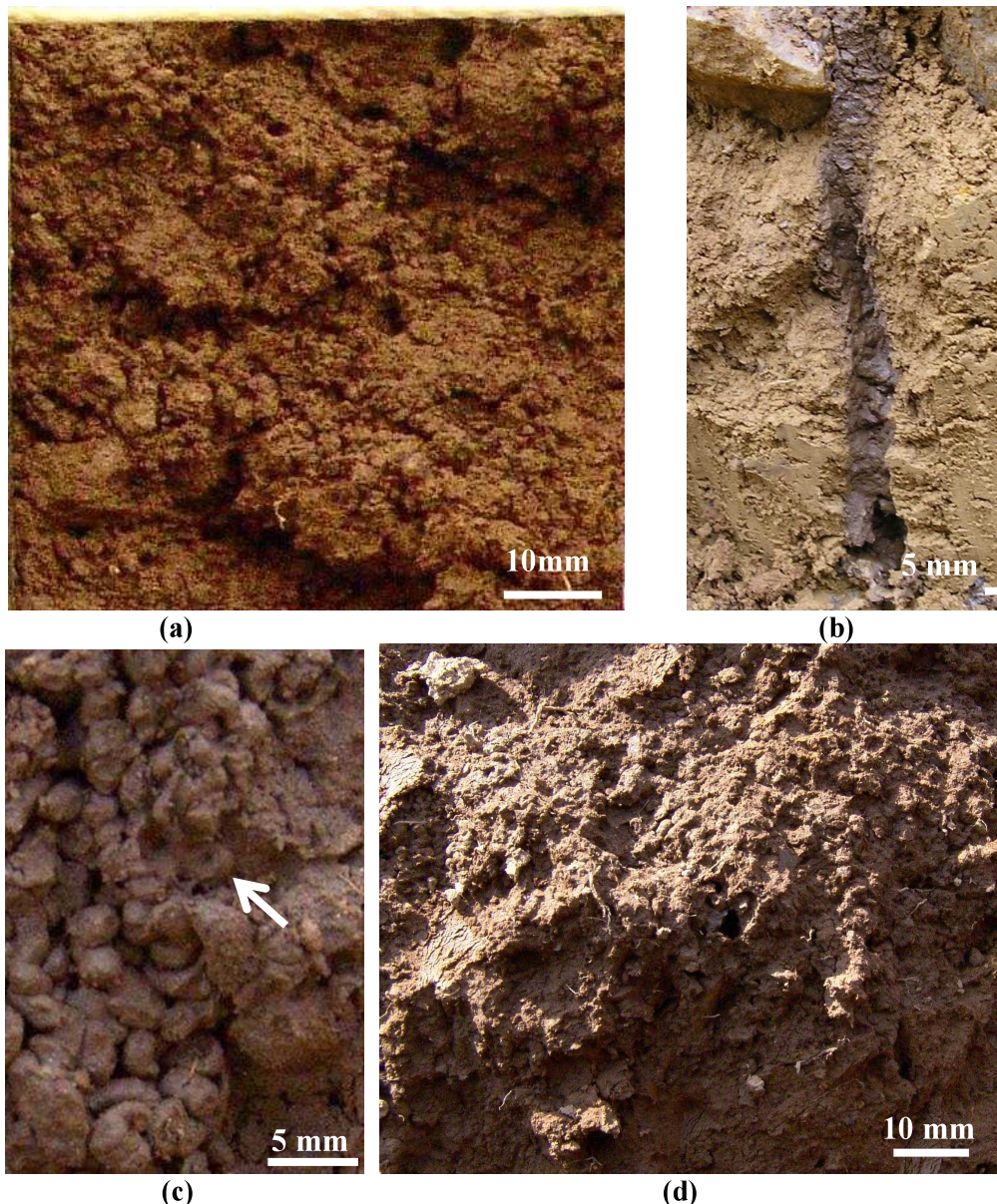


Figure 15 : Some examples of facies. (a) Ag; (b) B1w, with dark colour and encrusted cast aggregates indicating the cutan; (c) left side of image represents in detail the facies B3g, with arrow indicating an earthworm cast aggregate where the middle part is characterized by hollowing out; (d) the facies B3i with easily recognizable cast aggregates.

Concerning the biogenic facies, under wheat crop, two biological agents were involved: roots and earthworms.

The **BR** facies is defined when the bioturbation is produced by roots; it appears as a packing of fine angular aggregates associated with fine roots. It was present in little patches under wheat crop.

Biogenic features resulting from earthworm activity were classified into three categories comprising seven facies, i.e.: three B1 facies corresponding to burrow features, three B3 facies to cast aggregate features, and one composite facies B2.

The description of burrows allowed us to distinguish the following facies that potentially govern contrasted soil functions:

- Facies **B1f** when the whole burrow is filled by earthworm casts.
- Facies **B1e** when the burrow lumen is empty, and the burrow wall appears to have the same colour as the surrounding soil.
- Facies **B1w** (Figure 15b) when the burrow lumen is empty, and the burrow wall is coloured by a marked brown line, corresponding to a cutan due to the enrichment of organic matter by earthworms (Jégou *et al.*, 2000).

Biogenic features were classified as B3 when they result from packing of casts when they are not strictly confined to the burrow as in facies B1f. The casts produced by earthworms are usually characterized by a round shape and a homogeneous range of size. Bullock *et al.* (1985) used microscopic analysis to describe these structures according to the size, shape and degree of welding of aggregates. These three criteria can be used in the field to obtain a qualitative description of soil structure: the porosity and shape of the casts can be estimated by the naked eye. The degree of welding of cast aggregates can be assumed by the fact that they are no longer isolated, merging with the surrounding aggregates and losing their original shape. We distinguished between the three following facies:

- Facies **B3g** (Figure 15 c) corresponds to the initial arrangement of aggregates deposited by earthworms, giving a granular structure. Each aggregate is clearly distinct and has only limited cohesive contacts with its neighbours, creating large interstitial packing voids between them. The main difference with facies Ag is due to the shape and size of the aggregates. This facies was present in little patches on the soil profile.
- Facies **B3i** (Figure 15d) is formed by the packing of welded aggregate casts that conserve a high degree of roughness and show a crumb structure. In facies B3i, each aggregate is easily recognizable even if it has large cohesive contacts with its neighbours. This facies is less porous than B3g, but packing voids are still predominant. It was present in large and complex patches on the soil profile.
- Facies **B3c** corresponds to the ultimate identifiable stage of the biogenic facies: the aggregates have lost most of their outline and are strongly welded with the surrounding aggregates. This compacted facies is very smooth and has few visible pores, which appear as thin and short cracks between the aggregate. This facies can be distinguished due to the persistent hollowing out of cast aggregates.

Finally, facies **B2** corresponds to a composite of facies B1 and B3. Packs of casts are clearly distinct, while large macropores and fragments of burrow walls are recognisable.

Concerning the soil indefinite facies, “facies S” was defined by default when neither anthropic nor biological activities are involved. It is characterized by a cohesive structure with a medium roughness and some pores perceptible to the naked eye (by contrast to Ac facies).

Tableau 5 : Synoptic table of facies typology.

Soil processes involved	Description of facies		Code	
Anthropic processes (A)				
Soil compaction	Area without visible porosity. Little roughness		Ac	
Soil tillage	Granular structure composed of aggregate assemblages of various size and shape. High porosity and roughness.		Ag	
Biological processes (B)				
Roots	Packing of fine angular aggregates associated with root system		BR	
Earthworms	B1	Burrow lumen are filled by cast aggregates	B1f	
		Burrow wall without visible cutan.	B1e	
		Burrow wall with brown cutan.	B1w	
	B2	Facies where burrows intersect packing of casts.	B2	
		B3	Cast aggregates are well-sorted shape and size, individualized and not welded. High roughness aspect.	B3g
			Packing of welded casts easily recognisable. High roughness aspect.	B3i
	Packing of strongly welded casts. Smooth aspect.		B3c	
	No distinctive characteristic with detectable porosity to naked eye but absence of large macropores. Average roughness.		S	
	Indefinite soil processes (S)			

Micromorphological description of facies macroporosity

The morphological characterisation of the macroporosity allows us to distinguish between the main facies. Figure 16 presents their total macroporosity, and Figure 17 the distribution of the pores according to their morphology; Figure 18 illustrates each facies by an image. The facies Ac displayed about the same pore distribution as facies S, with predominant tubular voids (small and medium

sized); compaction generated by machinery traffic or tillage tools led to a drastic decrease in macroporosity, but the distribution of the macropores remained unchanged. By contrast, the facies Ag exhibited mainly large to very large cracks and packing voids: fragmentation due to tillage tools created a loose structure with a large amount of inter-aggregate porosity, cracks or packing voids. In the three biogenic facies B3, the main pore classes were also packing voids and cracks; in the most porous facies B3g, these large and very large packing voids (classes P3 and P4) represented 70% of the macroporosity. When the bioturbated areas are compacted (facies B3i at first, and then B3c), the larger packing voids progressively decreased, but the distribution of the macroporosity remained balanced, contrary to the compaction observed in facies Ac. The structures generated by biological processes thus appear more stable than those created by anthropic processes.

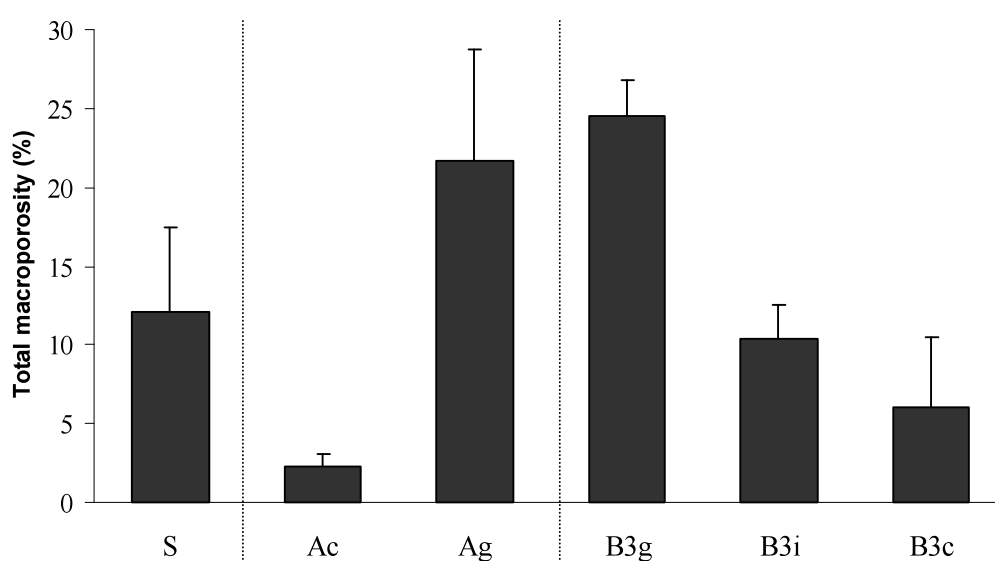


Figure 16. Total macroporosity of the six main facies (S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c), including pores $> 0.017\text{mm}^2$.

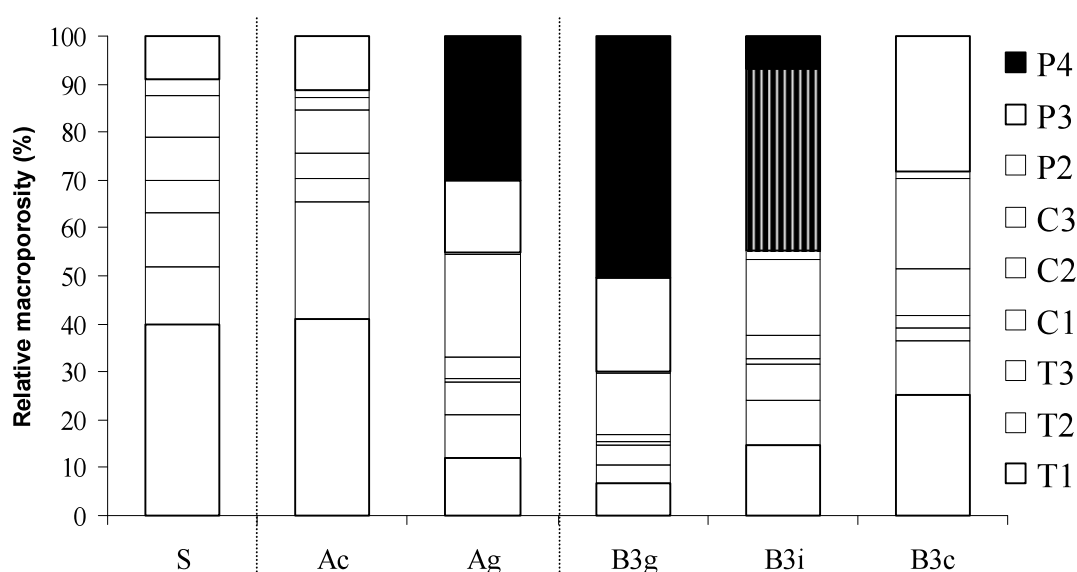


Figure 17: Relative distribution of macropore areas according to their morphology in the six main facies: S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c.

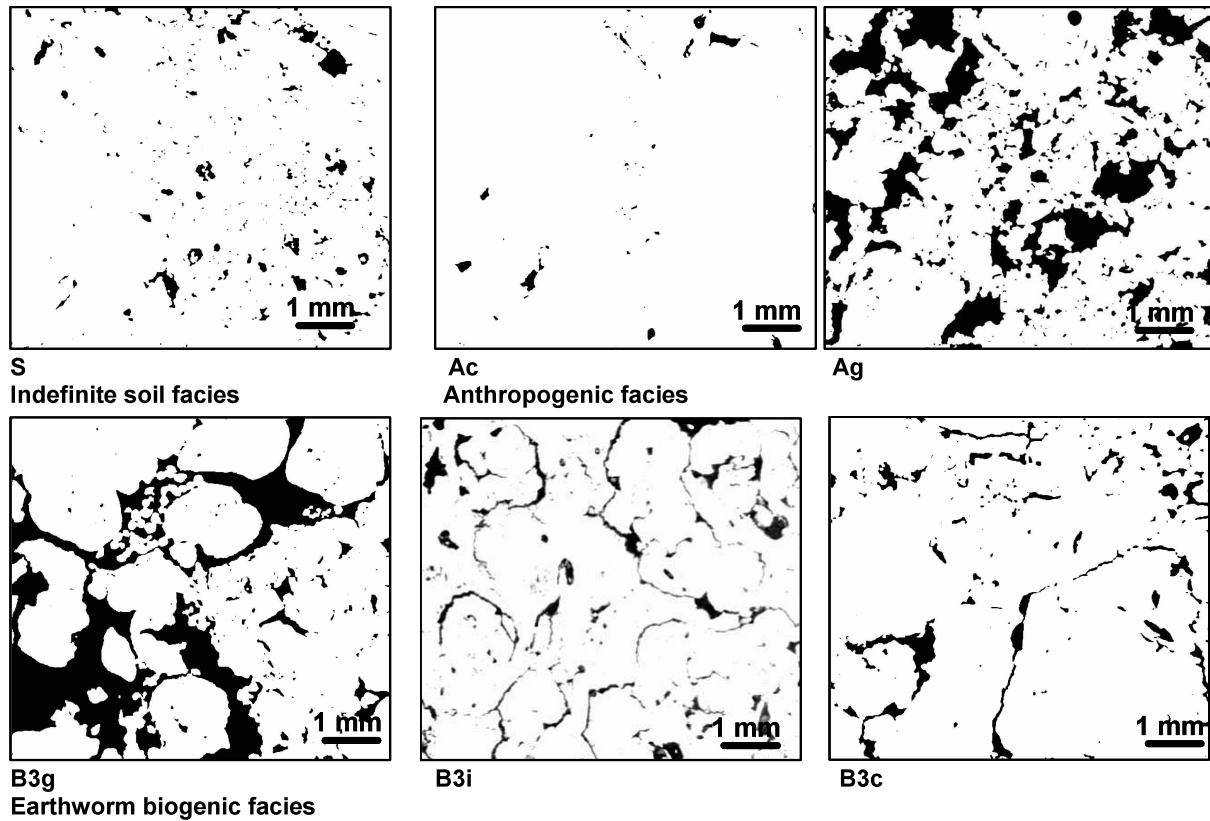


Figure 18: Binary images (6.5 mm x 7 mm) of the six main facies (S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c).

Total macroporosity varied greatly between the facies, ranging from 2.2% to 24.5%. Compared to the facies S (12.1%), anthropic “reworking” can lead to a considerable increase of macroporosity when the soil was fragmented by tools (Ag: 21.7%). Alternatively, macroporosity was reduced when the soil is compacted (Ac: 2.2%). With biological “reworking” (bioturbation), macroporosity ranged from 7% (B3c) to 24.5% (B3g). Therefore, biological activity appears to have the same effect on total macroporosity as anthropic activities, both as regards compaction (Ac and B3c) and fragmentation (Ag and B3g).

Discussion

Discrimination of facies

By quantifying the macroporosity with a micromorphological approach, we are able to discriminate facies characterized by contrasted porosity intervals, thus confirming the first step of the field typology: low porosities are quantified for compacted facies (2.2 and 7% for Ac and B3c, respectively) and high porosities for the granular facies (21.7 and 24.5% for Ag and B3g, respectively). Certain facies are characterized by intermediate porosities that are only discernible in the field (12.1 and 10.5% for facies S and B3i, respectively).

The micromorphological approach thus allows us to validate this first step of the field typology. In fact, micromorphological analysis appears to be a robust tool for describing the fine-scale characteristics of soil structure. Fabric pedofeatures were defined in Bullock *et al.* (1985) as

“Pedofeatures that are differentiated from adjacent material only by difference in fabric” and which are produced during mechanical transformation by biological or anthropic activities. However, the limited range of optical microscope observations makes it difficult to discriminate between these types of feature by image analysis alone. In our study, the range of our investigation enabled us to merge fabric pedofeatures that clearly define the facies categories A and B (as opposed to the facies S).

Hence, micromorphological images of facies S exhibit a massive or coherent structure because no distinct aggregates could be observed, while the pores are discrete and varied in size and shape as described by Fitzpatrick (1993). While facies Ac could be considered as equivalent to a fabric pedofeature, its structure also resembles a massive texture where the pore space is greatly reduced and the larger pores have notably disappeared. This latter structure is generally a consequence of compaction by wheel engine traffic during wet conditions (Manichon, 1987). Thus, facies S and Ac do not display a granular or crumb structure in the field, and are not made up of distinctive aggregates, while the pores often appear in a discrete form. On the contrary, the facies exhibiting a granular and crumb structure (such as B) also show a microstructure with aggregates that are “more or less” joined and the pore space appears in a continuous form (yielding a “magnificent” soil picture).

The fabric pedofeatures are represented by the facies category B1, which can be termed “channel” features as described by Fitzpatrick (1993). In terms of microstructure image, facies B1e and B1w show some continuous soil phase (pore) without aggregates. The difference is marked by the lining or impregnation of burrow wall by faecal material. For the facies B1f, the channel is filled by faecal material with homogeneous particle size and an interconnecting pore space.

Facies B3g shows micromorphological characteristics that are taken as equivalent to earthworm vermiform structures by Fitzpatrick (1993) as well as loose continuous excremental infillings (Bullock *et al.*, 1985): this structure corresponds to the deposition of fresh earthworm faecal material, where each excremental unit appears rounded to subrounded and isotropic, with a size of up to 1 mm. While large pores (packing void) appear between each faecal pellet, very few or no pores are present within the pellets themselves.

Facies B3i and B3c, which contain anisotropic excremental units, were described as ageing cast aggregates by Brewer (1964). In the field, the packing of ageing casts leads to a crumb structure in both B3i and B3c, but, in the case of B3c, the aggregate units appear more coalescent, and the roughness is less marked. Image analysis confirms the distinction between B3i and B3c: images reveal that the packing void disappears gradually from B3i to B3c, being replaced by zigzag cracks as defined by Bullock *et al.* (1985) and Holden (2001). B3i and B3c represent two levels of degradation (B3c being more degraded than B3i), reflecting the temporal evolution of B3 facies.

In the soil profile, facies Ag appears as a conglomerate of aggregates that varies greatly in size and shape. In soil thin section, these structures could be comparable with a composite structure as defined by Fitzpatrick (1993): they correspond to a combination of two or more types of structures. Moreover, they could be related to anthropic activity: tillage practices produce a granular structure with high

porosity (Fitzpatrick, 1993). While the aggregation of the soil units may be due to anthropic activities, these elementary soil units could also arise from pedological processes such as wetting and drying, or biological processes (including granular excrement from “present-day” and “past” faunal activity).

In this way, even though facies B3g has a macroporosity close to facies Ag, it is characterized by some elementary units and an assemblage arising entirely from earthworm activity.

Thus, the quantitative data and visual interpretation of soil thin sections corroborate the reliability of the criteria that were used to discriminate the observable facies in the field.

Evolution of the facies

Facies S and Ac exhibit a similar macropore distribution mainly composed of tubular voids (T) that differs greatly from the other facies. However, these facies can be distinguished by their macroporosity. Thus, soil compaction induces a reduction of the soil porosity without affecting the morphological distribution. This takes place through the absence of aggregate creation, which initiates the formation of other types of macropore as packing voids.

When fragmentation processes are involved, aggregates are produced and the resulting structure is mainly composed of large packing voids (P4) with a poorly developed assemblage of aggregates. As shown by Bullock *et al.* (1985), these packing voids are not specific to earthworm cast deposition and can also characterize mechanical fragmentation. Hence, this structure is representative of facies Ag and B3g.

In micromorphological analysis, it is difficult to determine the origin of packing voids (P4) which have the same morphology (Lamandé *et al.*, 2003). To distinguish them, it is necessary to observe the specific shape of their aggregates and the heterogeneity of these shapes. Biogenic aggregates are more homogeneous (in size and shape) than aggregates created by tillage tools. It can lead to a predominant proportion of P3 and P4 in B3g (70% macroporosity), whereas the macropore distribution is more equally balanced in Ag.

The evolution of structure B3g is illustrated by the macropore distribution in B3i and B3c, which correspond to two gradual steps. Micromorphological analysis shows two changes during the evolution of B3: (1) the reduction in size of the P4 macropores which are changing to P3 and (2) the morphological conversion of macropores from packing voids to cracks. The aggregate arrangement becomes increasingly poorly developed due to geometrical (merging) and physical (welding) processes. Inter-aggregate pores are changing from a continuous network to discrete and planar voids. By contrast, the tubular voids (T1 and T2) remain unaltered because they are unaffected by this reorganisation of the aggregates.

Therefore, micromorphological analysis appears an appropriate tool for assessing bioturbation. It not only enables us to describe the characteristics of the facies and distinguish them, but also to understand their evolution due to fragmentation and compaction processes.

Contribution and perspectives of “facies” concept

Our typology results from observations targeted in soil profiles at various levels of anthropic constraint but limited at one pedological context. As a result, the concept of facies appeared useful to assess a soil structure when anthropic and biological processes are both involved. As is, it is probably insufficiently exhaustive to be used in varied contexts of soil and soil occupation. However, it constitutes a base which can be completed and which must be adapted to the further studied soil. So, this typology could be improved in several ways: (1) by integrating the other earthworm biostructures as the dwelling chambers (which were not observed during our study), (2) by integrating other observable soil features as those produced by enchytraeids (largely present in acid soils) and ants or mites (present in tropical context), and (3) by adding some other criteria of characterization (for example the integration of size classes of an aggregate).

Another perspective concerns the correspondence between the features of earthworm activity and the ecological groups defined by Bouché (1972b). According to the works of Sveistrup *et al.* (1997) or Pérès *et al.* (1998), the burrows features (as facies B1w and B1e) can be awarded to the more and less recent activity of anecic group and more particularly to the species *Lumbricus terrestris* for facies B1w; while the filled burrow (B1f) seems typical of endogeic activity or former anecic activity (refilled old burrow). Given the lack of pertinent reference, it seems more difficult to define a correspondence between cast aggregates (as those contained in facies B3g) and a particular ecological group.

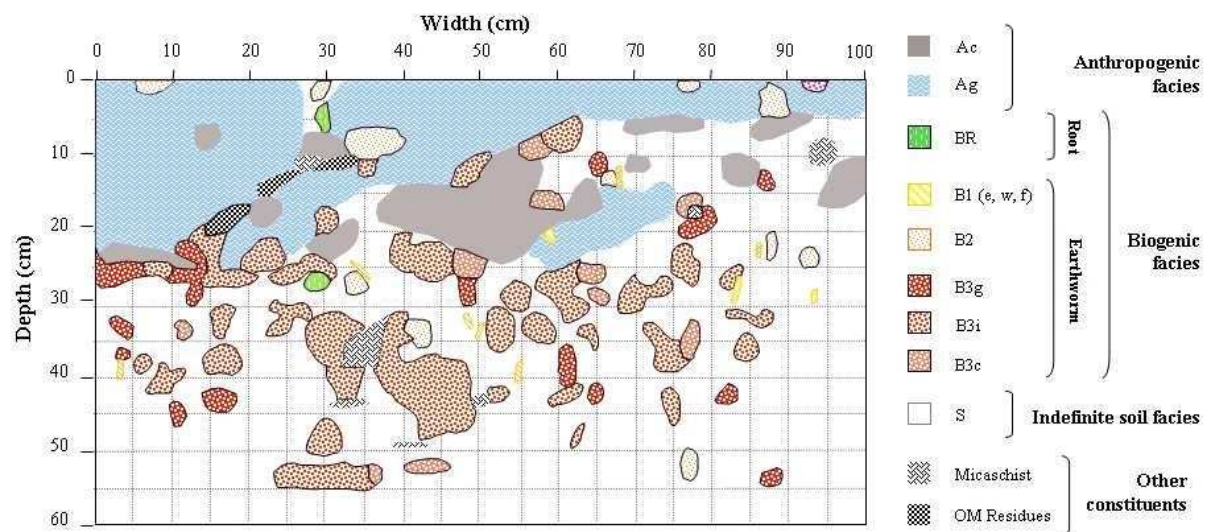


Figure 19: Sketch map of facies for conventional tillage treatment under mineral manure.

Our new method was here used to understand processes involved in the soil structure. Moreover, this typology of facies can be applied to draft the map of distribution of all the soil facies, as illustrated by Figure 19; it is notably useful to study the distribution of earthworm biostructures for which the attributes are unknown. Moreover, it could be easily transfer to stakeholders in order to assess the impact of agricultural practices on soil functioning.

Conclusion

This paper aims at proposing a new field methodology as complement to existing methods used for the diagnostic of the soil structure state and evolution. The concept of facies appeared useful to assess soil structure when biological and anthropic processes are both implied. It establishes an interesting perspective of tool transfer towards stakeholders.

Acknowledgments

We thank the “Chambres d’Agriculture de Bretagne” and particularly Dr. Djilali Heddadj and Patrice Cotinet, who helped to carry out this work on the experimental site of Kerguéhennec. We are grateful to Yannick Bénard (UMR SAS Rennes) for his technical assistance, as well as Michael Carpenter for post-editing the English style.

Après propos de l’article

Dans cet article, l’approche comparative des caractéristiques micromorphologiques a été ciblée sur six faciès (S, Ac, Ag, B3g B3i, B3c) excluant ainsi les trois faciès B1, le faciès B2 et le faciès BR. Outre leur faible représentation surfacique dans un profil pédologique, la caractéristique propre de ces structures génère un biais pour la comparaison avec les autres faciès. En effet, les faciès B1 sont représentatifs d’une galerie et sont donc caractérisés par « un » macropore. De son côté, la complexité surfacique du faciès B2 qui est identifiable à l’œil nu, empêche la caractérisation fine par micromorphologie, les sections d’image fragmentant la structure. En effet, nous avons opté pour une analyse d’image à haute résolution qui permette une caractérisation fine de la porosité inter-agrégat; du faciès Ag et des faciès B3. Lamandé *et al.* (2003) en utilisant la même approche micromorphologique, ont en effet montré une homologie de caractéristiques de la porosité d’assemblage entre un sol cultivé sous labour et un sol de prairie permanente non soumise à un travail mécanique. Notre étude confirme par ailleurs que la différenciation subtile de cette porosité d’assemblage d’origine biologique ou mécanique (anthropique) par une caractérisation micromorphologique de la porosité. Une approche récente développée par Hubert *et al.* (2007) permet désormais de différencier ces deux origines de porosité en utilisant le coulage d’un indice d’élongation et de régularité; l’application de cette approche s’est avérée cependant inappropriée à notre cas d’étude étant donnée la taille réduite d’images à haute résolution.

Tableau 6 : tableau synoptique de la typologie des faciès

Processus impliqué	Description du faciès		Code
Processus anthropiques (A)			
Compaction du sol	Surface sans porosité visible. Faible rugosité.		Ac
Travail du sol	Structure granulaire compose d'un assemblage d'agrégat de taille et de forme variée. Porosité et rugosité élevées		Ag
Processus biologiques (B)			
Racines	Assemblage d'agrégats angulaires fin associés au système racinaire.		BR
Lombriciens	B1	La lumière de la galerie est remplie d'agrégats fécaux	B1f
		Paroi de galerie sans cutane.	B1e
		Paroi de galerie avec une cutane sombre.	B1w
	B2	Faciès où des galeries s'entrecroisent avec des assemblages de déjection.	B2
	B3	Agrégats fécaux assortis en terme de taille et de forme, ils sont individualisés et faiblement altérés. Aspect très rugueux.	B3g
		Assemblage d'agrégats altérés mais facilement reconnaissables. Rugosité assez élevée	B3i
		Assemblage d'agrégats fortement altérés et fortement coalescents. Rugosité moyenne.	B3c
Processus du sol non indéfinissable (S)	Surface sans caractéristiques distinctives avec une porosité moyenne visible à l'œil, mais absence de grands macropores. Rugosité moyenne.		S

CHAPITRE 2

Cartographie des profils pédologiques et stratégie d'étude des faciès

1. Cartographie des faciès

Pour appréhender la distribution spatiale des faciès, nous avons mis au point une procédure de cartographie des profils pédologiques, l'information « faciès » acquise sur le terrain est alors convertie sous forme de données numériques. L'exploitation de ces cartes permet ainsi d'étudier la contribution des filtres environnementaux sur l'organisation spatiale de la drilosphère tant sur un plan quantitatif que qualitatif. Plusieurs étapes sont nécessaires :

- La préparation du profil,
- La description des faciès et leur représentation schématique,
- La digitalisation des cartes de profil.

Les procédés d'exploitation des cartes de profil sont alors adaptés à nos questions de recherches.

1.1. Préparation du profil pédologique

Avant toute observation des faciès, la surface du profil pédologique doit être méthodiquement préparée :

- s'assurer de l'aplomb de la surface du profil,
- rafraîchir la surface du profil par un remaniement progressif des surfaces avec un couteau, soit de gauche à droite et de haut en bas : cette étape est indispensable pour mettre à nu la morphologie native des agrégats du sol.
- enlever tant bien que mal, toutes les traces de couteaux qui sont restées et qui lissent la rugosité naturelle des structures du profil.

Dans le cadre de la thèse, les profils pédologiques d'une largeur de 1 mètre et d'une profondeur initiale de 1 mètre, ont été étudiés.

1.2. Représentation schématique des faciès

Lorsque la préparation du profil est achevée, un cadre de description est posé contre la surface du profil pédologique, ce cadre comprenant des mailles régulières de 5x5 cm. L'intérêt du cadre est double en facilitant d'une part le repérage dans l'espace du profil (sur les plans verticaux et horizontaux) et faisant bénéficier d'autre part d'une échelle pour définir la surface représentative des faciès. Chaque surface de faciès est alors délimitée schématiquement sur une fiche d'observation dans laquelle figure une représentation de cadre.



Figure 20: Grille posée contre la surface du profil pédologique

1.3. Digitalisation des cartes de faciès

Les cartes de profil sont scannées et converties sous un logiciel de cartographie numérique (Arc-GIS 8.3 de ESRI) comme peuvent l'être des cartes géographiques. Les cartes scannées sont alors géoréférencées de telle sorte que les coordonnées $Y = 0$ correspondent à la surface du sol (points les plus haut) et que les coordonnées $X = 0$ correspondent aux extrémités à gauche du profil, l'unité représentative est le millimètre. Chacune des surfaces représentatives d'un faciès est alors convertie en une donnée vectorielle par la délimitation d'un polygone, à chaque profil est alors associée une couche de polygone⁶ (Figure 21).

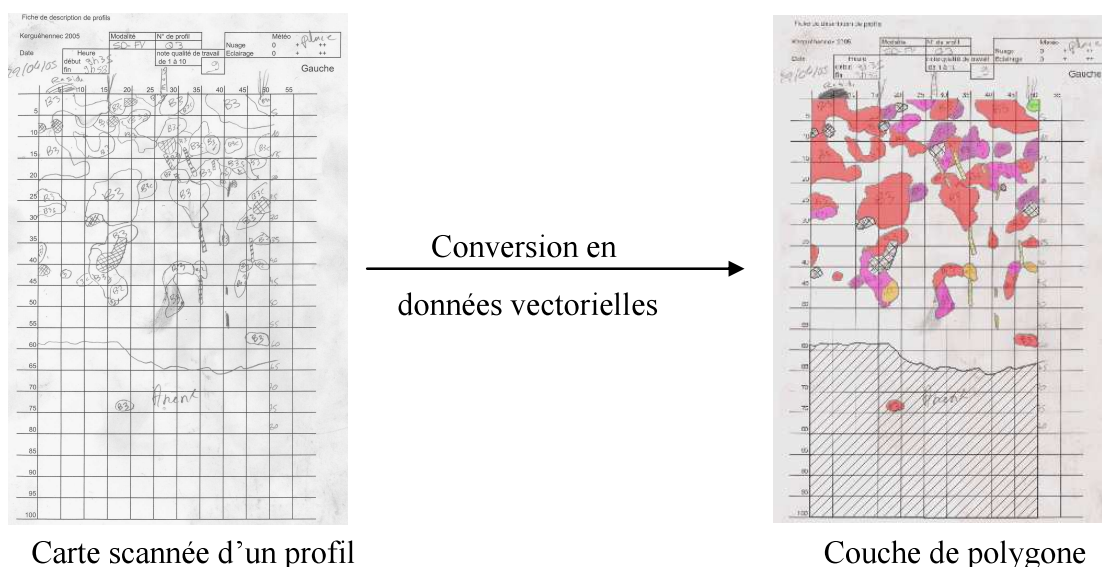


Figure 21: Conversion des cartes de faciès dessinée sur le terrain en couche de polygone

2. Stratégie de description des profils pédologiques

Comme précisé dans la description du dispositif expérimental de Kerguéhennec, notre étude s'est intéressée aux modalités de l'essai A et s'est focalisée sur le bloc 1 ; l'ouverture de fosses pédologiques est en effet très destructrice dans le cadre d'un dispositif expérimental où est suivi l'évolution d'une désintensification du travail du sol.

Pour chacune des modalités, les descriptions ont été réalisées sur 2 fosses indépendantes mais proches.

- La première fosse a été creusée sous l'une des répétitions de prélèvement lombricien par la méthode au formol qui a été choisie par tirage aléatoire extrait (). Cette fosse est employée pour étudier ultérieurement la relation spécifique d'une distribution des faciès de bioturbation et la communauté lombricienne extraite localement. Cependant, la dégradation chimique engendrée par l'épandage de formaldéhyde ne permet pas un échantillonnage de sol pour réaliser des analyses chimiques et microbiennes.

⁶ Une **couche** définit un ensemble d'entités dessinées (ici des polygones) pour lequel sont associées des données relatives à chaque entité.

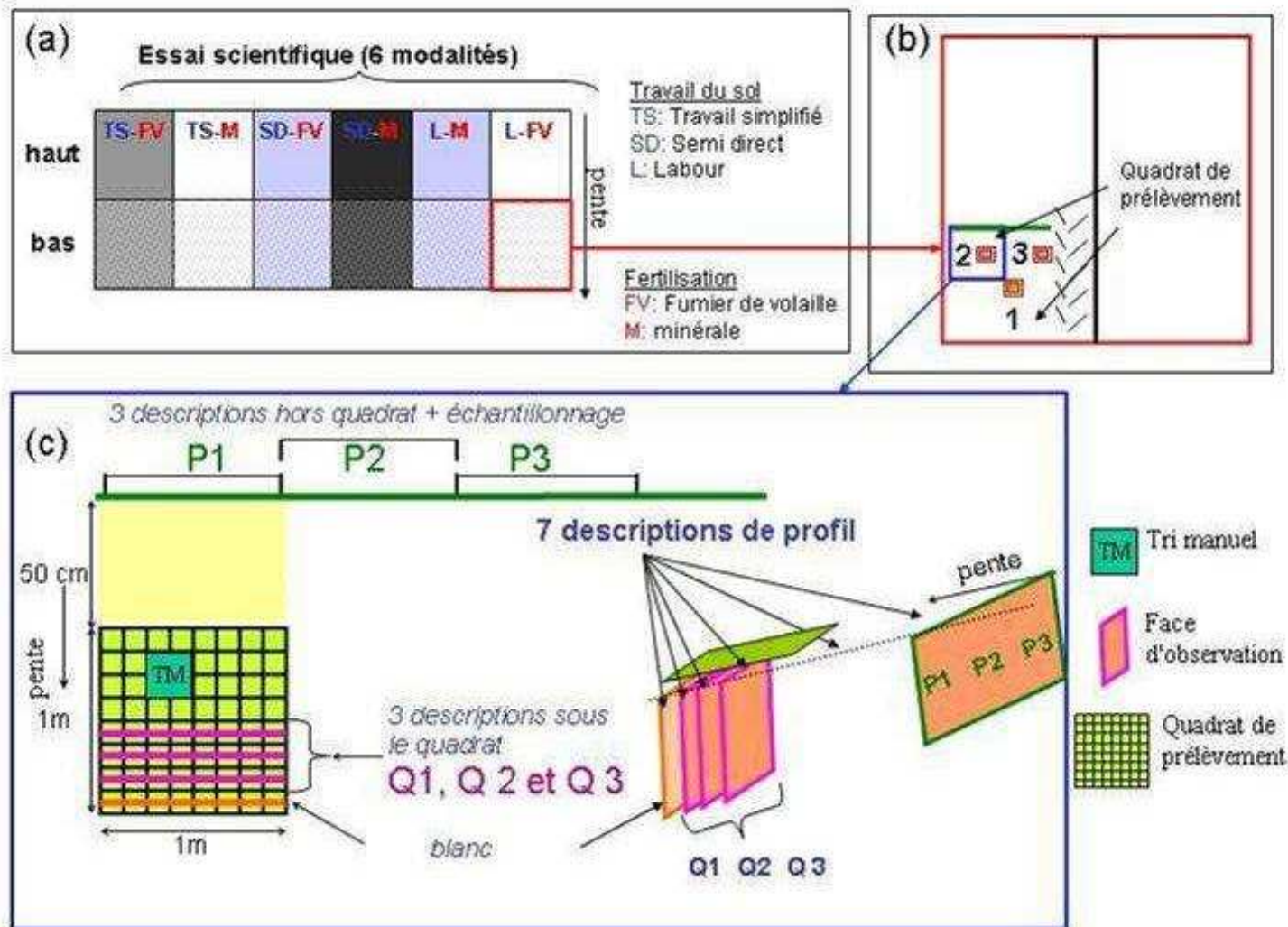


Figure 22 : Représentation (a) de l'organisation parcellaire du bloc1, (b) de la disposition des cadres de prélèvement lombriciens au sein d'une parcelle et (c) de l'organisation des deux groupes de profils pédologiques étudiés.

- Ainsi une seconde fosse est creusée en amont topographique (1,5m) des extractions au formol, elle permet la description des faciès et l'échantillonnage de sol pour des analyses chimiques et microbiennes.

Dans la première fosse, quatre profils pédologiques sont décrits en aplomb de lignes délimitées en surface par le cadre de prélèvement pour l'extraction des lombriciens :

- La description du premier profil est considérée comme « blanche », car nous avons établi auparavant qu'elle puisse servir de description d'étalonnage, cette première description n'a donc pas été exploitée ultérieurement.

- Les trois autres profils ont été décrits successivement (*Q1*, *Q2* et *Q3*) après avoir dégagé les tranches de sol les séparant ($\approx 12,5\text{cm}$)

Dans la seconde fosse, trois descriptions exploitables (*P1*, *P2* et *P3*) ont été réalisées ; à la différence de la première, elles ont été réparties latéralement en prenant garde d'éviter les zones de tassement.

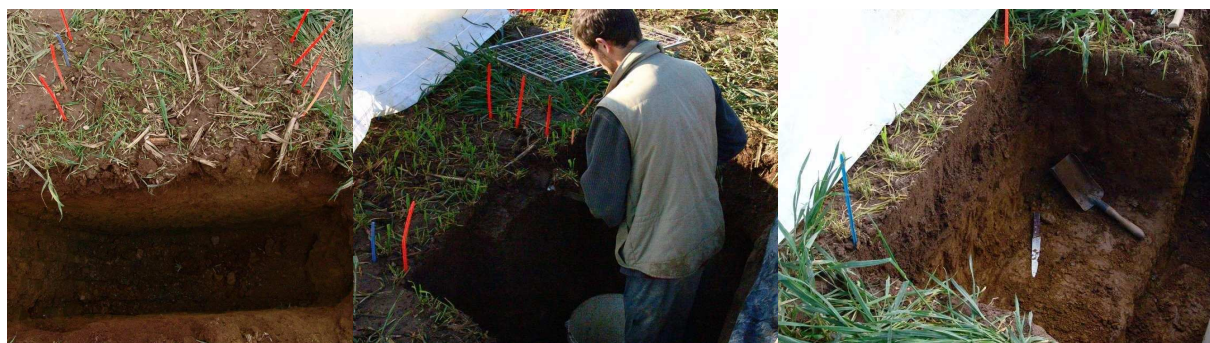


Figure 23: Différents niveaux d'exploitation de la fosse en aplomb du cadre d'extraction des lombriciens : (a) fosse creusée en aval du cadre d'extraction, (b) détachement des volumes de sol séparant deux profils successifs et (c) état de la fosse avant rafraîchissement et description du dernier profil Q3.

PARTIE B

ORGANISATION SPATIALE DE LA DRILOSPHERE

SOUS LA CONTRAINTE DES FILTRES ENVIRONNEMENTAUX

Après avoir établi la base du concept de « faciès » et introduit l'intérêt de distinguer les entités morphologiques en provenance des différents processus structuraux (anthropiques et biologiques), nous avons proposé dans le Chapitre 1 une typologie des faciès adaptée à l'étude des différentes modalités du dispositif expérimental de Kerguéhennec. Les procédés de cartographie exposés dans le chapitre 2, offrent de nouvelles perspectives pour appréhender la dimension spatiale de la drilosphère et l'organisation des faciès la composant.

Notre premier objectif est d'estimer la contribution réelle des faciès de bioturbation dans l'organisation des structures du sol à l'échelle d'un profil pédologique et en retour, de mesurer l'impact de filtres environnementaux sur cette organisation. Notre second objectif est de qualifier la géométrie surfacique des faciès de bioturbation et d'appréhender la variabilité de cette géométrie en lien avec les filtres environnementaux.

Afin de répondre à ces deux objectifs, nous avons articulé la partie B autour de deux chapitres où la cartographie des faciès est employée :

Chapitre 3. Distribution des faciès dans un profil pédologique et contribution des facteurs environnementaux (modes de gestion du sol, filtres internes) à cette distribution

Chapitre 4 : Caractéristiques géométriques des entités surfaciques des faciès de bioturbation, et conditionnement par les filtres environnementaux.

CHAPITRE 3

**Distribution des faciès dans un profil pédologique
sous influence des filtres environnementaux :
profondeur de sol et modes de gestion du sol**

Introduction

Evaluer la structure d'un sol implique d'appréhender l'hétérogénéité spatiale des composants du sol et des propriétés associées (Dexter, 1988). La réussite d'une culture dépendant de cette hétérogénéité, les modes de gestion agronomique d'un sol portent une attention particulière à la qualité de la structure et incluent traditionnellement le travail mécanique des sols.

Le labour a pour but de conférer aux sols une structure grumeleuse et macroporeuse ; la succession au champ des interventions culturales (ensemencement, fertilisation...) engendre cependant différentes catégories de structures. Outre les « terres fines », le « guide méthodique du profil cultural » de Gautronneau & Manichon (1988) référence trois types de mottes (Δ , Φ , Γ) répartis dans un profil. En particulier, les mottes Δ (structure compactée) s'accumulent au cours du temps dans l'horizon labouré selon la répétition des interventions culturales durant les périodes de faible portance d'un sol (Boizard *et al.*, 2002). Par ailleurs, les différentes entités structurales d'un profil cultural peuvent être cartographiées, l'apparition et l'organisation des états structuraux faisant l'objet de modélisations (Roger-Estrade *et al.*, 2000 ; Roger-Estrade *et al.*, 2004). Le labour qui est généralement associé à une intensification du travail du sol, est identifié comme une pratique qui dégrade la qualité des sols, en favorisant l'érosion, la baisse des teneurs en matières organiques des sols et la compaction (Doran *et al.*, 1996). Dans des pays où ces dégradations des sols ont été depuis longtemps observées (USA, Brésil...), des modes de gestion intégrant la désintensification du travail du sol, sont désormais courants. Ces modes de gestion agronomique sont souvent cités comme des alternatives de gestion durable des sols agricoles et font l'objet d'émulations tant scientifiques (multiplication des publications) et sociales (lobbying). L'abandon du labour entraîne une évolution des états structuraux d'un sol (Peigné *et al.*, 2008) et occasionne une forte baisse de la macroporosité (Guérif, 1994; Rasmussen, 1999, Kay & VandenBygaart, 2002; Pagliai *et al.*, 2004; Lipiec *et al.*, 2006). Certains auteurs notent toutefois que le succès de la désintensification du travail du sol et le maintien d'une macroporosité satisfaisante, dépendent des caractéristiques pédoclimatiques en place et des cultures implantées (Angers *et al.*, 1997; Rasmussen, 1999). Dans un sol non labouré, évaluer l'organisation spécifique des états structuraux à travers la méthodologie de Manichon & Gautronneau (1988) paraît cependant insuffisant. En effet, les processus artificiels de fragmentation des sols associés aux processus climatiques sont remplacés par les processus naturels d'agrégations biologiques et pédoclimatiques. Hubert *et al.*, (2007) montrent ainsi que les sols labourés exhibent une macroporosité dont la morphologie est continue tandis que sans labour, les sols présentent plutôt une organisation discrète de la macroporosité. Dans un mode de gestion sans labour, les lombriciens sont considérés comme des acteurs majeurs de structuration des sols, car les densités et les biomasses de communauté lombricienne y sont fortement soutenues (Tebbrügge & Düring, 1999 ; Brown *et al.*, 2003 ; Jordan *et al.*, 2004). Ainsi, l'arrêt du labour permet d'observer une augmentation du volume des macropores associés aux galeries lombriciennes (Ehlers, 1975).

La réduction du travail du sol est appréhendée de manière singulière dans le contexte de polyculture élevage du modèle agricole breton, la gestion des effluents d'élevage étant un enjeu environnemental important. Les effluents d'élevage (notamment les fumiers) sont généralement favorables aux communautés lombriciennes (Lee, 1985 ; Edwards & Bolhen, 1996; Leroy *et al.*, 2008) ; la simplification du travail du sol associée à un apport de fumier semble donc un mode de gestion favorable également pour les activités lombriciennes. A cet effet, Pagliai *et al.* (2004) montre l'accroissement du volume macroporal dans les dix premiers cm d'un sol lorsque l'on apporte du fumier. Cependant, l'évolution de la structure des sols et la proportion des états structuraux sont encore faiblement connues pour les modes de gestion combinant l'apport de MO exogène et la désintensification du travail du sol (Peigné *et al.*, 2007).

La typologie des faciès proposée dans le chapitre 1, permet de considérer les structures d'après leurs origines dans un sol, où les processus tant biologiques, anthropiques que pédoclimatiques, sont combinés. Pour diagnostiquer les effets d'une désintensification des travaux mécaniques du sol, nous avons présenté dans le Chapitre 2, les procédés pour appréhender la distribution spatiale des faciès par le biais d'une cartographie des profils pédologiques.

Dans ce chapitre, la cartographie des faciès a été utilisée pour apprécier les points suivants : (1) la contribution des activités lombriciennes dans l'organisation des structures des sols, (2) la distribution spatiale des faciès dans un profil pédologique, (3) l'appréhension des filtres environnementaux (profondeur de sol, travail du sol, fertilisation) dans la distribution des faciès de bioturbation (4) le lien entre la superficie des faciès de bioturbation et les caractéristiques des communautés lombriciennes.

Méthode

1. Utilisation de cartographie des faciès

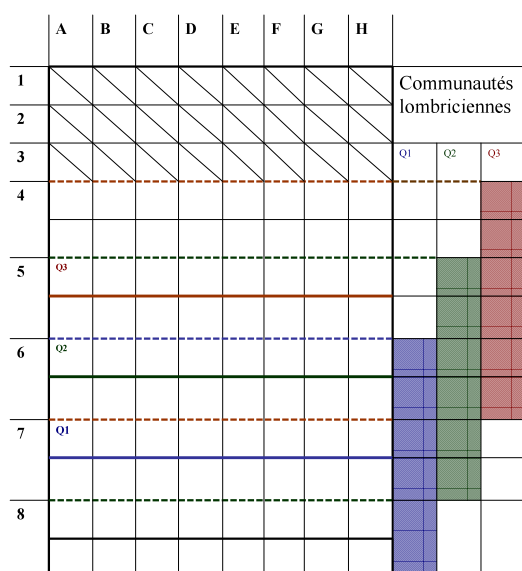


Figure 24: Représentation sur le cadre d'échantillonnage des lombriciens, des zones employées pour relier les communautés lombriciennes et les descriptions de profil (Q1, Q2, Q3).

Les procédures de cartographie et les stratégies de description des profils pédologiques sont présentées dans le Chapitre 2. Les cartographies de faciès réalisées sous le cadre d'échantillonnage lombricien (Q1, Q2 et Q3), sont notamment employées pour comparer les distributions de faciès de bioturbation et les structures des communautés lombriciennes à leur voisinage (Figure 24) : ainsi, trois cartes de profils pédologiques peuvent être reliées à une communauté lombricienne pour chacune des modalités.

2. Traitement des cartes de profils pédologiques

A partir des cartes de faciès digitalisées (Cf. Chapitre 2), l'information contenue dans la couche faciès est segmentée avec une couche de polygone qui matérialise les subdivisions du profil pédologique tant sur un plan vertical (paliers de profondeur de 5cm) que horizontal (bandes de 25cm) (Figure 25). Les superficies moyennes de chaque faciès, pour chaque intervalle de profondeur et pour chaque localisation horizontale ont été mesurés puis traités sous Excel.

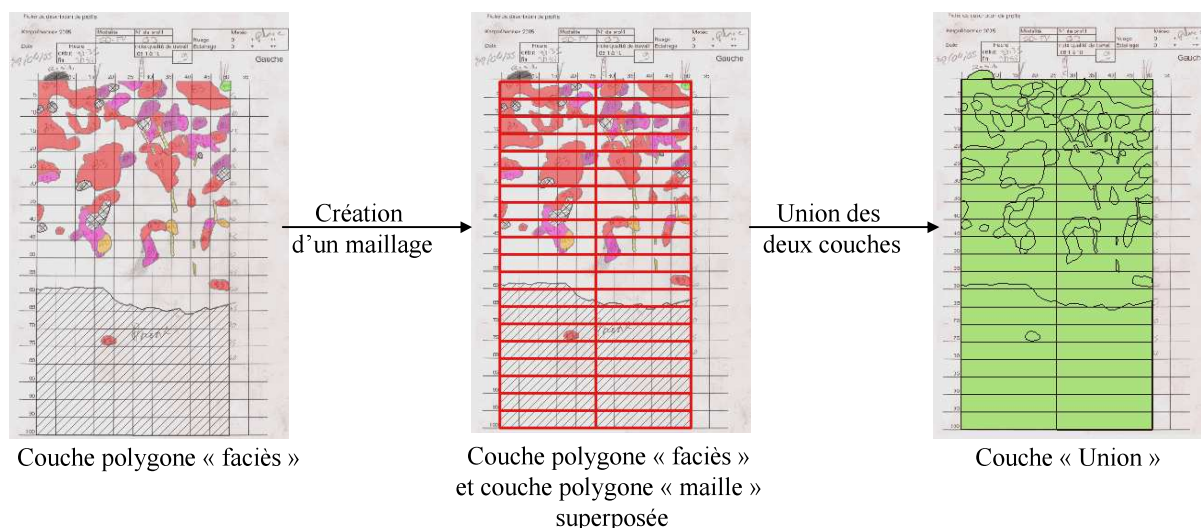


Figure 25: Fragmentation des surfaces de faciès par union de la couche de « faciès » avec une couche de « maille » définissant des intervalles de profondeur du profil pédologique.

3. Traitement des données

Le traitement cartographique des profils pédologiques permet d'obtenir des valeurs de superficies caractérisant un faciès/ une profondeur/ une localisation latérale/ un n° profil/ une modalité expérimentale (déclinaison du travail du sol et de la fertilisation).

Pour comparer les modalités expérimentales, l'analyse de variance (ANOVA) à un facteur contrôlé est réalisée après avoir normalisé les données, un profil étant considéré comme l'échantillon représentatif d'une modalité (6 profils par modalité). Pour rechercher l'origine des variances avérées par l'ANOVA (soit l'indice F de Fischer faible et H_0 rejetée), la comparaison multiple des moyennes est réalisée *via* le Test de Tukey (le **test** de la différence franchement significative). Cette procédure a été répétée pour comparer les intervalles de profondeurs : soit pour comparer les intervalles entre modalités (inter-modale), soit pour comparer les différents intervalles pour une modalité donnée (intra-modale). L'ensemble de ces tests est réalisé sous le logiciel Minitab 12. La comparaison de moyenne inter-modale a été restreinte entre 0 et 45 cm (deux horizons), l'apparition de matériaux schisteux devenant ensuite substantielle dans certains profils.

Les analyses multivariées des données (Analyses en Composantes Principales) ont été réalisées sous l'environnement R 2.7.2 avec le package Ade4TkGUI.

Résultats

1. Variabilité intra-modale de distribution des faciès

Les quatre sections des profils déterminées par les bandes verticales de 25cm sont utilisées ici pour appréhender les variations intra-modales de distribution des faciès de bioturbation. Lorsque l'intégralité du profil pédologique est pris en compte, des variations intra-modales sont mises en évidence pour les deux modalités LM et SDFV ($p < 0,05$). Toutefois, lorsque le test est appliqué pour comparer les intervalles de profondeur, aucune variation significative n'est observée quelle que soit la modalité.

2. Variabilité inter-modale de distribution des faciès

2.1. Assemblage des faciès dans les profils pédologiques

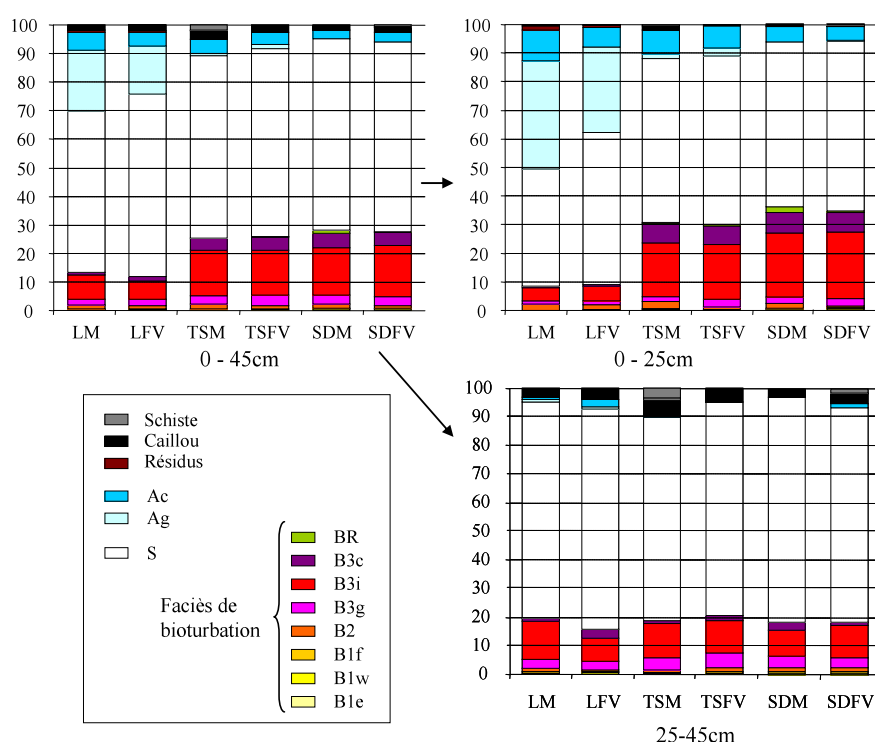


Figure 26 : Distribution inter-modale des faciès sur les profils pédologiques (45cm de profondeur) et selon les 2 horizons 0-25cm et 25-45cm, pour les six modalités.

Quel que soit le mode de fertilisation (M ou FV), les profils pédologiques des modalités sous labour (L) présentent des superficies de faciès de bioturbation inférieures à celle des modalités sans labour (respectivement $F=47,4$ et $F=39,9$; $p < 0,05$). Les modalités L sont caractérisées par une superficie importante du faciès anthropique Ag entre 0 et 25 cm. Pour les modalités sans labour (TS et SD), les profils pédologiques présentent une similarité de distribution des faciès de bioturbation : les profils en TS présentent cependant des traces de faciès Ag entre 0 et 10cm. Les distributions inter-modales par horizon pédologique indiquent que les différences observées à l'échelle du profil pédologique (modalités L vs TS et SD) sont uniquement localisées dans l'horizon de surface (de 0 à 25cm). Ainsi,

l'ensemble des faciès de bioturbation compose environ 9% (L) et 30-33% (TS et SD) de la surface totale du profil entre 0 et 25cm, et 15 à 21% pour l'ensemble des modalités de 25 à 45cm .

Quelle que soit l'intensité des travaux mécaniques du sol, les modalités sous fertilisation minérale (M) et organique (FV) présentent des superficies de faciès de bioturbation similaires à l'échelle du profil pédologique et de ses horizons, ceci confirmant la vraisemblance des profils de distribution sur la .

La composition en faciès de bioturbation est dominée par le faciès B3i et de manière générale par les faciès de catégorie B3, la proportion trois des faciès B1 réunis ne représentant jamais plus de 1% de la superficie totale du profil pédologique et des horizons.

2.2. Variabilité intermodale de distribution des faciès de bioturbation

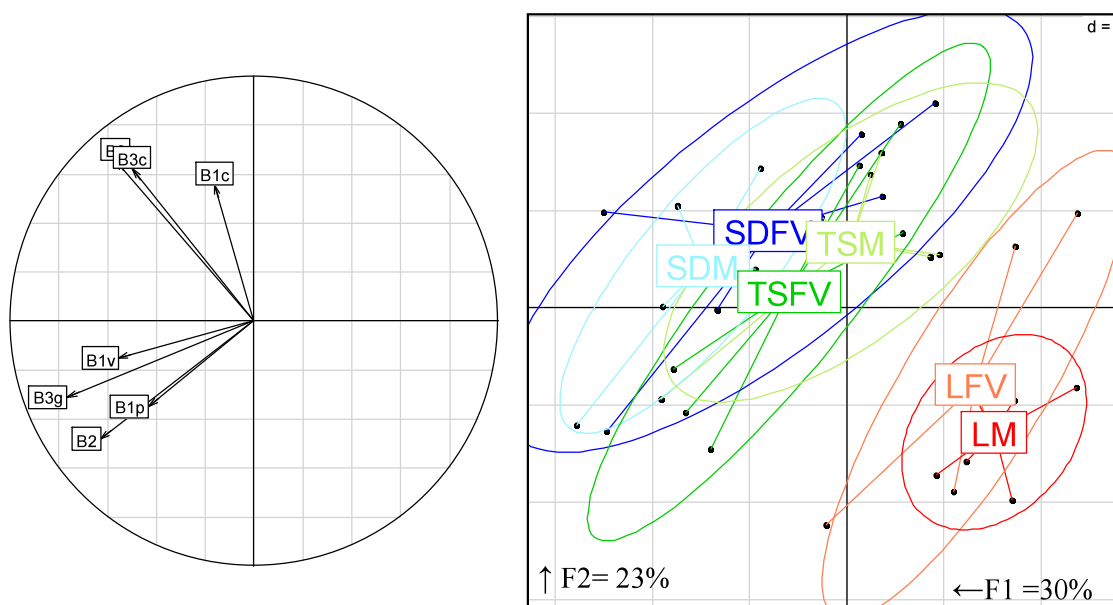


Figure 27: Analyse en composantes principales selon les 2 axes principaux (=53%), pour les six modalités expérimentales selon la variation de superficie des faciès de bioturbation.

L'analyse en composantes principales (ACP) réalisée avec l'ensemble des faciès de bioturbation pour les six modalités, confirme les tendances d'une nette différenciation des modalités labour et sans labour, et aucune différenciation selon le mode de fertilisation. La différenciation labour vs non labour est expliquée par la variabilité des superficies pour les faciès B3i et B3c, la faible variabilité intra-modale dans cette même direction établissant une composante stable de ces deux faciès durant nos observations de profil. A l'opposé, les deux faciès B3g et B2 contribuent fortement aux variabilités intra-modales, l'apparition de ces deux faciès dans un profil pédologique ne représente pas une superficie stable dans l'organisation des états structuraux d'un sol. Par ailleurs, les variabilités intra-modales liées aux deux faciès B3g et B2, sont plus marquées sous le mode de fertilisation organique quel que soit le mode de travail du sol.

2.3. Variabilité inter-modale de distribution des trois faciès B3

La et la indiquent une diminution des faciès B3i et B3c avec la profondeur tandis que la superficie des faciès B3g tend à augmenter. La distribution relative des trois faciès B3 indique en effet une différenciation inter modale (Labour vs Non Labour) et une différenciation de distribution relative entre les horizons pédologiques d'une même modalité (Figure 28). Entre 0 et 25cm, la superficie des faciès B3g (les plus récents) apparaît relativement plus importante (x2) dans les modalités L, tandis que la superficie relative des faciès B3c est supérieure (x2-3) dans les modalités TS et SD. Entre 25 et 45cm, la proportion des faciès B3c diminue (/2-3) et celle du faciès B3g s'accroît (x 3-4) pour les modalités TS et SD. Pour les modalités L, la proportion en faciès B3g reste relativement stable entre 25 et 45cm, tandis que la proportion des faciès B3c augmente sensiblement pour la seule modalité LFV.

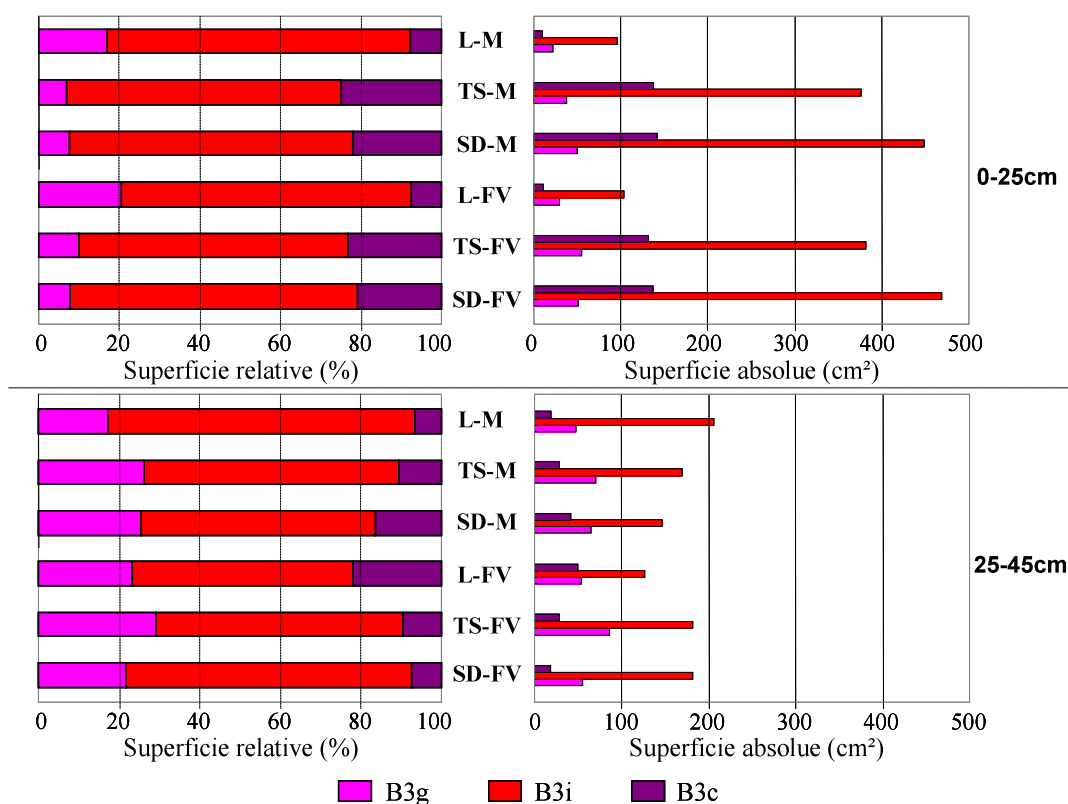


Figure 28: Superficies relatives et absolues des trois faciès B3g, B3i et B3c, pour les horizons de 0 à 25cm et de 25 à 45cm, dans les six modalités expérimentales du dispositif de Kerguéhennec.

3. Distribution verticale des faciès selon la modalité.

Pour les modalités TS et SD (FV et M), la superficie maximale des faciès de bioturbation est atteinte pour l'intervalle de profondeur 20-25 cm (Tableau 7 et). De manière générale, un pallier de faciès de bioturbation est perceptible entre 15 et 30 cm de profondeur (plus ou moins vérifié par les analyses comparatives de moyennes) (Tableau 7). Dans les premiers centimètres de sol de l'horizon A, une faible superficie de sol apparaît bioturbée ; des différences significatives avec l'intervalle de profondeur 20-25 sont attestées exceptée pour la modalité TSM. Sous 25cm de profondeur, nous observons une diminution quasi « asymptotique » de la superficie des traces d'activité lombricienne,

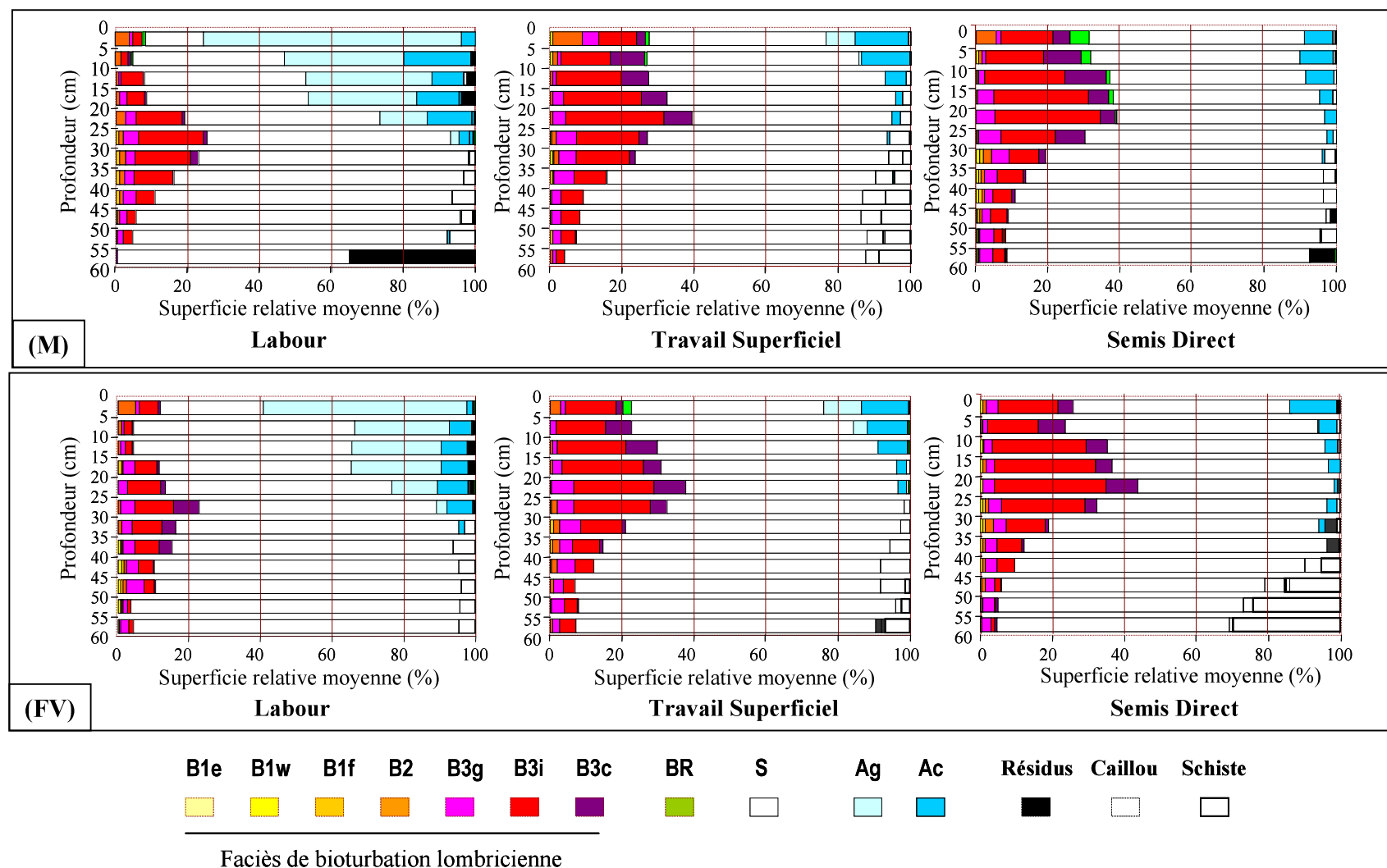


Figure 29: Distribution relative de l'ensemble des faciès par intervalle de profondeur, pour les trois modalités de travail du sol (L, TS, SD) sous les deux modes de fertilisation minérale (M) et organique (FV).

diminuant significativement à partir de 30 à 35cm devenant nulle à proximité de l'apparition du substrat pédologique.

Dans les modalités sous labour, la superficie maximale des faciès de bioturbation est mesurée entre 25 et 30 cm, soit sous l'horizon labouré. Dans l'horizon labouré, les surfaces bioturbées les plus importantes sont observées entre 15 et 25cm (près de poche de MO) et à proximité immédiate de la surface, l'intervalle de profondeurs comprise entre 5 et 15cm apparaissant comme faiblement bioturbé. Sous 30cm, les superficies bioturbées décroissent selon des profils similaires à ceux observés pour les modalités TS et SD.

Bien que des moyennes plus faibles soient mesurées entre 25 et 30 cm de profondeur pour les modalités L, aucune différence significative avec les modalités TS et SD ne sont mises en évidence.

Tableau 7: Superficies moyennes de l'ensemble des faciès de bioturbation par intervalle de profondeur et par modalité

Modalité → Profondeur	L-M	L-FV	TS-M	TS-FV	SD-M	SD-FV
0 – 5 cm	26 bc 1	47 ab 12	106 ab 3	87 bc 32	105 bc 3	109 bc 3
5 – 10 cm	17 c 1	15 b 1	105 ab 2	93 bc 2	124 ab 2	102 bcd 2
10 -15 cm	21 c 1	20 b 1	111 ab 2	125 ab 2	142 ab 2	142 ab 2
15 -20 cm	33 bc 1	45 ab 1	131 a 2	128 ab 2	149 ab 2	147 ab 2
20 -25 cm	75 a 1	54 ab 1	160 a 2	160 a 2	163 a 2	182 a 2
25 -30 cm	107 a	92 a	108 ab	135 ab	126 ab	133 ab
30 -35 cm	96 a	64 ab	97 ab	84 bc	72 cd	72 cde
35 -40 cm	66 ab	57 ab	60 bc	56 c	56 cd	50 de
40 -45 cm	43 bc	38 b	34 c	52 c	40 d	39 e

Les lettres indiquent la significativité des moyennes ($p > 0,05$) entre les intervalles de profondeur par modalité; tandis que les chiffres indiquent la significativité des moyennes entre les modalités par intervalles de profondeur.

4. Influence des communautés lombriciennes sur la distribution des faciès de bioturbation.

4.1. Relation entre les abondances lombriciennes et la superficie des faciès

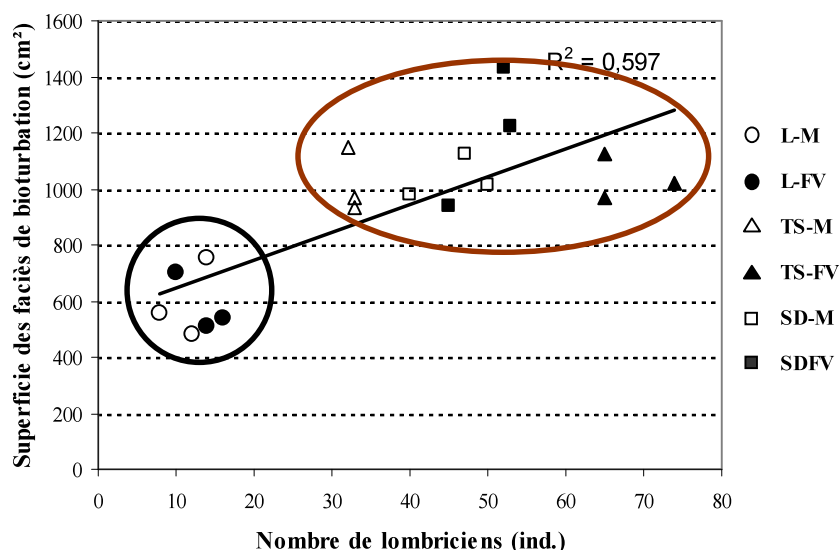


Figure 30: Relation entre la superficie des faciès de bioturbation et l'abondance des communautés lombriciennes extraites au voisinages des profil pédologiques.

Sur la Figure 30, la droite de régression formée par les superficies des faciès de bioturbation et les communautés lombriciennes associées est expliquée par deux ensembles de points : celui constitué d'une part des modalités LM et LFV (- de faciès B/ - de lombriciens) et celui constitué d'autre part avec les modalités TSM, TSFV, SDM et SDFV (+ de Faciès B/+ de lombriciens). Considérant les seules modalités TS, les communautés de TS-FV sont deux fois supérieures à celles de TSM mais les superficies totales des faciès de bioturbation (B) sont les mêmes.

4.2. Relation entre l'abondance des catégories écologiques et la superficie des faciès de bioturbation

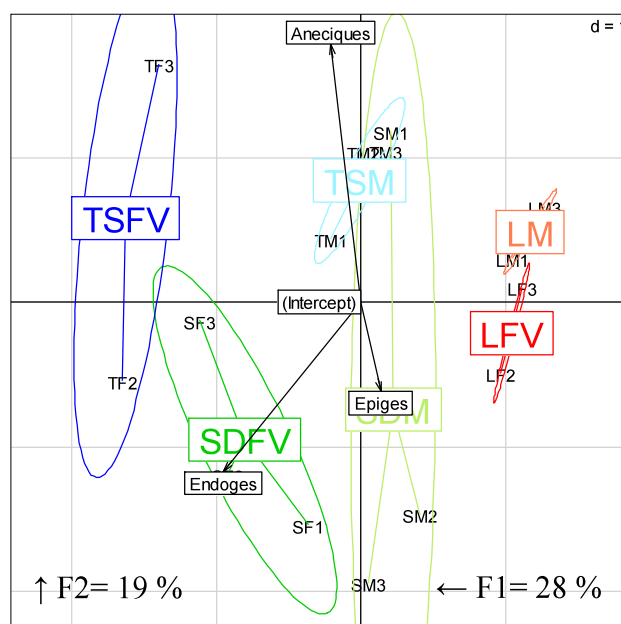


Figure 31 : Plans factoriels des observations en ACP-VI avec la superficie des faciès employée pour l'ACP et l'abondance des catégories écologiques lombriciennes comme variables instrumentales (VI).

L'analyse par ACP-VI (analyse en composantes principales en fonction de variables instrumentales) est employée pour comparer les descriptions de faciès et les communautés lombriciennes au voisinage des trois profils pédologiques par modalité. En premier lieu, nous constatons que l'ACP réalisée avec 3 () ou 6 profils (Figure 27) permet d'entrevoir des distributions graphiques légèrement différentes des modalités. En effet, en utilisant seulement trois profils, nous observons une variabilité inter-modale marquée pour la fertilisation organique (FV) pour les trois modes de travail du sol.

Les positionnements graphiques indiquent clairement que les modalités LM ou LFV ne sont pas reliées à l'une ou l'autre des catégories écologiques. Exception faite de la modalité SDFV, les hétérogénéités intra-modales des modalités TS et SD sont reliées au deuxième facteur qui est expliqué par la catégorie écologique des anéciques. La différenciation des modes de fertilisation n'est en revanche pas expliquée par une des catégories écologiques, bien que la modalité SDFV se différencie dans la même direction que les endogés

Discussion

Au cours de ce chapitre, la distribution des états structuraux a été appréhendée à travers le traitement cartographique des faciès identifiés sur un profil pédologique. Notre approche a permis d'estimer les contributions relatives et absolues des activités lombriciennes aux processus structuraux d'un sol agricole soumis à différents niveaux de contrainte anthropique.

1. Contribution des activités lombriciennes à la structuration des sols

1.1. Sous contrainte d'un gradient de désintensification du travail du sol

Consécutivement à la stimulation des communautés lombriciennes, la désintensification du travail du sol a favorisé l'évolution d'une structuration biologique de ces sols. En effet, les deux modalités sous labour sont caractérisées par une proportion faible de biostructures lombriciennes, nos résultats indiquant toutefois un impact significatif limité aux 25cm qui sont accessibles à une charrue. Ces résultats sont cohérents avec le fait que la structure d'un sol est régénérée avant chaque implantation d'une culture. La structuration biologique n'est cependant pas négligeable, la superficie des faciès de bioturbation pouvant atteindre 9% de la surface totale de l'horizon labouré. Dans cet horizon, les faciès de bioturbation sont préférentiellement localisés à la base de l'horizon labouré et près de la surface, cette distribution pouvant être orientée par la zone d'enfouissement des résidus organiques et par l'attraction comportementale des lombriciens vers la surface.

Exceptées qu'elles arborent des superficies résiduelles du faciès Ag (<5%) et des superficies légèrement plus importantes du faciès Ac (env. 15%) dans les dix premiers, les modalités TS se différencient modérément des modalités SD. Six mois après le travail superficiel, les modalités TS présentent des compositions relatives en faciès de bioturbation dans ces dix premiers centimètres de sol qui sont similaires aux modalités SD (). La structuration biologique des sols et la dynamique des biostructures se remettent donc rapidement en route après le travail superficiel.

1.2. Selon la nature des fumures

Les apports de fumier stimulent à la fois l'abondance et la biomasse des communautés lombriciennes (endogés et anéciques); sur le dispositif de Kerguéhennec cette biomasse a doublé en 5 années de différenciation des modalités. En revanche, cette stimulation n'est pas suivie d'une extension surfacique des biostructures lombriciennes, les modalités traitées avec ou sans fumier de volaille présentant des distributions semblables de faciès de bioturbation. Nos observations ne montrent pas de ce fait, de lien corrélatif entre les caractéristiques d'abondance et de biomasse d'une communauté lombricienne et leurs traces d'activité (Figure 30). L'addition d'une ressource trophique dans le milieu (comme le fumier) peut avoir un double effet : elle favorise les communautés lombriciennes mais inhibe l'intensité des activités de cette communauté. Lorsque les ressources trophiques ne constituent plus un facteur limitant, chaque individu peut de ce fait réduire son activité en ingérant moins de sol (bioturbation réduite), mais en acquérant suffisamment de ressources énergétiques. Ainsi Jeanson (1968) a démontré que l'addition de matières organiques (MO) pouvait réduire par cinq la production de galerie par *Lumbricus terrestris*. Cependant, l'intensité des activités lombriciennes est également contrôlée par la qualité des matières organiques apportées et notamment le rapport C:N de ces matières (Jeanson, 1968; Flegel *et al.*, 1998).

L'arrêt du labour aboutit à une stratification des MO du sol (Kay & VandenBygaart, 2002) et notamment à une accumulation de ces MO dans les tout premiers centimètres. Avec un apport de fumier, les profils de teneur en C_{tot} de la Figure 9 démontrent une accumulation supplémentaire des MO dans les cinq premiers centimètres de sol, mais en revanche aucune évolution des teneurs n'est détectée au delà de 5cm. L'apport de fumier de volaille ne conduit donc pas à une modification substantielle du comportement des lombriciens vis-à-vis de la localisation des ressources trophiques.

En parallèle de la stabilité surfacique des faciès de bioturbation, l'apport du fumier de volaille ne se traduit pas par un accroissement de macroporosité totale sur le dispositif de Kerguéhennec, comme ont pu cependant le montrer Pagliai *et al.* (2004), mais à l'inverse par une stabilité ou une réduction de la macroporosité dans les premiers centimètres du sol (Figure 7).

A la décharge des résultats acquis sur Kerguéhennec, il est concevable qu'un délai de différenciation supplémentaire soit nécessaire pour observer un effet du fumier de volaille sur l'évolution de la macromorphologie des sols. La capacité des lombriciens à enfouir les résidus organiques de surface peut entraîner un transfert substantiel des MO dans le profil pédologique (Lee, 1985 ; Zhang & Hendrix, 1995). Dans un système où la désintensification des travaux mécaniques vient d'être adoptée, l'arrêt du labour est sans doute l'événement majeur d'évolution de la morphologie des sols ; l'apport de MO pouvant rentrer en compte quand les processus structuraux tendent vers un équilibre.

2. Distribution verticale des faciès de bioturbation

La distribution verticale des faciès de bioturbation présente des profils quasi similaires pour les quatre modalités sans labour (TSM, TSFV, SDM et SDFV) (Figure 29). Ces profils présentent un schéma

invariable : une augmentation de la proportion des biostructures lombriciennes depuis la surface jusqu'à 25 cm de profondeur, puis une diminution progressive mais assez rapide jusqu'à la limite de sol exploitable qui est délimitée par l'apparition de la roche mère, soit la profondeur maximum du sol. Cette similarité suggère une prépondérance des facteurs pédoclimatiques dans le maintien des agrégats caractérisant un faciès de bioturbation. En effet, les teneurs en Corg régressant graduellement avec la profondeur, il est *a priori* inconcevable que les volumes de sol compris entre 20 et 25cm (pauvre en Corg) soient plus bioturbés que ceux localisés au voisinage de la surface du sol. Cette distribution peut être attribuée en premier lieu à la dynamique d'évolution des agrégats lombriciens qui varie selon la profondeur (Fitzpatrick, 1993 ; Feng *et al.*, 2001). Les premiers centimètres de sol sont en effet soumis à des contraintes climatiques plus extrêmes : avec des différentiels de température (diurnes, quotidiens, saisonniers), avec l'alternance des phases de dessiccation/humidification ; ces variations climatiques apparaissant de moins en moins intenses avec la profondeur. Les processus de gel/dégel et la dessiccation/humidification sont les processus physiques qui favorisent le plus la destruction des agrégats (Kværnø & Øygarden, 2006). L'augmentation des teneurs en Corg est prépondérante pour soutenir des biomasses microbiennes élevées (Chaussod, 1996) et une activité microbienne importante en surface. Pourtant, ces activités microbiennes favorisent la stabilisation des agrégats par l'hydrophobicité consécutive à la sécrétion des polysaccharides bactériens émis en superficie des agrégats (Chenu & Guérif, 1991). Cependant, selon Hindell *et al.* (1994) cette protection devient caduque dès lors que l'humidité du sol reste importante, ce qui est le cas durant une majeure partie de l'année sous un climat océanique tempéré ; les activités microbiennes conduisant à une désagrégation progressive des agrégats par la métabolisation des composantes organiques en surface des agrégats. La similarité des profils de distribution entre TS et SD dans les dix premiers centimètres de sol semble démontrer par ailleurs, le retour rapide à un équilibre des évolutions des biostructures lombriciennes (Figure 29).

L'observation des faciès suivant (hiver) et durant (printemps) une période d'activité lombricienne intense, met en évidence une localisation des faciès B3g (les plus récents) en deçà de 15 cm de profondeur ; ce faciès est sous-représentatif des premiers centimètres du sol où sont pourtant localisés les individus et activités des endogés. Etant donné l'absence de lombriciens endogés oligohumiques (*Octolassium cyaneum*) et la quasi-absence d'endo-anéciques (*Aporrectodea giardi*), ces traces d'activités correspondraient d'avantage à des activités de *Lumbricus terrestris*. Cette attribution des faciès est en partie confortée par les travaux de Zaller & Saxler (2007) qui ont montré en condition contrôlée, une activité de déplacement d'objets (graines) plus intense à 20cm de profondeur (56%) qu'à 10cm de profondeur (26%). Canti (2003) a par ailleurs montré que le transport des particules de sol s'effectue plutôt de proche en proche, les lombriciens préférant selon Darwin (1881) déposer leurs déjections dans des cavités d'origines variées présentes dans le sol. Les dépôts de déjection seraient donc avant tout guidés par la disponibilité locale des interstices du sol qui est générées en TS et SD par les lombriciens eux-mêmes ou par le processus de fissuration.

La variation d'épaisseur d'un sol est un facteur pouvant limiter le comportement des lombriciens (Kretzchmar, 1991). Sur le dispositif expérimental de Kerguéhennec, une variation intermodale de cette épaisseur a été détectée, l'épaisseur minimum constatée étant de 45cm. La régression des superficies de faciès de bioturbation ne présente cependant pas de variation intermodale significative entre 25 à 45cm de profondeur, cette variation de profondeur ne semble pas affecter la structuration biologique au-dessus de 45cm. Cette profondeur peut limiter toutefois la profondeur de prospection des lombriciens anéciques et notamment *Lumbricus terrestris* qui peut descendre jusqu'à 3 mètres de profondeur (Bachelier, 1978).

3. Les limites de la méthode de description des faciès

Bien que les traces d'activités lombriciennes soient aisément visibles dans un profil pédologique, les premiers centimètres d'un sol constituent une zone particulièrement complexe à observer (Brewer, 1964 ; Kretzchmar, 1978) ; le premier auteur ajoutant que la caractérisation fine des biostructures lombriciennes dans ces premiers centimètres nécessite une observation micromorphologique. La lisibilité de cette zone peut être rendue difficile par des objets tel que les systèmes racinaires (du blé en 2005), par les résidus organiques de surface. De plus, d'autres acteurs fauniques peuvent altérer la morphologie des agrégats lombriciens : c'est le cas des activités de la mésofaune (enchytréides, larves d'insectes...) ou encore de la faune de surface qui vient s'enfouir (limaces, carabes,...). Ainsi, la limite définie par la surface d'un sol ne se présente pas sous la forme d'une ligne droite mais une micro-topographie avec des oscillations centimétriques, le traitement cartographique par intervalle de profondeur moyennant ainsi la limite de cette ligne de surface.

Les agrégats fécaux produits dans les premiers centimètres par la catégorie écologique des endogés (*Aporrectodea caliginosa*), ne se présentent sans doute pas sous la forme de patches centimétriques comme peuvent l'être les structures observées en profondeur. Les endogés ayant un comportement alimentaire géophage, ils réinjectent leurs déjections continuellement dans les galeries qu'ils viennent d'excaver. Les structures endogées peuvent ainsi apparaître sous la forme de quelques agrégats diffus dans la matrice de sol (par opposition aux larges patches de structures observables en profondeur) et donc qui sont de ce fait plus difficile à caractériser étant donnée la taille de celles-ci (une galerie de *A. caliginosa* ayant un diamètre maximal de 2mm).

En résumé

Les processus de structuration lombricienne des sols sont favorisés par la suppression du labour. Cependant au bout de cinq années de différenciation, les modalités sous labour présentent des superficies de faciès de bioturbation analogue à celle observées pour les modalités TS et SD sous 25cm. Les modalités Travail Superficiel (TS) et Semi Direct (SD) ne sont pas différenciées en terme de superficie des faciès de bioturbation.

Bien que les communautés lombriciennes soient favorisées, les apports de fumier de volaille ne favorisent pas l'augmentation de surface des faciès de bioturbation.

Pour les modalités TS et SD, les distributions verticales de faciès de bioturbation sont semblables, les superficies maximales sont atteintes entre 20 et 25cm de profondeur.

CHAPITRE 4

Caractéristiques géométriques des facies de bioturbation, sous l'influence des filtres environnementaux

Introduction

La localisation et la dimension spatiale d'un volume de sol bioturbé peuvent être considérées comme la réponse comportementale des lombriciens aux filtres environnementaux. Le comportement lombricien doit en effet composer avec les « contraintes globales » telles que la profondeur de sol, la granulométrie, l'hydromorphie ou la teneur et la nature des MO (Lavelle, 1988; Kretzschmar, 1991, Scullion *et al.*, 2007), mais également à des « contraintes localisées » comme les zones de compaction, la localisation des matières organiques (Jeanson, 1968; Binet, 1993 ; Buck *et al.*, 2000; Bruneau *et al.*, 2004).

Dans le chapitre 3, l'approche cartographique a mis en évidence la contribution substantielle des déjections lombriciennes (les faciès B3) dans la formation de la structure des sol, tandis que les galeries (faciès B1) ne sont représentés par un faible surface de profil pédologique (>1%). Cette faible contribution est confirmé par les travaux Ehlers (1975) démontrant que les galeries lombriciennes ne représenteraient que 0,2% du volume total d'un sol non labouré. Par ailleurs, selon Canti (2003), la description d'un profil pédologique est inappropriée pour étudier la géométrie des galeries, dont le réseau est sectionné par l'aplomb du profil pédologique qui exhibe toutefois des fragments de faciès linéaires et des macropores. Pour cette raison, Sveistrup *et al.* (1997) et de Pérès (2003) ont adoptée la quantification horizontale pour décrire la géométrie des réseaux de galerie au terrain. Les faciès B3 se présentent sous la forme de patches aux tailles variées et aux formes plus ou moins régulières, résultant ainsi de la disponibilité des interstices pouvant contenir les déjections (cavités, fissures, galerie). De ce fait, la géométrie spatiale des faciès B3 répond au comportement opportuniste des lombriciens face aux contraintes mésologiques locales. Dans notre contexte d'étude, cette géométrie serait dépendante des processus anthropiques (travail du sol, compaction, fertilisation) et pédoclimatiques (profondeur, la limite entre les horizons).

Nous voulons ainsi définir dans ce chapitre, dans quelles mesures (1) les caractéristiques géométriques observées sont associables aux caractéristiques morphologiques des trois faciès de bioturbation B3 et (2), si la variabilité des caractéristiques géométriques des faciès peut-être reliée à une localisation particulière dans un profil pédologique. Ces objectifs permettront de discuter de la relation entre les propriétés géométriques d'un faciès et les filtres environnementaux (travail du sol, fertilisation, profondeur), en comparant des profils issus des six modalités expérimentales de Kerguéhennec. Les caractéristiques géométriques d'un faciès ont été définies selon des critères de taille, de forme ainsi que d'orientation.

Méthodes

1. Acquisition et traitement informatique des cartes de faciès

Les six cartes de distribution des faciès (Q1, Q2, Q3, P1, P2 et P3) sont utilisées dans ce chapitre, mais ne sont pas employées pour mesurer des variabilités intra-modales. Ainsi, les informations acquises

sur les faciès pour les 6 profils d'une modalité sont rassemblées pour étudier les variabilités intra-modales.

2. Pré-requis à l'analyse géométrique des faciès

L'analyse polygonale des faciès est réalisée avec le logiciel ArcGIS 8.3. Chaque carte de profil est préalablement géoréférencée de manière à ce que la coordonnée $Y = 0$ corresponde à la surface du sol (point le plus haut) et que la coordonnée $X = 0$ corresponde à l'extrémité gauche du profil. L'unité de géoréférencement choisie est le millimètre, ce qui permet un positionnement précis des polygones en rapport aux intervalles de profondeur. Pour chaque polygone, matérialisant chacun des faciès (de bioturbation), peuvent être déterminés différents types de coordonnées (barycentre, Y_{max} , Y_{min} , X_{max} et X_{min}) ainsi que des paramètres géométriques élémentaires (superficies et périmètres).

3. Choix des coordonnées d'un polygone pour localiser la profondeur

Bien que la coordonnée Y du barycentre paraisse un choix pertinent pour affecter une profondeur moyenne à un polygone, nous avons choisi la coordonnée Y_{max} . Le barycentre a pour inconvénient de paramétrer le positionnement du polygone selon deux variables : (1) la distance à la surface et (2) la caractéristique géométrique du polygone ; la seconde variable faisant varier réciproquement le positionnement du barycentre Y dans un contexte où les polygones ont des tailles et des formes variées. Nous avons fait le choix du Y_{max} , car quelle que soit la caractéristique géométrique du polygone étudié, sa profondeur sera attribuée selon son apparition dans le profil avec comme seule variable : la distance à la surface.

4. Présélection des polygones

Avant analyse géométrique, nous avons sélectionné les polygones à étudier. En effet les polygones adjacents à la bordure des cartes de profil ont été écartés, car ils se retrouvent de ce fait coupés par la limite du profil. Ainsi les polygones sélectionnés ne possèdent aucune des coordonnées : $X_{min} = 0$; $X_{min} = 500$, $X_{max} = 500$ et $X_{max} = 1000$. Les polygones adjacents à la surface du sol (et de ce fait coupés par la limite naturelle du profil) sont intégrés à l'analyse. Lors de l'analyse, ils sont toutefois distingués des polygones proches de la surface qui ne touchent pas le bord ($Y < 0$).

5. Paramétrage des formes polygonales modèles

Les polygones présents dans un profil pédologique présentent à la fois des formes basiques (rond, tubes, haricots, tube tortueux, formes complexe) mais également des formes complexes, un paramétrage a alors été réalisé avant l'application l'indice de forme choisi.

Parmi tous les indices de formes présentés dans la littérature, nous en avons choisi un seul, simple, et assez robuste et qui est compatible avec les variables pouvant être calculées avec l'interface ArcGIS : « l'indice de contorsion du périmètre ». Cet indice nécessite de connaître le périmètre et la superficie du polygone. Il repose sur une comparaison du périmètre d'un polygone à celui d'un disque de même superficie. Cet indice (I_c) est calculé selon une déclinaison de l'équation de Gravelius (1963) soit :

$$I_c = \frac{4\pi S}{P^2}$$

S : Superficie du polygone

P : Périmètre du polygone

La valeur de cet indice oscille entre 0 et 1 : quand l'indice du polygone est proche de 1, la contorsion est faible et décèle un polygone géométriquement proche d'un disque; à l'inverse, quand l'indice tend vers 0, il indique une forte contorsion du polygone allant jusqu'à une forme linéaire.

Etant donnée la dispersion des polygones extraits d'une carte de profil, nous avons créé arbitrairement 4 classes de forme selon des intervalles de contorsion. Ainsi :

Forme A	Indice supérieur à 0,7 → Polygone à forme régulière
Forme B	Indice compris entre 0,5 et 0,7 → Contorsion moyenne
Forme C	Indice compris entre 0,2 et 0,5 → objets contorsionnés
Forme D	Indice inférieur à 0,2 → objets fortement contorsionnés

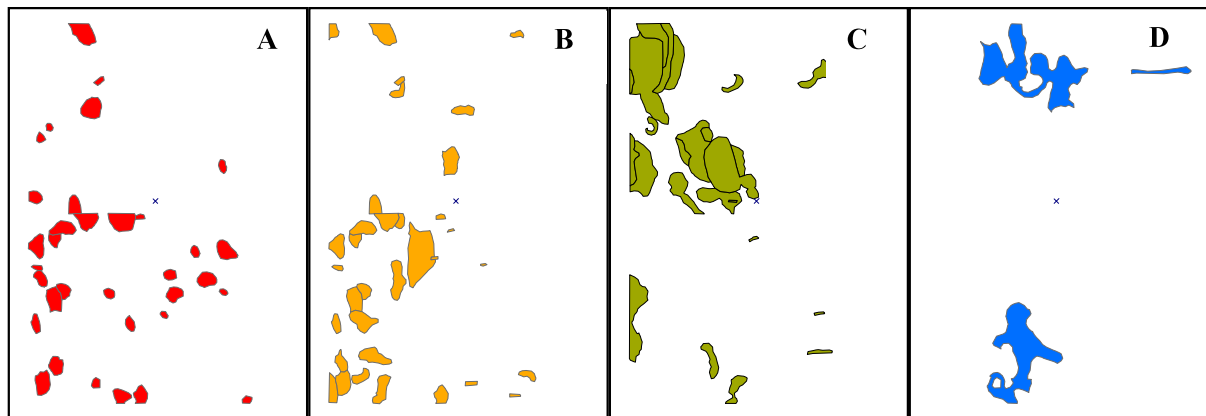


Figure 32: Distinction des quatre formes de polygone selon les indices de contorsion (0,7-1 ; 0,5-0,7 ; 0,2 - 0,5 et 0-0,2) avec respectivement de gauche à droite les classes A, B, C et D.

Selon 4 classes formées, la figure2 donne un exemple de séparation des polygones appliqués à tous faciès dans un profil pédologique. Cette figure confirme la distinction de forme, des plus régulières aux plus contorsionnées (A à D), la classe D intégrant cependant des formes linéaires et des patatoïdes⁷.

6. Mesure de l'orientation moyenne d'un polygone dans l'espace du profil

6.1. Présélection pour la mesure d'orientation

Pour la mesure spécifique de l'orientation moyenne, nous avons réalisé une sélection secondaire des polygones. En effet, le paramètre d'orientation n'a aucun intérêt à être déterminé pour les formes régulières (A) (= proche du disque). Pour les formes très complexes (D), il apparaît rédhibitoire d'en mesurer une orientation moyenne, d'autant que les formes linéaires (pour lesquelles cette mesure serait justifiée) correspondant à des faciès B1 (galerie) qui ne sont pas analysés dans ce chapitre. En rapport

⁷ Un **patatoïde** est une figure géométrique connexe qui est dépourvue de toute symétrie ou propriété remarquable

avec les formes de polygones paramétrées (Cf. fig.2), seules les classes de formes B et C seront considérées dans l'analyse.

6.2. Mesure de l'orientation dans l'espace

Cette mesure spécifique est réalisée sous ARCGIS 9.2 au moyen d'une macro « Polygon Diameter Azimuth Tool » (développé par Robert Brundage⁸). Cette extension permet de calculer l'azimut⁹ du diamètre d'un polygone (soit l'axe majeur ou plus grande distance antipodale). A partir des valeurs d'angle obtenues, les polygones sont compartimentés arbitrairement selon les quatre axes d'orientation majeur : verticale (V), horizontale (H), oblicité droite (OD) et oblicité gauche (OG) (Figure 33). L'oblicité est déterminée en fonction de l'angle créé avec à l'axe vertical du profil

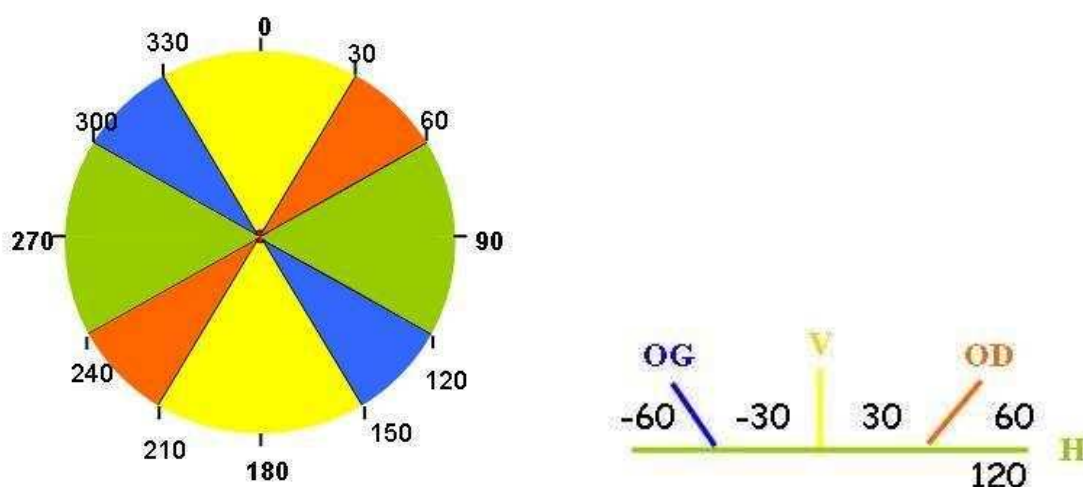


Figure 33 : Représentation schématique des plages d'azimuts et angles utilisés pour la définition de l'orientation majeure des polygones.

7. Traitement des données

7.1. Choix des caractérisations surfaciques

La sélection des polygones pour les différents niveaux d'analyse géométrique est réalisée sous Excel au moyen des formules de logique (Tableau 8).

Tableau 8: Récapitulatif du mode de sélection des faciès intégrés aux analyses

Cas ↓	Coordonnées				Caractérisation géométrique ?	Forme	Caractérisation orientation
	Xmin	Xmax	Xmin	Xmax			
1	<0	<1000	>500	>500	Non		Non
2	>0	>1000	>500	>500	Non		Non
3	>0	<1000	<500	>500	Non		Non
4	>0	<1000	>500	<500	Non		Non
5	>0	<1000	>500	>500	Oui	A	Non
6	>0	<1000	>500	>500	Oui	B	Oui
7	>0	<1000	>500	>500	Oui	C	Oui
8	>0	<1000	>500	>500	Oui	D	Non

⁸ <http://arcscripsts.esri.com/details.asp?dbid=14570>

⁹ Azimut : angle horizontal entre la direction d'un objet et une direction de référence (ici axe des profondeurs).

7.2. Traitement des données

La variabilité de superficie des faciès étant importante, les distributions de faciès selon la profondeur et selon la modalité, sont présentées sous forme de boîtes à Moustache (Box blot), ce format de représentation donnent diverses informations sur la répartition des superficies de faciès (en complément des moyennes). Les boîtes à moustaches permettent notamment de détecter les superficies moyennes de faciès fortement influencées par des vastes superficies, la valeur médiane évoluant moins rapidement.

Résultats

1. Diversité de taille des faciès de bioturbation B3

L'ensemble des faciès de bioturbation (B3g, B3i et B3c) a été utilisé pour étudier la fréquence relative des superficies (Figure 34). Bien qu'ils présentent de larges éventails de superficie, les faciès possèdent une gamme préférentielle: ainsi 80 % des faciès B3g ont une superficie comprise entre 3 et 14 cm², entre 4 et 25 cm² pour le faciès B3i et entre 6 et 22cm² pour le faciès B3c. Les fréquences maximales sont atteintes pour des superficies de 5 et 8 cm² pour B3g, de 7 et 8 cm² pour B3i et de 7 et 13 cm² pour B3c. Par ailleurs, une taille minimale caractérise les trois faciès selon une hiérarchie : B3g< B3i< B3c. La valeur médiane des faciès est située approximativement à 12cm² pour B3g et 15cm² pour B3i et B3c. Aucune des distributions ne répond au test de normalité de Shapiro-Wilk (rejeté, $p < 0,001$). La comparaison des variances sur des moyennes d'échantillons appariés (par intervalle de superficies) ne montre pas de différences entre les distributions ($F < 1$ et $p = 1$).

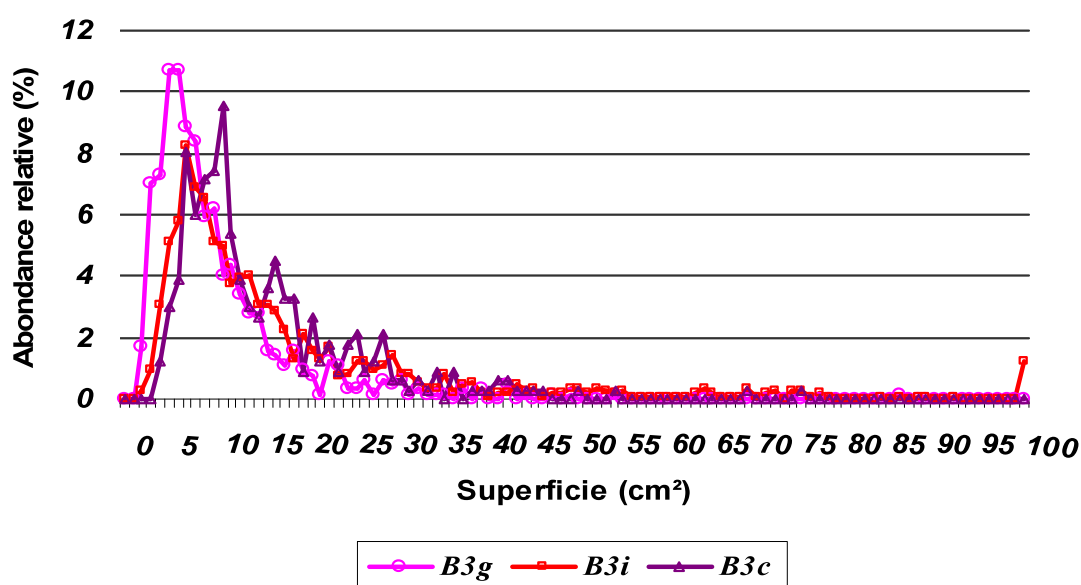


Figure 34: Distribution relative des superficies pour les trois faciès B3g, B3i et B3c

2. Influence des pratiques culturelles sur la taille des faciès

Pour l'ensemble des modalités, les superficies du faciès B3g présentent des moyennes stables oscillant autour de 10cm², la médiane confirme cette stabilité avec une valeur située de 7 et 8cm². Les

superficies moyennes du faciès B3i sont plus diversifiées d'une modalité à l'autre, cette moyenne se situant à environ 15cm² pour les labours (LM et LFV) contre une valeur de 20cm² en Semis Direct (SD). Toutefois, les valeurs médianes oscillent entre 10 et 14 cm² pour l'ensemble des modalités, elle induit une proportion élevée de gros faciès en SD et TS. Pour le faciès B3c, les moyennes de superficies sont comprises entre 10 et 15cm² pour les modalités LM, LFV et TSM (médiane entre 10 et 12cm²). Cette moyenne est plus élevée pour les deux SD et le TSFV, elle est associée à une variance plus grande et une médiane stable à 15cm².

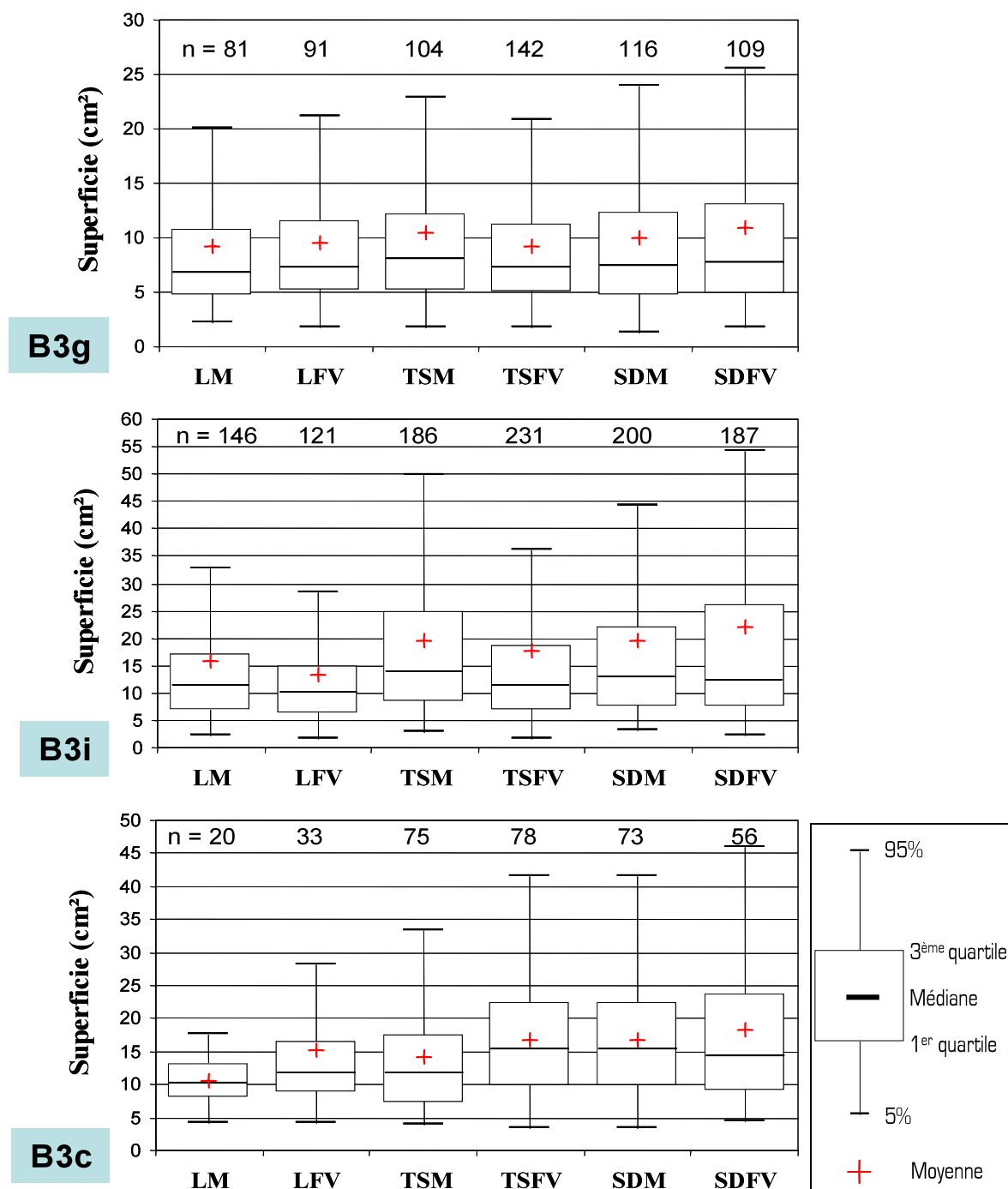


Figure 35 : Représentation des distributions de superficies pour les trois faciès B3, observées sous les six modalités agricoles. (A droite, interprétation du mode de représentation en Box plot)

3. Relation entre la distribution verticale et la taille des faciès

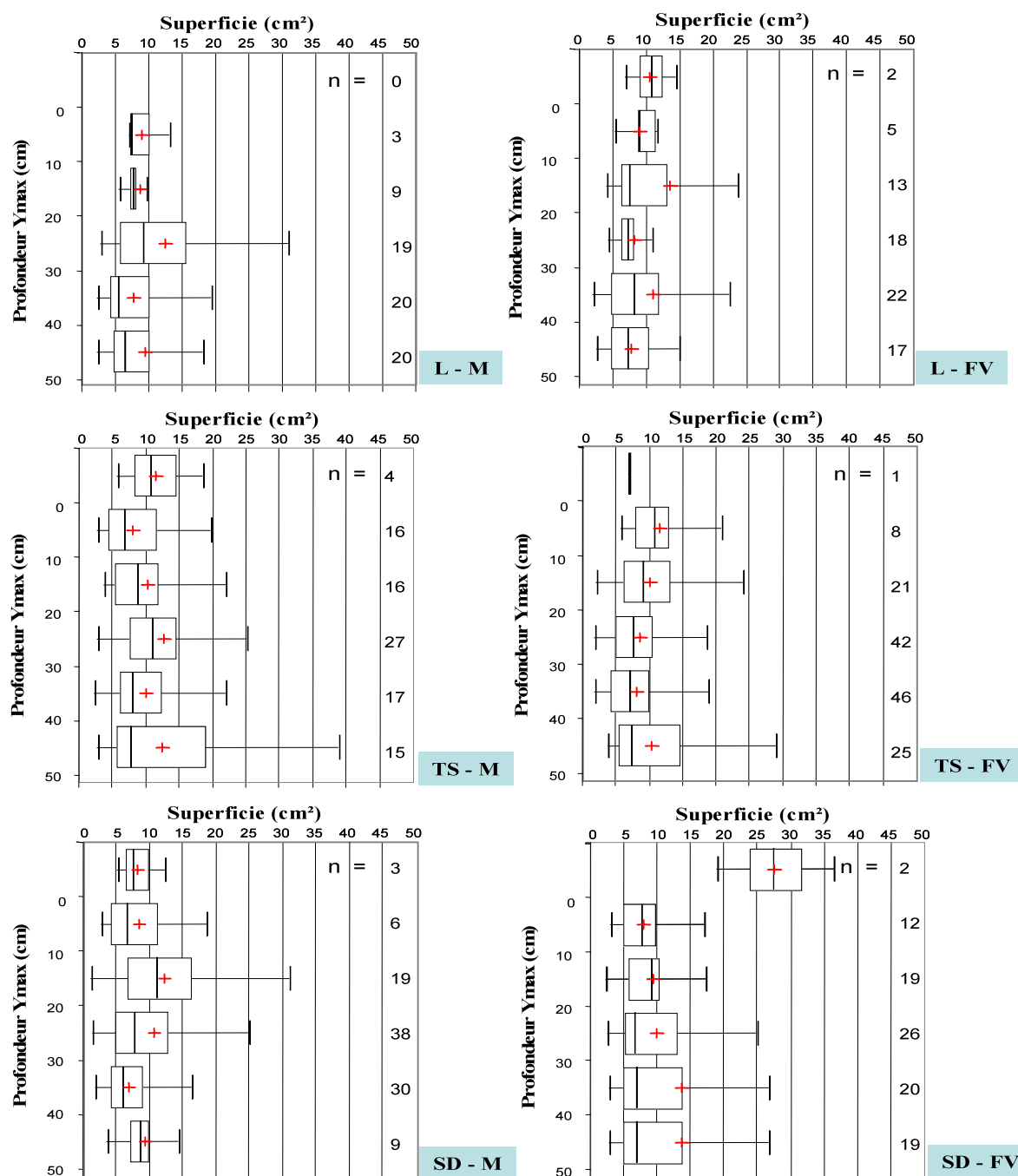


Figure 36 : Distribution de taille du faciès B3g en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales.

Les profils de distribution du faciès B3g confirment la stabilité relative des superficies moyennes oscillant autour 10cm², et des superficies médianes comprises entre 5 et 10cm² (Figure 36). Cette superficie moyenne est cependant dépassée en profondeur (30 à 50cm) en SDFV, la médiane reste cependant stable. Toujours en SDFV, la moyenne élevée de 2 faciès en contact de la surface peut être expliquée à chaque fois (après visualisation des cartes de profil) par la présence d'un système racinaire de maïs de la rotation précédente qui est zone d'attraction pour les lombriciens (Binet *et al.*, 1997). En

résumé, bien que les superficies du faciès B3g présentent une variabilité importante, la majorité d'entre elles présente une gamme « standard » de superficie.

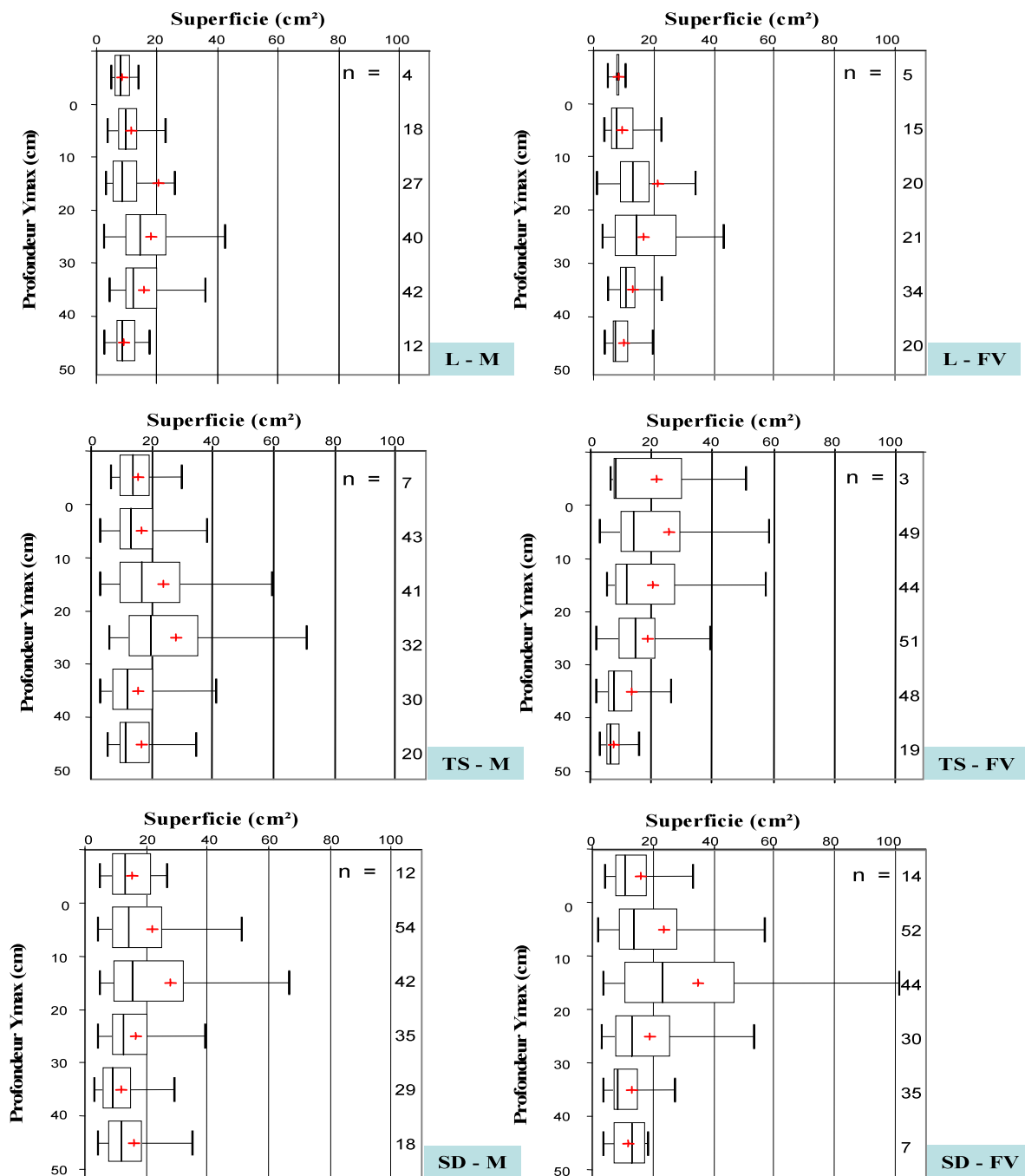


Figure 37: Distribution de taille du faciès B3i en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales

Sous labour, les superficies moyennes les plus relevées du faciès B3i sont atteintes à partir de 10 à 30 cm de profondeur, elles dépassent le 3^{ème} quartile entre 10 et 20 cm ; les faciès B3i de grande taille apparaissent donc le plus fréquemment dans la zone limite atteinte par la charrue (≈ 20 cm)(Figure 37). Pour les modalités sans labour, les superficies atteignent 32cm² entre 10 et 20 cm pour les SDM et SDFV, et 28cm² entre 20 et 30 cm en TSM. Pour TSFV, les moyennes surfaciques décroissent depuis la surface, mais la médiane qui n'accompagne pas cette évolution atteint sa valeur maximale entre 20

et 30 cm. Dans cette dernière modalité, les faciès incriminés dans ce profil de distribution moyen des superficies sont liés à un seul profil, nous n'y avons cependant pas observé d'objet ou d'anciennes traces de résidus organiques. Au delà de 30cm en TS et 20 cm en SD, les superficies moyennes et médianes du faciès B3i régressent régulièrement avec la profondeur, les superficies moyennes dépassant en permanence les superficies médianes. En résumé, le faciès B3i est caractérisé par des superficies très variées, les faciès les plus volumineux occupant les espaces les plus bioturbés (20-30cm) observés dans le chapitre 3.

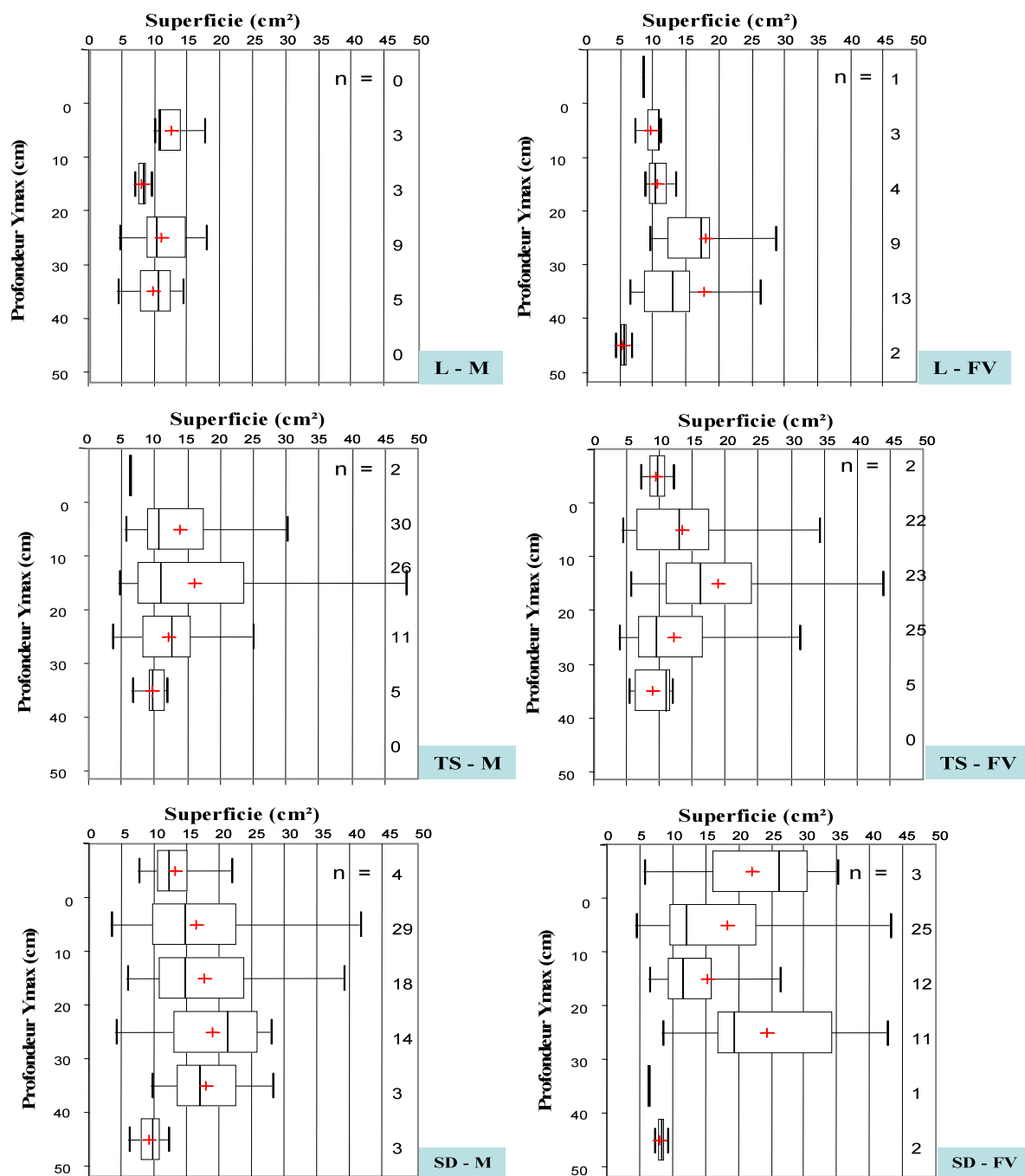


Figure 38: Distribution de taille du faciès B3c en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales

Sous labour (LM et LFV), les faciès B3c sont représentés par un faible nombre d'entités surfaciques qui n'autorise pas à tirer quelques enseignements des représentations graphiques (Figure 38). Les faciès B3c présentent des distributions de superficies légèrement différenciées entre les modalités TS et SD pour la profondeur comprise entre 0 et 30cm (Figure 38). Pour les TS, les superficies moyennes du faciès B3c apparaissent supérieures pour la profondeur d'apparition de 10 à 20cm de profondeur; tandis qu'il n'apparaît pas de distribution spécifique pour les deux modalités SDM et SDFV.

4. Diversité de forme d'un polygone de bioturbation

4.1. Relation entre la taille moyenne d'un polygone et sa forme géométrique

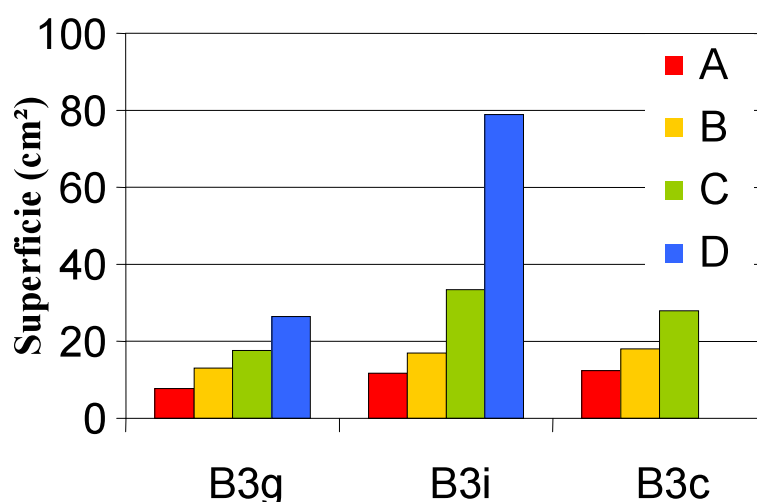


Figure 39: Superficies moyennes des faciès B3g, B3i et B3c selon la classe de forme polygonale.

Quel que soit le faciès B3 étudié, la contorsion des formes polygonales accompagne l'accroissement surfacique des faciès. Ainsi, les formes régulières ont généralement une taille réduite voisine de 10 cm². Etant donnée la forte superficie des formes D (env. 80 cm² en B3i), les grands polygones sont donc généralement caractérisés par des formes complexes ().

4.2. Distribution des formes polygonales en fonction du faciès

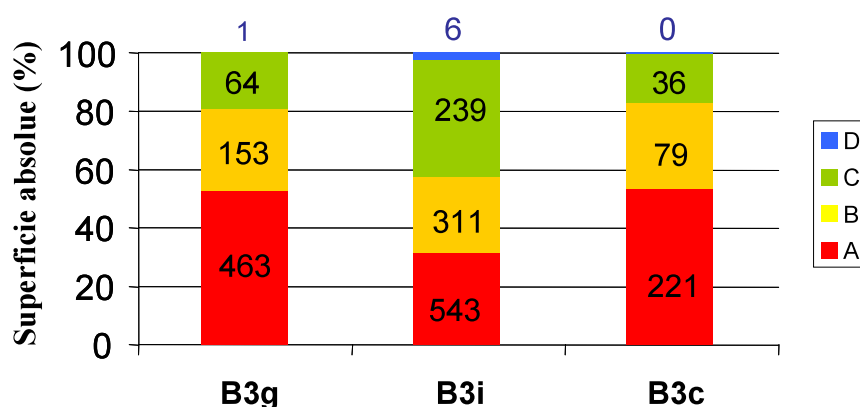


Figure 40: Superficies relatives des formes polygonales pour les trois faciès B3.

Les formes polygonales régulières (A) sont les plus fréquemment observées pour chacun des faciès B3 (). Les formes contorsionnées (B et C) représentent cependant 50% des faciès B3i contre environ 30%

pour les faciès B3c et B3g. En terme de superficie relative, les faciès B3c et B3g présentent une répartition similaire des 4 classes de forme. Parce qu'ils ont une faible superficie moyenne (), les formes régulières (A) ne représentent cependant que 53% des faciès B3c et B3g et 31% pour le faciès B3i.

4.3. Influence des pratiques culturelles sur la superficie des formes d'un faciès

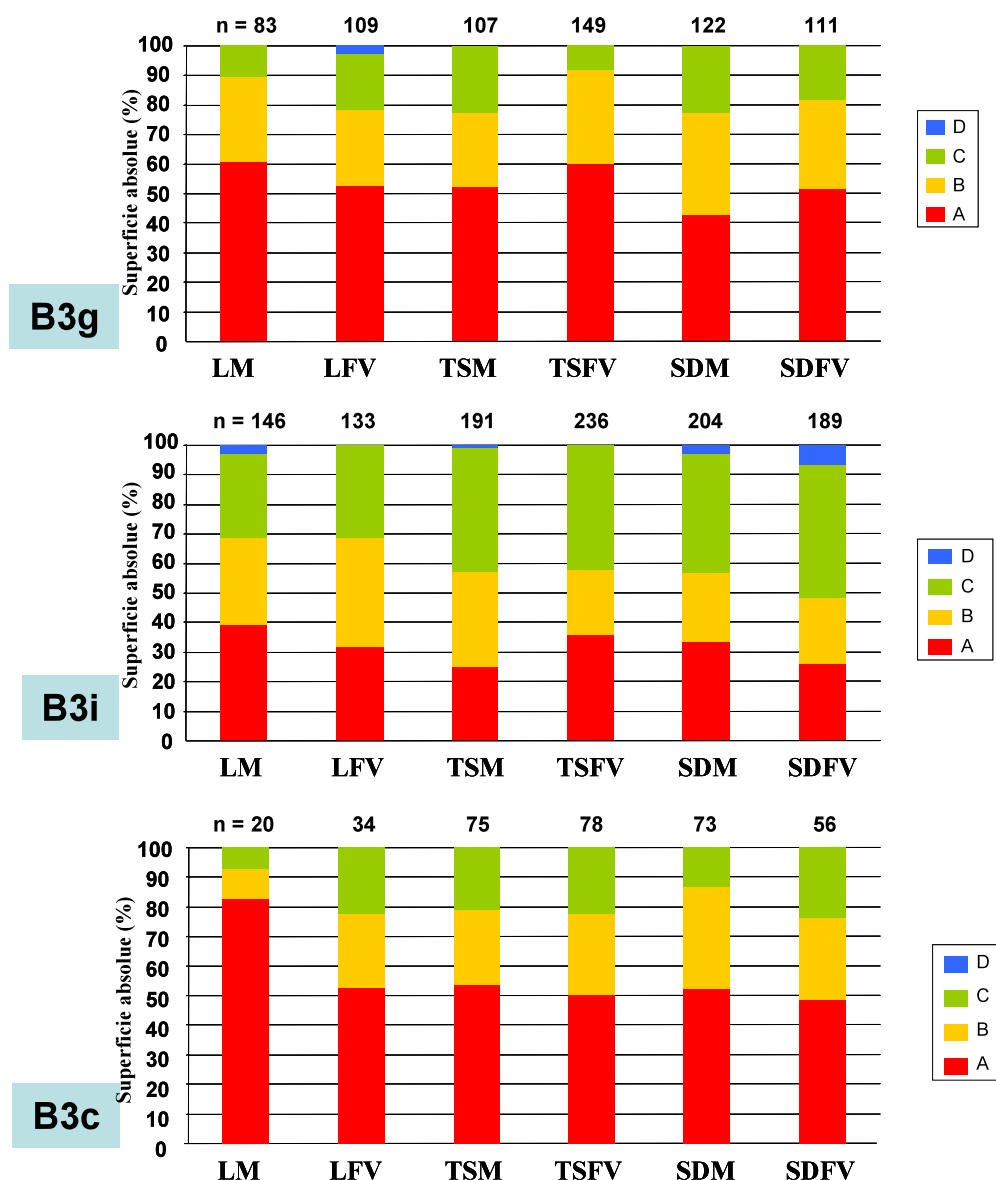


Figure 41: Superficie relative des quatre classes de forme polygonale pour les trois faciès B3g, B3i et B3c selon la modalité expérimentale.

Bien qu'une plus faible superficie moyenne en polygones de classe A soit observable sous semis direct, l'impact des modalités sur la proportion des formes géométriques est relativement modéré en ce qui concerne le faciès B3g (Figure 41). Pour le faciès B3i, les formes A contribuent entre 25 et 40% à la superficie moyenne. Un léger effet labour vs non labour est observable : sous labour 30 à 35% sont de forme B et 30% de forme C, tandis que sous TS et SD la superficie occupée par la forme C est plus importante (40 à 45%). Excepté pour la modalité LM, les distributions surfaciques des trois formes du

faciès B3c sont homogènes avec 50% de forme régulière A, 25% de B et 25% de C (sauf pour SDM avec respectivement 35 et 15% pour B et C)). La différenciation de la modalité LM peut être expliquée par la faible abondance de faciès caractérisables (=20).

4.4. Distribution des formes de faciès selon la modalité expérimentale et selon la profondeur de localisation des faciès

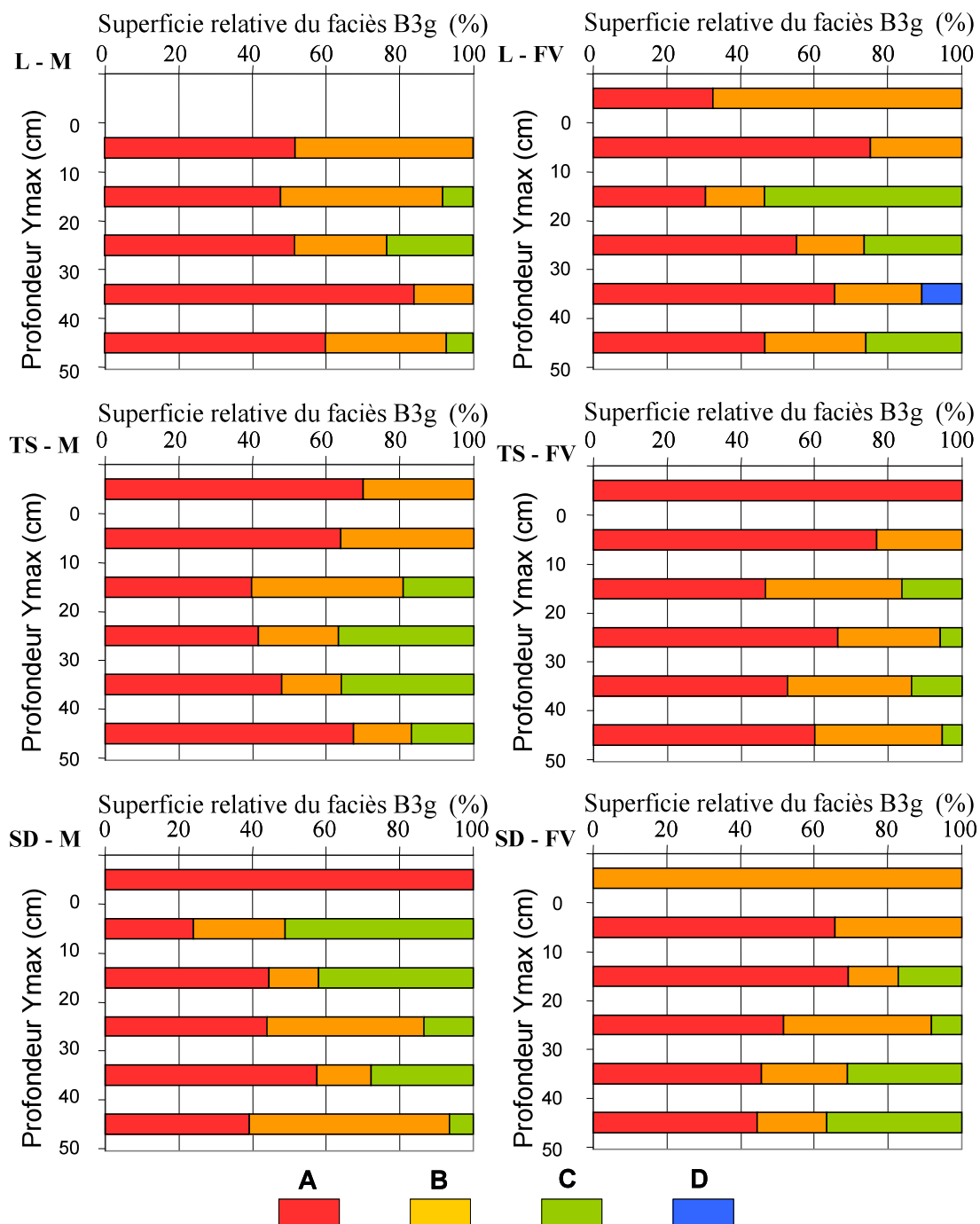


Figure 42: Distribution surfacique relative des 4 formes polygonales du faciès B3g selon leur profondeur d'apparition dans le profil pour les 6 modalités.

Pour le faciès B3g, les superficies des formes régulières A sont majoritaires quelle que soit la profondeur ou la modalité étudiée (Figure 42). La proportion des formes contorsionnées (B et C) apparaît plus importante sur certains intervalles de profondeur, cependant les variabilités inter-modales

sont hétérogènes et ne permettent pas de détecter une distribution spécifique à un mode de travail du sol.

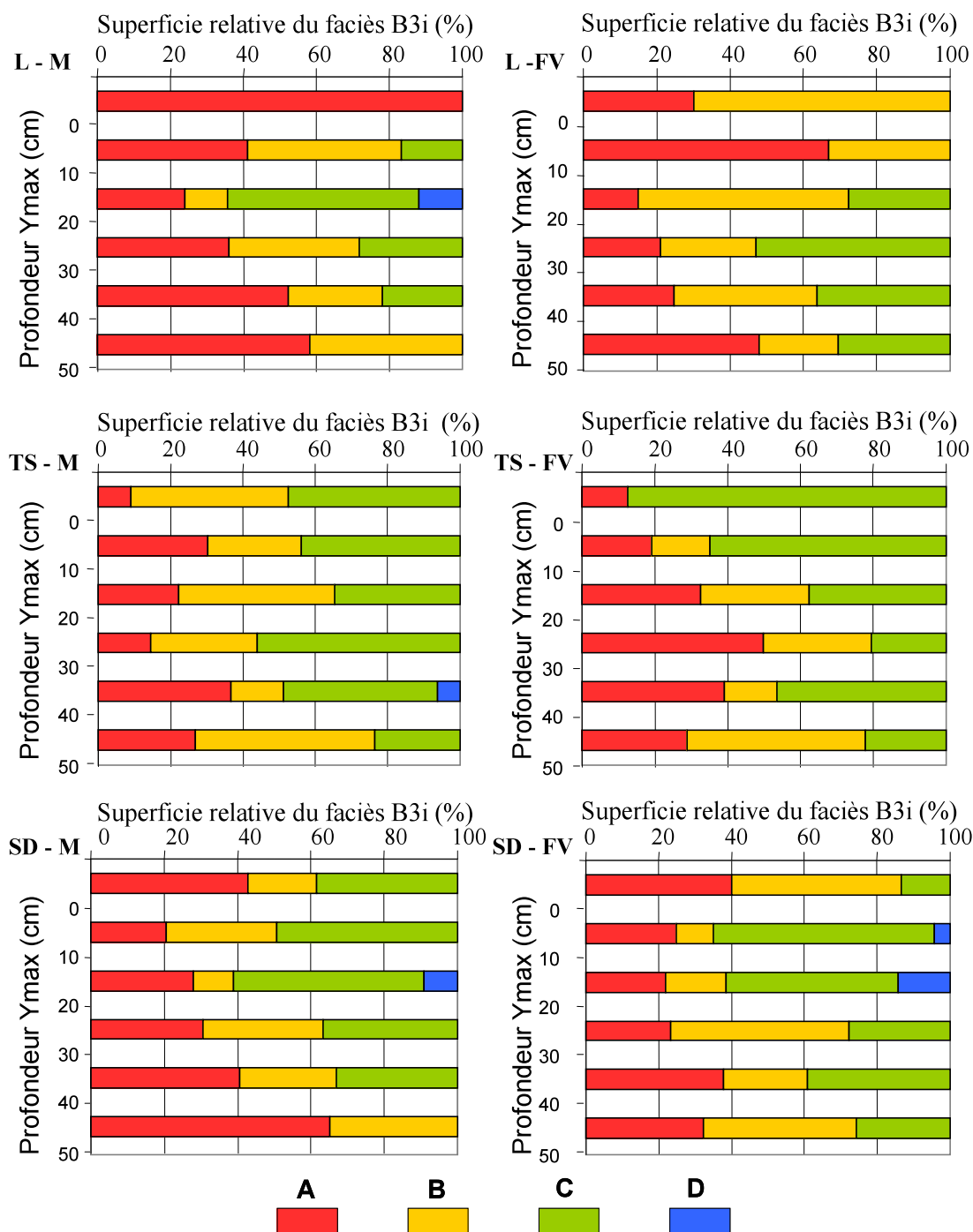


Figure 43: Distribution des quatre formes polygonales pour le faciès B3i selon leur profondeur d'apparition dans le profil pour les 6 modalités

Pour les modalités sous labour, les formes complexes B et C (apparaissant entre 10 et 20 cm) occupent une superficie majeure (80 %) avant une dégression régulière selon la profondeur, atteignant ainsi 45 à 55% des superficies totales (Figure 43). Pour les modalités TS et SD, le faciès B3i expose une superficie importante de faciès contorsionnés (classe B et C) sur l'ensemble du profil (de 50 à 80%), aucune organisation spécifique n'est cependant observable, à l'exception de SDM où nous observons

une diminution régulière de ces deux formes (B et C). La superficie spécifique des formes C régresse plus rapidement en TSFV vs TSM avec la profondeur, mais cette diminution est compensée par la forme B.

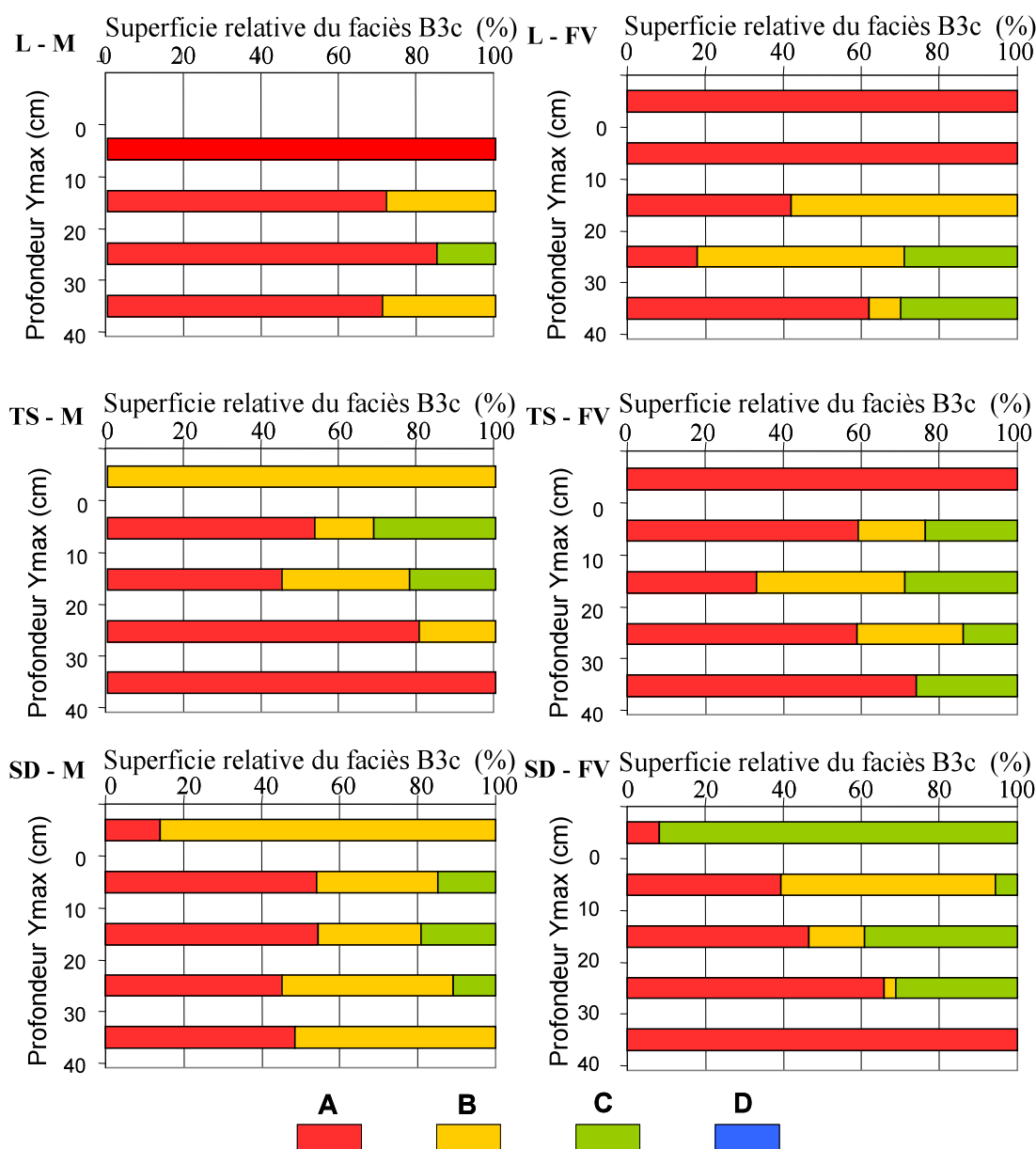


Figure 44: Distribution des 4 forme de polygone pour le faciès B3c pour les 6 modalités selon leur profondeur d'apparition dans le profil

Pour le faciès B3c, les profils de distribution relative des formes polygonales sont difficilement interprétables étant donné le faible nombre de faciès disponibles (Figure 44). Pour la modalité SDFV, les superficies occupées par les faciès avec une forme contorsionnée (C), sont attribuables à un tassement local observé pour l'un des profils.

5. Orientation polygonale des faciès B3

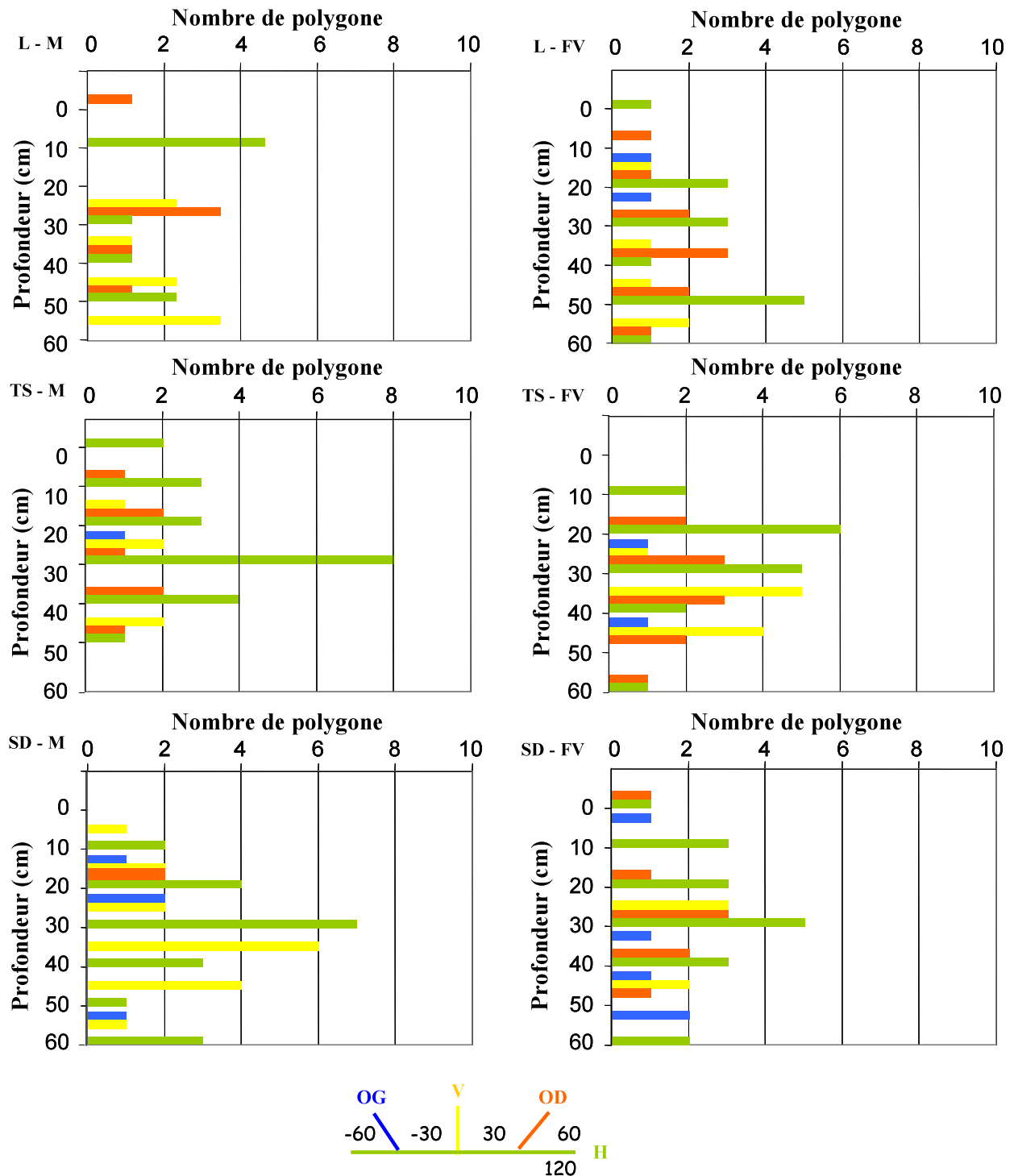


Figure 45: Orientation des faciès B3g selon la modalité par intervalle de profondeur.

Pour le faciès B3g, l'orientation dominante est horizontale. Toutefois, pour les modalités TSFV et SDM, cette orientation gauche dominante et croissante jusqu'à 30cm est supplantée ensuite par des polygones à orientation verticale. Pour les autres modalités TSM et SDFV, il n'y a pas d'organisation spécifique de l'orientation. En Labour, la distribution des faciès orientée paraît assez aléatoire.

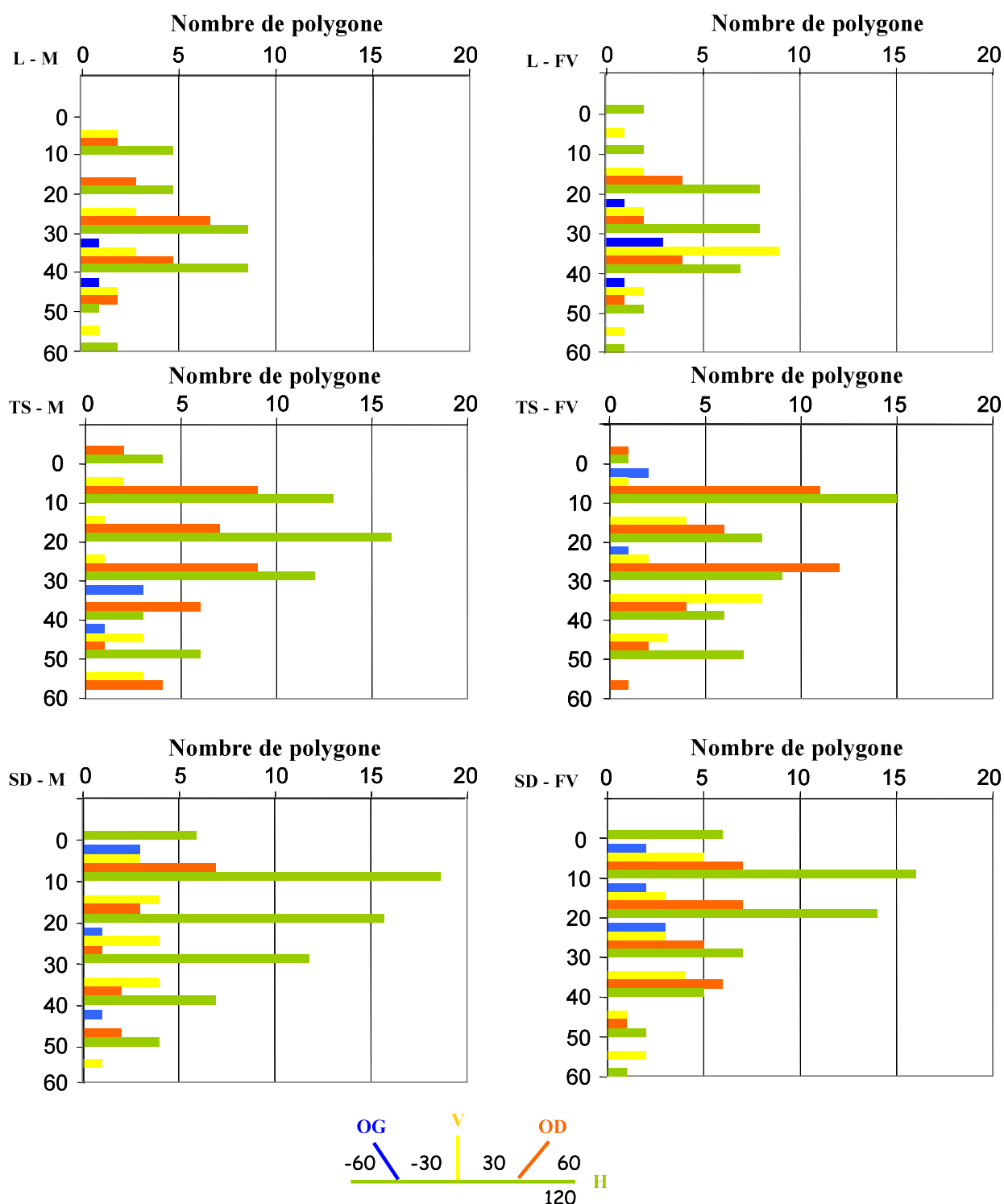


Figure 46 : Orientation des faciès B3i selon la modalité par intervalle de profondeur.

Quel que soit la modalité, les polygones du faciès B3i se présentent majoritairement avec une orientation horizontale, les polygones à orientation gauche (OG) étant les moins représentées. Les polygones à orientation verticale (V) apparaissent de manière ponctuelle dans les profils sans proposer de distribution cohérente. Excepté pour les modalités SDM et LFV, les faciès à orientation droite (OD) apparaissent en très grand nombre et notamment dans les 30 premiers centimètres.

Discussion

1. Caractéristiques surfaciques des faciès de bioturbation B3

Un faciès B3 correspond à un assemblage d'agrégats fécaux déposés dans les interstices du sol par les lombriciens, la différenciation de trois catégories permet de classer des aspects morphologiques distincts dont les superficies d'occupation sont également distinctes dans un profil pédologique. Pour un intervalle de profondeur donné où les processus pédoclimatiques peuvent être considérés comme équivalents, la forme originelle B3g doit permettre d'appréhender les modes d'assemblage conduisant aux formes évoluées B3i et B3c.

Le faciès B3g est caractérisé par un morphotype de forme régulière dont la taille varie généralement de 5 à 8 cm². A contrario, le faciès B3i présente une gamme de taille et de forme très étendue, qui suggère des formations polygonales induites par l'assemblage des faciès B3g ayant évolué. Le faciès B3i est de ce fait un faciès composite au sein duquel les agrégats fécaux n'ont pas été engendrés durant le même laps de temps mais qui *in fine*, présentent des caractéristiques morphologiques semblables au moment de leur observation. Les faciès B3c présentent également une gamme étendue de tailles et de formes qui n'équivaut pas cependant celle des faciès B3i. Sous l'hypothèse que la structure représentative des faciès B3c est un résultat de l'évolution des structures B3i, le morphotype d'un faciès B3c correspond d'une part à la compression générale d'un morphotype B3i (perte de la macroporosité) et d'autre part à la reprise en masse progressive de cette structure dans la structure globale du sol environnant (Figure 47).

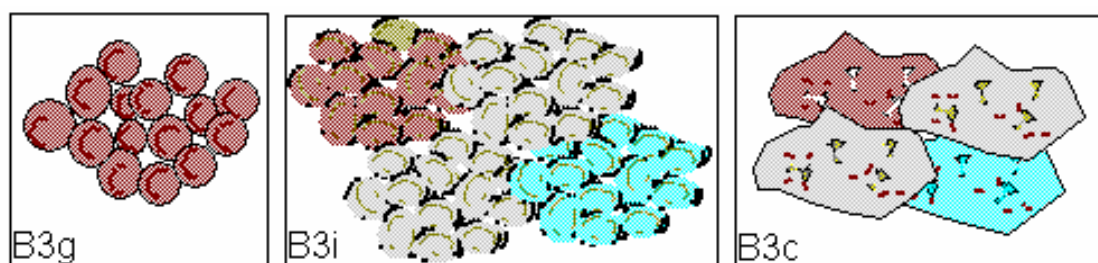


Figure 47 : Représentation schématique des structures agrégatives composant les faciès B3, montrant l'évolution théorique d'un faciès B3g (marron) par dissolution dans les faciès B3i puis B3c.

2. Influence des filtres environnementaux sur la géométrie des faciès de bioturbation

Sous TS et SD, le faciès B3i est à la fois le plus abondant et le plus représentatif des faciès B3 observés dans un profil pédologique, les plus vastes superficies apparaissant à partir de 10cm de profondeur. Le référencement « géographique » des polygones étant réalisé avec le Ymax (point le plus haut sur le profil), nos résultats indiquent un positionnement moyen de ces grandes surfaces bioturbées entre 15 et 25 cm de profondeur. Ces tailles de faciès sont sans doute le résultat d'une accumulation progressive de formes évoluées du faciès natif B3g (Figure 47). Comme nous l'avons évoqué dans le chapitre 3, les processus climatiques exercent une contrainte moins forte sur les agrégats avec la profondeur et soutiennent de ce fait un processus accumulatif. Dans ce cas, la délimitation des faciès B3i est induite par la création de nouveaux faciès (B3g) mais également des

structures plus évoluées (B3i) et par les structures ne présentant plus de traces tangibles de la bioturbation (le faciès S). Ainsi l'évolution plus rapide des structures agrégatives vers la surface du profil, argumente à la fois une plus faible représentation surfacique des faciès de bioturbation (Chapitre 3) et une plus faible surface spécifique des faciès B3i.

Pour les modalités TS et SD, la mesure de l'orientation préférentielle des faciès B3i dans les profils pédologiques évoque trois faits dominants : (1) l'horizon anciennement labouré est préférentiellement composé par des faciès avec une orientation horizontale, (2) les horizons sous-jacents sont plutôt composés par des faciès à orientation verticale et (3), les orientations obliques droites sont généralement plus abondantes que les orientations obliques gauches depuis la base de l'horizon organo-minéral. Ainsi, l'horizon A comprenant la majeure partie des ressources trophiques du milieu, constitue un habitat préférentiel pour les lombriciens en exprimant un comportement de type endogé. De son côté, l'horizon de transition constitue plutôt une zone de prospection non pas pour les ressources trophiques, mais pour rechercher des conditions favorables d'humidité, ce qui est caractéristique notamment des anéciques et en particulier de *Lumbricus terrestris* (Bouché, 1972b). L'oblicité préférentielle des faciès indique la persistance de structures physiques laissées par les travaux mécaniques passés. Au bout de cinq années d'évolution du système, les faciès de bioturbation observés seraient entre autre le résultat d'un filtre environnemental d'origine anthropique. Il est concevable que ces contraintes anthropiques persistantes s'atténueront au cours du temps à la base de cet horizon A.

En résumé

Les faciès natifs B3g ont des tailles et des formes moyennes inscrites dans une gamme assez standard. En revanche, les faciès B3c et notamment B3i ont une variabilité géométrique très importante qui est expliquée par l'assemblage des faciès B3g qui ont évolués et par l'expression des processus climatiques de désagrégation.

Les orientations moyennes constatées pour les faciès B3i argumentent un effet persistant des pratiques culturelles passées (labour) qui au cours des cinq années de désintensification du travail du sol, ont pu contraindre la prospection spatiale des activités lombriciennes.

PARTIE C

LES FACIES DE BIOTURBATION COMME MESOSITES DE DIFFERENCIATION DES COMMUNAUTES BACTERIENNES

La création d'une typologie des faciès (Chapitre1) a eu pour objectif de formaliser une méthodologie de terrain pour d'une part, identifier les traits morphologiques des entités structurales et notamment ceux relatifs à la drilosphère et d'autre part, mettre en évidence des mésosites distincts avec des propriétés fonctionnelles également distinctes. Dans cette partie C, nous voulons appréhender la dimension drilosphérique des faciès de bioturbation au sein desquels peuvent être observés des différenciations de communautés bactériennes vis-à-vis des faciès de sol non bioturbés. Cette partie est subdivisée en deux chapitres :

Chapitre 5 : Faciès de bioturbation et paramètres de mésosites particuliers

Chapitre 6 : Faciès de bioturbation et structures de communautés bactériennes

CHAPITRE 5

Faciès de bioturbation et paramètres de mésosites particuliers

Introduction

L'hétérogénéité spatiale de distribution des organismes d'un sol est intrinsèquement liée à l'hétérogénéité de distribution des ressources du sol et concerne l'ensemble des échelles d'observation. Le complexe organisme–ressource apparaît déterminant pour définir la distribution spatiale d'une communauté, ce complexe pouvant être soumis à des perturbations stochastiques (Ettema & Wardle, 2002). L'analyse d'une distribution d'organismes doit donc intégrer la distribution des facteurs environnementaux qui perturbent les interactions en place.

A une échelle microscopique, les organismes microbiens présentent de fortes hétérogénéités de distribution (Ranjart & Richaume, 2001; Dechesne *et al.*, 2007; Eickhorst & Tippkötter, 2008). Par nature, la structure d'un sol peut être assimilée à un système hiérarchisé, où sont emboîtées des structures secondaires (agrégats, mottes...) qui sont constituées elles-mêmes par l'emboîtement de particules élémentaires (argiles, limons, sables et composants organiques) (Tisdall & Oades, 1982, Diaz-Zorita *et al.*, 2002). Ces niveaux d'organisation confèrent des physionomies particulières et des cloisonnements de l'espace pour des organismes unicellulaires (Bactéries, Archées), par opposition à des milieux homogènes ou graduels (liquide ou gazeux) (Dommergues & Mangenot, 1970). Ainsi, le sol est constitué d'une multitude de microsites environnementaux servant de micro-habitats potentiels; les micro-habitats constituent des niches écologiques¹⁰ pour le développement de souches microbiennes particulières adaptées aux caractéristiques bio-physico-chimiques du microsite. Dans un sol, les bactéries sont généralement hétérotrophes¹¹, la localisation des substrats métabolisables expliquant alors leurs distributions dans des micro-habitats dits favorables. Selon Griffins & Jones (1963)(d'après Dommergues & Mangenot, 1970), un « micro-habitat » ne doit pas être confondu avec l'abondance locale des ressources (métabolisables) qui peuvent avoir une disponibilité variable selon les autres filtres environnementaux du milieu (exemple de l'oxygénation). Par ailleurs, il ne faut pas occulter qu'une majorité des individus d'une communauté bactérienne (une espèce ou une souche) est inactive. Ainsi, Felske & Akkermans (1998) ont mis en évidence dans une prairie, une variabilité spatiale des activités d'une espèce particulière (mesurée par les fractions d'ARN) différente de celle de cette espèce (fractions d'ADN). Par conséquent, la distribution d'une espèce microbienne peut être expliquée par la localisation des ressources carbonées au sein de la mosaïque de microsites, mais celle-ci n'explique pas à elle seule les activités microbiennes mesurées et il est nécessaire de prendre en compte l'ensemble des filtres environnementaux.

Les lombriciens produisent des biostructures caractérisées par un arrangement de l'espace poral, une distribution des ressources trophiques et une disponibilité de nutriments issue des ressources trophiques, qui sont spécifiques (Le Bayon & Binet, 2005); les lombriciens modèlent ainsi un ensemble de microsites qui sont accessibles (ou pas) aux autres organismes du sol (Lavelle, 1997).

¹⁰ Niche : ensemble des habitats pouvant abriter une espèce théorique

¹¹ Hétérotrophe : qui puise son énergie par métabolisation des molécules organiques en provenance des végétaux chlorophylliens

Bien que ces traits suffisent à caractériser un organisme ingénieur de l'écosystème, Jouquet *et al.* (2006) proposent un titre plus modeste, en considérant que les lombriciens sont des « ingénieurs accidentels » de l'écosystème car, *a contrario* des « vrais » ingénieurs (fourmis, termites), les lombriciens ne modifieraient pas délibérément les propriétés (microbiennes) du sol. Dans ce cas, la bioturbation constitue une perturbation stochastique des microsites du sol en recréant de multiples microsites originaux. Bruneau *et al.* (2004) mettent ainsi en évidence la variabilité locale (inframillimétrique) de colonies bactériennes marquées réparties sur les agrégats fécaux lombriciens. Via l'analyse de la variabilité de taille du gène *ARNr 16S*, Mummey *et al.* (2006) ont caractérisé une structure de communauté bactérienne au niveau des macro-agrégats différenciée de celle caractérisée au niveau des micro-agrégats englobés dans les macro-agrégats.

Si la bioturbation est considérée comme une perturbation stochastique des microsites dans un profil pédologique, l'étude de distribution des faciès de bioturbation est une méthode originale pour appréhender cette perturbation. En élaborant une typologie des faciès, nous avons voulu, à travers la variabilité morphologique, déterminer des différenciations potentielles dans les propriétés fonctionnelles dans un sol. En l'occurrence, les faciès de bioturbation constituent des surfaces représentatives de la drilosphère qui, elles-mêmes, sont porteuses de modifications d'origine lombricienne. Dans le Chapitre 1, l'approche micromorphologique a légitimé la typologie des faciès de bioturbation au sein de laquelle les espaces poreux sont remarquables étant donnée la variété de taille et de forme des macropores. La taille représentative d'un faciès de bioturbation (Cf. chapitre 4) ne permet cependant pas de considérer un faciès comme un microsite si l'on considère l'unité d'échantillonnage d'un microsite tel que l'ont défini Fox *et al.* (1996), se situant entre 1cm² et 1µm². Par ailleurs, compte tenu des propriétés contrastées observées entre la section interne et externe des agrégats, les faciès peuvent être définis comme des assemblages de microsites ou mésosites.

Dans ce chapitre, nous avons mesuré les propriétés chimiques élémentaires des faciès de bioturbation afin de déterminer si les faciès correspondent à la notion de mésosite du profil pédologique, se référant aussi à la notion de « hot spots » de carbone. Pour ce faire, nous avons analysé les teneurs en carbone et en azote total sur un panel d'échantillons « faciès » prélevés lors de la description cartographique des faciès. Notre travail s'est concentré sur les trois modalités expérimentales contrastées (SDM, SDFV et LM) qui présentent chacune des niveaux simplifiés de filtres environnementaux vis-à-vis de la distribution des composants organiques.

Matériel et méthodes

1. Echantillonnage au terrain des faciès.

Nous avons échantillonné les faciès observés lors des descriptions de profil pédologique P qui n'ont pas été exposés au formaldéhyde entre le 27 et 29 avril 2005 (Cf. Chapitre 2). L'échantillonnage des faciès a été réalisé de manière la plus exhaustive possible pour chaque intervalle de profondeur, il a

cependant été fortement aiguillé par les contraintes de protocole et méthodologiques rencontrées au champ :

- Tous les faciès ne sont pas observables sur une même profondeur
- L'échantillonnage sur un profil devait être réalisé sur un laps de temps suffisamment court pour garantir la qualité des échantillons avant leur stockage : l'ouverture d'une fosse et la dessiccation de surface étant les facteurs d'altération pour nos échantillons.
- Un faciès échantillonné (notamment les faciès de bioturbation) doit être couplé avec un faciès de référence (le faciès S) se situant à proximité.

Le prélèvement de quelques grammes de sol (environ 3 à 9g) au moyen d'une spatule désinfectée à l'éthanol entre chaque échantillon. Ces échantillons environnementaux sont alors conditionnés dans des sacs congélation puis stockés hermétiquement d'abord dans une glacière réfrigérée avant d'être stocké à -80°C.

A partir du panel d'échantillon et sur la base de l'analyse cartographique de distribution des faciès, nous avons sélectionné les échantillons environnementaux de faciès pour les modalités contrasté sous fumure minérale LM, SDM et ceux de la modalité sous fumure organique SDFV.

2. Analyse Ctot et Ntot

Pour chacun des échantillons sélectionnés, un sous-échantillon a été prélevé pour être desséché à 45°C durant une semaine, et homogénéisé par broyage au Bead Beating. Pour chacun de ces sous-échantillons, 9 à 11mg de sol sont alors pesés dans des capsules en étain. Les teneurs CHN sont alors déterminés par introduction de l'échantillon dans la chambre de combustion de l'analyseur Perkin 2400 qui permet par combustion sèche à 925°C, d'émettre des gaz élémentaires (CO₂, H₂O et N₂). Après homogénéisation, ces gaz sont détectés par le différentiel de conductivité thermique (catharométrie).

Résultats

1. Distribution des teneurs en carbone total

Pour la modalité LM, les faciès majoritairement représentés par le Ag de 0 à 30cm affichent des teneurs légèrement inférieures à 2% Ctot. En delà de cette profondeur, une différenciation des teneurs entre le faciès S (1%) et les faciès bioturbation apparaît nettement avec 1,2% pour le B3i et jusqu'à 2% pour le faciès B3g. Pour la modalité SDM, les profils de teneurs en Ctot selon la profondeur par faciès indiquent un différentiel croissant entre les faciès de bioturbation vis-à-vis du faciès S, les teneurs moyennes pour le faciès B3g et B3i pouvant être le double de celles du faciès S (Figure 48). Lorsque le fumier de volaille est apporté au système (SDFV), les teneurs Ctot affichent des valeurs sensiblement supérieures dans les premiers centimètres du sol à celle de SDM. Toutefois les teneurs moyennes des faciès apparaissent assez homogènes dans les 20 premiers centimètres en SDFV et le différentiel entre le faciès S et les faciès de bioturbation s'accroît alors rapidement sous 20 cm.

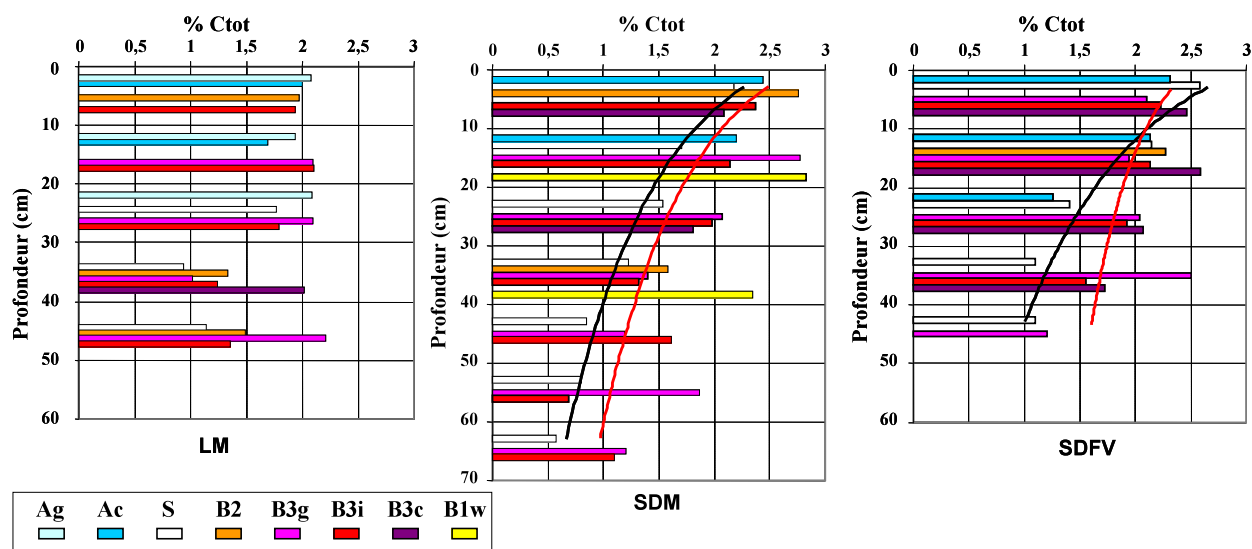


Figure 48 : Profil des teneurs en carbone total (Ctot) des faciès pour les modalités SDM, SDFV et LM. Les courbes noires et rouges en SDM et SDFV désignent respectivement les courbes de tendance du faciès S et B3i

A l'égard des trois modalités comparées, la différenciation entre les faciès n'apparaît pas constamment, mais se décline généralement en faveur des faciès de bioturbation, ces derniers affichant des valeurs ponctuelles très élevées notamment pour les faciès B3g et B2 et les B1w (galerie cutanée).

2. Distribution des teneurs en azote total

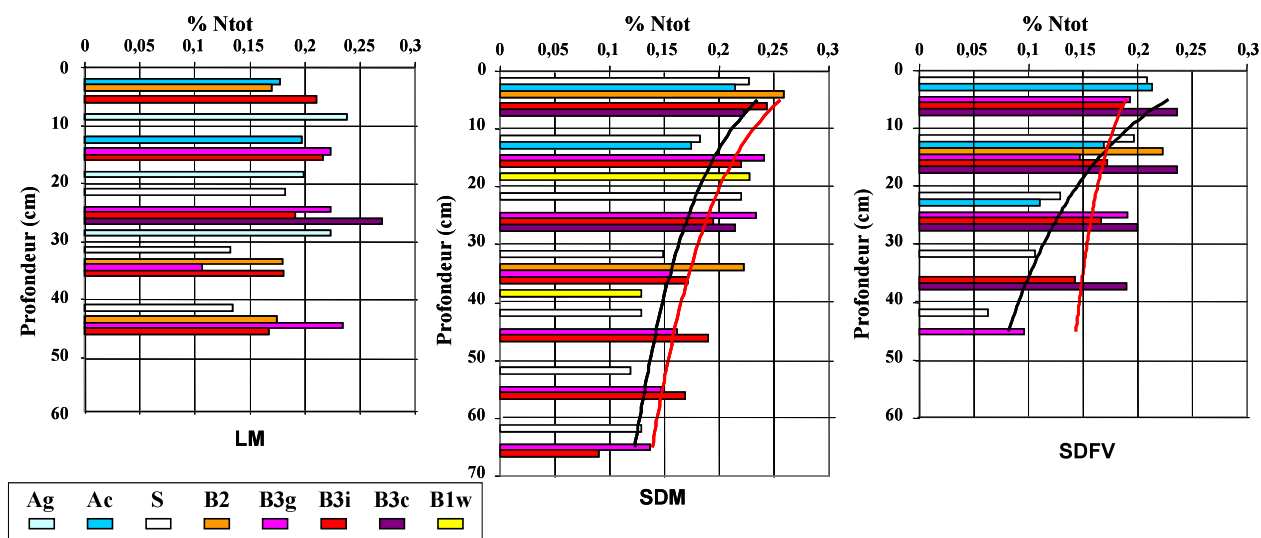


Figure 49 : Profil des teneurs en azote total (Ntot) des faciès pour les modalités SDM, SDFV et LM. Les courbes noires et rouges en SDM et SDFV désignent respectivement les courbes de tendance du faciès S et B3i.

Pour la modalité LM, peu de différences des teneurs Ntot sont constatées entre 0 et 30cm, les teneurs pour le faciès S apparaissent en moyenne plus réduites sous 30cm (0, 13%Ntot) par rapport aux faciès de bioturbation (= 0,16% Ntot). Pour la modalité SDM, les teneurs en Ntot régressent régulièrement depuis la surface du profil (Figure 49). L'évolution du différentiel de teneurs entre les faciès de bioturbation et le faciès S apparaît faible mais constant comme l'indiquent les courbes de tendance des

deux faciès B3i (rouge) et S (noir) avec un delta moyen de 0,2% Ntot. Avec l'apport de fumier de volaille dans le système (SDFV), les teneurs Ntot régressent plus fortement avec la profondeur en comparaison de la modalité SDM, avec une différentiel (S/B) atteignant un delta de 0,5% entre 30 et 40 cm, les teneurs Ntot pour les faciès de bioturbation restant assez élevées.

Pour les trois modalités, les évolutions de teneurs en azote total suivent l'évolution générale des teneurs en carbone total.

Discussion

Que se soit pour les teneurs en azote et en carbone total, les variations observées pour les trois modes de gestion agricole confirment la redistribution verticale de volumes de sol enrichis en matière organique par les organismes lombriciens (Zhang & Hendrix, 1995) ; elle confirme de plus une différenciation chimique des biostructures lombriciennes vis-à-vis du sol environnant (Bouché, 1972b, Lee, 1985). En accord avec Canti (2003), nos résultats indiquent l'incidence des activités lombriciennes sur la stratigraphie des horizons du sol avec un horizon de transition (25 à 45cm) contenant des volumes de sol aux teneurs en azote et carbone total très contrastées.

Quelle que soit la profondeur en SD, les teneurs moyennes en azote sont toujours supérieures dans les faciès de bioturbation, et confirme de ce fait le potentiel des activités lombriciennes à concentrer les composants azotés dans leurs biostructures (Parkin & Berry (1994). Selon l'âge théorique des faciès de bioturbation B3, nos résultats n'indiquent pas une réelle décroissance de teneurs en azote, bien que McNerney & Bolger (2000) aient observé une telle évolution en fonction du degré de désagrégation des déjections lombriciennes. Il faut cependant noter que dans cette dernière étude, la désagrégation des déjections est inhérente à une saturation hydrique du milieu.

Bien que nos analyses soient réalisées un espace-temps donné, la distribution des composants carbonés et azotés pour les faciès S et B3i apparaît légèrement différente entre les modalités SDM et SDFV. Nos résultats indiquent en effet qu'un sol fertilisé avec une fumure minérale de synthèse (SDM) présente une diminution régulière de l'azote total avec la profondeur; pour un sol fertilisé avec du fumier de volaille (SDFV), l'azote libéré est important dans les premiers centimètres de sol, et les fortes teneurs mesurées en profondeur sont associées aux faciès de bioturbation lombricienne. A titre comparatif, les faciès S contiennent 50% d'azote total en moins sous SDFV par rapport à SDM depuis 20 à 50cm de profondeur. Ceci mériterait bien sûr d'être confirmé avant toute généralisation mais suggère un questionnement vis-à-vis de l'origine de l'azote contenu dans les faciès.

Dans les premiers centimètres d'un sol sous semis-direct, les faibles différences de teneurs Ctot observées entre les faciès S et les faciès de bioturbation peuvent être expliquées par la dynamique élevée des composants organiques associée à une biomasse microbienne toujours supérieure. Les plus grands écarts sont observés en profondeur, notamment dans les parois de galeries mais également dans les déjections (B3). Ces résultats confirment donc partiellement le statut de hot-spot de carbone des structures constituées par les lombriciens (Lee, 1985, Shuster *et al.*, 2001). Nous ne pouvons

cependant pas assurer les agents responsables de ce transfert via les déjections, il ne semble pas en effet correspondre aux attributs d'un comportement endogé (en l'état actuel de nos connaissances), mais plutôt à ceux d'un comportement d'espèces anéciques. En effet, selon Jégou *et al.* (1998) ou encore Jégou *et al.* (2002), les activités de transfert vertical de carbone de litière par *Lumbricus terrestris*, conduisent à de très fortes teneurs dans les parois de galerie à toutes les profondeurs. Nous ne pouvons cependant pas exclure que ce carbone puisse être remobilisé comme le suggère Bernier (1998), par les lombriciens endogés via des transferts horizontaux.

En résumé

Les distributions de teneurs en carbone et azote total dans les faciès de bioturbation permettent d'associer le concept de faciès à celui de mésosite. Les faciès de bioturbation constituant ainsi des mésosites plus riches en azote et en carbone selon la profondeur d'observation dans un profil pédologique.

CHAPITRE 6

Faciès de bioturbation

et structures des communautés bactériennes

Introduction

Le sol abrite une diversité génétique exceptionnelle de vie microbienne (Torsvik *et al.*, 1990). Cette diversité est le résultat de la stratégie adaptative des microorganismes face à la diversité des micro-habitats existants et notamment pour métaboliser les substrats disponibles sous des conditions contrastées. La diversité microbienne et les processus développés permettent d'intervenir sur les grandes fonctions du sol et notamment sur les cycles biogéochimiques (C, N, S, P, Fe...), la diversité microbienne constituant selon Beare *et al.*, (1995) la substance fondamentale d'un sol. De ce fait, les mécanismes contrôlant à la fois la dynamique et la diversité des communautés microbiennes apparaissent comme une thématique de recherche pour les écologistes du sol. Cependant la relation entre une communauté microbienne donnée et les fonctions qu'elle assure constitue encore une « boîte noire » (Tiedje *et al.*, 1999).

La structure spatiale des communautés microbiennes du sol est dépendante du positionnement des ressources nutritives. Les microorganismes ayant une faible mobilité dans les sols, leur distribution dans l'espace est dépendante des facteurs perturbateurs du sol (Ettema et Wardle, 2002). Parmi ces facteurs perturbateurs, la bioturbation par la faune édaphique est une des plus importantes (Daane *et al.*, 1996). Dans Lavelle et Spain (2001) et Lavelle (2002), la macrofaune (lombriciens, termites et fourmis) ainsi que les racines sont considérées comme les « princes charmants » du sol, qui en embrassant (par ingestion et par émission de substances nutritives) les organismes microbiens (la belle au bois dormant), réveillent les activités microbiennes en latence, par association des microorganismes et des substrats à décomposer.

Les activités lombriciennes ont un effet dit « drilomicrobien » selon Bouché (1972), elles participent à engendrer des micro-habitats différenciés pour la vie microbienne des sol. Cette influence sur les propriétés microbiennes d'un sol est aussi définie comme « Priming Effect » par Lavelle (1997). Les lombriciens agissent directement par l'ingestion de sol et le transit de ce sol dans leur tube digestif (Horn *et al.*, 2003) : certaines communautés étant favorisées, d'autres inhibées ou digérées (Pedersen & Hendriksen, 1993). Ainsi, les communautés restituées dans les déjections se trouveraient appauvries en terme de diversité (Lee, 1985 ; Monard, 2008). Par des méthodes biomoléculaires, Egert *et al.* (2004) ne mettent toutefois pas en évidence de différences majeures en terme de diversité et de structure des communautés bactériennes entre le contenu du tube digestif, les déjections fraîchement émises par *Lumbricus terrestris* et le sol environnant. L'impact des lombriciens sur les communautés microbiennes est perpétué au niveaux des biostructures : les parois de galeries et les déjections. Les parois de galeries par lubrification, par émission d'urine et incrustation de déjections, constituent des microsites où les composants organiques sont disponibles et les conditions d'aération favorables aux processus de minéralisation (Bundt *et al.*, 2001). Ainsi Tiunov & Dobrovolskaya (2002) ont montré par des méthodes de culture, que les souches bactériennes et fongiques différaient entre les galeries de *Lumbricus terrestris* et le sol environnant. Par ailleurs, Parkin & Berry (1999) ont mesuré des activités de nitrification et de dénitrification (réelle et potentielle) plus élevées dans la drilosphère, cet activité

accompagnant un nombre plus important de bactéries dénitrifiantes et nitrifiantes, mais également une concentration élevée en nitrate (NO_3^-) et ammonium (NH_4^+). Les déjections induisent également des conditions physico-chimiques qui selon l'étude de Devliegher et Verstraete (1997) modifient les densités et compositions d'une communauté microbienne. En utilisant des méthodologies de biologie moléculaire, Mummey *et al.* (2006) ont mis en évidence des différences de structure des communautés au sein des compartiments agrégatifs (macro- et micro-agrégats) selon que le sol est bioturbé ou non par les lombriciens endogés ; ils observent par ailleurs un déclin des signatures de diversité. Cette dernière étude met également en évidence l'évolution des communautés : les communautés présentes dans les déjections (*vs* contenu du tube digestif) tendant à s'approcher de la structure initiale des communautés du sol environnant. Des successions de communautés fongiques selon l'âge des biostructures ont par ailleurs été montrées par Scullion *et al* (2003).

Longtemps limitées aux méthodes de caractérisation de cellules cultivables et d'utilisation de substrats (Biolog), les caractérisations de communautés microbiennes connaissent un nouveau souffle depuis le développement des outils de biologie moléculaire adaptés aux sols, permettant de relier une molécule d'ADN à un environnement particulier (Tebbe, 2005). Les principales innovations concernent à la fois le marquage et la détection de molécules cibles et l'approche moléculaire par hybridation. La polymérisation en chaîne (PCR = Polymerase Chain Reaction) fait partie de ces techniques concrétisées par Mullis *et al* (1986), et qui permet de marquer et d'amplifier de manière exponentielle une région spécifique d'un génome. La PCR repose sur l'*ADN polymérase* qui est apte à catalyser la réaction d'élongation d'un brin d'ADN complémentaire. Chez les organismes procaryotes, des réarrangements perpétuels du génome (par délétion, mutation, substitution) conduisent à une diversification de taille et de forme pour un gène ou un fragment d'ADN donné. Lorsqu'une région du génome porte un gène codant pour une fonction essentielle, les réarrangements subis sont moins répercutés au cours de l'évolution en comparaison de région non codante du génome (Vandenkoornhuyse *et al.*, 2007). De ce fait, pour un gène codant, la variabilité de taille est faible entre espèces et elle met en évidence des évolutions importantes entre des lignées bactériennes : c'est le cas pour le gène codant pour la petite sous unité ribosomale (ARNr 16S). La méthode RFLP (Restriction Fragment of Length Polymorphism) permet de détecter les variations légères de taille des fragments, et est utilisée pour détecter les variations sensibles de structure d'une communauté (Sadowski, 1994). Selon la spécificité du gène ciblé, la RFLP permet également de caractériser une variation de structure des communautés précises ou pour l'ensemble d'une communauté microbienne : un gène codant pour une fonction précise ou un gène présent dans l'ensemble des génomes microbiens peut être ciblé (exemple du gène *ARNr 16S*). La méthode T-RFLP (Terminal - Restriction Fragment of Length Polymorphism) est une variante de la méthode RFLP, dans laquelle « l'extrémité des fragments d'ADN est marquée d'un fluorochrome lors de l'amplification par PCR ». Elle présente un intérêt manifeste pour sa rapidité et sa reproductibilité de comparaison des communautés bactériennes pour tout environnement d'origine dont les sols (Liu *et al.*, 1997). Les protocoles requis ont pour

avantage de pouvoir être automatisés et permettre une analyse simultanée de grands nombres d'échantillons (Mengoni *et al.*, 2007).

Dans le chapitre précédent, nous avons défini que les caractéristiques chimiques des faciès de bioturbation lombricienne permettaient de les définir comme des mésosites différenciés et qu'ils englobent un ensemble de micro-habitats particuliers pour les microorganismes. Dans ce chapitre, nous avons mesuré des différences de structure entre des faciès issus ou non d'une bioturbation lombricienne. Contrairement aux études citées précédemment, nos échantillons ne sont pas issus de systèmes en conditions contrôlées. Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode reconnue pour sa sensibilité à détecter des variations faibles de structure des communautés bactériennes : la T-RFLP sur le gène codant pour la petite sous-unité ribosomale *16S ARNr*. Nous avons ainsi testé l'hypothèse selon laquelle les mésosites drilosphériques différenciés sur le terrain, constituent un assemblage de micro-habitats spécifiques. Compte tenu des différentiels en N_{tot} et C_{tot} observés dans le chapitre 5, la caractéristique des communautés bactériennes a été appréhendée selon la profondeur.

Matériel et méthodes

1. Stratégie d'analyse des faciès

En référence aux résultats du chapitre 5, nous avons choisi de réaliser des caractérisations de communautés bactériennes sous les deux modalités LM et SDM qui ont, en commun, le mode de fertilisation minérale. Egert *et al.* (2004) ont montré que les structures de communautés bactériennes se différenciaient fortement dans les biostructures de *Lumbricus terrestris* dès lors qu'une litière est apportée en surface; dans notre cas la fertilisation organique (avec du fumier de volaille) pourrait masquer l'effet « faciès de bioturbation » qui est recherché. Quatre faciès dominants sont analysés dans ce chapitre, le faciès Ag (modalité LM) et les faciès S, B3i et B3g (modalités SDM).

2. Extraction des ADN totaux du sol

La technique d'extraction d'ADN utilisée est réalisée par lyse directe des cellules microbiennes dans la matrice de sol. L'ADN total est extrait à partir de 100mg des échantillons de sol en utilisant le Kit DNeasy Plant (Qiagen) en suivant le protocole proposé dans le manuel d'instruction du QIAamp® DNA Plant Mini Kit. Cette extraction combine une action mécanique et une action chimique. La méthode mécanique consiste à vibro-broyer le sol (par Bead Beating à $27 \text{fréq.} \cdot \text{s}^{-1}$ durant 30s) en présence d'une combinaison de microbilles de silice et une bille de tungstène et en présence d'un tampon de lyse AP1 (500µl). Le lysat obtenu est alors incubé à 65°C pendant 10min, puis est refroidi avec addition de 35µl de tampon AP2 et centrifugé à nouveau (14000rpm^{12}). Le lessivât est prélevé (vol. approximatif de 580µl) puis déposé sur colonne Qias shredder et centrifugé : les débris cellulaires sont ainsi éliminés. Après ajout de 575µl de AP3/E (tampon de fixation et éthanol) avec le lysat (350µl) et homogénéisation, le protocole d'extraction est réalisé sur le Biorobot 8000 (Qiagen). Le

¹² rpm = revolutions per minute

robot permet l'automatisation (1) de la fixation de l'ADN sur colonne DNeasy Spin, (2) des deux étapes de lavage et (3) de mise en suspension l'ADN dans un tampon d'élution (100µl).

L'extraction d'ADN de sol par lyse directe génère un extrait fortement contaminé par les acides humiques qui sont partiellement co-extraits avec l'ADN microbien, les matériaux humiques ayant en effet des caractéristiques de taille et de charge similaires à l'ADN (Holben, 1994). Les acides humiques du sol sont une source d'inhibition majeure vis-à-vis de la *Taq*-polymérase utilisée lors de l'amplification par PCR (Cf Analyse T-RFLP) (Tebbe & Vahjen, 1993). Pour ce faire, nous avons testé différentes séries de dilution à partir d'un extrait brut, cette procédure permettant une réduction du pouvoir inhibiteur des acides humiques. La dilution choisie (1/100^{ème}) est celle pour laquelle la migration sur gel d'agarose de fragments d'ADN amplifiés isole les bandes les plus distinctes.

3. Analyse T-RFLP : amplification du gène codant pour *ARNr 16S*

3.1. Hybridation et Amplification par PCR

Le gène *ARNr16S* est amplifié à partir de deux amorces fluorescentes universelles pour les Eubactéries (Orphan *et al.*, 2000, modifié par Vandenkoornhuyse *et al.*, 2007) et marquées en leurs extrémités 5' :

Eub 519f (5'-GTTTCAGCMGCCGCGGT-3')

Eub 1390r (5'-GTTTGACGGGGTGTGT-3') (Biomers.net)

Le mélange réactionnel d'amplification (vol. total = 25µl) contient 6µl d'extrait d'ADN, 2,5µl de tampon pour la *Taq*-polymérase, 0,5µl de *Taq*-polymérase, 1,25µl de dNTP, 1,7µl de MgCl₂, 1µl de chaque amorce Eub 519f et Eub 1390r à 10µM, et un volume d'H₂O complémentaire (11,05µl). La PCR conduite avec le MasterCycler (Eppendorf), est réalisée selon le cycle thermique suivant: 2 min de dénaturation à 94°C suivi par 35 cycles de 30s à 94°C, 1min à 52°C et 30s à 72°C, et une extension finale durant 5min à 72°C. Après contrôle des produits de PCR sur gel d'agarose, la purification est réalisée avec le kit de purification Qiaquick (Qiagen, Hilden, Germany) sur le Biorobot 8000.

3.2. Restriction des fragments d'ADN

Le volume issu de la purification des produits PCR est subdivisé en volumes équivalents pour effectuer la digestion par deux enzymes de restriction Hinf I et Sty I qui génèrent des fragments terminaux de tailles différentes.

- Hinf I, source *Haemophilus influenzae*, coupe :
G ↓↓ ANTC
CTNA ↓↓ G
- et StyI, source *Salmonella typhi*, coupe en :
C ↓↓ C(A/T)(T/A)GG
GG(T/A)(A/T)C ↓↓ C

Les fragments d'ADN amplifiés sont digérés par incubation pendant 2 heures à 37°C avec un mélange réactionnel comprenant 0,5µl de BSA, 0,2µl d'enzymes (2u), 3,5µl de Tampon 10X, 20µl de produit de PCR purifiés et H₂O (q.s.p. 35µl). Pour arrêter la digestion, deux volumes d'éthanol (100%) et 1/10 de volume de tampon acétate (3M) sont ajoutés avant entreposage durant une nuit à -20°C. Les volumes sont ensuite centrifugés 16400rpm (à 4°C pendant 20 min). Après élimination du surnageant,

le culot est lavé avec 200µl d'éthanol (70%) puis centrifugé à 16400rpm pendant 10 min. Après élimination de l'éthanol, le culot est séché à 37°C puis suspendu dans 10µl d'H₂O.

3.3. Génotypage des signatures de diversité des tailles de fragment

Les fragments d'ADN contenus dans 1µL (issus de la restriction des produits PCR) sont séparés par taille par électrophorèse sur le séquenceur automatique ABI Prism® 3130xl (Applied Biosystems Instruments) à la Plateforme Génotypage Ouest-Génopole (Le Rheu, France). Dans le capillaire, les fragments d'ADN sont maintenus en simple brin par l'ajout de l'agent dénaturant «formamide» (1ml), la taille des fragments étant déterminée avec l'ajout du marqueur de taille GeneScan™ 400HD [ROX] (7µl). A l'extrémité des capillaires, un laser excite les fluorochromes attachés à l'extrémité 5' des fragments d'ADN qui peuvent ainsi être détectés par une caméra.

3.4. Traitement des signatures de diversité taxonomique.

Chaque signature de taille est codée avec le logiciel Peak Scanner™ 1.0 (Applied Biosystem). La détermination est réalisée par comparaison de dupliqua méthodique avec codage sous forme discrète de chaque taille de bande (Bougon, 2007).

Les variations de structure taxonomique entre les échantillons de sol sont déterminées par l'analyse en composantes principales (ACP) avec une matrice de covariance, ces analyses étant réalisées sous l'environnement R 2.7.2. avec le package Ade4TkGUI.

Les principales étapes des analyses biomoléculaires sont résumées dans la Figure 50.

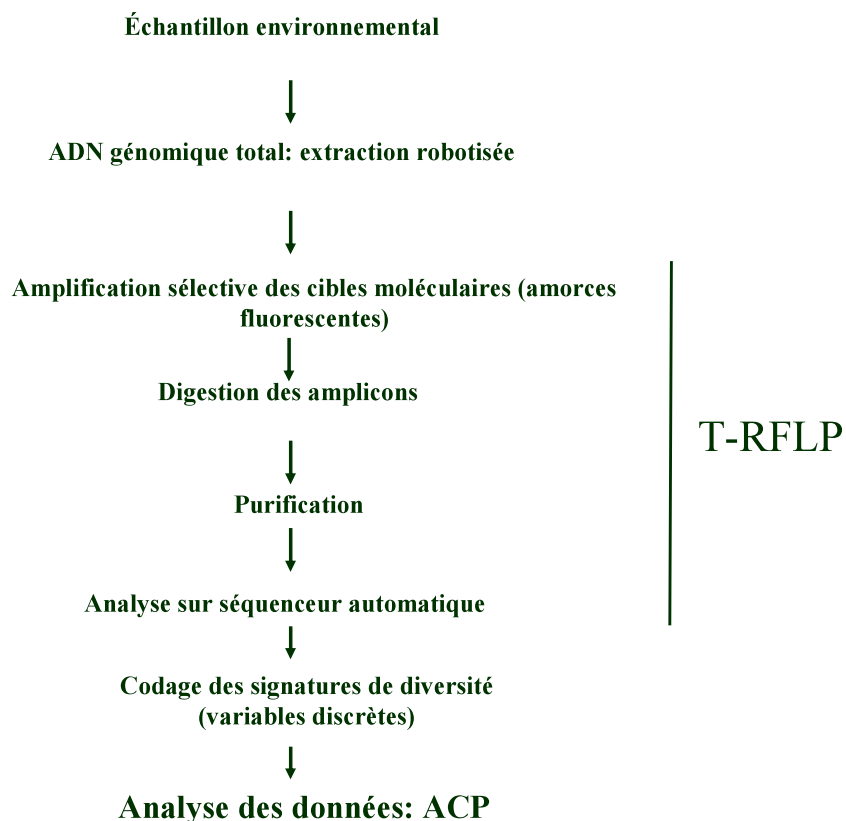


Figure 50 : Résumé des principales étape du protocole d'analyse des communautés bactériennes par la T-RFLP, de l'échantillon environnemental jusqu'à l'analyse des données

Résultats

1. Variabilité intermodale des structures de communautés bactériennes associées aux faciès dominants d'un profil pédologique.

L'analyse en composantes principales indique une dissociation des structures de communautés bactériennes en provenance des modalités LM (B3i et S) et SDM (Ag) (Figure 51). La prise en compte de l'origine du faciès permet d'observer une différenciation également marquée sur l'axe 1 des structures de communautés, notamment des faciès de bioturbation B3i (SDM) et des faciès anthropiques Ag (LM). La structure des communautés entre le faciès S et les deux faciès Ag et B3i se différencie sur l'axe2, la variabilité intra-faciès du faciès S apparaissant marquée sur l'axe 1.

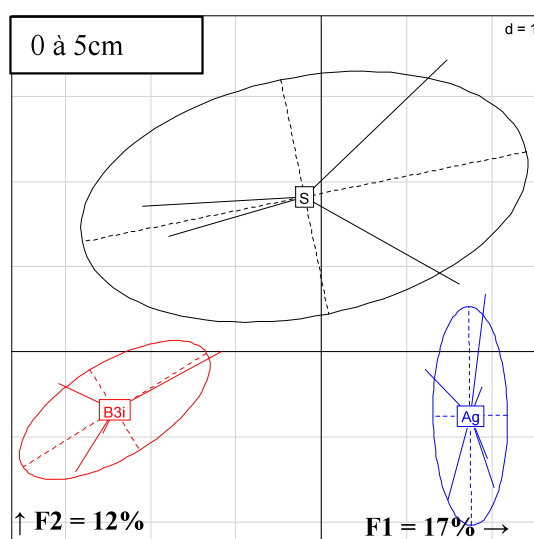


Figure 51 : Représentation de l'analyse en composantes principales de la structure des communautés bactérienne pour les faciès Ag (LM), B3i et S (SDM) dans les cinq premiers centimètres de sol (29% de la variance).

2. Variabilité intra-modale des structures de communautés bactériennes dans les faciès de bioturbation vis-à-vis du faciès S.

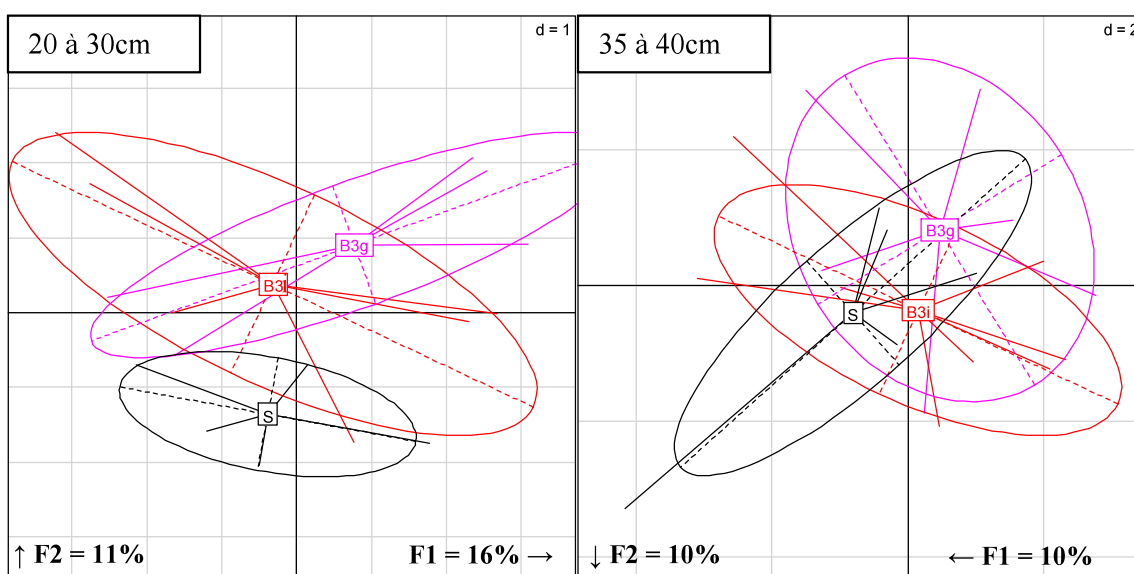


Figure 52 : Représentation des analyses en composantes principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès de bioturbation B3g et B3i et le faciès S, sur deux intervalles de profondeur 20-30 cm et 35-40cm pour la modalité SDM (respectivement 27 et 20% de la variance sont exprimées) .

Entre 20 et 30 cm de profondeur, les communautés bactériennes du faciès S présentent des structures homogènes, des échantillons le représentant apparaissant dans un espace étant contigu (Figure 52). Entre 35 et 40cm, bien que l'ellipse englobant les échantillons du faciès S paraisse large, la structure des communautés est assez homogène si toutefois un des échantillons avait été extrait lors de l'analyse en composantes principales. Pour les deux intervalles de profondeur étudiés, les faciès de bioturbation B3g et B3i présentent des structures de communautés bactériennes hétérogènes, par rapport à celles du faciès S. Entre 20 et 30cm, les structures des communautés pour les faciès de bioturbation tendent à se différencier du faciès S sur l'axe 2 et présentent une hétérogénéité sur l'axe 1, cette hétérogénéité ne s'exprimant cependant pas dans les mêmes directions pour B3g et B3i. Entre 35 et 40cm, les faciès B3i et B3g se distinguent également, le centre de gravité des échantillons du faciès B3i étant plus proche de celui du faciès S.

3. Variabilité intra-faciès des structures des communautés bactériennes selon la profondeur.

3.1. Variabilité pour le faciès S

La représentation des structures de communauté bactérienne selon la localisation en profondeur du faciès S présente des résultats surprenant (Figure 53). Ainsi, pour les deux profondeurs les plus proches (C = 20-30 cm) et (D = 35-40 cm), les structures de communautés du faciès S apparaissent séparées par celle issue des cinq premiers centimètres de sol (A).

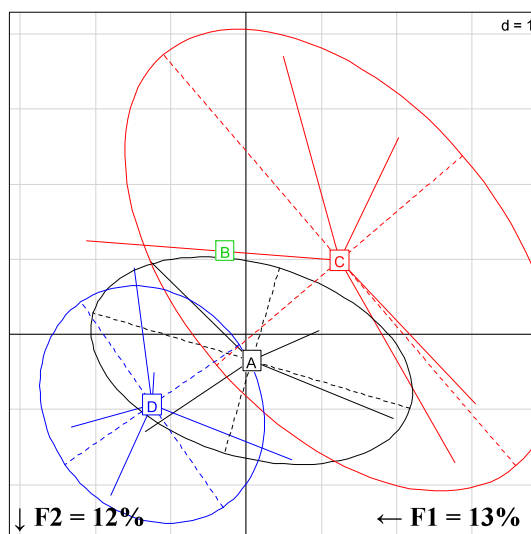


Figure 53 : Représentation de l'analyse en Composantes Principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès S sur quatre intervalles de profondeur A (0-5cm) B (10-20cm), C (20-30cm) et D (35-40cm) pour la modalité SDM. (25% de la variance expliquée) (Nb : une seule analyse a été validée pour l'intervalle de profondeur B)

3.2. Variabilité pour le faciès B3i

Pour les faciès B3i, la différenciation par intervalle de profondeur ne montre pas de nette différenciation de structure des communautés bactériennes (Figure 54). Comme pour les faciès S, les structures de communautés bactériennes observées pour la profondeur C ont une variabilité importante. Toutefois, les structures mesurées pour la profondeur A sont dissemblables des structures

pour les profondeurs B et D. Il faut noter que les deux facteurs n'expliquent que 18% de la variance des structures de communautés bactériennes.

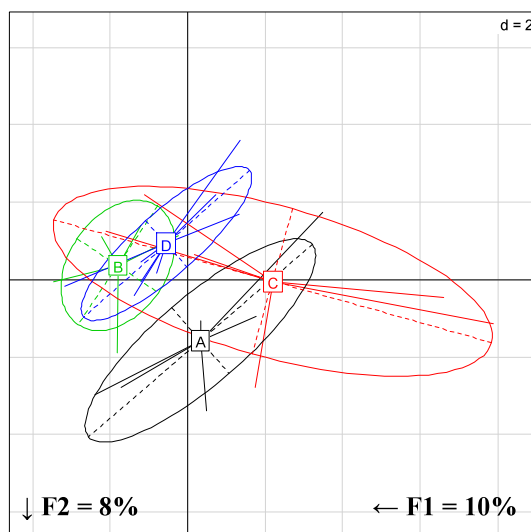


Figure 54 : Représentation de l'analyse en Composantes Principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès B3i sur quatre intervalles de profondeur A (0-5cm) B (10-20cm), C (20-30cm) et D (35-40cm) pour la modalité SDM (18% de la variance expliquée).

Discussion

1. Contribution des faciès aux structures de communautés bactériennes

Compte tenu des différenciations observées entre les différents groupes d'échantillons, les faciès permettent d'aborder de manière originale mais relativement efficace la variabilité spatiale des communautés microbiennes à l'échelle d'un profil pédologique. Cette approche permet entre autre une différenciation modérée des structures associées à la drilosphère (Faciès B3i et B3g) vis-à-vis du sol environnant (faciès S) mais encourageante compte tenu de résultats obtenus par Egert *et al.* (2004) sur des échantillons aux caractéristiques comparables de *Lumbricus terrestris* mais obtenues en conditions contrôlées.

Bien que les teneurs Ctot et Ntot du faciès S et des faciès B3 se différencient avec la profondeur, les analyses en composantes principales ne permettent pas une différenciation convaincante des structures de communautés microbiennes selon la profondeur. Si cette faible différenciation peut être interprétable pour le faciès de bioturbation B3i parce que les teneurs en MO restent toujours importantes, elle paraît en revanche inattendue vis-à-vis du faciès S, compte tenu de la décroissance des teneurs en Ctot et Ntot avec la profondeur. Fierer *et al.* (2003) ont montré avec l'analyse des phospholipides (PLFA), que les communautés microbiennes se différencient fortement entre les intervalles de profondeur 0-5cm, 5-15cm, 15-25cm et 50 cm. Cette dernière étude montre également que l'hétérogénéité des structures des communautés bactériennes tend à diminuer avec la profondeur. Dans notre étude, l'intervalle de profondeur 20-30 cm présente les structures de communautés les plus hétérogènes que ce soit pour le faciès B3i ou le faciès S.

Comme le suggèrent Tiedje *et al.* (1999) ou les travaux de Felske & Akkermans, (1998), l'analyse d'une communauté microbienne via la caractérisation de région du génome (comme la T-RFLP) ne peuvent rendre compte des organisme effectivement en activité. La méthode PLFA qui est certes moins puissante, permet en revanche de détecter les composants de membranes cellulaires suffisamment abondants dans le milieu (Kirk *et al.*, 2004). Par ailleurs, la représentativité de cette caractérisation est par ailleurs dépendante de l'efficacité de l'extraction d'ADN sur le sol, cette dernière étant une critique récurrente vis-à-vis des outils de biologie moléculaire appliquées au sol

2. Les faciès de bioturbation lombricienne et micro-habitats spécifiques

Compte tenu de nos résultats, nous ne pouvons pas conclure sur un assemblage de micro-habitats spécifiques associés aux faciès de bioturbation, mais plutôt à un assemblage de micro-habitats diversifiés. Pour les intervalles de profondeur compris entre 20 à 30cm et 35 à 40cm, les faciès de bioturbation B3i et B3g présentent en effet des structures diversifiées de communautés bactériennes, l'hétérogénéité de celles-ci étant toujours supérieure à celle des faciès S. Dans notre approche, l'hétérogénéité morphologique des faciès de bioturbation (B3g et B3i) est sensée traduire l'âge relatif des biostructures, mais nous ne sommes pas en mesure de certifier aujourd'hui l'âge réel des faciès qui paraît pourtant déterminante dans l'évolution des communautés bactériennes. De 0 à 5cm de profondeur, l'hétérogénéité de structure des communautés est en revanche plus élevée pour le faciès S vis-à-vis du faciès B3i. Cette hétérogénéité peut avoir plusieurs origines dont l'hétérogénéité potentielle des volumes de sol classés dans cette classe S qui n'a pas de spécificité et qui peut englober des structures assujetties à perturbations comme des activités biologiques non lombriciennes (insectes, protozoaires...) ou des zones préférentielles d'écoulement. Ainsi, les moindres perturbations en profondeur permettent une stabilisation des structures de communautés bactériennes dans le faciès S. En revanche la bioturbation lombricienne induit une perturbation élevée et d'intensité variée qui peuvent modifier drastiquement une communauté microbienne en place (Pedersen & Hendriksen, 1993 ; Horn *et al.*, 2003).

En résumé

Les faciès constituent des mésosites avec des communautés bactériennes dont les structures apparaissent différenciées.

Nos résultats indiquent cependant une hétérogénéité élevée de structure des communautés, s'exprimant différemment pour les faciès de bioturbation et le faciès S selon leur profondeur de localisation.

Discussion et Conclusion Générale

1. Une approche verticale en 2D pour étudier les traces d'activité biologique

A l'instar des méthodologies présentées dans la littérature, la méthodologie développée et employée pour appréhender l'implication lombricienne dans la génération des états structuraux du sol se conforme à un diagnostic classique de profil pédologique sur le plan vertical.

Les approches jusqu'ici utilisées au champ reposent sur l'observation de plans horizontaux découpés régulièrement selon la profondeur, selon les horizons pédologiques ou agro-pédologiques (Sveistrup *et al.*, 1997; Fayolle & Gautronneau, 1998; Pérès 2003). Elles nécessitent des manipulations lourdes de terrain par l'excavation d'une fosse autour du plan d'observation. Elles sont employées pour caractériser les traits les plus grossiers de l'activité lombricienne (la macroporosité des galeries selon des classes de diamètre), ceux-ci pouvant être reliés à des propriétés fonctionnelles telles que la conductivité hydraulique (Pérès, 2003). Ces approches ne permettent cependant pas d'appréhender l'ensemble des traits d'activités lombriciennes, les déjections laissent des traces plus fines dans la matrice de sol. Sur un plan technique, le découpage horizontal détruit la morphologie native des agrégats émergeant en surface, et engendre des souillures par désagrégation des volumes de sol extraits, ces deux étapes affectant ainsi la lisibilité des agrégats de surface. Ces approches ont par ailleurs l'inconvénient d'être difficilement transférables vers des outils de diagnostic des évolutions structurales d'un sol, car elles sont trop spécifiques et en peu conformes aux approches classiques de description d'un profil pédologique.

Le développement de la méthode « faciès » atteste de l'intérêt progressif à caractériser les traits d'activités lombriciennes dans les sols cultivés avec des questions de départ : (1) Comment les états structuraux décrits par des méthodes de Manichon & Gautronneau (1988), influencent-ils les activités lombriciennes ? (2) Quelle est la contribution réelle des activités lombriciennes aux processus agrégatifs d'un sol ? (3) Ces activités peuvent-elles (ou pourront-elles) compenser la perte de porosité engendrée par la désintensification du travail des sol ? Ces questions reposent en partie sur les connaissances acquises dans la littérature scientifique et aussi sur les expériences de terrain. Ainsi l'agrégation lombricienne est réputée pour produire des agrégats stables qui laissent des traces morphologiques observables à l'oeil nu. Pour visualiser ces traits morphologiques fins, notre approche a dû repenser les descriptions traditionnelles d'un « profil pédologique », en se focalisant notamment sur les traits d'origine lombricienne. Sur un plan technique, elle nécessite de creuser une fosse et de déplacer des volumes de sol certes conséquents mais moins importants que ceux nécessaires à l'approche horizontale. Le rafraîchissement au couteau de la surface du profil pédologique (de gauche à droite puis de bas en haut) permet de découvrir la rugosité native des agrégats émergeants en surface et d'éviter une contamination de cette surface.

2. Critères d'observation et typologie des faciès.

Bien qu'une multitude de critères puisse être employée pour une caractérisation morphologique des sols, seul un nombre restreint de critères est utilisé dans la typologie des faciès et ce pour plusieurs

raisons. (1) La typologie est le résultat de la transcription de critères par un observateur aux capacités finies, ce même observateur devant proposer des critères robustes pouvant être utilisés par de tiers observateurs. (2) La typologie proposée est restreinte aux observations dans un même contexte pédologique. (3) Les faciès distingués doivent permettre de déterminer des entités structurales aux propriétés fonctionnelles différenciées. (4) Une surface de profil pédologique exhibe rarement des surfaces bien délimitées d'un faciès mais plutôt un continuum d'aspects morphologiques au sein duquel la typologie doit circonscrire des limites.

Comme nous l'avons évoqué dans le chapitre 1, la typologie peut et doit s'adapter aux exigences locales ; nous considérons, de ce fait, que la typologie proposée ne doit pas être une typologie figée.

3. Distributions cartographiques des faciès de bioturbation

Considérer la distribution des faciès dans un contexte pédologique est une chose, mais utiliser cette distribution pour établir un diagnostic de l'état de ce sol en est une autre. La méthode de description des faciès étant « originale », nous ne disposons donc pas de références à partir desquelles nous pouvons établir un diagnostic de nos observations sur Kerguéhenec.

Cependant, nous pouvons admettre que les distributions des faciès de bioturbation apparaissent inattendues à l'égard de nos connaissances actuelles sur la localisation des activités lombriciennes. Le fondement de telles distributions nécessitera par ailleurs une réflexion sur les moyens de mesurer la dynamique et la stabilité des structures bioturbées en lien avec la profondeur du sol et les fluctuations pédoclimatiques.

4. Origine et évolution des états structuraux représentés par les faciès

4.1. Origine génétique des faciès

Un faciès apparaît rarement comme le résultat d'un seul des principaux processus de structuration des sols mais plutôt le résultat d'une interaction entre les processus, l'un d'entre eux étant déterminant à la classification dans la typologie (Tableau 9). En ce sens, la différenciation des faciès B3 est représentative d'un gradient de processus structuraux combinés : (1) le faciès B3g représente un état initial de structures émises par les lombriciens, le faciès B3i étant un état consécutif des processus pédoclimatiques, le faciès B3c étant dans certains cas consécutif des processus pédoclimatiques ou d'un processus anthropique (tassement). De son côté, le faciès Ag arbore une structure complexe résultante de l'assemblage d'agrégats produits par le labour. Ce type de structure peut selon Fitzpatrick (1993) contenir des agrégats d'origine biologique, climatique et des structures du labour précédent. Par ailleurs, des traces diffuses d'activité lombricienne endogée sont souvent retrouvées dans ces structures Ag, au moyen d'observation micromorphologique. Nous avons considéré le faciès S comme un « non faciès », dans la mesure où il résulte de l'extraction des faciès qui ont des caractéristiques marquantes. Il est cependant probable que ce faciès S résulte d'une évolution de structure agrégative lombricienne ou anthropique, mais il n'en porte plus les traces tangibles.

Tableau 9: Expression potentielle des processus structuraux impliqués dans la constitution des faciès

Faciès	Variables de forçage		
	Pédoclimatiques	Anthropiques	Bioturbation
S	+++	+	+
Ag	+	+++	+
Ac	+	+++	
B1v			+++
B1c			+++
B1p			+++
B2			+++
B3g			+++
B3i	+		+++
B3c	++	+	++
BR			+++

4.2. Dynamique des structures - relation entre les faciès

Pour un profil pédologique, les cartes de faciès affichent l'organisation spatiale des structures de sol à un instant défini. La dynamique des structures associées aux trois processus structuraux induit, de ce fait, que l'espace occupé par une structure sera occupé par une autre structure l'instant suivant. La Figure 55 schématise la dynamique des trois catégories de structure (S, A et B) : une structure peut ainsi évoluer vers une autre catégorie selon les processus structuraux impliqués, ou peut rester dans la même catégorie si il y a répétition du processus.

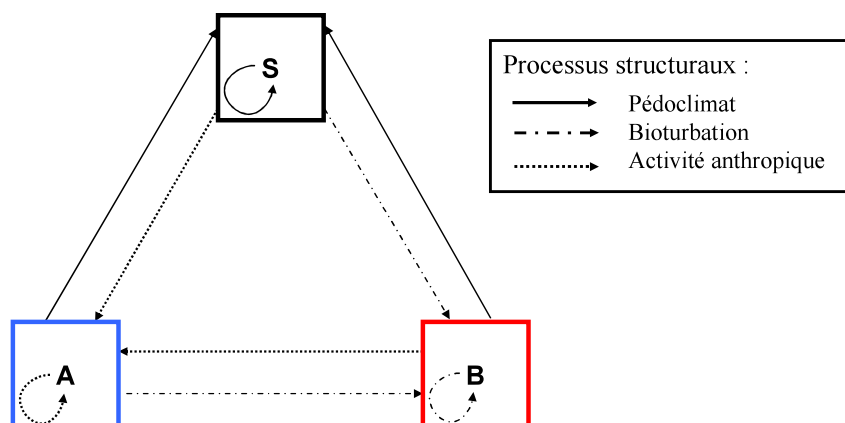


Figure 55: Représentation schématique des relations entre les trois grandes catégories de faciès.

Cependant, en relation avec la typologie des faciès et en se référant à la combinaison supposée de processus structuraux (Cf. Tableau 9), le passage d'un état morphologique à un autre est plus complexe. Dans les diagrammes de la Figure 56, les faciès ont été positionnés dans un triangle de structure selon leur degré présumé d'appartenance aux trois grandes catégories de structure. L'évolution des états morphologiques est illustrée dans la Figure 56a par le passage d'une structure d'origine lombricienne B3g vers une structure S, en transitant par les états morphologiques B3i et B3c.

De même, le diagramme de la Figure 56b illustre la création d'une structure Ag par le passage d'une charrue, où sont réquisitionnés et transformés simultanément l'ensemble des états structuraux en présence.

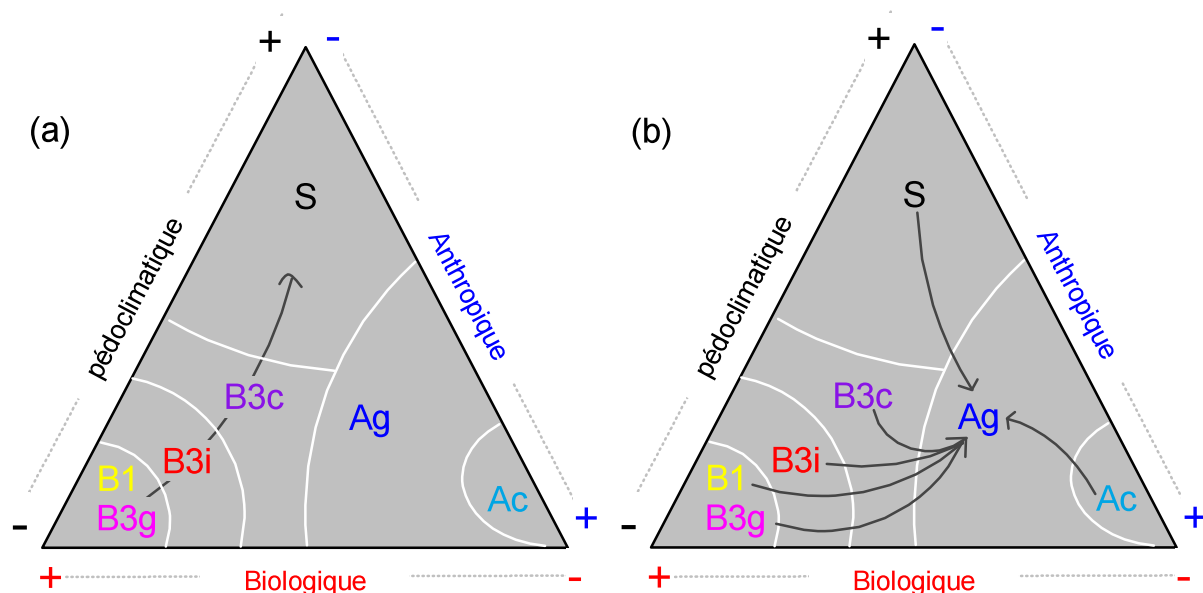


Figure 56: Triangles des structures avec le positionnement des faciès selon la contribution présumée des processus structuraux. En (a) est figuré l'évolution du faciès de bioturbation B3g et en (b) la production du faciès Ag à partir de tous les autres faciès.

4.3. Perception écologique de l'évolution des structures d'un sol à travers la typologie des faciès.

Le sol est un écosystème où les processus structuraux sont en interaction. Dans un sol agricole, l'équilibre de ces interactions est dépendant de l'intensité des contraintes anthropiques. Durant un itinéraire cultural avec labour, la contrainte exercée est ponctuelle (annuelle ou bisannuelle selon la rotation des cultures) et dégrade (ou transforme) la structure existante en une structure friable (granulaire). Dans ce cas précis, la structure subit une perturbation (le labour) auquel les entités structurales vont plus ou moins bien résister, les propriétés physiques et biologiques du sol déterminant alors la résilience de l'écosystème sol. Les principes de résilience et de résistance développés par Webster *et al.* (1975) sont utilisés pour évoquer la réponse d'un écosystème à un stress qui est considéré comme négatif. Dans le cas du labour, le stress généré n'est pas un accident mais une pratique consciente afin d'accroître la porosité du sol pour l'installation d'une culture. Selon la définition de qualité des sols employée, la perturbation générée par le labour peut être considérée comme positive (qualité agronomique) ou négative (la qualité biologique des sols). Dans un itinéraire cultural sans labour, la création de porosité n'est plus occasionnée artificiellement, mais est naturellement engendrée par les processus physiques (humectation/dessiccation, fissuration...) et biologiques (activités lombriciennes). Dans ce cas, les processus impliqués sont considérés comme des perturbations positives (tant pour la qualité biologique qu'agronomique). Selon Herrick *et al.* (1996), la perturbation modifie les propriétés fonctionnelles selon l'échelle où elle est perçue : la création d'un

galerie est une perturbation importante à l'échelle centimétrique, mais qui reste modérée à l'échelle d'un profil. Les termes associés de perturbation, résilience et résistance, amènent à définir un écosystème sol stable sur le plan de la structure. Il peut être défini en référence avec les définitions de qualité des sols comme celle de Doran & Parkin (1994) ou celle de l'American Research Council : une structure de sol stable est une structure qui confère la valeur agronomique au sol, où la productivité est en harmonie avec la préservation des fonctions biologiques de ce sol.

5. Faciès et activités microbiennes dans les sols

Bien que des mesures complémentaires seront nécessaires pour confirmer les tendances affichées dans notre approche synchronique, la méthode des faciès est apparue prometteuse pour caractériser l'hétérogénéité des communautés microbiennes en lien avec les variations morphologiques observables dans un profil pédologique.

Concernant les propriétés des faciès de bioturbation et donc la mise en évidence de l'influence des lombriciens, une analyse exhaustive d'un panel de propriétés microbiennes semble appropriée : ces analyses pourraient concerner les communautés bactériennes spécifiques comme celles impliqués dans le cycle de l'azote en référence au travaux de Parkin & Berry (1999) et de Drake & Horn (2006) mais aussi à d'autres phyla comme les champignons et des Archées.

6. Faciès de bioturbation et catégories écologiques lombriciennes

L'origine des faciès de bioturbation lombricienne, à savoir la catégorie écologique ou l'espèce émettrice est une interrogation qui n'a pas été élucidée dans la thèse.

Bien que chacune des catégories écologiques définies par Bouché (1972b) affiche un comportement différent, les observations *in situ* ne permettent pas de positionner des conformations spécifiques de traits d'activité à une catégorie écologique. Une des variables d'intérêt du dispositif expérimental de Kerguéhennec est la faible abondance de l'espèce *Aporrectodea giardi* et l'absence de *Octolasion cyaneum*, la première ayant souvent un comportement souvent difficile à prévoir et relativement intensif (Jégou *et al.* 2001) tandis que la seconde est mal connue. La quasi-absence de ces deux espèces permettait en effet de mieux quantifier la différenciation de traits d'activité entre les espèces présentes, l'espèce anécique *Lumbricus terrestris* et des deux espèces endogées *Aporrectodea caliginosa* et *Allolobophora icterica* (Bouché, 1972b).

La proportion élevée des faciès B3 en semis-direct (SD) et travail superficiel (TS) entre 15 et 30cm paraît spécifique du comportement des endogés qui sont géophages (Shipitalo & Protz 1989 ; Buck *et al.*, 2000). Cette distribution ne paraît cependant pas être attribuable à l'espèce *Aporrectodea caliginosa* dont les activités en condition contrôlée sont, selon Francis *et al.* (2001) et Canti & Pearce (2003), localisées dans les dix premiers centimètres du sol, excepté toutefois durant les phases d'enfouissement en période d'estivation (Pitkanen & Nuutinen 1997). Cependant, Zaller & Saxler (2007) ont mis en évidence une plus forte intensité de bioturbation de *Lumbricus terrestris* (Lt) à 20cm de profondeur. Canti & Pearce (2003) en étudiant la distribution verticale (dans des colonnes de sol

reconstitué) des granules de calcite produites par les glandes calcifères (ou glande de Morren) (Cf Brusca & Brusca, 1990 ; Bachelier, 1978 ; Canti & Pearce 2003), ont montré que l'abondance des granules de *Lt* décroît régulièrement depuis la surface mais qu'en revanche, la fréquence des granules de *Allolobophora icterica* s'accroît jusqu'à la profondeur de 28 cm. Cependant, l'échantillonnage au champ des granules spécifiques de *Lt*, montre des distributions qui varient selon les caractéristiques pédologiques (Canti, 2007), ces auteurs notant que la localisation d'un granule peut être différente de la zone de production si celui-ci a été transportées depuis. Ces éléments de littérature nous amènent donc à penser que les espèce émettrices des faciès B3 depuis 10cm de profondeur sont *Lumbricus terrestris* et *Allolobophora icterica* sur le dispositif de Kerguéhennec.

La taille des agrégats semble une variable nécessaire à considérer, pour essayer de différencier des biostructures anéciques car selon Dindal (1985), un *Lumbricus terrestris* adulte peut produire des agrégats de grande taille (jusqu'à 4mm) par rapport à la taille maximale des agrégats produits par les endogés adultes (1 à 2 mm). Cependant, tous les *Lt* d'une population ne sont pas adultes et peuvent produire des agrégats de taille variée.

7. Faciès de bioturbation et âge des structures

L'âge des biostructures est une autre grande interrogation vis-à-vis des faciès de bioturbation. La typologie des faciès indique seulement les âges relatifs des faciès de bioturbation. La connaissance de l'âge des faciès sera d'autant plus difficile à établir que la dynamique des biostructures est spatio-dépendante de l'intensité des facteurs pédoclimatiques. Cette estimation est d'autant plus difficile que l'apparition du faciès natif B3g n'est pas prédictible et nécessitera sans doute d'utiliser des méthodes de traçage (type isotopique) afin d'analyser ultérieurement les composants des biostructures.

8. Perspective pour l'application de la méthode

L'objectif d'une méthode de terrain comme celle que nous proposons, est de pouvoir le transférer *in fine* vers les acteurs impliqués dans la gestion et l'usage des sols (« stakeholders »).

En terme de valorisation, une proposition a été soumise au GISSOL en 2008, afin d'agrémenter les fiches de description STIPA (DONESOL 3) de descripteurs de la bioturbation lombricienne (à savoir les faciès B3g et B3i). Cette proposition est une évolution souhaitée tant les traces d'activités lombriciennes sont faiblement prises en compte dans ces fiches STIPA, exception faite des galeries. Une telle évolution est une étape importante d'autant que les fiches STIPA constituent la référence de description des sols qui sont notamment employées par le Réseau national de Mesure de Qualité de Sol (Programme RMQS) mais également par les instituts de développement et de formation agricole.

Références bibliographiques

- Afes, 1995.** Référentiel pédologique 1995. Coord. Baize, D., & Girard, M.C., INRA Editions, Paris.
- Al Addan, F., 1990.** Etude quantitative des relations entre le travail lombricien et des propriétés de sol méditerranéen. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II.
- Alletto, L., 2002.** Travailler le sol sans retournement des horizons de surface. Mémoire d'ingénieur de l'ESA de Purpan, 87p.
- Andrén, O., Balandreau, J., 1999.** Biodiversity and soil functioning – from black box to can of worms? Appl. Soil Ecol. 13, 105-108.
- Angers, D.A., Bolinder, M.A., Carter, M.R., Gregorich, E.G, Voroney, R.P., Drury, C.F., Liang, B.C., Simard, R.R., Donald, R.G., Beyaert, R.P. & Marte, J., 1997.** Impacts of tillage practices on organic carbon and nitrogen storage in cool humid soils of eastern Canada. Soil Till. Res. 41, 191-201.
- Bachelier, G., 1978.** La faune des sols, son écologie et son action. Orstom IDT no. 38, Paris.
- Baize, D. & Jabiou, B., 1995.** Guide pour la description des sols. INRA Editions, Paris, 375p.
- Baker, G. H., 1998.** Recognising and responding to the influences of agriculture and other land-use practices on soil fauna in Australia. Appl. Soil Ecol. 9, 303-310.
- Barrios, E., 2007.** Soil biota, ecosystem services and land productivity. Ecological Economics, 64, 269-285
- Bastardie, F., Capowiez, Y., de Dreuz, J.R. & Cluzeau, D., 2003** - X-ray tomographic and hydraulic characterization of burrowing by three earthworm species in repacked soil cores. Appl. Soil Ecol. 24, 3-16.
- Bastardie, F., Capowiez, Y. & Cluzeau, D., 2005.** 3D characterisation of earthworm burrow systems in natural soil cores collected from a 12-year-old pasture. Appl. Soil Ecol. 30, 34-46.
- Batey, T. & McKenzie, D.C., 2006.** Soil compaction: identification directly in the field. Soil Use Manage. 22, 123-131.
- Beare M.H., Coleman D.C., Crossley D.A.Jr, Hendrix P.F. & Odum E.P., 1995.** A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. Plant Soil 170, 5-22.
- Bernier, N., 1998.** Earthworm feeding activity and development of the humus profile. Biol. Fertil. Soils 26, 215-223.
- Bertan, P., Le Bissonnais, Y. & Texier, J.P., 2004.** Ruissellement, chapitre II.10. In : Dépôts de pente continentaux. Dynamique et faciès. Revue Quaternaire n° 1, 2004 Hors-série, Bertan P. 176-191.
- Binet, F. 1993.** Dynamique des peuplements et fonctions des lombriciens en sols cultivés tempérés. Thèse de doctorat, Université de Rennes1, 299p.
- Binet, F., Hallaire, V. & Curmi, P., 1997.** Agricultural practices and the spatial distribution of earthworms in maize fields. Relationships between earthworm abundance, maize plants and soil compaction. Soil Biol. Biochem. 29, 577-583.
- Blackwood, C.B., Dell, C.J., Smucker, A.J.M. & Paul, E.A., 2005.** Eubacterial communities in different soil macroaggregate environments and cropping systems. Soil Biol. Biochem. 38, 720-728.
- Blair, J.M., Parmelee, R.W. & Lavelle, P., 1995.** Influences of earthworms on biogeochemistry. In: Hendrix, P.F. (Ed.), Earthworm Ecology and Biogeography in North America. CRC Press, Boca Raton, pp. 127-158.
- Blanchard, E., Bruand, A. & Lavelle, P., 1993.** The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Cote d'Ivoire). Geoderma 56, 119-132.

- Blum, W.E.H., 2005.** Functions of Soil for Society and the Environment. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 4, 75-79.
- Bohlen, P.J., Edwards, C.A., Zhang, Q., Parmelee, R.W. & Allen, M., 2002.** Indirect effects of earthworms on microbial assimilation of labile carbon. *Appl. Soil Ecol.* 20, 255-261.
- Boizard, H., Richard, G., Roger-Estrade, J., Dürr, C. & Boiffin, J., 2002.** Cumulative effects of cropping systems on the structure of the tilled layer in northern France. *Soil Till. Res.* 64, 149-164.
- Bossuyt, H., Six, J. & Hendrix, P.F., 2005.** Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biol. Biochem.* 37, 251-258.
- Bossuyt, H., Denef, K., Six, J., Frey, S., D., Merckx, R. & Paustian, K., 2001.** Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability. *Appl. Soil Ecol.* 16, 195-208.
- Bouché, M. & Gardner, R. H., 1984.** Earthworm functions VIII, - Population estimation techniques. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 21, 37-63.
- Bouché, M., 1972a.** Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 4, 529-536.
- Bouché, M., 1972b.** Lombriciens de France. *Ecologie systématique INRA, Annales Zoo, Ecologie Animale* 72-2, 672p.
- Bouché, M.B., 1971.** Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In : Pesson (Ed.), *La vie dans les sols*. Gauthier-Villars, Paris, pp.187-209.
- Bougon, N., 2007.** Influence des circulations hydrologiques sur la structuration des communautés bactérienne à l'interface sol-nappe. Thèse Université de Rennes1.
- Boyle, K.E., Curry, J.P. & Farrelle, P., 1997.** Influence of earthworms on soil properties and grass production in reclaimed cutover peat. *Biol. Fert. Soils* 25, 20-26.
- Brewer, R., 1964.** Fabric and Mineral Analysis of Soils. John Wiley, New York, 470p.
- Brown, G.G., Barois, I. & Lavelle, P., 2000.** Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphère and the role of interactions with other edaphic functional domains. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 177-198.
- Brown, G.G., Benito, N.P., Pasini, A., Sautter, K.D., Guimaraes, M.F. & Torres, E., 2003.** No-tillage greatly increases earthworm populations in Parana state, Brazil. *Pedobiologia*, 47, 764-771.
- Bruneau, P.M.C., Davidson, D.A., Grieve, I.C., 2004.** An evaluation of image analysis for measuring changes in void space and excremental features on soil thin sections in an upland grassland soil. *Geoderma* 120, 165-175.
- Brusca, R.C. & Brusca, G.J., 1990.** Invertebrates. (Chap.13: Phylum Annelida) Sinauer Associates, Inc, U.S.A., pp. 406-407.
- Buck, C., Langmaack, M. & Schrader, S., 2000.** Influence of mulch and soil compaction on earthworms cast properties. *Appl. Soil. Ecol.* 14, 223-229.
- Buckerfield, J.C., Lee K.E., Davoren C.W. & Hannay, J.N., 1997.** Earthworms as indicators of sustainable production in dryland cropping in Southern Australia. *Soil Biol. Biochem.* 29, 547-554.
- Bullock, P., Fedoroff, N., Jongerius, A., Stoops, G., Tursma, T. & Babel, U., 1985.** Handbook for Soil Thin Section Description. Waine Publication, Wolverhampton, 150p.
- Bundt, M., Widmer, F., Pesaro, M., Zeyer, J. & Blaser, P., 2001.** Preferential flow paths: biological "hot spots" in soil. *Soil Biol. Biochem.* 33, 729-738.
- Buol, S.W., 1994.** Soil Genesis and Classification. In the Encyclopedia of Agricultural Science Vol. 4, 101-107pp

- Cannavacciuolo, M., Bellido, A., Cluzeau, D., Gascuel, C. & Trehen P., 1998.** A geostatistical approach to the study of earthworm distribution in grassland. *Appl. Soil Ecol.* 9, 345-349
- Canti, M.G. & Pearce, T., 2003.** Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species. *Pedobiologia* 47, 511-521.
- Canti, M.G., 2007.** Deposition and taphonomy of earthworm granules in relation to their interpretative potential in Quaternary stratigraphy. *J. Quaternary Sci.* 22, 111-118.
- Capowiez, Y., 2000.** Differences in burrowing behaviour and spatial interaction between the two earthworm species *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica*. *Biol. Fertil. Soils* 30, 341-346.
- Chaussod, R., 1996.** La qualité biologique des sols. Évaluation et implications. *Étude et Gestion des Sols* 3, 261-78.
- Chenu, C. & Guérif, J., 1991.** Mechanical strength of clay minerals as influenced by an adsorbed polysaccharide. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55, 1076-1080.
- Cluzeau D., 2005.** Contribution à la définition de la qualité macrobiologique des sols agricoles en zone tempérée. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Rennes1.
- Cluzeau D., Lebouvier M., Tréhen P., Bouché M.B., Badour C. & Perraud A., 1987.** Relations between earthworm and agricultural practices in the vineyard of Champagne. Preliminary results. In "On Earthworms" Omodeo (Ed.). Selected Symposia and Monographs UZI, Modena, pp.465-484.
- Cluzeau, D., Cannavacciuolo, M. & Pérès, G., 1999.** Indicateurs macrobiologiques des sols : les lombriciens—Méthode d'échantillonnage dans les agrosystèmes tempérés. In: Institut Technique du Vin. 12ème Colloque Viticole et OEnologique, Paris, pp. 25-35.
- Cortez, J. & Bouché, M.B., 1998.** Field decomposition of leaf litters: Earthworm-microorganism interactions - the ploughing-in effect. *Soil Biol. Biochem.* 30, 795-804.
- Coster, M. & Chermant, J.L., 1989.** Précis d'analyse d'images. Ed. CNRS, Paris.
- Curry, J.P., Byrne, D. & Schmidt, O., 2002.** Intensive cultivation can drastically reduce the earthworm populations in arable land. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 127-130.
- Daane, L.L., Molina, J.A.E., Berry, E.C. & Sadowsky M.J., 1996.** Influence of Earthworm Activity on Gene Transfer from *Pseudomonas fluorescens* to Indigenous Soil Bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 62, 515-521.
- Darwin, C., 1881.** The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, With Observations of their Habits. Murray, London.
- Davidson, D.A., Bruneau, P.M.C., Grieve, I.C. & Wilson, C.A., 2004.** Micromorphological assessment of the effect of liming on faunal excrement in an upland grassland soil. *Appl. Soil Ecol.* 26, 169-177.
- Davidson, D.A., Grieve, I.C., 2006.** Relationships between biodiversity and soil structure and function: Evidence from laboratory and field experiments. *Appl. Soil Ecol.* 33, 176-185.
- Decaëns T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M. & Bureau, F., 2008.** Assembly rules within earthworm communities in North-Western France- A regional Analysis. *Appl. Soil Ecol.* 39, 321-335.
- Dechesne, A., Pallud, C. & Grundmann, G.L., 2007.** Spatial distribution of bacteria at the microscale in soil. In Franklin R.B. & Mills A.L.. (Ed.), *The Spatial Distribution of Microbes in the Environment*. Springer, 87-107.
- Dexter, A.R., 1988.** Advances in characterization of soil structure. *Soil Till. Res.* 11, 199-238.
- Devliegher, W. & Verstraete, W., 1997.** Microorganisms and soil physico-chemical conditions in the rhizosphere of *Lumbricus terrestris*. *Soil Biol. Biochem.* 29, 1721-1729.

- Diaz-Zorita, M., Perfect, E. & Grove, J.H., 2002.** Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil & Tillage Research* 64, 3-22.
- Dindal, D.L., 1985.** Soil animals and soil fabric production: facts and perceptions. *Quaestiones Entomologicae*, 21, 587-594.
- Dokuchaev, V.V., 1883.** Russian Chernozems (Russkii Chernozems). Israel Prog. Sci. Trans., Jerusalem, 1967. Transl. from Russian by N. Kaner. Available from U.S. Dept. of Commerce, Springfield, VA.
- Dommergues, Y. & Mangenot, N., 1970.** *Ecologie microbienne du sol*. Masson.
- Doran, J.W. & Parkin, T.B. 1994.** Defining and assessing soil quality. p.3-21. In J.W. Doran & al. (ed). *Defining soil quality for a sustainable environment*. SSSA Spec. Publ. No:35. Madison.
- Doran, J.W., Sarrantino, M. & Liebig, M.A. 1996.** Soil health and sustainability. *Adv. Agron.* 56, 1-54.
- Drake, H.L. & Horn, M.A., 2006.** Earthworms as a Transient Heaven for Terrestrial Denitrifying Microbes: a Review. *Engineering Life Sci.* 6, 261-265.
- Eckelmann, W., Baritz, R., Bialousz, S., Bielek, P., Carre, F., Houšková, B., Jones, R.J.A., Kibblewhite, M.G., Kozak, J., Le Bas, C., Tóth, G., Tóth, T., Várallyay, G., Yli Halla, M. & Zupan, M., 2006.** Common Criteria for Risk Area Identification according to Soil Threats. European Soil Bureau Research Report No.20, EUR 22185 EN. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Edwards, C.A. & Bohlen, P.J., 1996.** *Biology and Ecology of Earthworms*, 3rd ed., Chapman and Hall, London, UK, 426p.
- Edwards, C.A. & Lofty, J.R., 1972.** *Biology of earthworms*. Chapman and Hall, London, 283p.
- Egert, M., Marhan, S., Wagner, B., Scheu, S. & Friedrich, M.W., 2004.** Molecular profiling of 16S rRNA genes reveals diet-related differences of microbial communities in soil, gut, and casts of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae). *FEMS Microbiology & Ecology* 48, 187-197.
- Ehlers, W., 1975.** Observation on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. *Soil Sci.* 119, 242-249.
- Eickhorst, T. & Tippkötter, R., 2008.** Detection of microorganisms in undisturbed soil by combining fluorescence in situ hybridization (fish) and micropédological methos. *Soil Biol. Biochem.* 40, 1284-1293
- Ettema, C.H. & Wardle, D. A., 2002.** Spatial soil ecology. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17, 177-183.
- FAO, 1988.** *FAO/Unesco Soil Map of the World, Revised Legend, with corrections*. World Soil Resources Report 60, FAO, Rome.
- FAO, 2006.** *World reference base for soil resources*. FAO publications, Rome.
- Fayolle, L. & Gautronneau, Y., 1998.** Détermination des peuplements et de l'activité lombricienne en grandes cultures, à l'aide du profil cultural. *Echo-MO n° 14*, pp 3-4.
- Felske, A. & Akkermans, A.D.L., 1998.** Spatial homogeneity of abundant bacterial 16S rRNA molecules in grassland soils. *Microbial Ecology* 36, 31-36
- Feng, G., Shuster, W.D., Edwards, C.A., Parmelee, R.W. & Subler, S., 2001.** Water stability of earthworm casts in manure- and inorganic-fertilizer amended agroecosystems influenced by age and depth. *Pedobiologia* 4, 12-26.
- Fitzpatrick, E.A., 1993.** *Soil microscopy and micromorphology*. Wiley, Chichester, 304p.
- Fierer, N., Schimel, J.P. & Holden, P.A., 2003.** Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biol. Biochem.* 35, 167-176.

- Flegel, M., Schrader, S. & Zhang, H., 1998** Influence of food quality on the physical and chemical properties of detritivorous earthworms casts. *Appl. Soil Ecol.* 9, 263-269.
- Fox, C.A., MacDonald, K.B., Jarvis, I., Walker, B.D. & Pettapiece, W.W., 1996.** Protocols for a soil ecosystem approach for characterizing soil biodiversity. In Finnamore A.T. (Ed.), *The SAGE Project, a workshop report on terrestrial arthropod sampling protocols for graminoid ecosystem*.
- Francis, G.S. & Fraser, P.M., 1998.** The effect of three earthworm species on soil macroporosity and hydraulic conductivity. *Appl. Soil Ecol.* 10, 11-19.
- Francis, G.S., Tabley, F.J., Butler, R.C. & Fraser, P.M., 2001.** The burrowing characteristics of three common earthworm species. *Aust. J. Soil Res.* 39, 1453-1465.
- Gautronneau, Y. & Manichon, H., 1988.** Guide méthodique du profil cultural. Ed. GEARA et CEREF, 62p.
- GEPPA, 1963.** Synthèse des travaux de la commission "cartographie" (1970-1981) Multicopie 20p.
- Gilot-Villenave, C., Lavelle, P. & Ganry, F., 1996.** Effects of a tropical geophagous earthworm, *Millsonia anomala*, on some soil characteristics, on maize-residue decomposition and on maize production in Ivory Coast. *Appl. Soil Ecol.* 4, 201-211.
- Giteau, J.-L., 2003.** Evaluation de TCS sur les états biologiques et structuraux. Mémoire d'ingénieur ESA Angers, 95p.
- Gobat, J.M., Aragno, M. & Matthey W., 2003.** Le sol vivant : Bases de pédologie - Biologie des sols. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne, 600p.
- Goulevant, G., 2006.** Impact de Techniques Sans Labour en conduite conventionnelle : bilan de sept campagnes. Mémoire d'ingénieur ESA, Angers, 78p.
- Grandin, V., 2003.** Etude comparée de l'activité lombricienne à trois échelles d'observation dans différents systèmes céréaliers. Mémoire de DEA National de Sciences du sol. Nancy, 27p.
- Gregorich, E.G., Turchenek, L.W., Carter, M.R. & Angers, D.A., 2002.** Soil and Environmental Science Dictionary. CRC Press.
- Guérif, J., 1994.** Influence de la simplification du travail du sol sur l'état structural des horizons de surface. Conséquences sur leurs propriétés physiques et leurs comportements mécaniques. In Colloque n° 65 INRA ITCF CEMAGREF. La simplification du travail du sol. Ed. INRA, pp.13-34.
- Guggenberger, G., Thomas, R.J. & Wolfgang, Z., 1996.** Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl. Soil Ecol.* 3, 263-274.
- Hallaire, V. & Curmi, P., 1994.** Image analysis of pore space morphology in soil sections, in relation to water movement. In: Ringrose-Voase, A.J., Humphreys, G.S. (Eds.), *Soil Micromorphology: Studies in Management and Genesis. Developments in Soil Science*, vol. 22. Elsevier, Amsterdam, pp. 559-567.
- Hénin, S., Feodoroff, P., Gras, R. & Monnier, G., 1960.** Le profil cultural. L'état physique du sol et ses conséquences agronomiques. Masson, 322p.
- Herrick, J.E., Weltz, M.A., Reeder, J.D., Schuman, G.E. & Simanton, J.R., 1999.** Rangeland Soil Erosion and Soil Quality: Role of Soil Resistance, Resilience, and Disturbance Regime. In Lal R. by Soil and Water Conservation Society (Ed.), *Soil Quality and Soil Erosion*. CRC Press, Boca Raton U.S.A., pp. 209-233.
- Heywood, V.H., 1995.** Global diversity assessment. Cambridge University Press, Cambridge U.K., 1140p.
- Hindell, R.P., McKenzie, B.M., Tisdall, J.M. & Silvapulle, M.J., 1994.** Relationships between casts of geophagous earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta) and matric potential. 2. Clay dispersion from casts. *Biol. Fert. Soils* 18, 127-131.

- Holben, P.A. & Fierer N., 2005.** Microbial processes in the Vadose Zone. *Vadose Zone Journal* 4, 1-21.
- Holben, WE., 1994.** Isolation and purification of bacterial DNA from soil. *Methods of Soil Analysis, Part2. Microbiological and Biochemical Properties.* Madison, USA, Soil Science Society of America, 727-751.
- Holden, N.M., 2001.** Description and classification of soil structure using distance transform data. *Eur. J. Soil Sci.* 52, 529-545.
- Horn, M.A., Schramm, A. & Drake H.L., 2003.** The earthworms Gut: an Ideal Habitat for Ingested N₂O-Producing Microorganisms. *Appl. Environ. Microbiol.* 69, 1662-1669.
- Huhta, V., 2007.** The role of soil fauna in ecosystems: A historical review. *Pedobiologia* 50, 489-495.
- Hubert, F., Hallaire, V., Sardini, P., Caner, L. & Heddadj, D., 2007.** Pore morphology changes under tillage and no-tillage practices. *Geoderma* 142, 226-236.
- IPCC, 1996.** Lignes directrices du GIEC pour les inventaires nationaux de gaz à effet de serre- Version révisée 1996.
- Jeanson, C., 1968.** Essai de pédozoologie expérimentale : morphologie d'un sol artificiel structuré par les lombriciens. *Fac. Sci. Univ. Paris, Section "Sciences naturelles"*, 144p.
- Jégou, D., Cluzeau, D., Hallaire, V., Balesdent, J. & Tréhen, P., 2000** –Burrowing activity of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 27-34.
- Jégou, D., Schrader, S., Diestel, H., & Cluzeau, D., 2001** –Morphological, physical and biochemical characteristics of burrows wall formed by earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 17, 165-174.
- Jégou, D., Cluzeau, D., Balesdent, J. & Tréhen, P., 1998.** Effects of four ecological categories of earthworms on carbon transfer in soil. *Appl. Soil Ecol.* 9, 249-255.
- Jenny, H., 1941.** *Factors of Soil Formation.* McGraw-Hill, New York, 281p.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M., 1994.** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jongmans, AG, Pullman, M.M. & Marinissen, J.C.Y., 2001.** Soil structure and earthworms activity in a marine silt loam under pasture versus arable land. *Biol. Fert. Soils* 33, 279-285
- Jordan, D., Miles, R.J., Hubbard, V.C. & Lorenz, T., 2004.** Effect of management practices and cropping systems on earthworm abundance and microbial activity in Sanborn Field: a 115-year-old agricultural field. *Pedobiologia* 48, 99-110.
- Joschko, M., Diestel, H. & Larink, O., 1989.** Assessment of earthworm burrowing efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements. *Biol. Fert. Soils* 8, 191-196.
- Joschko, M., Söchtig, W. & Larink, O., 1992.** Functional relationship between earthworm burrows and soil water movement in column experiments. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1545-1547.
- Kay, B.D. & VandenBygaart, A.J. 2002.** Conservation tillage and depth stratification of porosity and soil organic matter. *Soil Till. Res.* 66, 107-118.
- Kay, B.D., 1990.** Rates of change of soil structure under different cropping systems. *Adv. Soil Sci.* 12, 1-52.
- Kirk, J. L., Beaudette, L.A., Hart, M., Moutoglis, P., Klironomos, J.N., Lee, H. & Trevors, J. T., 2004.** Methods of studying soil microbial diversity. *J. Microbiol. Methods* 58, 169-188.
- Koppi, A.J. & McBratney, A.B., 1991.** A basis for soil mesomorphological analysis. *Eur. J. Soil Sci.*, 42, 139-146.

- Kretzchmar, A., 1978.** Quantification écologique des galeries de lombriciens. Techniques et premières estimations. *Pedobiologia* 18, 31-38.
- Kretzschmar, A., 1991.** Burrowing ability of earthworm *Aporrectodea longa* limited by soil compaction and water potential. *Biol. Fert. Soils*, 11 : 48-51.
- Kværnø, S.H. & Øygarden, L., 2006.** The influence of freeze-thaw cycles and soil moisture on aggregate stability of three soils in Norway. *Catena* 67, 175-182.
- Lal, R., Logan, T.J., Eckert, D.J., Dick, W.A. & Shipitalo, M.J., 1994.** Conservation tillage in the corn belt of United States. In: M.R. Carter, Editor, *Conservation Tillage in Temperate Agroecosystem*, Lewis Publishers, Boca Raton, FL, pp. 73-114.
- Lamandé, M., Hallaire, V., Curmi, P., Pérès, G. & Cluzeau, D., 2003.** Changes of pore morphology, infiltration and earthworm community in a loamy soil under different agricultural managements. *Catena* 54, 637-649.
- Lavelle, P. & Spain, A., 2001.** Soil ecology. Kluwer Academic Publisher.
- Lavelle, P., 1981.** Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta oecologica, Oecologia generalis* 2, 117-133.
- Lavelle, P., 2002.** Functional domains in soils. *Ecol. Res.*, 17 : 441-450
- Lavelle, P., 1988.** Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fert. Soils* 6, 237-251.
- Lavelle, P., 1997.** Faunal activities and soil processes: Adaptative strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.*, 24 : 93-137.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutain, F., Barois, I. & Schaefer, R., 1993.** A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25, 130-150.
- Le Bayon, C. & Binet, F., 2005.** Earthworms change the distribution and availability of phosphorous in organic substrates. *Soil Biol. Biochem.* 38, 235-246.
- Le Bissonnais, Y. & Gascuel-Oudoux, C., 1998.** L'érosion hydrique des sols cultivés en milieu tempéré. In Stengel P. & Gelin S. (Ed.), *Sol: interface fragile*. Ed. INRA, Paris, p129-142.
- Lee, K.E., 1985.** Earthworms – their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, New York.
- Leroy, B.L.M., Schmidt, O., Van den Bossche, A., Reheul, D. & Moens, M., 2008.** Earthworm population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Pedobiologia* 52, 139-150.
- Ligthart, T.N., 1997.** Thin section analysis of earthworm burrow disintegration in a permanent pasture. *Geoderma* 75, 135-148.
- Lipiec, J., Kus, J., Slowinska-Jurkiewicz, A. & Nosalewicz, A., 2006.** Soil porosity and water infiltration as influenced by tillage methods. *Soil Till. Res.* 89, 210-220.
- Liu, W., Marsh, T.L., Cheng, H., & Forney, L.J., 1997.** Characterization of Microbial Diversity by Determining Terminal Restriction Fragment Length Polymorphisms of Genes Encoding 16S rRNA. *Appl. Environ Microbiol.* 63, 4516-4522.
- Manichon, H., 1987.** Observation morphologique de l'état structural et mise en évidence d'effets de compactage des horizons travaillés. In: Monnier, G., Goss, M.J. (Eds.), *Soil Compaction and Regeneration*. Balkema, Rotterdam, the Netherlands, pp.39-52.
- Materechera, S.A., Kirby, J.M., Alston, A.M., Dexter, A.R., 1994.** Modification of soil aggregation by watering regime and roots growing through beds of large aggregates. *Plant Soil* 160, 57-66.
- Mengoni, A., Giuntini, E. & Bazzicalupo, M., 2007.** Application of Terminal-Restriction Fragment Length Polymorphism for Molecular Analysis of Soil Bacterial Communities. In Varma A.,

- Oelmüller R. (Ed.), Soil Biology. Vol. 11: Advanced Techniques of Soil Microbiology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp.295-305
- Monnier, G., 1965.** Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. Fac. sci. Univ. Paris, Ed. INRA, Paris : 140.
- Monard, C., 2008.** Biodégradation des herbicides en sols tempérés - contrôle des communautés bactériennes dégradantes par la bioturbation. Thèse de doctorat, Université de Rennes1, 251p.
- Moran, C.J., Koppi, A.J., Murphy, B.W. & McBratney, A.B., 1988.** Comparison of the macropore structure of a sandy loam surface soil horizon subjected to two tillage treatments. Soil Use Manage. 4, 96-102.
- Mullis, K., Faloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G., & Erlich, H., 1986.** Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 51, 263-73
- Mummey, D.L., Rillig, M.C. & Six, J., 2006.** Endogeic earthworms differentially influence bacterial communities associated with different soil aggregate size fractions. Soil Biol. Biochem. 38, 1608-1614.
- Nuutinen, V., Pöyhönen, S., Ketoja, E., Pitkänen, J., 2001.** Abundance of the earthworm *Lumbricus terrestris* in relation to subsurface drainage pattern on a sandy clay field. Eur. J. Soil Biol. 37, 301-304.
- Oades, J.M., 1993.** The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. Geoderma 56, 377-400.
- Orphan, V.J., Taylor, L.T., Hafenbradl, D. & Delong, E.F., 2000.** Culture-Dependent and Culture-Independent Characterization of Microbial Assemblages Associated with High-Temperature Petroleum Reservoirs. Appl. Env. Microbiol. 66: 700-711
- Pagliai, M., Vignozzi, N. & Pellegrini, S., 2004.** Soil structure and the effect of management practices. Soil Till Res. 79, 131-143.
- Paoletti, M., 1999.** The role of earthworms for assessment of substance and as a bioindicators. Agriculture, Ecosystem and Environment 74, 137-135.
- Paoletti, M.G., Sommaggio, D., Favretto, M.R., Petruzzelli, G., Pezzarossa, B. & Barbafieri, M., 1998.** Earthworms as useful bioindicators of agroecosystem sustainability in orchards and vineyards with different inputs. Appl. Soil Ecol, 10, 137-150.
- Parkin, T.B. & Berry, E.C., 1994.** Nitrogen transformations associated with earthworm casts. Soil Biol. Biochem. 26, 1233-1238.
- Parkin, T.B. & Berry, E.C., 1999.** Microbial nitrogen transformations in earthworm burrows. Soil Biol. Biochem. 31, 1765-1771.
- Pedersen, J.C. & Hendriksen N.B., 1993.** Effects of passage through the intestinal track of detritivore earthworms (*Lumbricus spp*) on the number of selected Gram-negative and total bacterial. Biol. Fert. Soils 16, 227-232.
- Peigné, J., Aveline, A., Cannavacciuolo M., Giteau, J.-L. & Gautronneau, Y., 2008.** Soil tillage in organic farming: impacts of conservation tillage on soil fertility, weeds and crops. 16th IFOAM Organic World Congress, Modena, Italy.
- Peigné, J., Ball, B.C., Roger-Estrade, J. & David, C., 2007.** Is conservation tillage suitable for organic farming? A review. Soil Use Manage. 23, 129-144.
- Pérès, G., 2003.** Identification et quantification in situ des interactions entre la diversité lombricienne et la macroporosité dans le contexte polyculture Breton. Influence sur le fonctionnement hydrique du sol. Thèse de doctorat, Université de Rennes1, 268p.

- Pérès, G., Cluzeau, D., Curmi, P. & Hallaire, V., 1998** Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biol. Fert. Soils* 27, 247-424.
- Piron, D., 2004** Distribution spatiale des traits d'activités lombriciennes en fonction de contraintes topo-paysagères ou agronomiques. Mémoire de DEA National des Sciences du Sol, INPL, Nancy, 21p.
- Pitkanen, J. & Nuutinen, V. 1997** Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav in the soil profile. *Soil Biol. Biochem.* 29, 463-467.
- Pulleman, M.M. & Marinissen, J.C.Y., 2004.** Physical protection of mineralizable C in aggregates from long-term pasture and arable soil. *Geoderma* 120, 273-282
- Pulleman, M.M., Six, J., Uyl, A., Marinissen, J.C.Y. & Jongmans, A.G., 2005.** Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Appl. Soil Ecol.* 29, 1-15.
- Ranjard, L. & Richaume, A., 2001.** Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. *Res. Microbiol.* 152, 707-716
- Rasmussen, K.J., 1999.** Impact of ploughless soil tillage on yield and soil quality: A Scandinavian review. *Soil Till. Res.* 53, 3-14.
- Reading, H.G., 1996.** *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy.* Blackwell Scientific Publications, 488p.
- Rimmer, D., 1998.** Ultimate interface. Inside Science number 113. New Scientist.
- Ringrose-Voase, A.J., 1996.** Measurement of soil macropore geometry by image analysis of sections through impregnated soil. *Plant Soil* 183, 27-47.
- Robert, M., 1996.** *Le Sol: Interface dans l'environnement, ressource pour le développement.* Masson, Paris, 244p.
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., Boiffin, J., Caneill, J. & Manichon, H., 2000.** Modelling structural changes in tilled topsoil over time as a function of cropping systems. *E. J. Soil Sci.* 51, 455-474.
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Caneill, J., Boizard, H., Coquet, Y., Defosse, P. & Manichon, H., 2004.** Morphological characterisation of soil structure in tilled fields: from a diagnosis method to the modelling of structural changes over time. *Soil Till. Res.* 79, 33-49.
- Rose, C.W., 2004.** *An Introduction to the Environmental Physics of Soil, Water and Watersheds.* Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Rossi, J.P., Lavelle, P. & Albrecht, A., 1998.** Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongate* and soil heterogeneity. *Soil Biol. Biochem.* 29, 485-488.
- Rossi, J.P., Nuutinen, V., 2004.** The effect of sampling unit size on the perception of the spatial pattern of earthworm (*Lumbricus terrestris* L.) middens. *Appl. Soil Ecol.* 27, 189-196.
- Ruellan, A., 1983.** Morphologie et fonctionnement des sols : Avenir de la Pédologie. *Cahiers O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, no 4: 265-270.
- Sadowsky, M.J., 1994.** DNA Fingerprinting and Restriction Fragment Length polymorphism Analysis. *Methods of Soil Analysis, Part 2. Microbiological and Biochemical Properties-SSSA Book Series*, no. 5 chap 31, pp647-664.
- Scheu, S., Schlitt, N., Tiunov, A.V., Newington, J.E. & Jones, T. H., 2002.** Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning. *Oecologia* 133, 254-260.
- Scullion, J., Goodacre, R., Helliott, G., Huang, W., Worgan, H., Gwynn-Jones, D., Griffith, G., Darby, R., Bayley, M., Clegg, C. & Drapper, J., 2003** Food quality and microbial succession in

- ageing earthworm casts : standard microbial indices and metabolic fingerprinting. *Pedobiologia* 47, 888-894.
- Scullion, J., Neale, S. & Philips, L., 2007.** Earthworm casting and burrowing activity in conventional and organic grass-arable rotations. *Eur. J. Soil. Biol.*, 43 : 216-221
- Shipitalo, M.J. & Protz, R., 1989** Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma* 45, 357-374.
- Shuster, W.D., Subler, S. & McCoy, E.L., 2001.** Deep-burrowing earthworm additions change the distribution of soil organic carbon in chisel-tilled soil. *Soil Biol. Biochem.* 33, 983-986.
- Sijtsma, C.H., Campbell, A.J., McLaughlin, N.B. & Carter, M.R., 1998.** Comparative tillage costs for crop rotations utilizing minimum tillage on a farm scale. *Soil Till. Res.* 49, 223-231.
- Smith, P., 2004.** Carbon sequestration in croplands: the potential in Europe and the global context. *Europ. J. Agron.* 20 : 229-236
- Stengel, P., 1979.** Utilisation de l'analyse des systèmes de porosité pour la caractérisation de l'état physique du sol in situ. *Annales Agronomiques.* 30, 27-51.
- Sveistrup, T.E., Haraldsen, T.K. & Engelstad, F., 1997.** Earthworm channels in cultivated clayey and loamy Norwegian soils. *Soil Till. Res.* 43, 251-262.
- Tebbe, C.C. & Vahjen, W., 1993.** Interference of humic acids and DNA extracted directly from soil in detection and transformation of recombinant-DNA from bacteria and a yeast. *Appl. Environ. Microbial.* 59, 2657-2665.
- Tebbe, C.C., 2005.** Marker Genes in Soil Microbiology. In Buscot F. & Varma A.. (Ed.), *Microorganisms in Soils : Roles in Genesis and Functions.* Springer Verlag, Berlin
- Tebrügge, F. & Düring, R.A., 1999.** Reducing tillage intensity - a review of results from a long-term study in Germany. *Soil Till. Res.* 53, 15-28.
- Tessier, D., 1996.** Qualité chimique et physique des sols : variabilité spatiale et évolution. *Etude et Gestion des Sols* 3, 4, No spéciale, pp229-244.
- Tiedje, J.M., Asuming-Brempong, S., Nüsslein, K., Marsh, T.L. & Flynn, S.J., 1999.** Opening the black box of soil microbial diversity. *Appl. Soil Ecol.* 13: 109-122.
- Tisdall, J. M. & Oades, J. M., 1982** – Organic matter and water stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 62, 141:163.
- Tiunov, A.V. & Kuznetsova, N.A., 2002.** Fungal and bacterial communities in *Lumbricus terrestris* burrow walls: a laboratory experiment. *Pedobiologia* 46, 595-605.
- Topoliantz, S., Ponge, J.F., Viaux, P., 2000.** Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant Soil*, 225, 39-51.
- Torsvik, V., Goksøyr, J., & Daae, F.L., 1990.** High diversity in DNA of Soil Bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 56, 782-787.
- Toutain, F., 1984.** Biologie des sols. AFES – Colloque du cinquantenaire. p253-271
- Usher, M.B., 2005.** Soil biodiversity, nature conservation and sustainability. In *Biological diversity and function in soils*, Bardgett *et al* 2005.
- Van Vliet-Lanoë, B., 1998.** Frost and soils: implications for paleosols, paleoclimates and stratigraphy. *Catena* 34, 157-183.
- Vandenkoornhuyse, P., Mahé, S., Ineson, P., Staddon, P., Ostle, N., Francez, A.J., Fitter, A.H., & Young, J.P.W., 2007.** Isotopic labelling of RNA reveals differential carbon flux to cohabiting mycorrhizal fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.*
- Viaud, V., 2000.** Etude de l'influence des techniques culturales sans labour sur l'état structural du sol sous culture de maïs. Mémoire d'ingénieur de ENSAR, 78p.

- Webster, J.R., Waide, J.B. & Patten, B.C. 1975.**, Nutrient recycling and the stability of ecosystems, in “Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems” (F.G. Howell, J.B. Jentry, and M.H. Smith, Eds.), ERDA Conference 740513, National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, Springfield, VA, pp. 1-27.
- Whalen, J. K., Sampedro, L. & Waheed, T., 2004.** Quantifying surface and subsurface cast production by earthworms under controlled laboratory conditions. *Biol. Fert. Soils* 39, 287-291.
- Zaller, J.G. & Saxler, N., 2007.** Selective vertical seed transport by earthworms: Implications for the diversity of grassland ecosystems. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 586-591.
- Zhang, Q.L. & Hendrix, P.F., 1995.** Earthworm (*Lumbricus rubellus* and *Aporrectodea caliginosa*) effects on carbon flux in soil. *Soil Sci. Soc. Am.* 59, 816-823.

Liste des figures

Figure 1 : Représentation schématique de l'habitat des trois catégories lombriciennes définies par Bouché avec (1) les Epigés, (3) les Endogés, et (2) les anéciques avec (4) qui indique la production de « Middens » et la production de turricules en surface ainsi que dans les galeries et cavités du sol (issu de Aletto, 2001).....	5
Figure 2: Traces morphologiques de la bioturbation lombricienne : galeries et amas de déjections.	9
Figure 3 : Illustration des composantes de la drilosphère au sens large (Source Brown <i>et al.</i> , 2000) ..	10
Figure 4 : Représentation hypothétique des contributions de la drilosphère au autres sphères édaphiques (Rhizosphère, Agrégatusphère, Porosphère et système litière) d'après Brown <i>et al.</i> (2000).....	11
Figure 5 : Echelle d'étude des communautés et des biostructures pédologiques (Cluzeau, 2005).	14
Figure 7: Profil des macroporosités moyennes mesurées sur les intervalles de profondeur (0-5cm; 5 - 10cm; 10-15cm et 15-25cm) (Source Vincent Hallaire, UMR SAS INRA Agrocampus Rennes).	23
Figure 8: Image binaire des lames de sol pour les modalités LM et SDM entre 1-7cm et composition en formes de pore selon les paramètres utilisés par Lamandé <i>et al.</i> (2003) (Source Hubert <i>et al.</i> , 2007).....	24
Figure 9: Profils des teneurs en C _{tot} sur trois profondeurs réalisés en 2000 et 2005, (a) pour les modalités sous fertilisation minérale M et (2) sous fertilisation organique (FV). L'évolution des teneurs est exprimée par le delta des teneurs en 2005/2000.	24
Figure 10: Profil des biomasses microbiennes mesurée sur 2 profondeurs (0-5cm et 15-20cm) en 2006.	25
Figure 11: Organisation du cadre de prélèvement lombriciens en 2005 (TM = zone de tri manuel), les lignes bleus désignent l'aplomb des profils pédologiques qui ont été décrit ultérieurement	26
Figure 12: Structures des communautés lombriciennes en 2001 et en 2005 résultante de l'échantillonnage par extraction chimique et par le tri manuel sur bloc de sol.	27
Figure 13: Représentation des abondances absolues (a et b) et relatives (c et d) des catégories écologiques lombriciennes présentes sur les différentes modalités.....	28
Figure 14: Abondances relatives des espèces lombriciennes représentées sur les six modalités expérimentales du dispositif expérimental de Kerguéhennec.....	31
Figure 15 : Some examples of facies. (a) Ag; (b) B1w, with dark colour and encrusted cast aggregates indicating the cutan; (c) left side of image represents in detail the facies B3g, with arrow indicating an earthworm cast aggregate where the middle part is characterized by hollowing out; (d) the facies B3i with easily recognizable cast aggregates.....	42
Figure 16. Total macroporosity of the six main facies (S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c), including pores	45
Figure 17: Relative distribution of macropore areas according to their morphology in the six main facies: S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c.	45
Figure 18: Binary images (6.5 mm x 7 mm) of the six main facies (S, Ac, Ag, B3g, B3i and B3c). ...	46
Figure 19: Sketch map of facies for conventional tillage treatment under mineral manure.....	49
Figure 21: Conversion des cartes de faciès dessinée sur le terrain en couche de polygone	55

Figure 22: Différents niveaux d'exploitation de la fosse en aplomb du cadre d'extraction des lombriciens : (a) fosse creusée en aval du cadre d'extraction, (b) détachement des volumes de sol séparant deux profils successifs et (c) état de la fosse avant rafraîchissement et description du dernier profil Q3.	57
Figure 23 : Représentation (a) de l'organisation parcellaire du bloc1, (b) de la disposition des cadres de prélèvement lombriciens au sein d'une parcelle et (c) de l'organisation des deux groupes de profils pédologiques étudiés.	58
Figure 24: Représentation sur le cadre d'échantillonnage des lombriciens, des zones employées pour relier les communautés lombriciens et les description de profil (Q1, Q2, Q3).	64
Figure 25: Fragmentation des surfaces de faciès par union de la couche de « faciès » avec une couche de « maille » définissant des intervalles de profondeur du profil pédologique.	65
Figure 26 : Distribution inter-modale des faciès sur les profils pédologiques (45cm de profondeur) et selon les 2 horizons 0-25cm et 25-45cm, pour les six modalités expérimentales.	67
Figure 27: Analyse en composante principale selon les 2 axes principaux (=53%), pour les six modalités expérimentales selon la variation de superficie des faciès de bioturbation.	67
Figure 28: Superficies relatives et absolues des trois faciès B3g, B3i et B3c, pour les horizons de 0 à 25cm et de 25 à 45cm, dans les six modalités expérimentales du dispositif de Kerguéhennec. ...	68
Figure 29: Distribution relative de l'ensemble des faciès par intervalle de profondeur, pour les trois modalités de travail du sol (L, TS, SD) sous les deux modes de fertilisation minérale (M) et organique (FV).	70
Figure 30: Relation entre la superficie des faciès de bioturbation et l'abondance des communautés lombriciennes extraite au voisinages des profil pédologiques.	71
Figure 31 : Plans factoriels des observations en ACP-VI, la superficie des faciès sont employée pour l'ACP alors que les abondances des catégories écologiques lombriciennes représentent les variables instrumentales (VI).	72
Figure 32: Distinction des quatre formes de polygone selon les indices de contorsion (0,7-1 ; 0,5-0,7 ; 0,2 -0,5 et 0-0,2) avec respectivement de gauche à droite les classes A, B, C et D.	83
Figure 33 : Représentation schématique des plages d'azimuts et angles utilisés pour la définition de l'orientation majeure des polygones.	84
Figure 34: Distribution relative des superficies pour les trois faciès B3g, B3i et B3c.	85
Figure 35 : Représentation des distributions de superficies pour les trois faciès B3, observées sous les six modalités agricoles. (A droite, interprétation du mode de représentation en Box plot).	86
Figure 36 : Distribution de taille du faciès B3g en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales.	87
Figure 37: Distribution de taille du faciès B3i en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales.	88
Figure 38: Distribution de taille du faciès B3c en lien avec la profondeur pour six modalités expérimentales.	89
Figure 39: Superficies moyennes des faciès B3g, B3i et B3c selon la classe de forme polygonale.	90
Figure 40: Superficies relatives des formes polygonales pour les trois faciès B3.	91
Figure 41: Superficie relative des quatre classes de forme polygonale pour les trois faciès B3g, B3i et B3c selon la modalité expérimentale.	91

Figure 42: Distribution surfacique relative des 4 formes polygonales du faciès B3g selon leur profondeur d'apparition dans le profil pour les 6 modalités.....	92
Figure 43: Distribution des quatre formes polygonales pour le faciès B3i selon leur profondeur d'apparition dans le profil pour les 6 modalités	93
Figure 44: Distribution des 4 forme de polygone pour le faciès B3c pour les 6 modalités selon leur profondeur d'apparition dans le profil	94
Figure 45: Orientation des faciès B3g selon la modalité par intervalle de profondeur.	95
Figure 46 : Orientation des faciès B3i selon la modalité par intervalle de profondeur.	96
Figure 47 : Représentation schématique des structures agrégatives composant les faciès B3, montrant l'évolution théorique d'un faciès B3g (marron) par dissolution dans les faciès B3i puis B3c.....	97
Figure 48 : Profil des teneurs en carbone total (Ctot) des faciès pour les modalités SDM, SDFV et LM. Les courbes noires et rouges en SDM et SDFV désignent respectivement les courbes de tendance du faciès S et B3i.....	108
Figure 49 : Profil des teneurs en azote total (Ntot) des faciès pour les modalités SDM, SDFV et LM. Les courbes noires et rouges en SDM et SDFV désignent respectivement les courbes de tendance du faciès S et B3i.....	108
Figure 50 : Résumé des principales étape du protocole d'analyse des communautés bactériennes par la T-RFLP, de l'échantillon environnemental jusqu'à l'analyse des données.....	117
Figure 51 : Représentation de l'analyse en Composantes Principales de la structure des communautés bactérienne pour les faciès Ag (LM), B3i et S (SDM) dans les cinq premiers centimètres de sol (29% de la variance).	118
Figure 52 : Représentation des analyses en Composantes Principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès de bioturbation B3g et B3i et le faciès S, sur deux intervalles de profondeur 20-30 cm et 35-40cm pour la modalité SDM.....	118
Figure 53 : Représentation de l'analyses en Composantes Principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès S sur quatre intervalles de profondeur A (0-5cm) B (10-20cm), C (20-30cm) et D (35-40cm). (Nb : une seule des analyses a pu être validée pour l'intervalle de profondeur B)	119
Figure 54 : Représentation de l'analyses en Composantes Principales des structures de communautés bactériennes pour les faciès B3i sur quatre intervalles de profondeur A (0-5cm) B (10-20cm), C (20-30cm) et D (35-40cm) (18% de la variance expliquée).	120
Figure 55: Représentation schématique des relations entre les trois grandes catégories de faciès.	127
Figure 56: Triangles des structures avec le positionnement des faciès selon la contribution présumée des processus structuraux. En (a) est figuré l'évolution du faciès de bioturbation B3g et en (b) la production du faciès Ag à partir de tous les autres faciès.....	128

Liste des tableaux

Tableau 1 : Caractéristiques analytiques moyennes des trois horizons pédologiques du dispositif expérimental de Kerguéhennec d'après Viaud (2000)	20
Tableau 2: Caractéristiques analytiques du fumier de volaille.....	22
Tableau 3 : Richesse spécifique, indice de diversité (Shannon) et équitabilité des communautés lombriciennes.....	32
Tableau 4 : Morphological classes of macroporosity, based on size and shape classes.....	41
Tableau 5 : Synoptic table of facies typology.	44
Tableau 6 : tableau synoptique de la typologie des faciès.....	51
Tableau 7: Superficies moyennes de l'ensemble des faciès de bioturbation par intervalle de profondeur et par modalité	70
Tableau 8: Récapitulatif du mode de sélection des faciès intégrés aux analyses	84
Tableau 9: Expression potentielle des processus structuraux impliqués dans la constitution des faciès	127

