

# Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols

Patrick Lavelle

Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement (IEES, université Paris Sorbonne)

\* Auteur correspondant : plavelle48@gmail.com

## RÉSUMÉ

Un modèle global, simple et consensuel, expliquant le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des sols fait encore défaut, malgré une production scientifique en forte croissance dédiée à ce thème. C'est un problème important car cette base est nécessaire pour imaginer et mettre en œuvre les modes de gestion durables du sol de demain, et les communiquer. Les sept questions posées ici ont pour objet de faire avancer la réflexion. Elles concernent des processus encore mal définis, de l'environnement microbien à celui des ingénieurs de l'écosystème et au paysage agricole. Elles nous incitent à réfléchir aux processus et aux pratiques qui nous permettront d'être plus pédagogiques et efficaces dans le conseil et la mise en pratique de modes de gestion des sols différents.

1. L'auto-organisation est-elle un processus à petite échelle en réaction à la suite de déterminants hiérarchisés top down des processus du sol ?
2. Les microbes sont-ils vraiment inactifs dans le sol en dehors des hot spots ?
3. Que se passe-t-il quand un ver de terre mange le réseau trophique ?
4. Les invertébrés ingénieurs du sol coopèrent-ils avec les racines dans la construction de la structure du sol ? Et dans quelles conditions ?
5. Espèces rares: pourquoi y en a-t-il autant ?
6. Le sol moyen ("bulk soil") existe-t-il ?
7. Savoirs scientifiques et savoirs paysans, rationalité et politiques publiques.

## Mots-clés

Gestion des sols, auto-organisation, microsite, réseau trophique, ingénieur de l'écosystème du sol, activité microbienne.

Comment citer cet article :

Lavelle P., 2022 - Sept questions concernant la biodiversité et la gestion des sols *Étude et Gestion des Sols*, 29, 211-221

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-29/>

Comment consulter/télécharger

tous les articles de la revue EGS :  
<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/>

**SUMMARY****SEVEN QUESTIONS ABOUT BIODIVERSITY AND SOIL MANAGEMENT**

*A global, simple and consensual model explaining the link between biodiversity and soil functioning is still lacking, despite a strong growth in scientific production dedicated to this theme. This is an important problem because this basis is necessary to imagine and implement the sustainable soil management methods of tomorrow, and to communicate them. The seven questions proposed here are intended to move the thinking forward. They concern processes that are still poorly defined, from the microbial environment to that of ecosystem engineers and the agricultural landscape. They aim at stimulating our reflection on the processes and practices that will allow us to be more pedagogical and efficient in advising and putting into practice different methods of soil management.*

1. *Is self-organization a small-scale process in response to top down hierarchical determinants of soil processes?*
2. *Are microbes really inactive in soil outside of hot spots?*
3. *What happens when an earthworm eats the food web?*
4. *Do ecosystem-engineer invertebrates cooperate with roots in building soil structure? And under what conditions?*
5. *Rare species: why are there so many?*
6. *Does "bulk soil" exist?*
7. *Scientific knowledge and peasant knowledge, rationality and public policies.*

**Key-words**

*Soil management, self organization, microsite, soil ecosystem engineers, microbial activity.*

**RESUMEN****SIETE PREGUNTAS SOBRE LA BIODIVERSIDAD Y LA GESTIÓN DEL SUELO**

*Todavía falta un modelo global, simple y consensado que explique el vínculo entre la biodiversidad y el funcionamiento del suelo, a pesar del fuerte crecimiento de la producción científica dedicada a este tema. Este es un problema importante porque esta base es necesaria para imaginar e implementar los métodos de gestión sostenible del suelo del futuro y comunicarlos. Las siete preguntas planteadas aquí tienen por objeto hacer avanzar el pensamiento. Se refieren a procesos que todavía están mal definidos, desde el entorno microbiano hasta el de los ingenieros de los ecosistemas y el paisaje agrícola. Nos animan a pensar en los procesos y prácticas que nos permitirán ser más pedagógicos y eficientes en el asesoramiento y puesta en práctica de diferentes métodos de manejo del suelo.*

1. *¿Es la auto-organización un proceso de pequeña escala en respuesta a determinantes jerárquicos de arriba hacia abajo de los procesos del suelo?*
2. *¿Los microorganismos están realmente inactivos en el suelo fuera de los micrositios de alta actividad?*
3. *¿Qué sucede cuando una lombriz se come la micro red alimentaria del suelo?*
4. *¿Los invertebrados ingenieros del suelo cooperan con las raíces en la construcción de la estructura del suelo? ¿Y en qué condiciones?*
5. *¿Especies raras: porque hay tantas?*
6. *¿Existe el suelo promedio ("bulk soil")?*
7. *Saber científico y saber campesino, racionalidad y políticas públicas.*

**Palabras clave**

*Manejo del suelo, auto-organización, micrositios, ingenieros del ecosistema del suelo, actividad microbiana.*

Nous voilà donc, nous les humains, à un tournant de notre histoire. Ou bien sommes-nous carrément à la fin de celle-ci ? Au bord d'un trou noir sans futur ? Bien entrés dans l'Anthropocène, monstrueux télescope entre la dynamique d'une espèce, l'*Homo*, auto déclaré *sapiens*, espèce si récente qu'on pourrait la considérer comme à peine adolescente, et l'histoire géologique de la terre qui inaugure en son nom une ère nouvelle. Chacun d'entre nous, par la répétition de gestes sans conséquences dans l'instant, ouvrir un robinet, démarrer une voiture, allumer la lumière, se protéger d'un insecte, mais amplifiés par notre propre explosion démographique et technologique, se retrouve en même temps le complice, impuissant et conscient, et la victime d'un écocide planétaire (Morton, 2016). La rationalité héritée de la dynamique moderniste du Siècle des Lumières, en épurant la connaissance de ses éléments subjectifs, pour tout dire spirituels et philosophiques (Goswami *et al.*, 1995), a permis un essor de la technologie qui nous a progressivement affranchis de la faim, des aléas climatiques, de la mort prématurée et nous a éloignés (pour le meilleur ou pour le pire ?) de l'emprise des mythes religieux, pour nous envoûter avec d'autres mythes (Harari, 2015). Cet abandon de toute une partie de nous-mêmes nous a laissés désespérés et sans inspiration quand le moment de changer de modèle est arrivé. Il est encore bien tôt pour savoir ce que sera ce modèle et sans doute sa conception doit commencer par un inventaire précis de l'état actuel de la planète, des sociétés humaines, de notre relation avec les autres habitants de cette planète... et des sols (Descola, 2005).

Le sol et ses usages, la diversité de la vie qui l'anime et des fonctions qu'il remplit, sont emblématiques de nos contradictions et au cœur de celles-ci. À ignorer sa complexité, en forçant l'usage de modèles simplistes mieux adaptés à notre structure mentale, nous avons mis le sol en péril. Certes, les causes de ces maux et les remèdes à apporter sont globalement connus. De multiples rapports écrits par les plus compétents d'entre nous apportent un éclairage précis et rigoureux (MEA, 2005 ; FAO, 2020 ; IPCC, 2022). Mais sommes-nous prêts à les formuler, à les concevoir et à les appliquer, dans nos démarches scientifiques et leurs traductions techniques et politiques ?

Les sept questions proposées, inspirées de la vision auto organisée du sol (Perry, 1995 ; Lavelle *et al.*, 2016), adressent des domaines encore peu explorés de la connaissance des sols et de leurs usages. Peut-être existe-t-il des « verrous de connaissance » dont la levée nous ouvrira de vastes champs ou progresser, peut-être pas. Ces questions n'ont pas non plus la prétention d'être les plus importantes car chacun au fil de son parcours scientifique peut les rencontrer différemment. Qu'elles nous incitent simplement, si nous ne les reconnaissons pas comme importantes, à les substituer par d'autres dont la résolution nous accompagnera dans la redéfinition de notre relation au sol et à ses usages. C'est une tâche urgente.

Ces questions de recherche concernent des éléments encore mal connus des processus à l'œuvre, de l'échelle microbienne, la plus petite, à la plus large d'entre elles, qui concerne l'interface entre le sol et les sphères sociales et institutionnelles.

## LE SOL AUTO ORGANISÉ

L'auto-organisation un processus à petite échelle, « *bottom-up* », en réaction à l'effet « *top down* », organisé hiérarchiquement, des déterminants climatiques, édaphiques et biologiques sur les processus du sol ?

La théorie de l'auto-organisation, telle que traduite en mots simples par Perry (1995), permet de mettre dans un seul modèle conceptuel toute l'originalité et la complexité du sol : la diversité de ses composants biotiques et abiotiques, leurs interactions qui produisent des structures dont l'accumulation donne au sol des propriétés émergentes favorables à la vie, sa structure hiérarchisée et la fragilité « *on the edge of chaos* » d'un système en équilibre dynamique, donc instable (Lavelle *et al.*, 2016). Ce modèle ajoute à la vision d'un déterminisme « *top-down* » des processus du sol -par une hiérarchie de déterminants dans l'ordre climat-sol-qualité de la matière organique produite et enfin, organismes (Lavelle *et al.*, 1993) - une réaction « *bottom-up* » basée sur le fonctionnement des systèmes auto organisés (Figure 1). Cette réaction permet aux organismes d'améliorer, par leurs interactions, leurs conditions de vie, en modifiant les conditions des déterminants édaphiques et microclimatiques par la création d'espaces poreux, par l'agrégation du sol et par la minéralisation et le stockage de la matière organique, notamment.

Ce modèle global donne aux processus biologiques une importance qu'ils n'avaient pas dans le modèle initial de Dokuchaev (in Duchaufour, 1997). Dans chaque contexte pédoclimatique, il nous dit que l'activité biologique, pour peu qu'elle soit favorisée et diverse, peut permettre de stimuler les fonctions qui permettent la production des services écosystémiques édaphiques, 16 sur les 24 répertoriés dans le Millennium Ecosystem Assessment (MEA, 2005). Le modèle conceptuel inventé par la « révolution verte », en remplaçant les effets de l'activité biologique, la libération de nutriments par l'apport d'intrants chimiques, l'entretien de la porosité et l'élimination des plantes concurrentes par le labour et le contrôle des ennemis des cultures, a permis une augmentation phénoménale de la production agricole. On n'a pas perçu tout de suite l'impact négatif sur la qualité des sols. Les agrégats produits par les vers de terre en association avec les racines et la microflore du sol ont la vie dure (Blanchart *et al.*, 1997). La perte de la matière organique et l'érosion superficielle du sol sont facilement compensées par un accroissement des intrants et l'approfondissement du labour. En revanche, les sols dégradés à ce point nécessiteront une longue phase de restauration,

**Figure 1 :** Le sol auto-organisé (Lavelle *et al.*, 2016).

À gauche : les organismes et les structures qu'ils créent sont organisés en une suite d'échelles discrètes organisées de façon hiérarchique. Comme dans tout système hiérarchique, les mécanismes en jeu à une échelle donnée expliquent les propriétés émergentes observées à l'échelle supérieure, tandis que les processus actifs à cette échelle expliquent la configuration observée à l'échelle inférieure. Cette configuration permet l'existence de rétroactions entre les différents niveaux.

À droite : Les ingénieurs de l'écosystème-sol, macro-invertébrés et racines, digèrent la matière organique du sol avec un système de digestion mutualiste en interaction avec les microorganismes du sol. Cette énergie est utilisée :

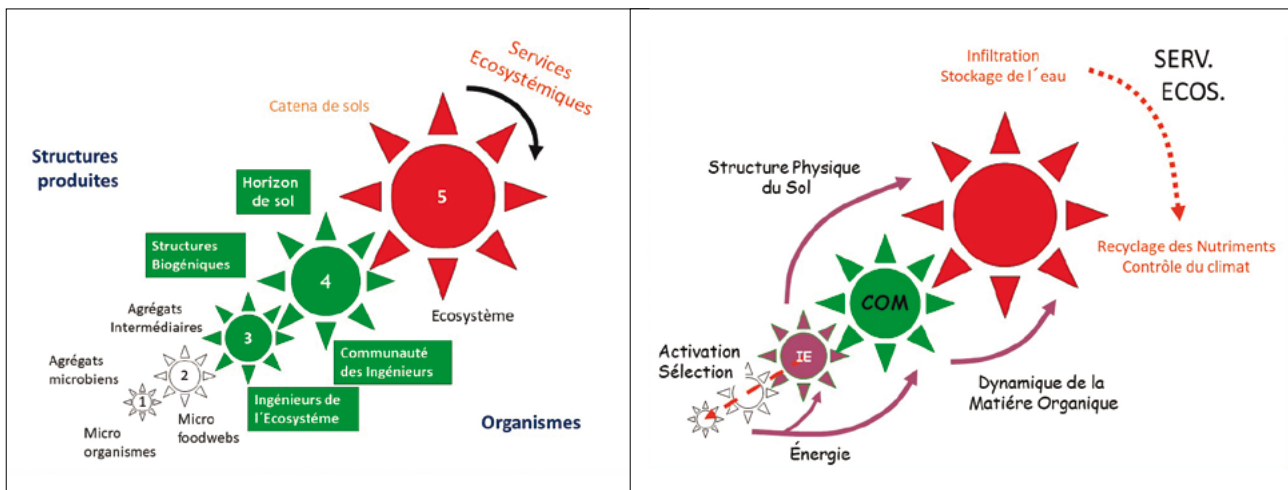
- 1) Pour des actions physiques qui construisent les habitats du sol et permettent l'infiltration, le stockage et le transfert de l'eau ;
- 2) Pour transformer la matière organique morte en nutriments assimilables par les plantes (recyclage des nutriments) ou la stocker sous des formes plus ou moins humifiées dans les agrégats de différentes tailles où elle est physiquement protégée.

**Figure 1:** Self-organized soil (Lavelle *et al.*, 2016).

On the left: Organisms and the structures they create are organized into a series of discrete, hierarchically organized scales. As in any hierarchical system, the mechanisms at play at a given scale explain the emergent properties observed at the higher scale, while the processes active at this scale explain the configuration observed at the lower scale. This configuration allows the existence of retroactions between the different levels.

On the right: Soil-ecosystem engineers, macro-invertebrates and roots, digest soil organic matter with a mutualistic digestion system interacting with soil microorganisms. This energy is used:

- 1) For physical actions that build soil habitats and enable infiltration, storage and transfer of water;
- 2) To transform dead organic matter into nutrients assimilable by plants (nutrient recycling) or store it in more or less humified forms in aggregates of different sizes where it is physically protected.



plusieurs années au minimum, avant de retrouver leur potentiel productif naturel.

Cette vision du sol auto-organisé proposée par des écologistes du sol n'est pas partagée par tout le monde, pas même par tous les biologistes dont certains proposent un modèle plus limité. Dans leur perspective, le transfert des ressources organiques et leur minéralisation progressive s'opèrent dans la cascade des réseaux trophiques sans que les conditions physiques particulières au sol soient prises en considération (Moore *et al.*, 1993).

## LES MICROBES SONT-ILS VRAIMENT INACTIFS DANS LE SOL EN DEHORS DES « HOT SPOTS » ?

Un élément très important de l'auto-organisation dans les sols est la relation mutualiste supposée entre les microorganismes et les ingénieurs de l'écosystème du sol (racines et macro-invertébrés, principalement). Dans cette relation, les ingénieurs donnent aux microorganismes la mobilité qui leur fait naturellement défaut et des ressources organiques permettant le déclenchement d'un priming effect (Lavelle et Spain, 2001). En retour, les microorganismes effectuent la digestion des ressources organiques complexes que les ingénieurs faiblement équipés en enzymes digestives sont incapables de mener à bien.

Les interactions positives de type mutualiste entre les microorganismes et les organismes ingénieurs du sol, faune

et racines, sont à la base de l'explication du fonctionnement du sol dans sa version « auto-organisée ». Le « paradoxe de la Belle au bois dormant » (Lavelle *et al.*, 1994) explique par la dormance généralisée des peuplements microbiens la différence entre le temps de turnover moyen observé de la biomasse microbienne et leur temps de génération supposé. Tandis que le premier est estimé entre 2 et 18 mois en moyenne dans les sols où il a été mesuré, il faut quelques heures au maximum pour que les bactéries se divisent en cultures (Moreira et Siqueira, 2006), en tous cas celles, assez rares au demeurant, qui veulent bien se laisser cultiver. Cette dormance s'explique par l'incapacité des microorganismes, principalement les bactéries et les champignons unicellulaires, à se mouvoir dans le sol, lorsque celui-ci est compact ou avec une porosité faiblement connectée, vers de nouveaux substrats organiques à exploiter. Elle peut aussi être provoquée lors d'épisodes microclimatiques défavorables et par des conditions stoïchiométriques déséquilibrées. La dormance microbienne et l'existence corrélative de « hot spots » d'activité microbienne dans le sol sont largement reconnues comme une conséquence des variations de conditions microclimatiques du sol, humidité et température (Salazar *et al.*, 2018), plus rarement comme une conséquence de distributions disjointes des peuplements microbiens et de leurs ressources organiques. L'hypothèse suggère que ces bactéries endormies soient réveillées par les organismes ingénieurs, invertébrés et racines, qui ont la capacité de remuer le sol et de créer dans leurs domaines fonctionnels les conditions physiques et trophiques de leur réactivation. C'est ce que font les racines en apportant du carbone dans leur rhizosphère sous forme d'exsudats ou de substrats directement prélevés par les mycorhizes. C'est encore ce qu'on observe dans le tube digestif des vers de terre, élément essentiel du domaine fonctionnel appelé « drilosphère ». La dispersion dans le tube digestif des agrégats de sol et l'ajout transitoire d'un mucus de très haute valeur énergétique, permettent aux bactéries ingérées avec le sol de redevenir actives. Elles peuvent alors digérer dans la foulée 10 % environ de la matière organique ingérée, dans le temps d'un transit intestinal qui dure de quelques dizaines de minutes à quelques heures (Barois et Lavelle, 1986; Trigo *et al.*, 1995; Lattaud *et al.*, 1997). Le réveil de l'activité microbienne par des apports de substrats assimilables, associé au processus de *priming effect*, est maintenant largement reconnu (Mondini *et al.*, 2006) au point d'invalider l'existence de substrats organiques récalcitrants qui ne semblent pas résister à cet effet (Fontaine *et al.*, 2007). De fait, on sait que l'action conjuguée de l'addition d'un volume d'eau pour un volume de terre ingérée, d'un mucus intestinal formé de glycoprotéines de faible poids moléculaire et du brassage intense dans le gésier de vers de terre endogés a pour effet d'augmenter le pH d'une unité environ et de disperser la structure physique du sol, jusqu'à séparer les éléments des micro agrégats anciens du sol avant la reconstitution de nouveaux micro agrégats (Barois et Lavelle, 1986; Barois *et*

*al.*, 1993). La « récalcitrance » qui permet la conservation de la matière organique est alors par défaut attribuée à l'inaccessibilité physique de la matière organique pour les microorganismes (Hobbie et Hobbie, 2013). Cette capacité des peuplements microbiens à s'adapter à des conditions changeantes et imprévisibles est considérée comme un élément clé de leur résilience (Sørensen et Shade, 2020). De nombreux éléments de connaissance manquent cependant pour mieux évaluer cette partie importante dans la perception des relations entre macro et microorganismes du sol et particulièrement l'importance des ingénieurs de l'écosystème, racines et invertébrés. Le rôle des champignons dans ces interactions demanderait à être clarifié, en particulier des champignons filamenteux. Le fractionnement des hyphes consécutif au broyage du sol entraîne probablement la mort d'une partie de ces structures (L. Bernard, com. pers.) tandis que la présence dans le tube digestif des vers d'enzymes capables de les digérer (mannanase, lichénase) laisse penser qu'une partie de cette biomasse fongique pourrait bien être digérée. À l'inverse, l'effet stimulant des vers de terre sur les infections mycorhiziennes laisse penser que cette mortalité pourrait être limitée, à moins qu'elle ne soit compensée par la germination accrue des spores présentes dans le sol. Finalement, des travaux récents indiquent que les virus pourraient avoir un rôle important dans le contrôle des populations bactériennes, particulièrement dans les conditions très perturbées du transit par l'intestin d'un ver de terre (Kuzuyakov et Mason-Jones, 2018; L. Bernard, com. pers.).

## QUE SE PASSE-T-IL QUAND UN VER DE TERRE MANGE LE RÉSEAU TROPHIQUE DU SOL ?

Un courant de pensée important attribue aux réseaux trophiques constitués par la micro et la mésofaune, la régulation des processus de décomposition dans les sols, ignorant de ce fait les effets des organismes ingénieurs et de l'auto-organisation à des niveaux hiérarchiques supérieurs (Ingham *et al.*, 1986; Nielsen *et al.*, 2015; Guerra *et al.*, 2021). Dans les modèles ainsi représentés, les organismes ingénieurs n'apparaissent pas, ou sont simplement mentionnés comme décomposeurs généralistes. L'interprétation du fonctionnement du sol par deux modèles ainsi exclusifs n'est pas logique. C'est pourquoi le modèle d'auto-organisation situe ces peuplements et leurs effets régulateurs à leur échelle, intermédiaire entre celle des microsites microbiens et ceux créés par les organismes ingénieurs dans leurs domaines fonctionnels. Régulateurs proximaux de l'activité microbienne, ils sont cependant soumis au processus général de bioturbation lié à l'activité des ingénieurs. La boucle microbienne décrite dans les rhizosphères est une manifestation directe de ce processus (Coleman *et al.*, 1978). Les interactions entre tous ces acteurs,

plante, microorganismes et faune de différentes classes de tailles peuvent atteindre de grands niveaux de complexité et de diversité (Bonkowski *et al.*, 2009). C'est alors la plante qui organise ces boucles où s'exprime pleinement l'effet de micro-réseaux trophiques, par la distribution de ses racines fines et la localisation de leurs extrémités où sont produits les exsudats racinaires.

Mais une partie parfois très importante du sol est concernée par d'autres domaines fonctionnels, l'« *agregatusphère* » représentée par l'accumulation de la litière dans la partie supérieure des profils de sol et, surtout, la drilosphère des vers de terre. Sachant que plusieurs centaines de tonnes du sol superficiel peuvent passer annuellement par les tubes digestifs des vers de terre, on se demande ce qu'il advient de ces réseaux trophiques pris dans le processus de bioturbation. La littérature scientifique n'offre pas de réponse complète à cette question. La mesure des effets de cette ingénierie écologique est cependant connue pour les peuplements microbiens et les nématodes du sol, séparément. Boyer *et al.* (2013) par exemple, à la suite d'autres auteurs, montrent un effet globalement antagonique des vers de terre sur les nématodes du sol, laissant supposer que les processus de contrôle par le réseau trophique, auquel ils participent, est affaibli ou fortement orienté, dans ce contexte. Des études plus approfondies sont nécessaires pour mieux connaître l'effet des autres microprédateurs du sol, notamment les flagellés, et aussi celui des virus. Il est aussi important de déterminer si l'effet des « réseaux trophiques » peut se manifester alors dans des microsites extérieurs aux domaines fonctionnels des organismes ingénieurs, ou à des échelles temporelles compatibles avec la dynamique de la bioturbation : se constituer et être actifs dans les quelques mois ou années qui séparent deux entrées successives du microsité où ils vivent dans l'intestin d'un ver de terre ou l'irruption d'une racine en croissance. Dans ce cas, on se demandera quelles sont la dynamique et la permanence de ces microsites. Une alternative serait que cet effet soit façonné par les activités des ingénieurs, chacun le modelant à sa façon, avec un réseau trophique morcelé dans le temps et dans l'espace, en de multiples éléments de composition très variable.

La résolution de cette question permettra de présenter une vision commune, plus globale et complète du fonctionnement biologique du sol.

## LES INVERTÉBRÉS INGÉNIEURS DU SOL COOPÈRENT-ILS AVEC LES RACINES DANS LA CONSTRUCTION DE LA STRUCTURE DU SOL ? ET DANS QUELLES CONDITIONS ?

On imagine sans peine une coopération active entre les racines qui produisent des quantités massives d'exsudats riches en carbone assimilable dans le sol, les mycorhizes qui y sont rattachées et les macro-invertébrés, particulièrement les vers de terre, qui libèrent des quantités importantes de nutriments assimilables dans leurs fèces. La nature précise de ces interactions est cependant encore très mal définie.

Il existe par exemple de grandes incertitudes concernant les sources de matière organique utilisées par les vers de terre, en particulier endogés et les autres invertébrés humivores du sol, termites ou coléoptères. On trouve rarement des débris racinaires dans le tube digestif des vers de terre, et les termites humivores n'ont pas la réputation d'être rhizophages. Cela ne prouve pas qu'ils ne s'en nourrissent pas, ne serait-ce qu'à des stades de décomposition avancés de cette ressource qui ne permet plus leur observation directe. De rares travaux montrent en effet la présence de carbone issu de la plante vivante dans la biomasse des vers de terre, sans qu'on sache s'il vient de racines vivantes ou mortes, ou des exsudats (Zangerlé *et al.*, 2011). Les méthodes isotopiques ou la spectrométrie infra-rouge devraient permettre de répondre à cette question et mieux explorer les mécanismes de coopération entre les racines et les invertébrés ingénieurs dans la formation et la consolidation commune des macro-agrégats du sol. La stimulation de ce processus pourrait être intéressante dans des projets d'augmentation du stockage du carbone dans les sols.

On ignore largement, de la même façon, dans quelle mesure les racines exploitent les dépôts de nutriments présents de façon plus ou moins durable dans les structures fraîchement produites par les organismes ingénieurs. La diminution quasi systématique du rapport des biomasses de tiges/racines observées dans nos expériences suggère que la plante investit moins dans le système racinaire quand les vers de terre libèrent des quantités importantes de nutriments assimilables dans leurs turricules (Brown *et al.*, 1999).

Les vers de terre, et les invertébrés du sol en général, produisent des déjections riches en éléments minéraux. Des photos parfois spectaculaires montrent des croissances importantes de racines fines dans les turricules de certains vers de terre, mais pas dans tous. La combinaison de teneurs variables en nutriments des turricules, en fonction des espèces qui les produisent, des caractères du sol qu'ils ingèrent, et leur évolution très rapide au cours du temps (Lavelle *et al.*, 1992; Decaëns *et al.*, 2001; Van Groëningen, 2019) seraient à mettre en relation avec cette attraction et la co-construction d'agréats

stables qu'elles pourraient favoriser. À l'inverse, l'attraction des vers de terre pour certaines espèces de plantes, et pas d'autres, observée dans de trop rares études (Zangerlé *et al.*, 2011; Bernard, non publié) demande à être documentée.

## ESPÈCES RARES. POURQUOI Y EN A-T-IL AUTANT ?

Les espèces « rares » ne le sont pas tant que ça dans le sol, ni ailleurs, d'ailleurs. Elles sont étonnamment nombreuses dans le cas des macro-invertébrés, si l'on en croit les résultats du projet européen BIOASSESS où 14166 individus furent récoltés dans un total de 768 blocs de 25x25x 10 cm (soit 48 m<sup>2</sup> en tout) répartis entre 6 parcelles répliquées dans 8 pays européens (Watt *et al.*, 2013). Sur ce gradient croisé de température et de pluviosité, près de la moitié (47,3 %) des espèces ne fut collectée qu'en un seul exemplaire, et 18,2 % en deux exemplaires. La proportion d'espèces rares varie entre les groupes, elle est maximale chez les coléoptères très riches en espèces et mobiles, avec 226 singletons pour 427 espèces et négligeable chez les vers de terre et les fourmis, moins riches en espèces. Cette rareté est-elle le signe de l'exploitation de microsites et ou de ressources particulièrement difficiles par des espèces très spécialisées, l'effet d'une pression de compétition ou de prédation qui ne permet pas l'existence de populations plus abondantes ou encore un effet de la fragmentation des habitats qui permet la coexistence de très nombreuses espèces? La question posée il y a près de trente ans reste ouverte (Anderson, 1995). Une récente analyse suggère que les lois générales de la détermination de la biodiversité s'appliquent bien aux communautés du sol, mais de manière différente aux différentes échelles observées dans le sol, des hotspots microbiens, aux domaines fonctionnels des organismes ingénieurs et à l'ensemble du sol (Thakur *et al.*, 2020).

## LE « BULK SOIL » EXISTE-T-IL ?

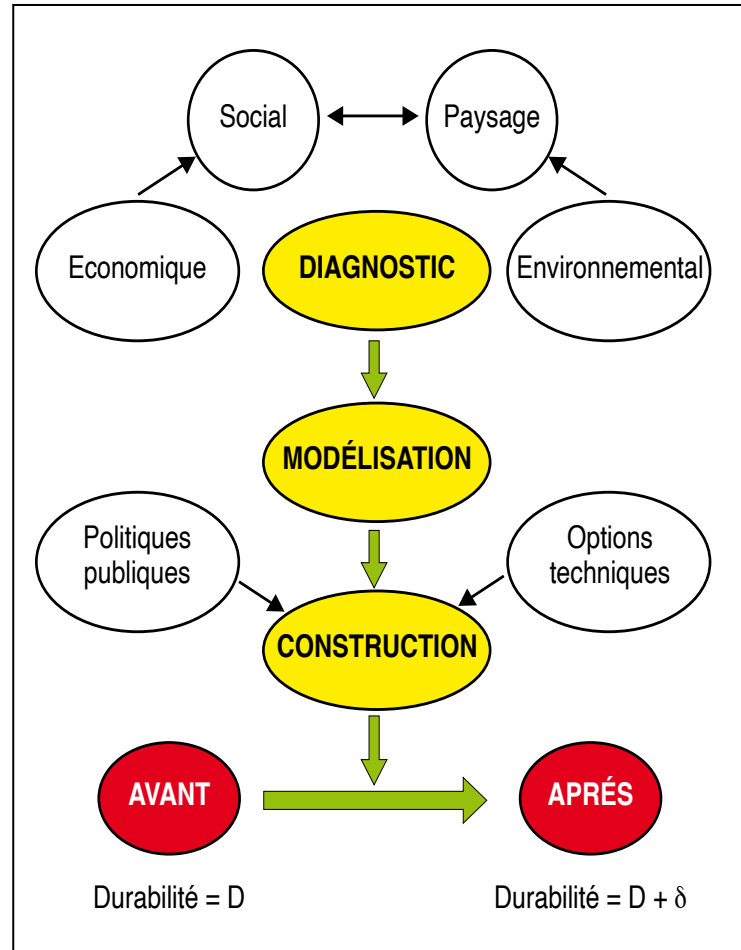
...ou, dit autrement, un échantillon global de sol obtenu en mélangeant la grande diversité de structures, de microsites et autres domaines fonctionnels, qui composent dans le sol une mosaïque en 3 dimensions, a-t-il un sens? Les pédologues et autres écologistes du sol ont en effet pour habitude, dans leurs expérimentations ou leurs évaluations à grande échelle, de considérer un sol global, « bulk soil » en anglais, qui sert de référence. Il est important de savoir si la réalité du sol global soutient cette vision. Si ce n'est pas le cas, une approche alternative consisterait à considérer chaque échantillon séparément avant qu'une analyse comparative ne les regroupe en classes homogènes qui représenteraient autant d'éléments de la mosaïque: sol de rhizosphère, turricules de vers de terre,

agrégats physico géniques ou sol non agrégé. L'ultime approche serait de disséquer le sol avec la minutie d'un Ponge (1984) ou l'option plus globale proposée par Velasquez *et al.* (2007) pour en extraire des échantillons différant par leur origine et leur histoire dont on comparerait les caractéristiques. Les innombrables mesures de biomasse microbienne effectuées dans les 30 dernières années (999 citations avec les mots clés « bulk » et « microbial biomass », mais pas « density ») considèrent généralement un témoin, le « bulk soil » opposable par exemple au sol de la rhizosphère (41 cas). La vision du sol auto-organisé présente le sol comme une mosaïque en trois dimensions de structures créées et habitées par divers organismes ingénieurs et des peuplements associés de méso- et microfaune et de microorganismes. Entre ces domaines fonctionnels peuvent exister des zones où le principal facteur de macro-agrégation est physique. La littérature récente propose des méthodes manuelles pour séparer ces types de macro-agrégats et quantifier leur abondance (Velasquez *et al.*, 2007). Les analyses tant chimiques que biochimiques ou spectrales (NIRS) confirment que ces structures diffèrent en fonction de leur origine physique ou biogénique, et dans ce dernier cas, en fonction de l'espèce de plante ou d'invertébré qui l'a construite (Decaëns *et al.*, 2001; Hedde *et al.*, 2005). Prendre le mélange de ces structures d'origines différentes comme sol de référence ne semble pas alors une option adéquate pour caractériser le sol globalement, et l'opposer à certaines parties du sol, comme la rhizosphère. Citons cependant deux études qui nous interpellent par des résultats qui transmettent un message différent. Blackwood et Paul (2003) montrent des peuplements de bactéries très différents entre les fractions dense et légère du sol et une diversité semble-t-il plus grande dans la fraction « lourde » et le sol global que dans les sites de matière organique légère moins décomposée, plus actifs. Si les peuplements microbiens stimulés dans les hot spots concernent une faible proportion de la biodiversité, le sol global se présente alors comme un réservoir d'espèces dont le maintien serait assuré par des mécanismes autres que l'accumulation de ces moments d'activité intense dispersés dans le temps.

Un autre éclairage sur ce thème est apporté par la comparaison des signatures NIRS de turricules de vers de terre vieillissants. Si les turricules frais ont une signature spectrale très différente du sol global, avec de notables différences entre les différentes espèces, la signature des turricules âgés rejoint celle du sol global au bout de 2 à 3 mois (Zangerlé *et al.*, 2014; Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). Cette évolution rappelle celle de la teneur en azote minéral et en biomasse microbienne de ces structures - dont les concentrations rejoignent celles du sol global au bout de quelques semaines (Lavelle *et al.*, 1992). La grande différence entre la signature du sol initial et celui du sol fraîchement digéré par le ver reflète probablement la forte croissance de la microflore stimulée par ce processus, que la NIRS détecte parfaitement. Dans la phase de vieillissement du

**Figure 2 :** Modèle de reconstruction du paysage d'une ferme pour la rendre autosuffisante en intrants et durable socialement et économiquement (Lavelle *et al.*, 2016).

1. Sont effectués un diagnostic global des conditions sociales, économiques, environnementales et une analyse précise du paysage de la ferme. Le diagnostic environnemental comprend une mesure des services écosystémiques produits et de la biodiversité qui les soutient. Ce sont principalement ceux liés au fonctionnement du sol (infiltration, stockage, purification et transfert de l'eau, stockage du Carbone, soutien de la production primaire) et les fonctions de contrôle des ennemis des cultures et de pollinisation.
2. Une modélisation basée sur les relations entre la composition et structure du paysage et les caractères environnementaux (biodiversité, stockage de carbone) permet de prédire l'effet d'un paysage donné (caractérisé par la proportion d'espaces boisés, de plantes compagnes pour la production d'engrais vert, d'espaces dédiés à l'élevage etc. et leur localisation dans l'espace), sur la production de services écosystémiques : production agricole, stockage du carbone, biodiversité.
3. Une phase de co-construction entre agriculteurs et scientifiques permet de combiner les savoirs scientifiques et locaux concernant les options techniques (ex. systèmes sylvo-pastoraux, jachères améliorées, banques de protéines), et les aspects économiques (avantages dérivés de politiques publiques existantes, filières de commercialisation des produits, paiement des services écosystémiques...).
4. La modélisation prévoit une augmentation  $\delta$  de l'indicateur général de durabilité et un financement est calculé en fonction des différents gains générés dans ce  $\delta$ . La mesure de ce  $\delta$  requiert des méthodes accessibles aux agriculteurs et autres gestionnaires des sols. L'utilisation de taxons de macro-invertébrés indicateurs est une option prometteuse qui demande à être développée pour parvenir à un stade de normalisation satisfaisant (Rousseau *et al.*, 2013; Sanabria *et al.*, 2014; Velasquez et Lavelle, 2019; Duran-Bautista *et al.*, 2020).



**Figure 2:** Model for rebuilding the landscape of a farm to make it self-sufficient for inputs and socially and economically sustainable.

1. A comprehensive diagnosis of the social, economic and environmental conditions and a precise analysis of the landscape of the farm are carried out. The environmental diagnosis includes a measurement of the ecosystem services produced and the biodiversity that supports them. These are mainly those related to the functioning of the soil (infiltration, storage, purification and transfer of water, carbon storage, support of primary production) and the functions of controlling crop pests and diseases and pollination.
2. Modeling based on the relationships between the composition and structure of the landscape and the environmental characteristics (biodiversity, carbon storage) makes it possible to predict the effect of a given landscape (characterized by the proportion of wooded areas, companion plants for the production of green manure, areas dedicated to cattle breeding, etc. and their location in space), on the production of ecosystem services: agricultural production, carbon storage and biodiversity.
3. A phase of co-construction between farmers and scientists makes it possible to combine scientific and local knowledge concerning technical options (e.g. sylvo-pastoral systems, improved fallows, protein banks), and economic aspects (benefits derived from existing public policies, marketing channels for products, payment for ecosystem services, etc.).
4. The modeling foresees an expected  $\delta$  increase of the general indicator of sustainability and funding is calculated according to the different gains generated in this  $\delta$ . The measurement of this  $\delta$  requires methods accessible to farmers and other soil managers. The use of indicator macro-invertebrate taxa is a promising option that needs to be developed to reach a satisfactory standardization stage (Rousseau *et al.*, 2013; Sanabria *et al.*, 2014; Velasquez and Lavelle, 2019; Duran-Bautista *et al.*, 2020).



turricule, il semble que l'importance du peuplement microbien sélectionné et stimulé décroît. Le signal NIRS se rapproche alors de celui du sol témoin d'origine. Ce signal est peut être celui de la partie du peuplement microbien, à croissance lente, insensible aux apports énergétiques ciblés des ingénieurs de l'écosystème dont le signal avait été masqué temporairement par celui plus fort des populations activées.

À l'échelle des paysages et de l'utilisation des sols, la question suivante concerne le rapport de la science du sol à la pratique de la gestion des sols.

## SAVOIRS SCIENTIFIQUES ET SAVOIRS PAYSANS, RATIONALITÉ ET POLITIQUES PUBLIQUES

La dégradation accélérée des sols liée au développement de méthodes industrielles semble démontrer la faillite des scientifiques à proposer des méthodes durables. On ne rejettera bien sûr pas tous les acquis de cette technologie et des méthodes en développement permettront sans doute de corriger une partie des effets indésirables.

Mais le développement des méthodes agroécologiques pourrait se faire, et se fait déjà, d'une manière différente, plus inspiré qu'il est par l'observation et l'expérience du terrain de l'agriculteur à l'échelle locale, suivant des mouvements d'inspiration plus globale, permaculture, agroécologie, biodynamie.

Dans de telles pratiques, il est important de combiner le savoir global du scientifique avec le savoir local de l'agriculteur. Les bienfaits des engrais organiques et de l'association d'arbres et d'arbustes aux systèmes agricoles sont largement reconnus. On reconnaît aussi qu'une façon de stimuler l'adoption de ces pratiques est d'en financer l'installation par le paiement de la production de services écosystémiques, particulièrement la protection des aquifères et le stockage du carbone. Cependant, au moment de concevoir une ferme qui optimise ces éléments en un système autonome et durable, de nombreux éléments font défaut. Trois thèmes paraissent essentiels pour progresser :

1. La production des engrais organiques
2. L'organisation du paysage de la ferme
3. L'évaluation des services écosystémiques à rétribuer.

Les engrais organiques peuvent être produits sur place ou être importés d'industries de compostage extérieures à la ferme. La première option, préférable en théorie, requiert un bilan de la nécessité des cultures mises en place. Il faudra alors identifier et quantifier leurs productions possibles, sous forme d'engrais verts, de compost ou de fumier. C'est un travail précis qui nécessite la connaissance et les capacités d'analyse dont dispose le scientifique et la connaissance locale de l'agriculteur, qui sait quelles plantes cultiver en fonction du site pour produire

l'engrais vert, quels arbres associer en fonction des besoins et de leur adaptation au site, quel élevage annexe il est en mesure de faire. Cette réorganisation de la ferme devra s'appuyer sur un diagnostic initial des conditions, un bilan des flux et stocks de nutriments de cette matière organique et une évaluation des conditions sociale et économique du projet.

Le modèle proposé dans des projets amazoniens peut servir de base à cette réflexion (Figure 2; Lavelle *et al.*, 2016).

La mise en œuvre et l'acceptation d'un tel plan demandent un changement dans la communication scientifique, et plus généralement dans l'éducation environnementale, à tous les niveaux, et la création d'une conscience environnementale en accord avec cette vision. Il est important pour ça de changer radicalement notre façon de communiquer. Le recours à l'art nous paraît important à cette étape. Je peux témoigner que l'explication du changement climatique lié aux activités humaines se comprend mieux quand on met en scène une débonnaire planète Terre, en butte aux délires d'adolescents de sa dernière création, l'*Homo* autodéclaré *sapiens*, à l'ego démesuré. Patrick, l'exotique scientifique français dans le monde où je vis, lui explique avec cartes, tableaux et graphiques la nature de ses maux et le groupe musical *Los Hijos de Gaia* chante à sa manière le thème évoqué (youtube: canal Patrick Lavelle *Hijos de Gaia*). La musique et la libre expression d'une chanson où tout peut être dit, l'incompréhension, la colère et la tristesse devant les dérives de toutes sortes d'une humanité perdue dans son délire égocentrique facilitent la transmission du message. On n'a jamais vu de tels sentiments exprimés dans des articles scientifiques. Le champ possible de cette rénovation pédagogique est sans limites. Suivant par exemple les grands scientifiques que sont Francis Hallé (botaniste et dessinateur), Miguel Altieri (agroécologue et auteur-chanteur-compositeur) et ces citoyens conscients, influenceurs qui relaient avec talent et passion le message scientifique en y mettant humour, créativité ... et colère (Gatineau, 2018, 2019).

## REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissant à la revue EGS de m'avoir invité à partager ces idées et à Laëticia Bernard et Jean-François Ponge pour leur examen minutieux et leurs apports constructifs à cette rédaction.

## BIBLIOGRAPHIE

- Anderson J.M., 1975 - "The enigma of soil animal species diversity". In *Progress in Soil Zoology*, pp. 51-58. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Boyer J., Reversat G., Lavelle P., Chabanne A., 2013 - Interactions between earthworms, and plant-parasitic nematodes. *European Journal of Soil Biology* 59. 43-47.
- Bonkowski M., 2004 - "Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited." *New Phytologist* 162. 3: 617-631.

- Coleman D.C., Anderson R.V., Cole C.V., Elliott E.T., Woods L., Campion M.K., 1978 - Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-80.
- Barois I., Lavelle P., 1986 - Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biology & Biochemistry*, 18 (5), 539-41.
- Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P. *et al.*, 1993 - Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta) intestinal tract. *Geoderma*, 56, 57-66.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., Le Bissonais, Y., Valentin, C., 1997 - Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology & Biochemistry*, 29 (3/4), 431-9.
- Blackwood C.B., Paul E.A., 2003 - Eubacterial community structure and population size within the soil light fraction, rhizosphere and heavy fraction of several agricultural systems. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 1245-1255.
- Brown G.G., Pashanasi B., Gilot-Villeneuve C., Patron J.C., Senapati B.K., Giri S., Barois I., Lavelle P., Blanchart E., Blakemore R.J., Spain A.V., Boyer J.J., 1999 - Effects of earthworms on plant growth, in *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems* (eds P. Lavelle, L. Brussaard and P. Hendrix), CAB International, Wallingford, 87-148.
- Decaens T., Galvis J.H., Amezcua E., 2001 - Properties of the structures created by ecological engineers at the soil surface of a Colombian savanna. *C.R.A. Sciences, III, Life Sci.* 324(5), 465-478.
- Descola P., 2005 - Par-delà Nature et Culture. NRF. Gallimard, Paris.
- Dominguez-Haydar Y., Castañeda C., Rodriguez-Ochoa R., Jimenez J.J., 2018 - Assessment of soil fauna footprints at a rehabilitated coal mine using micromorphology and near infrared spectroscopy (NIRS). *Geoderma* 313, 135-145.
- Duchaufour P., 1997 - *Abrégé de Pédologie- Sol, Végétation, Environnement*, 5th edition, Masson, Paris.
- Duran-Bautista E., Armbricht I., Aciofi A.N.S., Suárez J.C., Romero M., Quintero M., Lavelle P., 2020 - Termites as indicators of soil ecosystem services in transformed Amazon landscapes. *Ecological Indicators* 117, 106550
- FAO, 2020 - State of knowledge of soil biodiversity. Status, challenges and potentialities. <https://www.fao.org/policy-support/tools-and-publications/resources-details/es/c/1363310/>
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C., 2007 - "Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply." *Nature* 450. 277-280.
- Gatineau C., 2018 - *Eloge du ver de terre*. Flammarion.
- Gatineau C., Corré S., 2019 - *Eloge de l'abeille*. Flammarion. 245 p.
- Goswami A., Reed R.E., Goswami M., 1995 - *The self-aware universe. How consciousness creates the material world*. Tarcher Penguin, New York, 317 p.
- Guerra C.A., Bardgett R.D., Caon L., Crowther T.W., Delgado-Baquerizo M., Montanarella L., Navarro L.M., Orgiazzi A., Singh B.K., Tedersoo L., Vargas-Rojas R., Briones M., Buscot F., Cameron E.K., Cesarz S., Chatzinotas A., Cowan D.A., Djukic J., van den Hoogen J., Lehmann A., Maestre F.T., Marin C., Reitz T., Rillig M.C., Smith L.C., de Vries F.T., Weigelt A., Wall D.H., Eisenhauer N., 2021 - Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science*, 371, 6526, 239-241. DOI: 10.1126/science.abd7926
- Harari Y.N., 2015 - *Sapiens. Une brève histoire de l'humanité*. 512 p. Albin Michel, Paris. ISBN 10 : 2226257012 ISBN 13 : 9782226257017
- Hedde M., Lavelle P., Joffre R., Jimenez J.J., Decaens T., 2005 - Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Funct. Ecol.* 19 (5), 785-793.
- Hobbie J.E., Hobbie E.A., 2013 - Microbes in nature are limited by carbon and energy: the starving-survival lifestyle in soil and consequences for estimating microbial rates. *Frontiers in Microbiology*, 4. doi.org/10.3389/fmicb.2013.00324
- Ingham E.R., Trofymow J.A., Ames R.N., Hunt H.W., Morley C.R., Moore J.C., Coleman D.C., 1986 - Trophic interactions and nitrogen cycling in a semi-arid grassland soil. I. Seasonal dynamics of the natural populations, their interactions and effects on nitrogen cycling. *Journal of Applied Ecology*, 23 (2), 597-614.
- IPCC 2022. AR6 Synthesis report. Climate change 2022. <https://www.ipcc.ch/report/sixth-assessment-report-cycle/>
- Kuzyakov Y., Blagodatskaya E., 2015 - Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, 83, 184-199.
- Kuzyakov Y., Mason-Jones, 2018 - Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions, *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 305-317
- Lattaud C., Locati S., Mora P. *et al.*, 1997 - Origin and activities of glycolytic enzymes in the gut of the tropical geophagous earthworm *Millsonia anomala* from Lamto (Côte d'Ivoire). *Pedobiologia*, 41 (4), 242-51.
- Lavelle P., Melendez G., Pashanasi B., Schaefer R., 1992 - Nitrogen mineralization and reorganization in casts of the geophagous tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae). *Biology and Fertility of Soils* 14, 49-53.
- 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. 2: 130-150.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil Ecology*. Amsterdam, Kluwer Scientific Publications. 654 p.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaens T., Grimaldi M., Jimenez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerle A., 2016 - "Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions." *Soil Science* 181. 3-4 : 91-109.
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment. <https://www.millenniumassessment.org>
- Moore J.C., de Ruiter P.C., Hunt H.W., 1993 - Soil invertebrate/micro-invertebrate interactions: disproportionate effects of species on food web structure and function. *Veterinary Pathology*, 48, 247-60.
- Moreira F., Siqueira J.O., 2006 - *Microbiologia e bioquímica do solo*. 743 p., Editora UFPA, Lavras, MG, Brésil.
- Mondini C., Cayuela M.L., Sanchez-Monederó M.A., Roig A., Brookes P.C., 2006 - Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate. *Biology and Fertility of Soils* 42, 542-549 (2006), <https://doi-org.inec.bib.cnrs.fr/10.1007/s00374-005-0049-2>
- Morton T., 2016 - *Dark Ecology: for a logic of future coexistence*. The Wellek library lectures. 210 p.
- Nielsen U.N., Wall D.H., Six J., 2015 - *Soil Biodiversity and the Environment*. Annual Review of Environment and Resources, Vol 40. A. Gadgil and T. P. Tomich. 40: 63-90.
- Perry D.A., 1995 - "Self-organizing systems across scales." *TREE* 10. 241-245.
- Rousseau L., Fonte S. J., Tellez O., van der Hoek R., Lavelle P., 2013 - Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological Indicators*, 27, 71-82. doi:10.1016/j.ecolind.2012.11.020
- Salazar A., Sulman B.N., Dukes J.S., 2018 - Microbial dormancy promotes microbial biomass and respiration across pulses of drying-wetting stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 116, 237-244.
- Sanabria C., Lavelle P., Fonte S.J., 2014 - Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology*, 84, 24-30. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.00>.
- Sørensen J.W., Shade A., 2020 - Dormancy soil microbiome resilience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. biological Sciences* 375 (1798).
- Thakur M.P., Phillips H.R.P., Brose U., De Vries F.T., Lavelle P., Loreau M., Mathieu J., Mulder C., Van der Putten W.H., Rillig M.C., Wardle D.A., Bach E.M., Bartz M.L.C., Bennett J.M., Briones M.J.I., Brown G., Decaens

- T., Eisenhauer N., Ferlian O., Guerra C.A., König-Ries B., Orgiazzi A., Ramirez K.S., Russell D.J., Rutgers M., Wall D.H., Cameron E.K., 2020 - Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biol Rev*, 95: 350-364. <https://doi-org.ineec.bib.cnrs.fr/10.1111/brv.12567>
- Trigo D., Lavelle P., 1995 - Soil changes during gut transit through *Octolasion lacteum* Oerley (Lumbricidae, Oligochaeta). *Acta Zoologica Fennica*, 196, 129-31.
- Van Groëningen J.W., Van Groëningen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M.J., Lubbers I.M., 2019 - How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma* 338. 525-535.
- Velasquez E., Lavelle P., Andrade M., 2007a - GISQ, a multifunctional indicator of soil quality. *Soil Biology & Biochemistry*, 39(12), 3066-3080. doi:10.1016/j.soilbio.2007.06.013
- Velasquez E., Pelosi C., Brunet D., Grimaldi M., Martins M., Rendeiro A. Barrios E, Lavelle P., 2007b - This ped is my ped: visual separation and near infrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates. *Pedobiologia*, 51, 75-87.
- Velasquez E., Lavelle P., 2019 - Soil macrofauna as an indicator for evaluating soil based ecosystem services in agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 100. doi:10.1016/j.actao.2019.103446
- Watt A., Fuller R., Chamberlain D., van Swaay C., Scheidegger C., Stofer S., Fernández-González F., Niemelä J., Lavelle P., Dubs F., Sousa J.-P., Koch B., Ivits E., Gurrea Sanz P., Bolger T., Korsos Z., Vanbergen A. (Editors), 2003 - BIOASSESS: Biodiversity assessment tools. Final report. 474p. [http://www.isa.ulisboa.pt/ceabn/uploads/docs/projectos/bioassess/Final\\_Reportbioassess.pdf](http://www.isa.ulisboa.pt/ceabn/uploads/docs/projectos/bioassess/Final_Reportbioassess.pdf)
- Zangerlé A., Pando A., Lavelle P., 2011 - Do earthworms and roots cooperate to build soil macroaggregates? A microcosm experiment. *Geoderma* 167-68. 303-309.
- Zangerlé A., Hissler C., Blouin M., Lavelle P., 2014 - Near Infrared spectroscopy (NIRS) to estimate earthworm cast age. *Soil Biol. Biochem.* 70, 47-53.

