

# La qualité biologique des sols :

## Évaluation et implications

R. Chaussod

Laboratoire de Microbiologie des Sols, INRA, 17 rue Sully - BV 1540 - 21034 Dijon.

### RÉSUMÉ

La qualité biologique des sols fait référence à l'abondance, la diversité et l'activité des organismes vivants qui participent au fonctionnement du sol. Plus précisément, dans une perspective agronomique, on peut considérer que la qualité biologique des sols est formée de quatre composantes principales : La fertilité (capacité d'un sol à répondre aux besoins de la plante, notamment à travers l'activité des nombreux micro-organismes participant aux cycles biogéochimiques ou aux symbioses racinaires) ; l'état sanitaire (au sens large, recouvrant les populations de ravageurs, de pathogènes ou de plantes adventices) ; les externalités (impact environnemental du fonctionnement du sol, au niveau des eaux superficielles ou souterraines ainsi qu'au niveau de l'atmosphère) et la résilience (caractérisant à la fois l'inertie et l'aptitude au retour à l'état initial après une perturbation). L'appréciation globale de la qualité biologique des sols suppose que l'on soit capable, pour chacune de ces composantes, d'identifier les indicateurs les plus pertinents, de pouvoir effectuer des mesures fiables, et de savoir interpréter les résultats de ces mesures. Même si de nombreux progrès restent à accomplir, tant au niveau conceptuel que méthodologique, il est clair que la qualité biologique des sols cultivés est en fait la résultante d'un ensemble de facteurs environnementaux (type de sol, climat) et anthropiques (systèmes de culture, pratiques culturales). A cet égard, les études biologiques sont particulièrement utiles pour évaluer les effets des facteurs anthropiques sur la qualité des sols, et pour aider à choisir les itinéraires techniques qui seront capables de conserver le « patrimoine » dans toutes ses potentialités.

### Mots clés

Biologie du sol - fertilité - indicateurs biologiques - durabilité

### SUMMARY

BIOLOGICAL QUALITY OF SOILS : evaluation and implications

The biological quality of soils refers to the abundance, diversity and activity of living organisms that contribute to the soil functions. From an agronomical point of view, the biological quality of soils can be defined by four major components : (i) fertility, which relates to the way the numerous soil microorganisms involved in biogeochemical cycles or in root symbiotic associations meet the plants' requirements, (ii) sanitary conditions, including populations of crop pests, pathogens and weeds, (iii) outputs, namely the environmental impact of the soil system on surface and underground waters, as well as on the surrounding atmosphere, and (iv) resilience in terms of withstanding perturbations and returning to initial conditions. An appreciation of the overall biological quality of soils requires that relevant indicators

be available, that measurements be reliable and that the results of these measurements be open to interpretation, for each of the above four components. Both concepts and methods remain to be improved. Obviously, the biological quality of cultivated soils is the consequence of a combination between environmental factors (type of soil, climate) and human factors (cropping system, cropping practices). Biological studies are particularly useful in this respect for assessing the effects of human practices on soil quality, and choosing the appropriate crop management for preserving the full soil heritage.

Key-words

Soil biology - fertility - biological indicators - sustainability

## RESUMEN

### LA CALIDAD BIOLÓGICA DE LOS SUELOS : EVALUACIÓN E IMPLICACIONES

La calidad biológica de los suelos hace referencia a la abundancia, la diversidad y la actividad de los organismos vivos que participan en el funcionamiento del suelo. Más precisamente, en una perspectiva agronómica, se puede considerar que la calidad biológica de los suelos esta formada por cuatro componentes principales : la fertilidad (capacidad de un suelo para responder a las necesidades de la planta, principalmente a través de la actividad de numerosos microorganismos participando a los ciclos biogeoquímicos o a las simbiosis radiculares) ; el estado sanitario del suelo (abarcando en un sentido amplio las poblaciones de insectos o microorganismos patógenos y de malas hierbas) ; las externalidades (impacto medio ambiental del funcionamiento del suelo a nivel de las aguas superficiales o subterráneas y de la atmósfera) y la resilianza (caracterizando al mismo tiempo la inercia y la aptitud de vuelta al estado inicial después de una perturbación). La apreciación global de la calidad biológica de los suelos supone la capacidad para cada componente de identificar los indicadores los más pertinentes, de poder efectuar medidas fiables, y de saber interpretar los resultados de estas medidas. A pesar de que hay que realizar todavía numerosos progresos, tanto a nivel conceptual como metodológico, esta claro que la calidad biológica de los suelos cultivados es en realidad el resultado de un conjunto de factores medio ambientales (tipo de suelo, clima) y antrópicos (sistemas de cultivo, manejo de suelos). En este sentido, los estudios biológicos son particularmente útiles para evaluar los efectos de los factores antrópicos sobre la calidad de los suelos, y para ayudar a escoger entre diferentes sistemas de manejo capaces de conservar el « patrimonio suelo » con todas sus potencialidades.

Palabras claves

biología del suelo - fertilidad - indicadores biológicos - durabilidad

La notion de qualité biologique des sols est, à l'évidence, liée à la notion plus générale de qualité des sols, qui tend à remplacer l'ancienne notion de « fertilité des sols ». Cette dernière a donné lieu à de nombreuses interprétations et de nombreux débats. Sébillotte (1989) faisait remarquer que « l'idée de fertilité appartient plus au domaine des représentations sociales qu'à celui des concepts scientifiques ». De fait, la qualité d'un sol est une notion subjective : elle recouvre la ou les fonctions d'intérêt « social » que le sol est susceptible de remplir dans la biosphère ; elle est donc définie par rapport aux intérêts des hommes (Mamy, 1993). Pour simplifier, nous définirons ici la qualité d'un sol par son aptitude à remplir certaines fonctions vis à vis de la production ou de l'environnement, dans un écosystème donné. En ce sens, les critères de qualité peuvent évoluer selon les sociétés, de même que le niveau de qualité d'un sol peut évoluer dans le temps, notamment sous l'influence des systèmes de culture ou des pratiques culturales (Boiffin et Monnier, 1989) ou des modifications de l'environnement (réchauffement global, pluies acides, etc.).

Les préoccupations actuelles concernant la qualité des sols et son évolution sont à l'origine d'une nouvelle problématique scientifique et d'une demande sociale forte (Thiébaud, 1994). En ce qui concerne l'agriculture, on a assisté depuis quelques décennies à une évolution rapide des techniques de production et l'on peut se poser la question de savoir quelles conséquences cela peut avoir sur la qualité des sols. On peut notamment se demander si les caractéristiques ou les propriétés des sols sont ou non affectées, et si cela entraîne des contraintes d'usage pour l'avenir, voire des altérations au niveau de l'écosystème.

Les questions relatives à la qualité biologique des sols sont certainement celles pour lesquelles il est le plus difficile de répondre. En effet, le concept même de qualité biologique des sols ne donne pas lieu à consensus, les outils de mesure des grandeurs biologiques ne sont pas standardisés, et l'on manque encore cruellement de références pour l'interprétation des mesures.

L'appréciation de la qualité biologique des sols et de son évolution, sous l'effet de changements globaux ou d'actions humaines directes, exige donc de mettre en place une démarche scientifique rigoureuse s'appuyant sur trois points complémentaires :

- la définition claire du concept de qualité biologique d'un sol,
- la définition d'indicateurs pertinents et la mise au point de techniques fiables de quantification, ce qui suppose un investissement méthodologique approprié,
- l'acquisition de données, dans des situations pédoclimatiques et agronomiques variées, permettant d'analyser l'influence respective des différents facteurs anthropiques et environnementaux.

En raison de l'ampleur et de la complexité du sujet, ces trois points ne pourront être abordés ici de façon approfondie, mais nous nous proposons d'en évoquer quelques aspects importants.

## LES COMPOSANTES BIOLOGIQUES DE LA QUALITÉ DES SOLS

Les anciens agronomes ont souvent présenté la fertilité des sols comme étant formée de trois composantes : la fertilité chimique (pH, teneur en composés minéraux, en matière organique, etc.), la fertilité physique (texture, structure, etc.) et la fertilité biologique, qui a d'ailleurs été rarement abordée dans les détails et est restée jusqu'ici plutôt mal définie. Une telle approche analytique peut présenter un intérêt pédagogique mais ne correspond pas à la réalité. Le fonctionnement global du sol fait effectivement intervenir de très nombreux paramètres d'ordre physique, chimique et biologique, mais ces paramètres agissent en interaction. En d'autres termes, les composantes physiques, chimiques et biologiques ne sont pas additives mais interactives. Il en résulte que la qualité biologique des sols peut difficilement être abordée indépendamment des autres facteurs.

Aussi avons nous choisi, dans un premier temps, de chercher à identifier les composantes élémentaires de la qualité biologique des sols, avant d'aborder le choix d'indicateurs biologiques potentiels et leurs relations avec les facteurs physico-chimiques et anthropiques.

Si l'on s'en tient aux sols agricoles, les différents facteurs concourant à définir leur qualité biologique peuvent être rassemblés en quatre composantes :

- la fertilité, c'est à dire les potentialités agronomiques directement liées à l'activité biologique.
- l'état sanitaire (sensu lato), faisant référence à la présence ou non d'organismes vivants indésirables, considérés comme des ennemis des cultures
- les externalités, c'est à dire l'impact environnemental du fonctionnement du sol.
- la résilience, ou sensibilité à des contraintes extérieures, principalement d'origine anthropique, et l'aptitude au retour à l'état initial.

### La fertilité

Selon Morel (1989a), « la fertilité d'un sol répond de la facilité avec laquelle la racine peut, en quantités suffisantes, bénéficier dans ce sol des différents facteurs de la croissance végétale : chaleur, eau, ensemble des éléments chimiques nécessaires à la plante, substances organiques de croissance ». Cette définition implique d'une part l'existence ou la production dans le sol d'éléments nutritifs, d'autre part le

transfert à la plante de ces éléments (Morel, 1989b).

La production d'éléments nutritifs et de facteurs de croissance par les actions microbiennes recouvre les processus de minéralisation et de transformation de la matière organique. Elle a des implications principalement au niveau de la fourniture d'azote minéral, mais également de soufre et de phosphore assimilable par les plantes, respectivement sous forme d'ions sulfate et orthophosphate. On rattache également la fixation d'azote à ce volet « production ». La fixation symbiotique de l'azote peut atteindre plusieurs dizaines de kg N/ha, mais est inféodée à un type de culture particulier (légumineuses) ; la fertilité est dans ce cas principalement liée à l'abondance et à l'efficacité des souches de *Rhizobium* présents dans le sol (Amarger, 1980). Quant à la fixation libre, elle reste extrêmement modeste (quelques kg N/ha), sauf exceptions liées à un système de culture particulier (rizières).

L'implication des micro-organismes dans le transfert des éléments vers la plante concerne essentiellement les champignons mycorhiziens. Ces derniers forment des associations appelées selon le cas ectomycorhizes ou endomycorhizes avec la plupart des plantes ligneuses ou herbacées (Plenchette, 1991). Ces champignons interviennent dans le transfert des éléments peu mobiles tels que le phosphore ou les oligo-éléments ; leur rôle est particulièrement important dans les sols pauvres ou affectés par la sécheresse (Nouaïm et Chaussod, 1996).

### L'état sanitaire

Un sol peut être plus ou moins affecté par la présence d'organismes vivants néfastes à la production végétale, tels que des adventices, des ravageurs ou des germes pathogènes. L'impact économique de ces ennemis des cultures peut être considérable en cas d'infestation grave, et la lutte (chimique ou biologique) représente un coût non négligeable. Dès lors, un sol sain, autorisant une production satisfaisante aux plans quantitatif et qualitatif, pourra être considéré comme de meilleure qualité biologique qu'un sol infesté.

La lutte contre les mauvaises herbes est nécessaire en grande culture, où germent chaque année de l'ordre de 20 à 300 plantules d'adventices au m<sup>2</sup> (Lonchamp et Barralis, 1988). Une attention particulière doit être portée au stock semencier (Barralis et Chadœuf, 1987) dont l'importance varie largement avec les pratiques culturales telles que le désherbage, le travail du sol, ou la présence d'une jachère (Barralis et al., 1996).

Les dégâts liés à la présence de ravageurs (insectes, limaces) sont davantage liés à l'interaction entre le climat, le parasite et le stade cultural qu'à une infestation permanente des sols (Maurin et Lavanceau, 1988). Toutefois, la prolifération des limaces est favorisée par l'accumulation de matière organique en surface.

Parmi les organismes du sol les plus redoutés, citons les nématodes, dont certains peuvent être des parasites directs

des plantes, occasionnant de gros dégâts sur certaines cultures. Ils peuvent aussi être les vecteurs de maladies à virus, comme le court-noué de la vigne (Esmenjaud et al., 1992).

De la même façon, les sols peuvent contenir des micro-organismes pathogènes (bactéries et surtout champignons) contre lesquels il est particulièrement difficile de lutter, les méthodes drastiques, telle que la fumigation, pouvant avoir des effets secondaires redoutables. Dès lors, il est clair que des sols naturellement et intrinsèquement résistants à certaines maladies en raison de leurs propriétés biologiques (Louvet et al., 1976 ; Alabouvette 1986) présentent un intérêt particulier et puissent être définis comme des sols de qualité.

### Les externalités

Le fonctionnement d'un sol s'accompagne généralement de sorties d'éléments, sous forme de solutés ou de gaz, qui peuvent avoir un impact sur les autres compartiments de l'écosystème. Les émissions de gaz à effet de serre tels que le protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O) ou le méthane (CH<sub>4</sub>) résultent d'une activité microbienne anaérobie dans des conditions d'environnement particulières (Germon et Hénault, 1995). Réciproquement, le méthane peut être consommé en aérobiose par une microflore spécialisée, d'où réduction de l'impact environnemental lorsque le sol contient une microflore méthanotrophe capable d'oxyder le méthane en gaz carbonique. De la même façon, la dénitrification peut, selon les sols et la microflore présente, aller jusqu'à la production d'azote gazeux, ou s'arrêter au niveau d'une étape intermédiaire aboutissant au dégagement de N<sub>2</sub>O (Cheneby et al., 1996). Les flux de N<sub>2</sub>O émis par les sols dépendent aussi bien du type de sol que des pratiques agricoles (Hénault et Germon 1996). Dans les podzols des landes de Gascogne, Jambert et al. (1993) ont mis en évidence des dégagements importants de protoxyde d'azote et d'oxyde nitrique sous culture de maïs, les flux de NO semblant liés à l'activité nitrifiante de ces sols dont on a remonté le pH lors de la mise en culture. De tels dégagements n'étaient pas observés dans les sols acides sous forêt, qui ont au contraire un comportement de puits pour les oxydes d'azote.

Un autre exemple, plus connu, concerne la contamination des eaux souterraines par les nitrates. Les quantités de nitrates perdues par lessivage, habituellement faibles en sols naturels, augmentent inéluctablement avec l'intensification agricole, même si les agronomes recherchent le meilleur compromis entre la production et la préservation de l'environnement (Capillon, 1992). Un aspect non négligeable de la qualité des sols sera alors fonction de leur aptitude à recycler l'azote en excès par des processus de réorganisation ou à l'éliminer par dénitrification. De même, la pollution des eaux superficielles ou souterraines par des résidus de pesticides dépendra de l'aptitude des sols à dégrader les xénobiotiques (Fournier, 1992).

Il est important de préciser ici qu'un sol est un élément de la

couverture pédologique et ne se limite pas à la couche superficielle. Le fonctionnement des couches profondes est important à prendre en considération, surtout pour ce qui concerne les impacts environnementaux (dénitrification, biodégradation des pesticides, etc.).

## La résilience

Ce dernier point fait référence aux changements d'état plus ou moins importants et durables, parfois irréversibles, qui sont entraînés par l'application de contraintes extérieures. La réponse des sols à ces contraintes sera fonction de leurs propriétés physico-chimiques et biologiques, faisant appel à deux mécanismes complémentaires : l'inertie ou résistance passive, et la résilience proprement dite, correspondant à l'aptitude à revenir à l'état initial (ou à un état d'équilibre proche de l'état initial). On peut citer comme exemple les effets de certains pesticides sur les activités biologiques des sols : après une période transitoire au cours de laquelle certaines populations ou fonctions sont déprimées, on observe une restauration plus ou moins rapide selon les produits et les sols considérés (Domsch et al., 1983).

Actuellement, la communauté scientifique s'interroge sur le rôle de la biodiversité dans la stabilité des écosystèmes. La relation entre la résilience et la biodiversité a été abordée par Elliott et Lynch (1994), mais ces auteurs reconnaissent qu'on manque d'outils opérationnels pour définir et décrire la biodiversité. Ceci est particulièrement vrai chez les micro-organismes (Kennedy et Smith, 1995). Beare et al. (1995) font remarquer que la diversité fonctionnelle est grande mais cependant bien inférieure à la diversité populationnelle, d'où un niveau élevé de « redondance fonctionnelle » qui serait à l'origine de la résilience du système. Par ailleurs, une grande biodiversité permet d'entretenir les interactions complexes existant entre les organismes du sol, et donc d'assurer un fonctionnement stable malgré une hétérogénéité spatiale et temporelle importante.

On retiendra que l'appréciation de la qualité d'un sol ne se résume pas à une caractérisation statique ; il faut aussi être capable de suivre son évolution. A cet égard, on attend des indicateurs biologiques qu'ils soient en mesure de déceler précocement des évolutions, si possible avant que des effets agronomiques sensibles ne se manifestent. Cette notion d'alerte précoce (early warning) est très importante dans la recherche d'indicateurs biologiques.

## ORGANISMES VIVANTS, ACTIVITÉS BIOLOGIQUES ET FONCTIONNEMENT DU SOL

L'observation, initialement empirique, d'un lien entre la décomposition de la matière organique, la stimulation de l'activité

biologique et la « fertilité » du sol en terme de production végétale, est à l'origine de nombreuses questions scientifiques. Dès 1927, le microbiologiste Waksman en formulait clairement sept (Mc Laren, 1976) :

1) Quels organismes sont actifs dans les conditions de champ et que font-ils ?

2) Quelles relations d'association ou d'antagonisme existent entre la microflore et la microfaune ?

3) Quelles sont les relations entre les transformations de la matière organique et la fertilité des sols ?

4) Quelle est la signification du bilan énergétique dans le sol, particulièrement pour C et N ?

5) Comment agissent les plantes cultivées sur les transformations dans le sol ?

6) Comment pourrait-on modifier les populations du sol et pour quoi faire ?

7) Quelles relations existent entre les conditions physico-chimiques dans le sol et l'activité microbienne ?

Malgré l'accroissement considérable de nos connaissances, la plupart de ces questions sont toujours d'actualité, même si leur formulation a évolué avec le temps. En 1984, Waid a dressé la liste des différents processus biologiques et biochimiques qui se déroulent dans le sol et qui sont susceptibles d'affecter la production végétale. Il a ainsi identifié pas moins de 20 activités différentes, parmi lesquelles on citera : la formation et le renouvellement de la biomasse du sol, l'activité hétérotrophe globale de la biomasse, la décomposition des résidus (y compris les xénobiotiques), la minéralisation de composés organiques (contenant de l'azote, du soufre, du phosphore), la nitrification, la dénitrification, la fixation d'azote, les associations (symbiotiques ou non) entre micro-organismes et racines des plantes... (Waid, 1984).

Aujourd'hui, nous avons dépassé le stade de l'inventaire ; des méthodes d'étude spécifiques ont été mises au point et une proportion importante des travaux des écologistes et des biologistes du sol a désormais pour but de quantifier les fonctions d'intérêt agronomique qui résultent de l'activité biologique. Dès le début des années 1980, T. Rosswall et l'équipe suédoise du programme « Ecology of Arable Land » ont montré qu'une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie des sols cultivés permet une utilisation plus rationnelle du milieu rural et ouvre des perspectives intéressantes en matière de gestion de la qualité des sols.

## Les organismes vivants du sol : qui sont-ils, que font-ils ?

En dehors des racines des plantes, qui peuvent être considérées comme des organismes vivants à part entière, la diversité et l'importance quantitative des organismes inféodés au sol dépasse de très loin ce que l'on peut imaginer. Les tableaux 1 et 2 rappellent brièvement et très schématiquement

quelques ordres de grandeur. Pour davantage de détails, on se reportera au chapitre 4 de l'ouvrage de Paul et Clark (1989).

A l'évidence, les semences de mauvaises herbes représentent un cas particulier d'organismes vivants. Elles sont largement en l'état de dormance, seulement 5 à 10% du stock germant chaque année. Ce stock varie largement selon les sols : dans 50 parcelles de grande culture de Côte d'Or, Barralis et Chadœuf (1987) ont compté entre 400 et 86.500 graines par m<sup>2</sup>, sur les 30 premiers centimètres du sol, la médiane étant d'environ 5.000 graines.

En ce qui concerne les animaux, les valeurs citées dans le tableau 1 sont aussi des valeurs moyennes, les valeurs observées dans la nature étant extrêmement variables selon les situations (climat, type pédologique, utilisation du sol, etc.). Par exemple, les enchytraeides, vers oligochaetes, sont surtout abondants dans les sols forestiers acides des hautes latitudes. Leur nombre décroît rapidement lorsque le pH du milieu ou la température augmentent.

Les nématodes sont de petits vers dont la taille, selon les espèces, va de moins de 100 µm à 4 ou 5 mm de long. Ils se nourrissent de bactéries de champignons ou du contenu des cellules végétales (nématodes phytophages). Ils peuvent être eux-mêmes la proie de micro-organismes (champignons nématophages), de protozoaires ou d'arthropodes.

Les lombriciens sont certainement les représentants de la faune du sol les mieux connus (Berry, 1993). Leur abondance est bien entendu plus grande dans les sols de prairies (de l'ordre de 100 individus au m<sup>2</sup>) que dans les sols labourés, où ils sont le plus souvent décimés.

Enfin, c'est dans un but de simplification que nous avons regroupé en deux classes de taille des organismes aussi variés et différents que les insectes acariens, collembolés, myriapodes, fourmis, etc. et les micro-crustacés tels que les isopodes (cloportes). Le rôle fonctionnel de ces organismes est de participer au cycle de la matière organique, depuis la dégradation de la litière végétale ou la consommation de mycéliums fongiques (collembolés), jusqu'à des niveaux trophiques élevés (insectes prédateurs carnivores).

Dans le tableau 2, nous avons regroupé sous l'appellation de protozoaires les ciliés, les flagellés, les amibes nues et les thécamœbiens (amibes protégés par une thèque). Ces organismes se nourrissent par ingestion de particules solides : algues, autres protozoaires, bactéries, champignons, débris organiques. Par leurs actions de prédation, les protozoaires stimulent le renouvellement de la microflore, ce qui peut avoir une incidence sur la minéralisation de l'azote du sol (Clarholm, 1985) ou sur la dynamique de champignons éventuellement phytopathogènes comme c'est le cas de l'amibe *Cashtia mycophaga* isolée par I. Lemaître et qui ingère des portions entières d'hyphes de *Fusarium* (Pussard et al., 1980).

Les valeurs citées pour les micro-organismes sont fréquem-

Tableau 1 - Principaux organismes macroscopiques du sol.

Table 1 -

Type d'organisme	Nombre par m <sup>2</sup>
semences de mauvaises herbes	10 <sup>3</sup> à 10 <sup>4</sup>
lombriciens	10 <sup>1</sup> à 10 <sup>3</sup>
mollusques	10 <sup>2</sup> à 10 <sup>3</sup>
enchytraeides	10 <sup>2</sup> à 10 <sup>5</sup>
arthropodes > 1mm	10 <sup>2</sup> à 10 <sup>3</sup>
arthropodes < 1mm	10 <sup>3</sup> à 10 <sup>4</sup>
nématodes	10 <sup>6</sup> à 10 <sup>8</sup>

Tableau 2 - Principaux organismes microscopiques du sol.

Table 2 -

Type d'organisme	Nombre par gramme de sol
protozoaires	10 <sup>3</sup> à 10 <sup>5</sup>
algues	10 <sup>2</sup> à 10 <sup>4</sup>
bactéries	10 <sup>8</sup> à 10 <sup>9</sup>
champignons	10 <sup>4</sup> à 10 <sup>6</sup>

ment des valeurs par défaut, car les techniques de dénombrement ne permettent pas d'appréhender la totalité des germes présents. De plus, en ce qui concerne les champignons, l'expression du résultat en nombre de propagules n'est pas adapté à ces organismes très majoritairement filamenteux. Plus pertinentes sont les mesures de longueurs d'hyphes fongiques ; les valeurs correspondantes sont de l'ordre de 50 à 250 mètres d'hyphes par gramme de sol (Jenkinson et al., 1976).

Rapporté aux 20 premiers centimètres de sol, les valeurs citées pour les bactéries et les champignons représentent respectivement, pour un hectare de terre agricole, plus de 3.10<sup>18</sup> bactéries et plus de 150 millions de kilomètres d'hyphes fongiques. En masse, cela équivaut à une quantité de matière vivante microbienne de l'ordre de 5 à 50 tonnes par hectare. En outre, par rapport à leur masse, les micro-organismes possèdent une activité considérablement plus élevée que celle des organismes supérieurs, et ils sont capables d'effectuer des transformations biochimiques extrêmement variées.

Cependant, nous sommes bien incapables de dresser un inventaire exhaustif des populations de micro-organismes du sol. Aussi des méthodes globales ont-elles été développées pour accéder directement à l'ensemble des micro-organismes vivants du sol, rassemblés sous le terme de biomasse microbienne. Une telle approche se justifie pour étudier quantitativement les activités globales des micro-organismes, notamment celles liées aux cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote. En revanche, des approches spécifiques

doivent être utilisées pour l'étude de fonctions ou de populations particulières. On peut ainsi envisager de mesurer des activités enzymatiques représentatives de fonctions vitales, ou s'adresser à des populations d'organismes dont le rôle est potentiellement important.

### Quels indicateurs biologiques de la qualité des sols ?

Il n'est pas question ici de dresser l'inventaire de tous les indicateurs biologiques potentiellement utilisables ou qui ont déjà été utilisés ; pour ce qui concerne l'approche écologique globale, on se reportera au travail de Blandin (1986). Pour les agrosystèmes, nous nous bornerons à rappeler les principaux critères souhaitables et à donner quelques exemples de mesures possibles, avec leurs avantages et leurs inconvénients.

La première qualité d'un indicateur est qu'il soit pertinent, c'est à dire qu'il soit en cohérence avec le problème à étudier. Ce ne seront donc pas forcément les mêmes mesures qui devront être effectuées pour un test écotoxicologique ou pour l'évaluation d'un système de culture. Ainsi par exemple, pour évaluer les effets secondaires de fongicides sur la microflore des sols, Domsch (1985) a établi une liste d'indicateurs et de tests par ordre décroissant de sensibilité (tableau 3). En revanche, pour juger du caractère durable (ou reproductible) d'un système de culture, la plupart des auteurs s'accordent à privilégier des indicateurs globaux plutôt qu'une approche réductionniste (Doran et Parkin, 1994 ; Swift, 1994). Ces indicateurs globaux sont généralement reliés plus ou moins directement à la matière organique, dont les stocks et les entrées annuelles ont une grande importance pour la qualité des sols, surtout pour les écosystèmes fragiles (Andreux et al., 1994).

Quel que soit l'objectif, un bon indicateur doit pouvoir rendre compte d'évolutions présentant potentiellement un impact sur le fonctionnement du sol. Il doit également être suffisamment sensible pour déceler rapidement des déséquilibres, avant que cela n'entraîne des effets irréversibles. Cependant, il doit être assez robuste pour ne pas être affecté par des variations naturelles à court terme (telles que les variations saisonnières liées au climat ou à la végétation), ou bien il doit permettre de distinguer les fluctuations à court terme de l'évolution à long terme. À côté de cette variabilité temporelle, les contraintes et difficultés liées à l'hétérogénéité spatiale des sols méritent d'être soulignées. Il est important d'avoir une idée de la variabilité spatiale à différentes échelles pour choisir une stratégie d'échantillonnage adaptée et s'assurer de la représentativité des mesures. Enfin, un bon indicateur doit pouvoir être utilisé pour des mesures de routine, si possible de façon économique. Bien entendu, les résultats doivent être interprétables et si possible utilisables dans une base de données géoréférencée.

Concrètement, les mesures peuvent porter sur des fonctions ou sur les populations responsables de ces fonctions. On

Tableau 3 - Sensibilité relative de quelques indicateurs biologiques utilisables pour évaluer les effets secondaires de fongicides (d'après Domsch, 1985).

Table 3 -

Indice de sensibilité	Indicateur biologique
4,8	Ectomycorhizes
3,5	Endomycorhizes
2,5	Champignons (nombre de propagules)
2,3	Bactéries fixatrices d'azote (libres)
2,2	Activité déshydrogénase
2,0	Actinomycètes (nombre de propagules)
1,9	Bactéries (nombre de propagules)
1,9	Nitrification
1,5	Activité uréase
1,4	Activité nitrogénase (réduction d'acétylène)
1,3	Dégagement de gaz carbonique in situ
1,0	Consommation d'oxygène in situ

sait mesurer de nombreuses fonctions d'intérêt agronomique (minéralisation du carbone et de l'azote, nitrification, dénitrification, etc.), alors qu'on ne sait pas toujours bien quantifier les populations impliquées dans ces fonctions. En fait, il n'existe pas de méthodologie standardisée, et les approches sont extrêmement diversifiées ; nous en évoquerons ici quelques unes, à titre d'exemple.

### Populations de lombriciens

Dans certaines situations, l'abondance et l'activité de la faune du sol sont telles que l'impact est évident sur le fonctionnement de l'écosystème (Syers et Springett, 1984 ; Lavelle, 1988). Les galeries creusées par ces animaux participent à l'amélioration de propriétés physiques du sol : aération, infiltration de l'eau, etc. (Binet et al., 1996)

Les populations de lombriciens représentent un indicateur intéressant par l'ensemble des mesures qu'elles permettent : abondance (nombre d'individus par m<sup>2</sup>), biomasse (poids frais par m<sup>2</sup>), structure de la population (proportion de juvéniles). S'y ajoute bien sûr, et ce n'est pas son moindre intérêt, la possibilité de déterminer la composition de la population, c'est à dire le nombre d'espèces différentes et leur importance relative. Ces espèces ayant des modes de vie variés (vers endogés, anéciques, épigés), on peut en déduire leur fonction au niveau du sol (Bouché, 1977).

Les lombriciens sont très abondants et actifs dans les prairies sous nos latitudes, où l'on peut observer une dizaine d'espèces différentes, représentant une biomasse de l'ordre de la tonne/ha. En revanche, ils apparaissent d'autant plus rares que le sol est intensivement travaillé et reçoit certains pesticides. En Champagne, sur un même type de sol, Cluzeau et Fayolle (1988) citent des abondances de plus de 200 vers par m<sup>2</sup> sous prairie, alors que des valeurs variant entre 1 et 70 individus par m<sup>2</sup> sont observées dans des sols viticoles. Une étude plus fine a mis en évidence une relation inverse entre la teneur en cuivre de parcelles de vignoble et les biomasses lombriciennes ou microbiennes, alors que la relation était positive avec la teneur des sols en matière organique (Cluzeau et al., 1991). En Lorraine, Houpert (1984) a constaté que 4 ans après retournement d'une prairie et culture de céréales, la biomasse lombricienne avait chuté de plus de 90% par rapport à l'état initial.

Par ailleurs la mesure des populations de lombrics est assez destructive (dégradation, par le formol, de plusieurs mètres carrés de sol) et pas toujours très reproductible d'une année sur l'autre au même endroit : les résultats dépendent assez fortement des conditions climatiques de la période précédant la mesure. En définitive, l'utilisation de cet indicateur se limite essentiellement à aider au choix des itinéraires techniques et des pesticides respectant le mieux les lombriciens dans les agrosystèmes où leur utilité est manifeste (Lavelle, 1993).

## Activités enzymatiques

De très nombreuses activités enzymatiques peuvent être décelées dans le sol : hydrolases, oxydo-réductases, transférases, lyases (Dick et Tabatabai, 1992). En raison de leur lien évident avec les grands cycles biogéochimiques, ces activités ont parfois été utilisées comme estimateur de la fertilité des sols (Hofmann et Seegerer, 1951). Les enzymes correspondantes sont des enzymes extracellulaires, d'origine végétale ou microbienne, libres ou adsorbées sur des colloïdes du sol, ou bien encore des enzymes intracellulaires des micro-organismes. Chez ces derniers, elles peuvent être constitutives (ex : uréase) ou adaptatives, c'est à dire induites par la présence d'un substrat à décomposer (ex : cellulase) ou l'absence d'un élément qu'il faut acquérir (ex : phosphatase). Les enzymes produites par les micro-organismes ou par les racines des plantes ont une durée de vie et une activité qui varient très largement selon l'environnement physico-chimique. Par exemple, après sa biosynthèse, la phosphatase a une persistance dans le sol qui dépend grandement de la quantité et de la nature des colloïdes minéraux et organiques présents, du pH, de la force ionique, etc. (Quiquampoix et al., 1993). L'activité phosphatase est également liée à la richesse du sol en ions orthophosphate, tels que ceux apportés par les engrais, qui sont des inhibiteurs de la biosynthèse de cette enzyme. D'autres biais liés à la mesure d'activités enzyma-

tiques ont été mis en évidence. Ainsi, dans le cas de l'activité déhydrogénase, souvent utilisée car elle est liée à la respiration (système transporteur d'électrons de la chaîne respiratoire), une interférence avec les ions Cu<sup>+</sup> a été observée : l'activité est notoirement sous estimée dans les sols contenant des concentrations élevées de cuivre (Chander et Brookes 1991). La mesure n'est donc pas fiable dans les sols contaminés par cet élément. Enfin, le potentiel redox du sol dans les semaines qui précèdent la mesure influence considérablement l'activité de la déhydrogénase comme celle d'autres enzymes.

En raison de l'importance des facteurs du milieu, il n'y a généralement pas de relation simple entre l'activité enzymatique déterminée à un instant donné et la taille de la population microbienne (Dick et Tabatabai, 1992). De plus, les mesures sont effectuées dans des conditions standardisées, de pH notamment (Tabatabai, 1982), qui correspondent rarement à celles régnant dans le sol étudié, et l'on ne peut en déduire l'activité réelle in-situ. Selon Davet (1996), « la mise en évidence d'une activité enzymatique dans le sol n'implique nullement que ce sol est le siège d'une activité biologique concomitante ».

Compte-tenu de ce qui précède, et en raison de la très grande spécificité enzymatique, il est illusoire de vouloir déterminer la fertilité d'un sol par la mesure de l'activité d'une seule enzyme. L'utilisation d'un test comme l'hydrolyse du diacétate de fluorescéine (Schnürer et Rosswall, 1982) est moins critiquable car le FDA est hydrolysé par diverses enzymes. En revanche, il reste très hasardeux de vouloir comparer entre eux des sols qui auraient des propriétés physico-chimiques différentes.

## Biomasse microbienne

Le concept de biomasse microbienne a été proposé initialement par Jenkinson (1966). Il fait référence à la fraction vivante de la matière organique, considérant l'ensemble des micro-organismes du sol comme un tout. Les travaux de Jenkinson et Powlson (1976a, 1976b) ont établi que le traitement d'un sol par des vapeurs de chloroforme tuait la quasi-totalité des micro-organismes présents (bactéries, champignons, protozoaires...) et que le carbone des micro-organismes tués pouvait être quantifié par une incubation ou une extraction suivant la fumigation. Cette méthode a connu de grands développements ; dans sa version fumigation-extraction, elle est utilisable en routine (Wu et al., 1990) et permet d'accéder également au taux de renouvellement de la biomasse du sol (Chaussod et al., 1988).

La biomasse microbienne peut être exprimée non seulement en valeur absolue, mais aussi en valeur relative : la proportion du carbone total sous forme vivante est, pour un type de sol donné, un bon indicateur du statut organique. Par ailleurs, la détermination de la respiration en conditions stan-



dard permet de calculer le flux de C-CO<sub>2</sub> par unité de biomasse et par unité de temps. Ce paramètre, appelé « respiration spécifique » (Chaussod et al., 1986) ou « quotient métabolique » (Anderson, 1994) est analogue à un taux de renouvellement. Ces mesures forment un ensemble cohérent permettant d'analyser assez finement les effets de divers facteurs (pratiques culturales, pollution, etc.) sur les micro-organismes du sol.

Par ailleurs, le concept de biomasse microbienne est compatible avec une approche compartimentale des transformations du carbone et de l'azote dans les sols. La biomasse microbienne représente le compartiment central et actif de la plupart des modèles conçus pour rendre compte de ces transformations (Molina et al., 1983). Les relations entre biomasse microbienne, activité biologique et transformations de l'azote (Smith, 1993) ont un intérêt pratique : nous avons montré que, pour un type de sol donné, le potentiel de minéralisation d'azote était proportionnel à la taille de la biomasse (Chaussod et Houot, 1993).

En raison de ses liens étroits avec les cycles biogéochimiques, la biomasse microbienne relève essentiellement de la composante « fertilité » de la qualité biologique des sols. C'est actuellement l'une des rares mesures biologiques fiables, praticables en routine et interprétables dans une majorité de situations. C'est le meilleur exemple (sinon le seul) d'indicateur biologique « opérationnel » qui puisse aider à gérer des problèmes relatifs au statut organique des sols ou à certaines pollutions (Powlson, 1994 ; Pankhurst, 1994).

Les mesures de biomasse peuvent, le cas échéant, être associées à l'utilisation de modèles pour prévoir l'évolution à long terme des stocks organiques (Powlson et al., 1987). En ce sens, la biomasse microbienne relève également de la composante « résilience » ou changement d'état. En outre, dans les situations où l'on suspecte une modification qualitative des populations, les mesures globales de biomasse microbienne peuvent être complétées par des déterminations portant sur la diversité fonctionnelle, c'est à dire sur l'aptitude des populations à métaboliser des substrats très variés (Garland et Mills, 1994) ou à effectuer diverses transformations enzymatiques (Kandeler et al., 1996).

## Populations microbiennes

Le dénombrement des micro-organismes du sol est, historiquement, l'une des plus anciennes tentatives de caractérisation de la fertilité biologique des sols. La numération des germes totaux a rapidement été complétée par le dénombrement de groupements fonctionnels (Pochon et Tardieux, 1962), appelés aussi « groupes physiologiques » et correspondant aux germes capables de pousser sur un substrat particulier ou d'effectuer une transformation donnée (protéolytiques, amylolytiques, nitrifiants, fixateurs d'azote, etc.). Un ensemble de déterminations autorisait l'estimation quantitative

d'une certaine forme de diversité fonctionnelle. Cette approche tend actuellement à être abandonnée, au profit d'études ciblées davantage sur des populations spécifiques, à l'intérieur desquelles on cherche à évaluer une diversité génotypique ou phénotypique.

En effet, on estime qu'environ 10% seulement des micro-organismes du sol sont connus et décrits (Trehen et al., 1993) et qu'on ne sait pas isoler et cultiver la majorité des espèces microbiennes vivant dans le sol. Or cette étape restait jusqu'ici un préliminaire indispensable à l'étude de ces organismes. L'étude des organismes « viables mais non cultivables » ne fait que commencer, de même que l'étude de l'ADN microbien extrait directement du sol. Grâce aux techniques de biologie moléculaire, des perspectives nouvelles se sont ouvertes pour l'écologie microbienne (Berben et François, 1994). Une diversité extraordinaire a été mise en évidence, y compris au niveau infraspécifique. L'analyse de la structure génétique des populations microbiennes dans le milieu naturel n'en est qu'à ses débuts, et débouche sur des questions intéressantes la « qualité des sols » :

- quelles sont les relations entre les facteurs environnementaux (en particulier l'effet « type de sol ») et la structure des populations microbiennes ?

- quelle est l'influence de la diversité microbienne (y compris la diversité des gènes assurant une même fonction) sur la réalisation de fonctions dans un environnement varié et changeant ?

- par quels mécanismes d'adaptation (mutagenèse induite ou spontanée, transferts de gènes horizontaux) les populations microbiennes évoluent-elles en permanence dans le sol, notamment sous l'effet des facteurs anthropiques ?

L'étude des liens entre environnement, diversité génétique et adaptation représente un champ de recherches tout à fait nouveau et d'un intérêt considérable au plan pratique : l'enjeu est de mieux connaître le fonctionnement microbien des sols, y compris sous l'angle évolutif et adaptatif, afin d'évaluer la résilience biologique du milieu et les possibilités d'action. D'ores et déjà, il est clair que la diversité génomique des populations et les échanges d'information génétique (y compris entre espèces différentes) est l'une des bases de l'adaptation des micro-organismes aux variations spatio-temporelles des conditions de l'environnement, et donc un mécanisme fondamental de la résilience des écosystèmes. Contrairement aux théories classiques de l'évolution (mutations au hasard et sélection de ce qui est viable), il semble que des processus de mutagenèse puissent être mis en œuvre sous l'influence des variations des facteurs environnementaux (Taddei et al., 1996).

Cette approche de la biodiversité des micro-organismes est fort éloignée de la vision très conservatrice en vigueur pour les organismes supérieurs depuis le « sommet de la terre » de Rio de Janeiro en 1992. Pour les micro-organismes, la probléma-

tique n'est pas celle d'une conservation sensu stricto (comme la protection des espèces menacées). L'établissement d'une liste finie d'espèces microbiennes et leur description n'a guère de sens, la notion d'espèce étant peu assurée chez les procaryotes, les frontières étant particulièrement floues. Il semble au contraire beaucoup plus pertinent d'évaluer les capacités des micro-organismes à varier et à s'adapter, et d'évaluer les limites de ces capacités adaptatives et évolutives.

Pour illustrer ceci, nous prendrons deux exemples concrets, correspondant à deux populations microbiennes d'intérêt agronomique.

#### Fixation symbiotique de l'azote :

Les bactéries fixatrices d'azote en symbiose avec des légumineuses (*Rhizobium* et genres apparentés) sont certainement les micro-organismes du sol qui ont été les plus étudiés, en raison de leur importance agronomique. Ces bactéries, largement ubiquistes, se répartissent en populations très diversifiées, capables de noduler plus ou moins spécifiquement différentes espèces de légumineuses. Or, l'étude génotypique (chromosomique et plasmidique) d'une population de *Rhizobium leguminosarum* provenant d'un même champ a mis en évidence des transferts génétiques et des recombinaisons entre membres de cette population (Laguerre et al., 1993). La possibilité de transfert de plasmides symbiotiques d'une cellule à l'autre, mise en évidence au laboratoire, n'est pas exclue en conditions de champ, ce qui pourrait avoir des implications agronomiques (Amarger, 1991).

#### Germes dégradant les xénobiotiques :

Par définition, les xénobiotiques sont des molécules n'existant pas dans la nature (bien que des analogues naturels soient parfois présents). Pourtant les microbes apprennent à les dégrader, ce qui témoigne d'une faculté d'adaptation à de nouveaux substrats. Le cas de l'herbicide 2,4-D est un excellent exemple à cet égard. Au plan physiologique, l'étude des cinétiques de dégradation a mis en évidence l'existence, dans un même sol, de différentes populations microbiennes capables de métaboliser cette molécule herbicide (Soulas, 1993). Au plan génétique, l'analyse a montré que les germes dégradants sont phylogénétiquement très divers, et ont réuni de différentes façons l'ensemble des gènes nécessaires à la dégradation de l'herbicide (Vallaëys et al., 1996).

Enfin, on ne peut clore le chapitre des populations microbiennes sans citer les champignons mycorrhiziens et tout particulièrement ici les champignons endo-mycorrhiziens, qui forment des mycorhizes à arbuscules avec la plupart des plantes herbacées et de nombreux arbres et arbustes. Ces micro-organismes présentent un intérêt à la fois scientifique et pratique en termes de qualité biologique des sols. Ils ont un rôle fonctionnel bien connu et important pour la plupart

des plantes, notamment au niveau de la nutrition phosphatée. D'autre part ils forment un groupe spécifique relativement limité qui peut être caractérisé, au plan de l'écologie microbienne, sous trois aspects complémentaires : l'abondance, la diversité, l'efficacité (Nouaïm, 1994). C'est en fait la conjonction de ces trois aspects qui est importante pour la stabilité des agrosystèmes (Bethlenfalvay et Schüepp, 1994), depuis l'efficacité des cycles biogéochimiques (Jeffries et Barea, 1994) jusqu'à la conservation des sols (Miller et Jastrow, 1992). A ce titre ils représentent un indicateur pertinent pour les composantes fertilité et résilience de la qualité biologique. La détermination de l'abondance des champignons endo-mycorhiziens fait appel au dénombrement des spores ou, de façon plus fiable, à la détermination du potentiel infectieux (Plenchette et al., 1989). L'efficacité fait référence au gain de croissance d'une plante-test (ou de phosphore prélevé) permis par une souche ou un complexe donné. La diversité était accessible jusqu'ici essentiellement par l'étude morphologique des spores ; les techniques récentes de la biologie moléculaire vont en permettre une approche plus précise et plus satisfaisante (Van Tuinen et al., 1994).

## LES FACTEURS INTERVENANT SUR LA QUALITE BIOLOGIQUE DES SOLS

Cette question touche en fait à de nombreux domaines de l'agronomie, de la science du sol et de l'écologie microbienne. Il est impossible de détailler ici un sujet aussi vaste ; nous nous bornerons à en évoquer quelques aspects, à l'aide d'exemples se rapportant principalement aux indicateurs évoqués ci-dessus, et en particulier à la biomasse microbienne pour laquelle les données sont les plus nombreuses et les plus claires.

Schématiquement, on peut admettre que les grandes composantes de la qualité biologique des sols sont à la fois sous la dépendance de facteurs pédo-climatiques et de facteurs agronomiques. Il existe bien entendu des interactions entre ces facteurs ; par exemple, l'homme peut intervenir indirectement, en modifiant les caractéristiques physico-chimiques du sol (drainage, chaulage), ou plus directement à travers des pratiques culturales. Enfin, des actions spécifiques visant à manipuler certaines composantes de la qualité biologique des sols peuvent être envisagées.

### Effet du type de sol et du climat

Les activités biologiques et plus encore les populations microbiennes sont très dépendantes des caractéristiques physiques et physico-chimiques des sols. Les principaux paramètres sont la texture, la structure, le pH et la teneur en matière organique. La fraction fine (quantité et nature minéralogique des argiles) joue un rôle direct de protection des

micro-organismes (Robert et Chenu, 1992) et indirect via le complexe argilo-humique (Chassin, 1993). De fait, on observe que la teneur en argile des sols influence à la fois la taille de la biomasse microbienne et son taux de renouvellement (Sorensen, 1983 ; Chaussod et al., 1986).

Le climat intervient essentiellement à travers la température moyenne annuelle. L'activité microbienne augmente de façon exponentielle avec la température ; Il en résulte une augmentation du taux de renouvellement de la biomasse, au détriment de la taille de ce compartiment. Pour des entrées de carbone (donc d'énergie) comparables, on observe donc une relation inverse entre biomasse microbienne et température, entraînant une diminution du rapport  $C_{\text{biomasse}}/C_{\text{total}}$  (Insam et al., 1989).

### Importance du système de culture

La biomasse microbienne et les paramètres associés sont de bons indicateurs du statut organique des sols. En effet, pour un type de sol et un climat donnés, la taille de la biomasse microbienne est fonction des entrées de carbone. Ces entrées étant plus importantes sous prairie que pour des cultures annuelles, les valeurs observées pour la biomasse sont naturellement plus élevées. Ainsi, Loiseau et al. (1994) ont observé qu'après 20 ans de gestion différenciée d'un même type de sol, la biomasse microbienne était en moyenne deux fois plus élevée dans les parcelles en prairie permanente ou temporaire que dans les parcelles portant des cultures annuelles.

Le rapport  $C_{\text{biomasse}}/C_{\text{total}}$  est encore plus intéressant que l'expression de la biomasse en valeur absolue pour comparer les systèmes de culture. Sur un large échantillonnage de parcelles agricoles, Anderson et Domsch (1989) ont enregistré pour ce rapport des valeurs moyennes de 2,32% pour les monocultures, 2,37% pour les rotations céréalières exclusives et 3,02% pour les rotations faisant intervenir des cultures variées. L'intérêt du rapport  $C_{\text{biomasse}}/C_{\text{total}}$  comme indicateur précoce et sensible mérite d'être souligné : le compartiment biomasse microbienne ayant un taux de renouvellement mille fois plus rapide que le carbone total, les effets de différentes rotations (à travers les entrées de carbone) s'exercent beaucoup plus vite au niveau de la biomasse microbienne qu'au niveau du carbone total du sol, d'où une modification nette de ce rapport. De telles observations ont été rapportées par Sparling (1992) pour des sols laissés en prairie ou portant des cultures annuelles. Bien entendu, le travail du sol joue également un rôle, en stimulant les processus de minéralisation (aération, déprotection de la matière organique). Réciproquement, la réduction du travail du sol s'accompagne généralement d'un enrichissement de la couche superficielle (Friedel et al., 1996).

### Effet des pratiques culturales

Le terme très général de pratiques culturales regroupe ici

aussi bien la gestion organique que le travail du sol, la fertilisation, les traitements phytosanitaires, etc.

La matière organique constitue une source d'énergie pour les microbes et la chaîne trophique. Par conséquent, des apports directs (restitution des résidus de récolte, apports exogènes) ou une augmentation indirecte sous l'effet de la fertilisation (accroissement de la production végétale) auront des répercussions sur la biomasse microbienne et ses activités dans le sol. Rapportant les résultats d'un essai de 27 ans de traitements différenciés en Suède, Schnürer et al. (1985) constatent en effet que la taille de la biomasse varie du simple au double selon les traitements. En particulier, par rapport aux parcelles non fertilisées, l'apport de 80 kg d'azote par hectare augmente de 30% le niveau de la biomasse microbienne. La restitution ou non des résidus de récolte a également un effet très net. Les aspects cinétiques en ont été précisés par Powlson et al. (1987) dans deux sols légers du Danemark : après 18 années de traitements différenciés, les parcelles dans lesquelles les pailles avaient été restituées montraient des niveaux de biomasse microbienne supérieurs de 37 et 45% aux valeurs observées dans les parcelles avec pailles exportées. Dès les premières années, les différences entre traitements étaient significatives, alors qu'après 18 années la teneur en carbone total des deux sols n'avait augmenté que de 5% en moyenne. Parallèlement à l'augmentation de la biomasse, ces auteurs ont observé un accroissement de l'azote potentiellement minéralisable de 40 et 50% pour les traitements avec restitution de paille.

Houot et Chaussod (1995) rapportent des résultats comparables, à partir de mesures dans les parcelles du dispositif mis en place à Grignon par Dehéraïn en 1875 : les niveaux de biomasse microbienne varient du simple au double entre les traitements de la rotation blé/betterave, en fonction de la fertilisation, et il y a une bonne corrélation entre les niveaux de biomasse microbienne et la fourniture d'azote par le sol. La relation existant, à l'équilibre, entre les entrées de carbone, la biomasse microbienne et les fournitures d'azote s'explique par la variation des pools de matière organique labile en fonction des traitements (Lemaître et al., 1995). Lorsque les traitements sont brutalement modifiés, la biomasse microbienne change plus rapidement que ces stocks organiques labiles et les relations entre biomasse microbienne et fourniture d'azote disparaissent (Houot et Chaussod, 1995).

La gestion de la matière organique agit sur la « fertilité » du sol, notamment au niveau de la fourniture d'azote. Cette observation est à l'origine du concept d'agriculture organique, par opposition à l'agriculture conventionnelle faisant préférentiellement usage d'engrais minéraux. Les travaux de Wander et al. (1995), comparant deux modes de gestion organique à un itinéraire technique conventionnel, ont montré des différences quantitatives en termes de biomasse microbienne et d'activité respiratoire ; toutefois, ils n'ont pu mettre en évidence de diffé-

rences qualitatives entre populations microbiennes, d'après l'analyse des profils d'acides gras phospholipidiques (PLFA).

### Possibilités d'intervention humaine directe sur les composantes biologiques de la fertilité des sols

Les possibilités d'action via la gestion de la matière organique restent limitées au stockage et à la fourniture d'éléments nutritifs. De plus, l'apport de matière organique peut favoriser l'apparition de certaines maladies ou de ravageurs. Une autre possibilité d'action humaine consiste à intervenir directement au niveau des populations d'organismes vivants dans le sol.

L'inoculation microbienne représente un mode d'action encore peu fréquent mais déjà économiquement important et qui devrait se développer à l'avenir. Dans le cas de la culture de légumineuses, il peut être utile d'inoculer les sols avec des souches sélectionnées de *Rhizobium*, lorsque les populations naturelles sont absentes ou trop faibles, afin d'assurer une efficacité optimale de la symbiose (Amarger, 1991). C'est obligatoirement le cas pour la culture de plantes exotiques comme le soja, dont le partenaire microbien, *Bradyrhizobium japonicum*, n'existe pas naturellement dans nos sols (Catroux et al., 1996). Une fois introduit dans le sol, cette bactérie peut y rester de longues années, même en l'absence de plante hôte, à condition que les caractéristiques physico-chimiques du sol lui conviennent (Revellin et al., 1996). Si ce n'est pas le cas, il peut être nécessaire de réinoculer après quelques années, surtout si la plante hôte n'est pas cultivée fréquemment.

Des bactéries du genre *Azospirillum*, non symbiotiques mais capables de fixer l'azote dans la rhizosphère de plantes comme le maïs, seraient potentiellement utilisables. Okon et al. (1994) rapportent des effets positifs de l'inoculation dans 60 à 70% des essais, avec une augmentation de 5 à 30% des rendements. Mais ces bactéries agissent probablement davantage à travers des effets hormonaux sur les racines de la plante que directement sur la fixation d'azote. Quel que soit le mécanisme mis en jeu, dans la mesure où ces bactéries assurent un rendement correct avec une moindre utilisation d'engrais, leur action peut être considérée comme positive au niveau du fonctionnement de l'agrosystème.

De la même façon, une utilisation optimale de la symbiose mycorhizienne peut faire appel à l'inoculation avec des souches adaptées. Des champignons ectomycorhiziens sont déjà couramment utilisés en sylviculture (Garbaye, 1991) ; quant aux champignons endomycorhiziens, ils sont encore peu utilisés en raison de difficultés techniques et de coût de production, mais l'inoculation de plants à haute valeur ajoutée se pratique déjà dans plusieurs pays (Jarstfer et Sylvia, 1992).

Enfin, une action directe de l'homme est souvent nécessaire en cas d'infestation des sols par des pathogènes, des ravageurs ou des adventices. Cependant, la lutte chimique

n'est pas toujours efficace, souvent coûteuse et présente parfois des risques pour la qualité de l'environnement ou pour d'autres composantes de la qualité du sol lui-même. Incontestablement, la lutte intégrée ou la protection intégrée représentent des solutions plus satisfaisantes, même si elles sont parfois plus complexes à mettre en œuvre.

Dans ce domaine, il est important en premier lieu de bien connaître la biologie et l'écologie de l'organisme indésirable. Cette étape est le préalable indispensable au choix des moyens de lutte les mieux adaptés (Camporota, 1989). En second lieu, on retiendra que les méthodes de lutte les plus efficaces s'appuient fréquemment sur la mise en œuvre conjointe de plusieurs facteurs, à commencer par des rotations et des pratiques culturales adaptées (Perrin, 1996). Par exemple, la culture du chou dans certaines parcelles en Bretagne était vouée à l'échec en raison de l'infestation des sols par le champignon parasite *Plasmodiophora brassicae*, responsable de la hernie des crucifères. Le pourcentage de plantes attaquées, qui peut atteindre 100% lorsque le chou est cultivé chaque année sur la même parcelle, baisse à 50-60% lorsqu'il ne revient que tous les trois ans. Le chaulage du sol, plus efficace, réduit à 20% le nombre de plantes attaquées. Enfin, le chaulage associé à l'espacement du chou dans la rotation permet d'abaisser le niveau des attaques à environ 5% des plantes, soit au dessous du seuil de nuisibilité (Rouxel et al., 1988). Dans les cas les plus difficiles, comme pour l'oro-banche qui parasite les cultures de fève au Maroc, la seule méthode de lutte efficace consiste à associer trois techniques complémentaires : variétés plus résistantes, dates de semis et glyphosate (Zemrag, 1996).

## QUELLE EST L'ÉVOLUTION ACTUELLE DE LA FERTILITÉ BIOLOGIQUE DES SOLS ?

L'effort conceptuel et méthodologique nécessaire à la définition et à la mesure de la qualité biologique des sols ne peut se justifier que s'il peut aboutir à une estimation objective de la qualité des sols et de son évolution. Cela implique la mise en œuvre de méthodes et d'outils appropriés à la gestion des productions agricoles (Mamy, 1993). En particulier, il est éminemment souhaitable de pouvoir déceler précocement et d'être en mesure de prévenir des altérations qui seraient dues à des pratiques culturales inappropriées.

A priori, on peut identifier trois niveaux d'actions anthropiques pouvant avoir à des degrés divers un impact sur la qualité biologique des sols :

1) Les pratiques agricoles « normales », correspondant à des itinéraires techniques considérés (à tort ou à raison) comme compatibles avec la durabilité des systèmes de pro-

duction.

2) Les pratiques que l'on peut juger plus « drastiques », liées à une forte intensification (travail du sol très vigoureux, irrigation, compactage par des engins lourds, etc.), risquant d'entraîner une dégradation physique des sols, d'où érosion ou, au minimum, baisse des teneurs en matières organiques avec effets induits sur les activités biologiques.

3) Les pratiques, traditionnelles ou non, suspectées d'entraîner une dégradation chimique des sols par accumulation de micropolluants minéraux ou organiques, accompagnée ou non d'une diminution des stocks organiques.

Les impacts potentiels de ces actions anthropiques sont très variés. La diminution des teneurs en matière organique a été observée dans de nombreuses situations en France ; les causes en sont multiples (approfondissement du labour, changement de système de culture) et ne sont pas nécessairement la conséquence de dégradations physiques ou chimiques (voir contribution de J. Balesdent). L'enrichissement parfois considérable des sols en phosphore a surtout un impact sur la qualité des eaux superficielles. Il peut également induire un effet biologique d'appauvrissement quantitatif et qualitatif des populations de champignons endomycorhiziens. Les effets biologiques de pesticides ne sont pas toujours bien maîtrisés, même si des progrès semblent avoir été réalisés dans ce domaine. Enfin, la contamination des sols par les « métaux lourds » est pratiquement irréversible. En effet, les exportations par les récoltes sont (fort heureusement) très faibles et les pertes par lessivage sont généralement minimales ; les dépôts les plus importants se font sous forme particulière, par érosion.

Dans des zones d'agriculture intensive, les dégradations physiques et chimiques sont fortement liées (Cheverry, 1994) et se traduisent par une perte d'efficacité des fonctions épuratrices du sol, d'où une altération de la composante « externalités ». En ce qui concerne les changements d'état du sol, et en particulier de son état biologique, les principales inquiétudes concernent le devenir et les effets des produits xénobiotiques et des « métaux lourds ». D'une façon générale, l'effet des éléments-traces métalliques sur les populations et activités biologiques dans les sols sont insuffisamment documentés (notamment les effets à long terme, après des apports répétés à des doses modérées).

Les impacts réels doivent impérativement être évalués in situ, car les connaissances générales actuelles ne suffisent pas à prévoir l'évolution des caractéristiques à partir de relations dose/effet. Or, malheureusement, on ne dispose pratiquement pas d'expérimentations permettant un suivi diachronique de différentes pratiques culturales. Quelques rares essais de longue durée, comme l'essai « Dehérain » de Grignon, permettent l'étude de traitements répétés sur les mêmes parcelles, mais ces traitements ne sont pas forcément représentatifs des pratiques actuelles. Une difficulté supplé-

mentaire est inhérente aux mesures biologiques : les méthodes utilisées aujourd'hui n'étaient pas disponibles autrefois. Les résultats portent donc davantage sur une comparaison synchrone des traitements.

Quelques expérimentations plus récentes se sont attachées à suivre des parcelles agricoles avec une étude diachronique. C'est le cas par exemple du programme viti 2000 mis en place en 1990 par le CIVC (Comité Interprofessionnel du Vin de Champagne) pour choisir les techniques agro-viticoles compatibles avec la préservation de la qualité des sols (Descôtes et al., 1995). Citons également le réseau RENECOFOR qui a été installé, depuis 1993-95, pour suivre sur le long terme la fertilité des sols forestiers (Ulrich, 1994).

Enfin, un Observatoire de la Qualité des Sols a été créé par le Ministère de l'Environnement il y a une dizaine d'années pour suivre de façon aussi rigoureuse que possible l'évolution de certaines caractéristiques des sols (Martin, 1993). Dix sites ont été sélectionnés, et deux ont fait l'objet d'une première campagne de mesures biologiques. Les déterminations biologiques portent sur la biomasse microbienne et les paramètres associés, car ce sont pour l'instant les seules qui soient réalisables en routine. Il est clair qu'un vigoureux effort doit être fait pour développer cet Observatoire et multiplier les mesures, (notamment les mesures biologiques) si l'on veut pouvoir répondre aux questions qui sont à l'origine de sa création. Par ailleurs, des dispositifs spécifiques devront être mis en place pour étudier l'impact biologique de certaines contaminations mono-métalliques ainsi que les effets sur le long terme de l'épandage agricole de déchets tels que lisiers, boues résiduaires, composts urbains.

## CONCLUSION

L'utilisation des sols agricoles doit avoir un triple objectif :

- fournir des produits de qualité, avec un minimum d'intrants,
- minimiser les impacts environnementaux,
- conserver le « patrimoine sol » dans toutes ses potentialités

Ce dernier point, souvent négligé, est pourtant fondamental : on ne peut envisager d'agriculture durable sans chercher à préserver la qualité des sols. Les composantes biologiques, en interaction avec les propriétés physiques et physico-chimiques, participent très largement à la qualité globale du sol.

La notion de composantes biologiques de la qualité des sols semble préférable à celle d'indicateurs biologiques, trop réductionniste. En tous cas, la « qualité biologique » d'un sol n'est pas une grandeur monodimensionnelle et ne peut en aucune façon se résumer à une seule détermination. Au contraire, il est important d'évaluer aussi bien des aspects quantitatifs (relatifs aux fonctions) que qualitatifs (relatifs aux

populations). Si les premiers sont relativement bien maîtrisés, il n'en est pas de même pour les seconds. De nombreuses questions sont soulevées par la biodiversité et son rôle dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes.

Par ailleurs, identifier des variables à mesurer et mettre au point des méthodes de mesure ne suffit pas : il faudra acquérir de nombreuses références et établir des normes d'interprétation. Ces dernières seront forcément liées au type de sol et au système de culture. Des bases de données, reliant les indicateurs biologiques aux caractéristiques physico-chimiques des sols et à leur mode de gestion, pourraient permettre d'utiliser les déterminations biologiques comme indicateurs précoces d'altération des sols, ou aider à choisir les différentes pratiques culturales en prenant en considération la durabilité des systèmes de production.

Pour l'instant, les déterminations biologiques fiables qui sont à notre disposition restent très limitées. La biologie et l'écologie du sol représentent des domaines de recherche qui doivent impérativement se développer pour acquérir un caractère opérationnel en matière de gestion des sols (Trehen, et al., 1993). En d'autres termes, il est important de mieux connaître les traits essentiels de l'écologie du sol, en interaction avec les autres facteurs édaphiques, pour mieux gérer son fonctionnement, et en particulier prévoir et anticiper ses évolutions plutôt que les subir.

Le sol est l'élément-clé des écosystèmes terrestres, et en particulier des agrosystèmes. Ce n'est pas une ressource renouvelable, mais un milieu vivant qui peut être altéré de façon irréversible par des interventions humaines inadaptées. Les systèmes de production durable dont nous avons besoin pour l'avenir ne peuvent s'envisager sans une utilisation « conservatoire » du sol. Une gestion « au plus près du biologique » est certainement la meilleure stratégie d'utilisation des sols sur le long terme.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous les collègues (notamment du CMSE) qui, par les discussions ou les exemples qu'ils m'ont fournis, ont très largement participé à l'élaboration de cette synthèse. Je remercie également Tatiana Vallaeys pour ses critiques et son aide à la correction de ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- Alabouvette C., 1986 - Fusarium-wilt suppressive soils from the Chateaufort region : review of a 10-year study. *Agronomie*, 6, pp 273-284.
- Amarger N., 1980 - Aspect microbiologique de la culture des légumineuses. *Le Sélectionneur Français*, 28, pp 61-66.
- Amarger N., 1991 - Fixation de l'azote moléculaire par les associations légumineuses-bactéries en symbiose : aspects génétiques et agronomiques. *C.R. Académie d'Agriculture de France*, 77, pp 143-152.
- Anderson T.H., 1994 - Physiological analysis of microbial communities in soil : applications and limitations. In : Beyond the biomass. Compositional and functional analysis of soil microbial communities. K. Ritz, J. Dighton et K.E. Giller, Eds., John Wiley et Sons (UK), pp 67-76.
- Anderson T.H., Domsch K.H., 1989 - Ratios of microbial biomass carbon and total organic carbon in arable soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 21, pp 471-479.
- Andreux, F., Dutartre P., Guillet B., Choné T., Desjardins T., 1994 - The status of soil organic matter in selected fragile ecosystems. In : Humic substances in the global environment and implications on human health, N. Senesi et T.M. Miano, Eds., Elsevier Science B.V., pp 389-403.
- Barralis G., Chadœuf R., 1987 - Potentiel semencier des terres arables. *Weed Research*, 27, pp 417-424.
- Barralis G., Chadœuf R., Dessaint F., Chauvel B., 1996 - Effet d'une jachère annuelle sur le stock semencier adventice. In : 10<sup>ème</sup> Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes, Dijon 09/96, pp 271-276.
- Beare M.H., Coleman D.C., Crossley D.A., Hendrix P.F., Odum E.P. 1995 - A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil*, 170, pp 5-22.
- Berben G., François E., 1994 - Approche génétique de l'écologie microbienne du sol : tour d'horizon des possibilités actuelles et des perspectives. *Bulletin de Recherches Agronomiques de Gembloux*, 29, pp 23-59.
- Berry E.C. 1993 - Earthworms and other fauna in the soil. In : Soil biology : effect on soil quality, J.L. Hatfield et B.A. Stewart, Eds., Advances in Soil Science, CRC Press (USA), pp 61-90.
- Bethlenfalvay G.J., Schüepp H., 1994 - Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. In : Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. S. Gianinazzi et H. Schüepp, Eds., Birkhäuser Verlag (CH), pp 117-131.
- Binet F., Hallaire V., Curmi P., 1996 - Agricultural practices and the spatial distribution of earthworms in maize fields. Relationships between earthworm abundance, maize plants and soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry*, 28 (12), (sous presse).
- Blandin P., 1986 - Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie*, 17, pp 215-307.
- Boiffin J., Monnier G., 1989 - Evolution de certaines composantes de la fertilité sous l'influence des systèmes de culture. In : « Fertilité et systèmes de production », M. Sébillotte, Ed., INRA Editions, Paris, pp 207-225.
- Bouché M., 1977 - Stratégies lombriciennes. *Biological Bulletin*, 25, pp 122-132.
- Camporota P., 1989 - Maladies des plantes dues à *Rhizoctonia solani* (Kühn) : stratégie et techniques d'étude - résultats. *Agronomie*, 9, pp 327-334.
- Capillon A., 1992 - Unité et spécificité de l'approche de l'environnement par l'agronome. *Cahiers Agricoles*, 1, pp 113-122.
- Catroux G., Revellin C., Hertmann A., 1996 - Practical aspects of legume inoculation : inoculant quality and inoculation efficacy. Consequences for the soil microflora. In : Actas del Seminario « Microorganismos utiles para la Agricultura y la Forestacion ». XV Congreso Asociacion Argentina de la Ciencia del Suelo, pp 108-125.
- Chander C., Brookes P.C., 1991 - Is the dehydrogenase assay invalid as a method to estimate microbial activity in copper-contaminated soils ?

- Soil Biology and Biochemistry, 23, pp 909-915.
- Chassin P., 1993 - Formation et structure du complexe argilo-humique. Conséquences sur la protection physique et physico-chimique des matières organiques. In : *Matières Organiques et Agricultures*, J. Decroux et J.C. Ignazi, Eds., pp 27-36.
- Chaussod R., Nicolardot B., Catroux G., Chrétien J., 1986 - Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés. *Science du Sol*, 2, pp 213-226.
- Chaussod R., Houot S., Guiraud G., Hétier J.M., 1988 - Size and turnover of the microbial biomass in agricultural soils : laboratory and field experiments. In : *Nitrogen efficiency in agricultural soils*, D. S Jenkinson et K.E. Smith, Eds., Elsevier Applied Science, pp 312-326.
- Chaussod R., Houot S., 1993 - La Biomasse Microbienne des sols : perspectives d'utilisation de cette mesure pour l'estimation de la fourniture d'azote par les sols. In : *Matières organiques et agricultures* ; J. Decroux et J.C. Ignazi, Eds., pp 17-26.
- Cheneby D., Hartmann A., Hénault C., Germon J.C., 1996 - Diversity of denitrifying microflora and ability to reduce N<sub>2</sub>O in two soils. 9th Nitrogen Workshop, Braunschweig, 4 p.
- Chevry C. 1994 - La dégradation chimique des sols en Bretagne. *Etude et Gestion des Sols*, 1, pp 7-21.
- Clarholm M., 1985 - Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry*, 17, pp 181-187.
- Cluzeau D., Fayolle L., 1988 - Impacts sur les lombriciens des traitements pesticides, en particulier cupriques, dans le vignoble champenois. C. R. Académie d'Agriculture de France, 74, pp 109-117.
- Cluzeau D., Guo Z.T., Chaussod R., Fedoroff N., Normand M., Perraud A., Valentin G., 1991 - Interactions between soil, biological activities and organic matter enrichments in Champagne vineyard soils. In : *Int. workshop on methods of research on soil structure/soil biota interrelationships*. Wageningen (NL) 25-28/11/91.
- Davet P., 1996 - Vie microbienne et production végétale. INRA Editions (Paris), 383 p.
- Descôtes A., Moncomble D., Valentin G., Chaussod R., Cluzeau D., Grinbaum M., 1995 - Viti 2000 : production intégrée et préservation des sols dans le vignoble champenois. In : ANPP 16<sup>ème</sup> Conférence du COLUMA, Reims 6-8/12/95, 8 p.
- Dick W.A., Tabatabai M.A., 1992 - Significance and potential uses of soil enzymes. In : *Soil Microbial Ecology. Application in Agricultural and Environmental Management*. F. Blaine Metting Jr, Ed., Marcel Dekker (N.Y.), pp 95-127.
- Domsch K.H., Jagnow G, Anderson T.H., 1983 - An ecological concept for the assessment of side-effect of agrochemicals on soil micro-organisms. *Residue Reviews*, 86, pp 65-105.
- Domsch K.H., 1985 - Interactions with microflora. In : *Fungicides for crop protection. Colloque commémoratif du centenaire de la bouillie bordelaise*. I.M. Smith, Ed., BCPC Monograph n° 31, pp 143-148.
- Doran J.W., Parkin T.B., 1994 - Defining and assessing soil quality. In : *Defining soil quality for a sustainable environment*. J.W. Doran et al., Eds., SSSA Special Publication n° 35, pp 3-21.
- Elliott L.F., Lynch J.M., 1994 - Biodiversity and soil resilience. In : *Soil resilience and sustainable land use*, D.J. Greenland et I. Szabolcs, Eds., CAB International (UK), pp 353-364.
- Esmenjaud D. ; Walter B. ; Valentin G. ; Guo Z.T. ; Cluzeau D., 1992 - Distribution verticale et potentiel infectieux de *Xiphinema index* (Thorne et Allen, 1950) (Nematoda : Longidoridae) dans des parcelles de vigne atteintes par le virus du court-noué en Champagne. *Agronomie*, 12, pp 395-399.
- Fournier J.C., 1992 - La dégradation des xénobiotiques en milieu naturel : capacité dégradante et adaptation de la microflore ; possibilités d'intervention. Dossier de la cellule Environnement de l'I.N.R.A., n° 4, pp 140-144.
- Friedel J.K., Munch J.C., Fischer W.R., 1996 - Soil microbial properties and the assessment of available soil organic matter in a haplic luvisol after several years of different cultivation and crop rotation. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, pp 479-488.
- Garbaye J., 1991 - Utilisation des mycorhizes en sylviculture. In : *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées*, D.G. Strullu, coordonnateur, Lavoisier Tech et Doc (Paris), pp 197-248.
- Garland J.L., Mills A.L., 1994 - A community-level physiological approach for studying microbial communities. In : *Beyond the biomass. Compositional and functional analysis of soil microbial communities*. K. Ritz, J. Dighton et K.E. Giller, Eds., John Wiley et Sons (UK), pp 77-83.
- Germon J.C., Hénault C., 1995 - Processus d'émissions de méthane et d'oxydes d'azote gazeux par les sols. Evolution, quantification, spatialisation. *Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, 10, pp 29-38.
- Hénault C., Germon J.C., 1995 - Quantifier la dénitrification et la production naturelle de N<sub>2</sub>O dans les sols. *Agronomie*, 15, pp 321-355.
- Hofmann E., Seegerer A., 1951 - Soil enzymes as factors of fertility. *Naturwissenschaften*, 38, pp 141-142.
- Houot S., Chaussod R., 1995 - Impact of agricultural practices on the size and activity of the microbial biomass in a long-term field experiment. *Biology and Fertility of Soils*, 19, pp. 309-316.
- Houpt G., 1984 - Evolution de la population de vers de terre après mise en culture d'une prairie. In : *Symposium International sur l'Ecotoxicologie Terrestre*, Les Arcs (12-14/12/84), Ministère de l'Environnement, pp 571-577.
- Insam H., Parkinson D., Domsch K.H., 1989 - Influence of macroclimate on soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 21, pp 211-221.
- Jambert C., Delmas R., Labroue L., Chassin P., Plenet D., 1993 - Effet de la fertilisation sur l'émission de composés azotés gazeux dans le système de culture maïsiculture-pinède des landes de Gascogne. C.R. Académie des Sciences (Paris), 316, pp 623-627.
- Jarstfer A.G., Sylvia D.M., 1992 - Inoculum production and inoculation strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In : *Soil Microbial Ecology. Application in Agricultural and Environmental Management*. F. Blaine Metting Jr, Ed., Marcel Dekker (N.Y.), pp 349-377.
- Jeffries P., Barea J.M., 1994 - Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhizas in the sustainability of plant-soil systems. In : *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. S. Gianinazzi et H. Schüepp, Eds., Birkhäuser Verlag (CH), pp 101-115.
- Jenkinson D.S., 1966 - Studies on the decomposition of plant material in soil. II) Partial sterilisation and the soil biomass. *Journal of Soil Science*, 17, pp 280-302.
- Jenkinson D.S., Powlson D.S., 1976a - The effect of biocidal treatments on metabolism in soils. I) Fumigation with chloroform. *Soil Biology and Biochemistry*, 8, pp 169-177.
- Jenkinson D.S., Powlson D.S., 1976b - The effect of biocidal treatments on metabolism in soils. V) A method for measuring biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 8, pp 209-213.
- Jenkinson D.S., Powlson D.S., Wedderburn R.W.M., 1976 - The effect of biocidal treatments on metabolism in soils. III) The relationship between soil biovolume measured by optical microscopy and the flush of decomposition caused by fumigation. *Soil Biology and Biochemistry*, 8, pp 189-202.
- Jenkinson D.S., Rayner J.H., 1977 - The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted Classical Experiments. *Soil Science*, 123, pp 298-305.
- Kandeler E., Kampichler C., Horak O., 1996 - Influence of heavy metals on the functional diversity of soil microbial communities. *Biology and Fertility of Soils*, 23, pp 299-306.

- Kennedy A.C., Smith K.L., 1995 - Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and Soil*, 170, pp 75-96.
- Laguerre G., Geniaux E., Mazurier S.I., Rodriguez Casartelli R., Amarger N., 1993 - Conformity and diversity among field isolates of *Rhizobium leguminosarum* bv. viciae, bv. trifolii and bv. phaseoli revealed by DNA hybridization using chromosome and plasmid probes. *Canadian Journal of Microbiology*, 39, pp 412-419.
- Lavelle P., 1988 - Earthworms activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6, pp 237-251.
- Lavelle P., 1993 - Le rôle de la faune des sols dans le maintien de leur qualité. In « La qualité des sol », supplément à *Chambres d'Agricultures*, 817, pp 28-31.
- Lemaître A., Chaussod R., Tavant Y., Bruckert S., 1995 - An attempt to determine a pool of labile organic matter associated with the soil microbial biomass. *European Journal of Soil Biology*, 31, pp 121-125.
- Lonchamp J.P., Barralis G., 1988 - Caractéristiques et dynamique des mauvaises herbes en région de grande culture : le Noyonnais (Oise). *Agronomie*, 8, pp 757-766.
- Louvet J., Rouxel F., Alabouvette C., 1976 - Recherches sur la résistance des sols aux maladies. I) Mise en évidence de la nature microbiologique de la résistance d'un sol au développement de la fusariose vasculaire du melon. *Annales de Phytopathologie*, 8, pp 425-436.
- Mamy J., 1993 - Qualités, usages et fonctions des sols. In : « La qualité des sol », supplément à *Chambres d'Agricultures*, 817, pp 6-7.
- Martin S., 1993 - L'Observatoire de la Qualité des Sols, un outil de gestion pour l'agriculture, un instrument d'observation de la biosphère. In : « La qualité des sol », supplément à *Chambres d'Agricultures*, 817, pp 8-10.
- Mc Laren A.D., 1977 - The seven questions of Selman A. Waksman. *Soil Biology and Biochemistry*, 9, pp 375-376.
- Maurin G., Lavanceau P.H., 1988 - La lutte contre les limaces. Aspects méthodologiques. *Défense des Végétaux*, 42, n° 251, pp 12-16.
- Miller R.M., Jastrow J.D., 1992 - The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. In : *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. G.J. Bethlenfalvay et R.G. Linderman, Eds., ASA Special Publication n°54, pp 29-44.
- Molina J.A.E., Clapp C.E., Shaffer M.J., Chichester F.W., Larson W.E., 1983 - NCSOIL, a model of nitrogen and carbon transformations in soil : description, calibration and behaviour. *Soil Science Society of America Journal*, 47, pp 85-91.
- Morel R., 1989a - Analyse des facteurs de la croissance de la plante pour la définition du concept de fertilité des sols. In : *Fertilità del suolo e nutrizione delle piante*. SISA et SICA, Eds., pp 57-73.
- Morel R., 1989b - La fertilité des sols. In : *Les sols cultivés*. Lavoisier, coll. Tec et Doc, Paris, pp 341-363.
- Nouaïm R., 1994 - Ecologie microbienne des sols d'arganeraie : activités microbiologiques des sols et rôle des endomycorhizes dans la croissance et la nutrition de l'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels). Thèse Doctorat es sciences, Université d'Agadir (Maroc), 193 p. + annexes.
- Nouaïm R., Chaussod R., 1996 - Rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides. *Options Méditerranéennes*, 20, pp 9-26.
- Okon Y. and Labandera-Gonzalez C.A., 1994 - Agronomic applications of *Azospirillum* : an evaluation of 20 years worldwide field inoculation. *Soil Biology and Biochemistry*, 12, pp 1591-1601.
- Pankhurst C.E. 1994 - Biological indicators of soil health and sustainable productivity. In : *Soil resilience and sustainable land use*, D.J. Greenland et I. Szabolcs, Eds., CAB International (UK), pp 331-351.
- Parr J.F., Papendick R.I., Hornick S.B., Meyer R.E., 1992 - Soil quality : attributes and relationship to alternative and sustainable agriculture. *American Journal of Alternative Agriculture*, 7, pp 5-11.
- Paul E.A., Clark F.E., 1989 - *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, 273 p.
- Perrin R., 1996 - Biological control with strategies based on cultural practices. In : « *Microorganismos utiles para la agricultura y la forestacion* », XV Congreso Asociacion Argentina de la Ciencia del Suelo, INTA et INRA, Eds., pp 1-14.
- Plenchette C., 1991 - Utilisation des mycorhizes en agriculture et horticulture. In : *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées*, D.G. Strullu, coordonnateur, Lavoisier Tech et Doc (Paris), pp 131-196.
- Plenchette C., Perrin R., Duvert P., 1989 - The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to endomycorrhizas. *Canadian Journal of Botany*, 67, pp 112-115.
- Pochon J., Tardieux P. 1962 - *Techniques d'analyse en microbiologie du sol*. Editions de La Tourelle, 112 p.
- Powlson D.S., Brookes P.C., Christensen B.T., 1987 - Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology and Biochemistry*, 19, pp 159-164.
- Powlson D.S., 1994 - The soil microbial biomass : before, beyond and back. In : *Beyond the biomass. Compositional and functional analysis of soil microbial communities*. K. Ritz, J. Dighton et K.E. Giller, Eds., John Wiley et Sons (UK), pp 3-20.
- Pussard M., Alabouvette C., Lemaître I ; Pons R. 1980 - Une nouvelle amibe mycophage endogée, *Cashia mycophaga* n. sp. (Hartmannellidae, Amœbida). *Protistologica*, 16, pp 443-451.
- Quiquampoix H., Staunton S. Baron M.H., Ratcliffe R.G., 1993 - Interpretation of the pH dependence of protein adsorption on clay mineral surfaces and its relevance to the understanding of extracellular enzyme activity in soil. *Colloids and Surfaces. A) Physico-chemical and Engineering Aspects*, 75, pp 85-93.
- Revellin C., Pinochet X., Beauclair P., Catroux G., 1996 - Influence of soil properties and soya bean cropping history on the Bradyrhizobium japonicum population in some french soils. *European Journal of Soil Science*, 47, pp 505-510.
- Robert M., Chenu C. 1992 - Interactions between soil minerals and microorganisms. In : *Soil Biochemistry*, vol 7, G. Stotzky et J.M. Bollag Eds., Marcel Dekker (NY, USA), pp 307-404.
- Rouxel F., Lejeune B., Sanson M.T., Legall V., 1988 - Essai de lutte intégrée contre la hernie des crucifères due à *Plasmodiophora brassicae*. In : *Annales ANPP, Deuxième Conférence Internationale sur les maladies des plantes*, Bordeaux 8-10/11/88, pp 501-508.
- Schnürer J., Rosswall T., 1982 - Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Applied Environmental Microbiology*, 43, pp 1256-1261.
- Schnürer J., Clarholm M., Rosswall T., 1985 - Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic matter contents. *Soil Biology and Biochemistry*, 17, pp 611-618.
- Sebillotte M., 1989 - *Fertilité et systèmes de production*. INRA Editions, Paris, 369 p.
- Smith J.L. 1993 - Cycling of nitrogen through microbial activity. In : *Soil biology : effect on soil quality*, J.L. Hatfield et B.A. Stewart, Eds., *Advances in Soil Science*, CRC Press (USA), pp 91-120.
- Smith J.L., Paul E.A., 1990 - The significance of soil biomass estimations. In : *Soil Biochemistry*, vol 6. J.M. Bollag et G Stotzki, Eds., pp 357-396.
- Sorensen H., 1983 - Size and persistence of the microbial biomass formed during the humification of glucose, cellulose, and straw in soils containing different amounts of clay. *Plant et Soil*, 75, pp 121-130.
- Soulas G., 1993 - Evidence for the existence of different physiological groups in the microbial community responsible for 2,4-D mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 25, pp 443-449.



- Sparling G.P., 1992 - Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter. *Australian Journal of Soil Research*, 30, pp 195-207.
- Swift M.J., 1994 - Maintaining the biological status of soil : a key to sustainable land management ? In : *Soil resilience and sustainable land use*, D.J. Greenland et I. Szabolcs, Eds., CAB International (UK), pp 235-247.
- Syers J.K., Springett J.A., 1984 - Earthworms and soil fertility. *Plant et Soil*, 76, pp 93-104.
- Tabatabaï M.A., 1982 - Soil enzymes. In : *Methods of soil analysis. Part 2 : chemical and microbiological properties*. Page, Milley et Keeney, Eds., ASA - SSSA (Madison, USA), pp 903-947.
- Taddei F., Matic I., Radman., 1996 - Du nouveau sur l'origine des espèces. Le paradigme darwinien revu par l'analyse moléculaire des bactéries. *La Recherche*, 291, pp 52-59.
- Thiebaut L., 1994 - Sols agricoles et environnement : une rencontre à aménager. *Natures Sciences Sociétés*, 2, pp 129-142.
- Trehan P., Coleman D.C., Rusek J.M., Berthelin J., Bardin R., 1993 - Soil biology : a conceptual approach with specific goals. *European Journal of Soil Biology*, 29, pp 1-6.
- Ulrich E., 1994 - Le suivi à long terme de la fertilité des sols forestiers dans le cadre du Réseau National de suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers 5RENECOFOR). In : *AIDEC - Journées d'étude sur l'eau et l'utilisation des sols*, Dijon 14-16/03/94, 8 p.
- Vallaëys T., Fulthorpe R.R., Wright A.M., Soulas G., 1996 - The metabolic pathway of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid degradation involves different families of *tfdA* and *tfdB* genes according to PCR-RFLP analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, 20, pp 163-172.
- Van Tuinen D., Dulieu H., Zézé A., Gianinazzi-Pearson V., 1994 - Biodiversity and characterization of arbuscular mycorrhizal fungi at the molecular level. In : *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. S. Gianinazzi et H. Schüepp, Eds., Birkhäuser Verlag (CH), pp 13-23.
- Waksman S.A., 1927 - *Principles of soil microbiology*, The Williams and Wilkins Co., Baltimore (USA), 897 p.
- Waid J.S., 1984 - Biological and biochemical analysis of soils. *Plant et Soil*, 76, pp 127-137.
- Wu J., Joergensen R.G., Pommerening B., Chaussod R., Brookes P.C., 1990 - Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-Extraction - An automated procedure. *Soil Biology and Biochemistry*, 22, pp 1167-1169.
- Zemrag A., 1996 - Lutte intégrée contre l'orobanche (*Orobancha crenata* Forsk.) dans la culture des fèves (*Vicia sativa* L.) au Maroc. In : 10<sup>ème</sup> Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes, Dijon 09/96, pp 319-325.

