

## Chapitre 3

---

# Structures des sols et êtres vivants

Jean-Michel GOBAT, Claire LE BAYON

Chacun se souvient avoir observé des déjections de ver de terre dans son jardin. Ces petits boudins de terre sont probablement une des manifestations les plus visibles de l'effet des organismes vivants du sol sur la structure de ce dernier. À une autre échelle, les taupinières ou les sols mis à nu par le labour des sangliers prouvent que de grands animaux agissent aussi sur la structuration du sol. Beaucoup moins connues sont les boulettes fécales millimétriques de certains acariens ou les microagrégats collés aux racines des plantes par les sucres que ces dernières sécrètent à la pointe de leurs radicelles. Dans tous ces exemples, les êtres vivants sont initiateurs, fabricants de ces structures.

Mais, comme tant d'autres processus écologiques, la poule fait l'œuf tout autant que l'œuf fait la poule ! Toutes ces structures d'origine biologique, auxquelles s'ajoutent celles d'origine physico-chimique, détaillées dans d'autres chapitres de cet ouvrage, vont à leur tour influencer la vie et les activités des êtres vivants du sol. Ainsi, une racine bloquée par une semelle de labour profitera-t-elle d'une galerie de ver de terre pour s'étendre plus en profondeur. Les micro-arthropodes se faufleront, eux, dans les espaces laissés par les polyèdres d'un horizon d'altération riche en argile. À ces influences directes s'ajouteront des effets indirects comme l'apport d'oxygène en profondeur grâce aux galeries des vers de terre anéciques ou endogés.

Parmi ce foisonnement d'interactions entre la structure et les organismes du sol, nous avons choisi d'illustrer dans ce chapitre six thèmes, sans prétendre à aucune exhaustivité. Nous les considérons toutefois comme majeurs par rapport au fonctionnement biologique du sol. Il s'agit de la bioturbation, de l'agrégation organominérale, de la porosité et du régime hydrique, de la décomposition de la matière organique, de la rhizosphère et de la nutrition des plantes, enfin des effets des structures biogéniques à l'échelle de la pédogenèse.

## ► La bioturbation, un processus multiscalaire

Les structures pédologiques présentées dans cet ouvrage proviennent d'échelles d'organisation spatiale très diverses, comme l'a montré le chapitre 1. Celles d'origine biologique ne font pas exception. Le processus de bioturbation, qui reflète les mouvements de matière dus à l'activité des organismes vivants, laisse en effet des traces de toutes dimensions, allant de surfaces entières retournées par les sangliers (photo 3.1) au dépôt à courte distance de crottes de vers de terre épigés (photo 3.2). Dans ces deux cas, la bioturbation permet à des constituants ou à des organismes du sol de se mélanger ou d'être disséminés. Elle est ainsi en lien direct avec la formation des agrégats.

Une autre conséquence, à toutes les échelles, de la bioturbation est la remontée, dans les couches supérieures du sol ou à sa surface, de particules fines initialement localisées en profondeur, par exemple les argiles. Les vers de terre (photo 3.3) et les termites (photo 3.4) sont particulièrement efficaces ici, en tant que puissants ingénieurs de l'écosystème. Inversement, les racines des plantes, par la « bioturbation lente » qu'entraînent leur croissance et leur pénétration dans le sol, y sécrètent des quantités énormes de matières carbonées diverses, regroupées sous le terme de rhizodépôts.



**Photo 3.1.** Sol forestier retourné par les sangliers. Bôle, Neuchâtel, Suisse. Photo J.-M. Gobat.



**Photo 3.2.** Crottes de ver de terre épigé, déposées à la surface d'une feuille de hêtre tombée au sol. Province du Trentin, Italie. Photo A. Zanella, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.3.** Turricule globulaire du ver de terre *Amyntas khami*. Hauteur approximative 15 cm. Bassin-versant MSEC (IRD), Dong Cao, Vietnam. Photo P. Jouquet, IRD, Bondy, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.4.** Termitière construite par *Macrotermes bellicosus*. Savane de Lamto, Côte d'Ivoire. Photo P. Jouquet, IRD, Bondy, avec l'aimable autorisation de l'auteur.

On y trouve par exemple des sucres sous forme de mucilage qui, conjointement aux apports bactériens, forment une espèce de glu collant les agrégats aux racelles (photo 3.5). Mais les racines agissent en réalité à des échelles diverses, vu leurs tailles très variées entre les gros pivots de certains arbres et le dense mais très fin chevelu de certaines graminées. Dans les sols jeunes, la bioturbation rend souvent possible le démarrage de la structuration, grâce, par exemple, au transport par les fourmis de premiers agrégats fabriqués en profondeur dans leurs nids (photos 3.6A et B).

Les sols et leurs structures - Observations à différentes échelles



**Photo 3.5.** Adhésion des agrégats aux racines grâce au mucigel sécrété et aux polysaccharides bactériens. Parcelle agricole exploitée et recultivée par l'entreprise Toggenburger AG. Stadel, Zurich, Suisse. Photo C. Le Bayon.



**Photo 3.6.** Apports en surface d'agrégats fabriqués au sein de la fourmilière. **A.** Vue générale. **B.** Fourmis transportant les agrégats. Plantation forestière de Nefta, Djérid, Tunisie. Photos J.-M. Gobat.

## ► Les agrégats du sol : une formation multidimensionnelle

La formation des agrégats du sol résulte du réarrangement et de l'organisation de particules minérales et organiques (photo 3.7). Le type, la quantité et la stabilité des agrégats formés sont par conséquent fortement dépendants des teneurs en matières organiques et en argiles du sol, mais également des concentrations en éléments liants tels que les oxyhydroxydes (Fe, Al) et les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), à l'origine de la mise en place du complexe argilo-humique, l'élément central de l'agrégat (voir aussi le chapitre 2). Ceci est particulièrement vérifié dans des milieux pionniers comme les zones alluviales, où les sols sont jeunes et, par conséquent, les agrégats récents (photo 3.8 ; voir aussi la photo 3.35A).

Si les composantes des agrégats sont bien connues, l'agrégation en tant que telle, en particulier les étapes initiales de création d'agrégats, restent un sujet de controverse. Les modèles les plus récents mettent en avant des adsorptions successives de matière organique sur des surfaces minérales, conduisant à la formation progressive de microagrégats ( $< 250 \mu\text{m}$ ) qui se combineraient par la suite pour former des macroagrégats ( $> 250 \mu\text{m}$ ). Il existerait ainsi une organisation hiérarchique très marquée de l'agrégat, dont la formation serait sous le contrôle de facteurs abiotiques (cycles de dessiccation-réhumectation, de gel-dégel) et/ou biotiques (racines, faune, microorganismes), la combinaison des deux catégories étant la plus courante. Outre les fourmis et les termites sous les tropiques, les acteurs les plus connus de l'agrégation en région tempérée sont indéniablement les vers de terre, véritables « usines à agrégats ». Ces ingénieurs de l'écosystème sont d'intenses bioturbateurs du sol, créant des galeries parsemées de déjections (photo 3.9 ; voir aussi la photo 3.18). Il est communément admis qu'environ 40 % des fèces de vers de terre se retrouvent ainsi dans le sol, garnissant le réseau de galeries souterraines et notamment les logettes que les vers de terre créent lors des périodes d'estivation (photo 3.10) ;



**Photo 3.7.** Agrégats de différentes tailles et formes, issus d'un horizon organo-minéral à activité biologique élevée. Aulnaie blanche. Rhâzuns, Grisons, Suisse. Photo G. Bullinger-Weber, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.8.** Macroagrégats peu stables issus d'un horizon minéral Js légèrement enrichi en matière organique (la couleur grisâtre est celle du sédiment sablo-limoneux). Saulaie blanche. Brignoud, Isère, France. Photo G. Bullinger-Weber, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.9.** Galerie d'un gros lombricien, de plus de 10 mm de diamètre, tapissée de déjections, creusée dans un horizon situé à 50 cm de profondeur. La différence de couleur marque l'apport de matière organique par le ver de terre. Ancienne friche de vigne transformée en jardin. Saint-Juéry, Tarn, France. Photo A. Delaunois, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.10.** Logette de ver de terre, cerclée de déjections endogées. Parcelle agricole exploitée et recultivée par l'entreprise Toggenburger AG. Stadel, Zurich, Suisse. Photo C. Le Bayon.

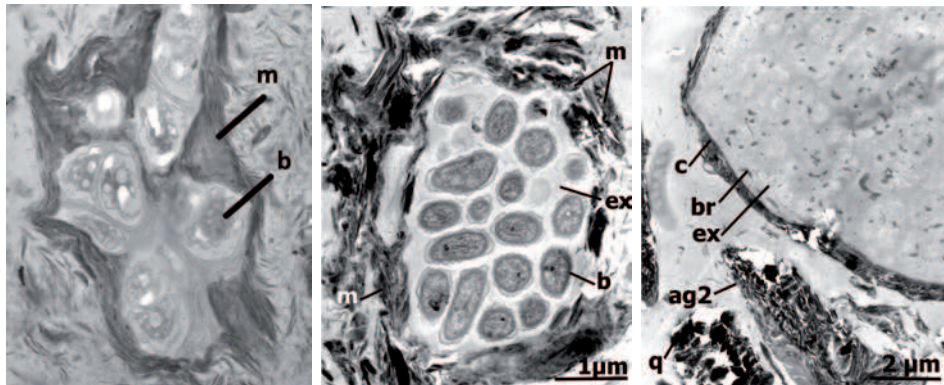


**Photo 3.11.** Turricule de ver de terre. Diamètre de la pièce : 27 mm. Parcelle agricole exploitée et recultivée par l'entreprise Toggenburger AG. Stadel, Zurich, Suisse. Photo C. Le Bayon.

les 60 % restants sont émis à la surface du sol, sous forme de turricules (photo 3.11 ; voir aussi la photo 3.3). Du fait de l'ingestion sélective des particules par le ver de terre, les fèces sont en général enrichies en éléments nutritifs disponibles pour d'autres organismes tels que les microorganismes et les plantes.

Il est par ailleurs courant d'observer, au sein des fèces de lombriciens, des boulettes fécales d'organismes subordonnés comme les collemboles, les acariens ou encore les enchytréides. Ces boulettes représentent de véritables réserves de matériaux organiques fins, dont l'allocation est souvent différée. En effet, au fil du temps, les structures biogéniques créées par les vers de terre tendent à se stabiliser et présentent dans certains cas des organisations internes complexes telles qu'un cortex compact constitué de fines particules minérales, limitant ainsi les échanges d'eau et d'air avec le milieu ambiant et créant des conditions anoxiques (photo 3.16). La dynamique globale de l'agrégat, mais également des boulettes qui le constituent, est par conséquent une composante essentielle dans le recyclage de la matière organique des sols.

De plus, les conditions environnementales de ces déjections fraîchement émises sont tout à fait propices au développement des communautés de microorganismes qui, en retour, sécrètent des quantités importantes de mucilages riches en polysaccharides renforçant ainsi la cohésion de l'agrégat. Ce processus microbien de formation des agrégats initiaux existe également hors des déjections animales, comme l'illustrent les trois exemples de la photo 3.12.

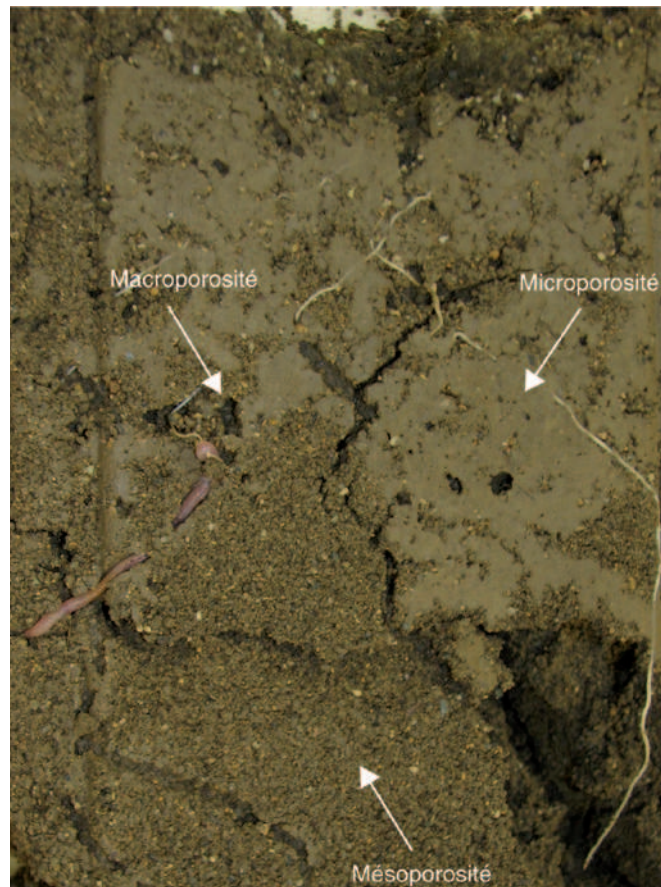


**Photo 3.12.** Agrégation organo-minérale d'origine bactérienne dans la fraction granulométrique 2-20  $\mu\text{m}$ . Ces trois exemples illustrent bien le rôle de noyau initial joué par les microcolonies de bactéries (b = vivantes, br = résidus bactériens). Ces dernières sécrètent des exopolysaccharides (ex) sur lesquels viennent se fixer diverses petites particules minérales (m) ou des feuillets d'argile (c). À l'échelle supérieure, ces agrégats initiaux se réunissent progressivement à d'autres (ag2), de constitution pouvant être différente (q = quartz), jusqu'à former des macro-agrégats.

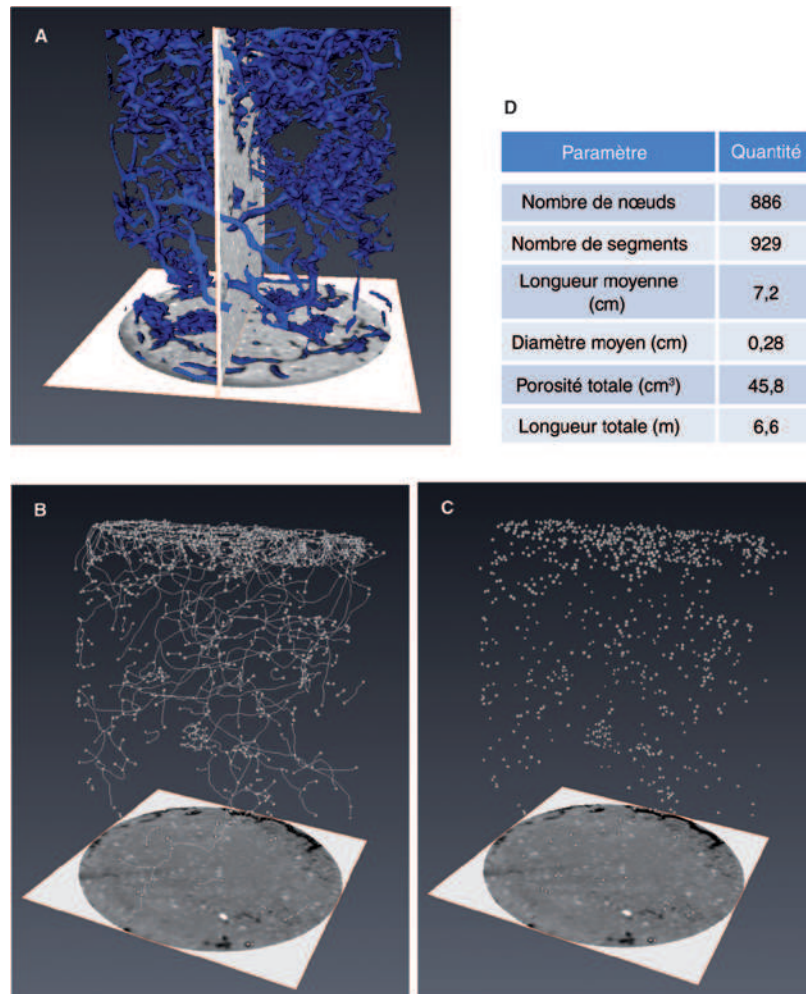
A. Dans un vertisol de la Martinique (Blanchart *et al.*, 2000). B. Dans un calcisol rédoxique de Lorraine. C. Dans des floes de boues urbaines de Lorraine. B. et C. Watteau *et al.*, 2013. Microscope électronique à transmission (MET). Photos F. Watteau et G. Villemin, avec l'aimable autorisation des auteurs.

## ►► Porosité, régime hydrique et êtres vivants

Les « vides » du sol, autrement dit la porosité, n'en sont pas vraiment, puisque occupés par l'air ou par l'eau (voir le chapitre 2). On oublie aussi que, temporairement, ils le sont par les animaux du sol qui se déplacent, à la fois utilisateurs et fabricants de certains de ces vides. L'organisation multiscalaire de la porosité du sol, et par conséquent la régulation du régime hydrique, doit ainsi beaucoup aux tailles très variées des animaux, comme l'illustre la photo 3.13. Celle-ci souligne un autre aspect essentiel du contrôle de l'eau, celui de la connectivité. Dans les zones compactes, l'eau peut être en abondance mais elle ne circule pas ; à l'inverse, les grandes galeries des vers de terre favorisent un drainage rapide jusqu'à atteindre l'humidité à la capacité au champ. Des images spectaculaires de cette connectivité due aux galeries peuvent être obtenues par tomographie, une technique qui fournit aussi des caractéristiques quantitatives comme la longueur moyenne des segments et le nombre d'intersections (figure 3.1, voir aussi le chapitre 14). À une échelle plus grande, la termitière constitue un autre exemple de réseau « mégaporal » à forte connectivité. Celui-ci fonctionne à la fois comme un radiateur, réglant de manière très fine la température à l'intérieur de la termitière et du sol sous-jacent, et comme un régulateur hydrique à l'échelle de l'écosystème, entre les précipitations et la nappe phréatique.

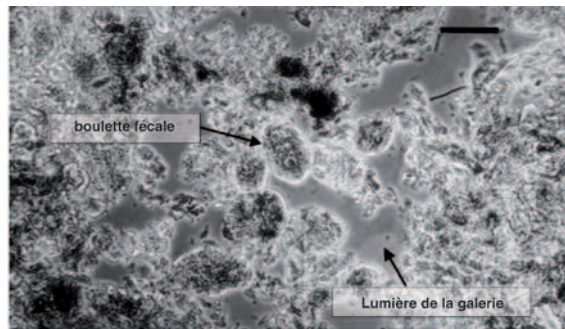


**Photo 3.13.** Porosit  multiscalair d'origine biologique. La macroporosit  est celle des galeries de vers de terre,   forte connectivit  et  coulement rapide de l'eau de gravit . La m soporosit  se r partit entre et dans les agr gats ; la connectivit  y est  galement forte, mais l' coulement plus lent. C'est le si ge de la r serve utile. La microporosit  est invisible, puisque situ e au c ur des plus petites particules, ici compact es en masses bien visibles ; sa connectivit  y est quasi nulle et elle conserve une eau inutilisable par les plantes. Tranche de sol d'un microcosme. Photo R. Kohler, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Figure 3.1.** Galeries du ver de terre *Allolobophora chlorotica* mises en évidence par tomographie d'un microcosme (IRM du Centre hospitalier universitaire vaudois, Lausanne). **A.** Aspect général du réseau de galeries. **B.** Mise en évidence des chemins de galeries. **C.** Position des « nœuds », intersections des galeries. **D.** Quelques caractéristiques quantitatives du réseau. Photos P. Turberg et J. Amossé, avec l'aimable autorisation des auteurs.

Par leurs galeries creusées dans le sol, les animaux offrent aussi des chemins de déplacement et de pénétration essentiels à d'autres organismes. Cela concerne des animaux non tunneliers, comme des oribates prédateurs, qui peuvent ainsi disséminer leurs boulettes fécales dans le sol et, avec elles, le carbone pré-humifié ; ce dernier pourra alors être dissous au passage de l'eau et transféré plus loin (photo 3.14). Les végétaux en bénéficient aussi, à l'instar de ce plant de maïs qui a profité d'une galerie de lombric à travers la semelle de labour pour aller puiser l'eau et les éléments nutritifs plus en profondeur ; encore un effet, indirect, de la macroporosité d'origine biologique sur le cycle de l'eau (photo 3.15).



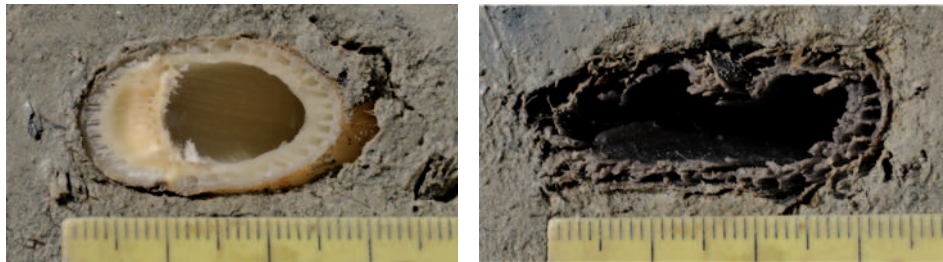
**Photo 3.14.** Boulettes fécales de l'oribate *Dendrobaena octaedra* à l'intérieur d'une galerie qu'il a forée dans une déjection de ver de terre. Longueur du trait : 50  $\mu\text{m}$ . Photo J.-F. Ponge (Ponge, 2010), avec l'aimable autorisation de l'auteur.



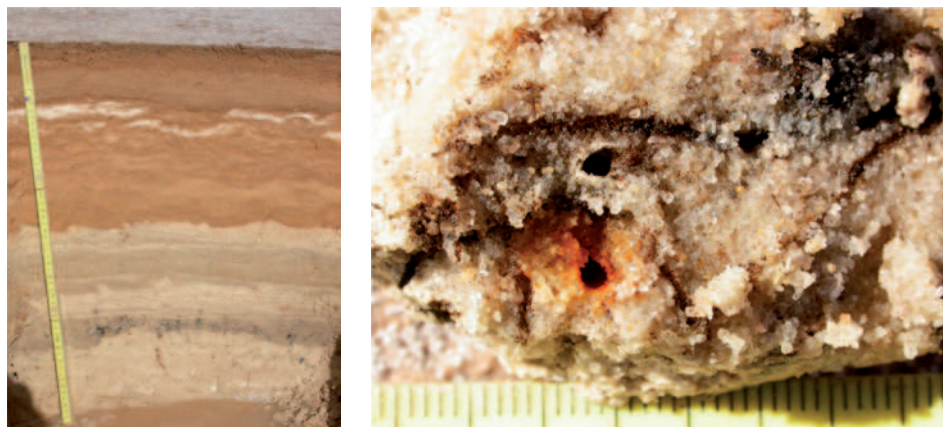
**Photo 3.15.** Racine de maïs ayant utilisé une galerie de ver de terre pour longer, puis traverser la semelle de labour. Champ cultivé, Suisse romande. Photo de source inconnue, via P.-A. Mouchet.

Un autre exemple d'un lien fonctionnel très fort entre porosité, régime hydrique et organismes, est celui des plantes disposant d'un aerenchyme. Ce dernier est un tissu anatomique spécialisé qui permet à la plante vivante, tel le roseau, de livrer l'oxygène de l'air à ses racines pour leur respiration, au sein d'horizons totalement anoxiques (photo 3.16). À leur mort, ces rhizomes laissent de grosses ouvertures dans le sol, utilisées par l'eau de gravité pour s'écouler facilement en profondeur lors d'un abaissement temporaire de la nappe. Si la création de macroporosité par des grandes plantes comme le roseau n'étonne guère, on ne penserait pas *a priori* que des bactéries d'un micromètre puissent en faire autant ! C'est pourtant le cas observé dans les couches profondes d'un sol salin du Chott el-Jérid, en Tunisie (photo 3.17) : des microorganismes décomposent la matière organique en produisant des gaz, très probablement du  $\text{CO}_2$  et du  $\text{CH}_4$ , qui s'échappent en formant des chenaux de dégazage. Certains de ceux-ci se colorent en rouille-orangé, trahissant la présence de fer oxydé.

Les sols et leurs structures - Observations à différentes échelles



**Photo 3.16.** Le rôle de l'aérenchyme chez le roseau *Phragmites australis*. **A.** Rhizome vivant transportant l'oxygène aux racinelles. **B.** Rhizome mort permettant à l'eau de gravité de descendre rapidement lors d'un abaissement de nappe ou de fortes précipitations. Réductisol typique d'une prairie à laïche élevée (*Caricetum elatae*), Portalban, Suisse. Photos N.J. Dufaux, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.17.** Chenaux de dégazage de gaz carbonique et de méthane dans les couches profondes d'un sol salin. **A.** Profil du salisodisol avec la situation des chenaux. **B.** Chenaux de dégazage en atmosphère réduite (zones grises et noires, riches en matière organique) ou oxydée (chenal rouille orangé). Nefta, Chott El'Djérid, Tunisie. Photos J.-M. Gobat.

Enfin, plus anecdotique mais ponctuellement efficace, une plante très aérienne, le gui, facilite la dégradation des troncs tombés au sol de manière surprenante : les trous laissés par ses suçoirs de parasite (photo 3.18) sont autant d'entrées pour les bactéries, les animaux broyeurs et les champignons basidiomycètes décomposeurs du bois, mais aussi pour l'eau. Celle-ci imbibera rapidement et ameublira le tronc, le transformant en complexe saproxylique, donc en véritable annexe du sol, puis en sol lui-même. Un cas révélateur de plus les interactions insoupçonnées de tous les acteurs de l'écosystème !



**Photo 3.18.** Les macropores laissés par les suçoirs du gui *Viscum album* dans un vieux tronc de sapin blanc *Abies alba* tombé au sol. Orvin, Berne, Suisse. Photo J.-M. Gobat.

## ►► Décomposition de la matière organique

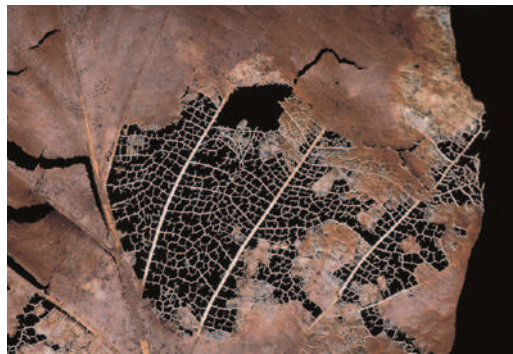
Les matières organiques du sol présentent différentes origines : résidus de végétaux, exsudats racinaires, faune du sol, cadavres d'animaux, etc. Au cours du temps, ces matériaux suivent deux voies principales de transformation dans le sol. D'une part, la minéralisation des matières organiques constitue une source importante d'éléments minéraux, qui assurent une bonne croissance végétale. D'autre part, l'humification engendre la réorganisation biochimique des molécules organiques sous forme de composés insolubles, à savoir les substances humiques (rassemblées sous le terme général d'« humus »). Cette fraction humique représente la composante stable des matières organiques du sol et s'associe à la fraction minérale pour former le complexe argilo-humique. Par conséquent, les matières organiques du sol jouent un rôle primordial dans la formation des agrégats, assurant ainsi la stabilité des sols par le maintien d'une bonne structure.

Les acteurs biologiques de la décomposition des matières organiques sont très diversifiés et comprennent des organismes affichant des fonctions différentes et complémentaires, et ceci à des niveaux d'organisation variables dans le temps et l'espace. Les microorganismes, en complément des racines de plantes et des animaux du sol, libèrent des enzymes de différentes natures qui minéralisent la matière organique mais jouent également un rôle prépondérant dans son humification.

Les organismes fragmenteurs tels que les arthropodes utilisent leurs pièces buccales (photo 3.19) pour découper la matière et ainsi offrir des surfaces d'attaques plus grandes pour les microorganismes (bactéries et champignons). Enchytréides, collemboles et acariens se nourrissent quant à eux du parenchyme tendre des végétaux, laissant les parties ligneuses intactes (photo 3.20).



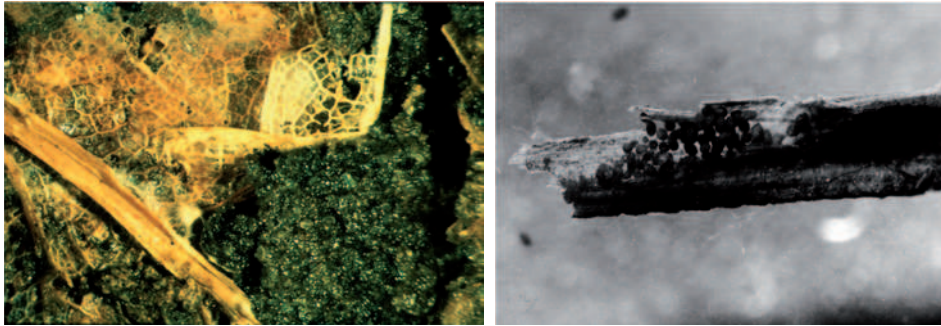
**Photo 3.19.** Chélicères de l'oribate *Nothrus* sp. Photo Y. Borcard, Université de Neuchâtel.



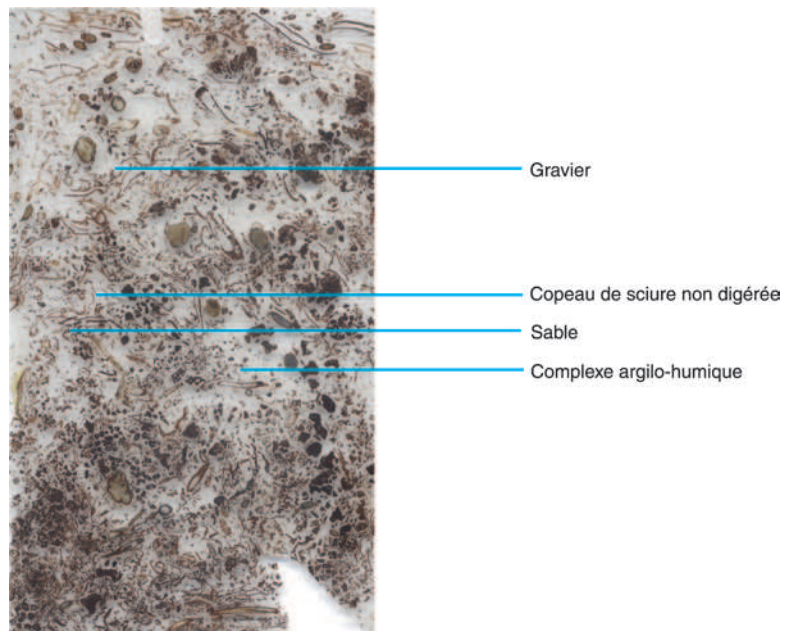
**Photo 3.20.** Feuille de hêtre *Fagus sylvatica* squelettisée. Seul le parenchyme a été consommé. Région du lac de Garde, Trentin, Italie. Photo D. Zanocco, avec l'aimable autorisation d'A. Zanella reproduite avec l'autorisation de Humus forestali, Zanella *et al.*, 2001, Fondation Edmund Mach, San Michele all'Adige, Italie.

Les processus de digestion achevés, ces animaux rejettent des déjections sous forme de boulettes fécales, véritables concentrés de carbone (photos 3.21a et b). Ces microagrégats organiques, très compacts, peuvent séjourner de longues périodes dans le sol sans être modifiés, ou alors être repris tels quels par des organismes plus grands comme les fourmis, les termites ou encore les vers de terre. Ces ingénieurs de l'écosystème, de par leur ingestion sélective, favorisent également la décomposition des matières organiques au sein de leur tractus digestif grâce à un cortège enzymatique qui leur est propre, et les concentrent dans leurs déjections (photo 3.22). Au final, à l'échelle du solum tout entier, il est possible d'observer différents états des matières organiques, sous forme de racines vivantes, de débris ou encore incorporées dans des agrégats (photos 3.23 et 3.24).

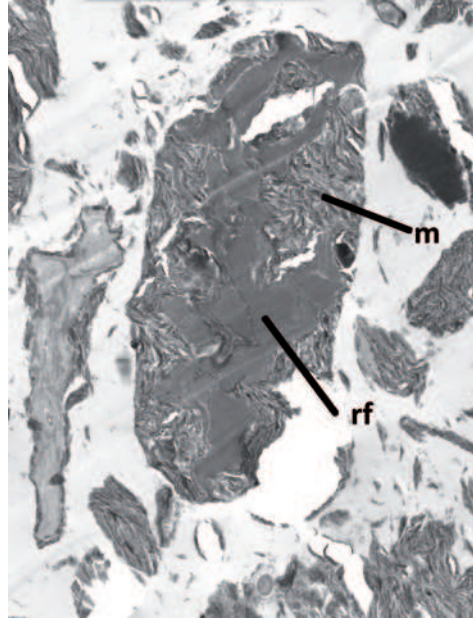
La traduction macroscopique de toutes ces transformations, c'est la forme d'humus (photo 3.25).



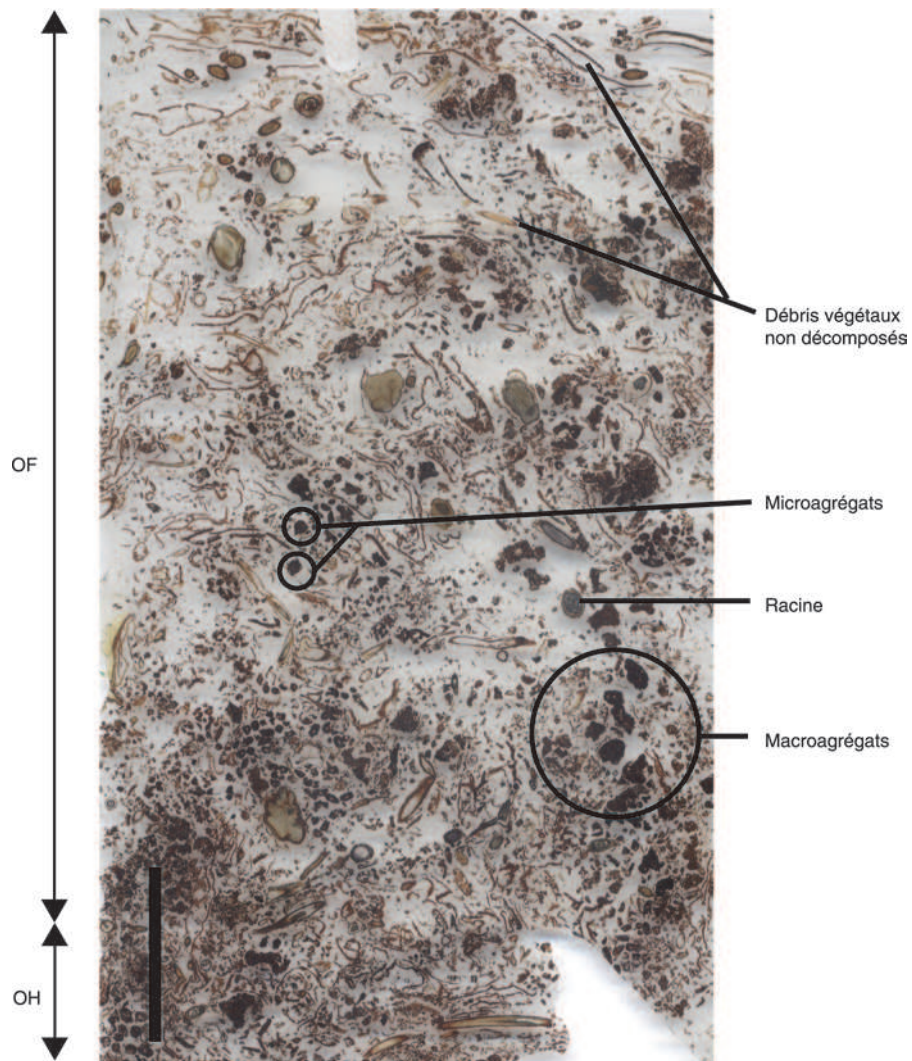
**Photo 3.21.** Déjections d'enchytréides (a) et d'oribates (b). Photos B. Jabiol, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



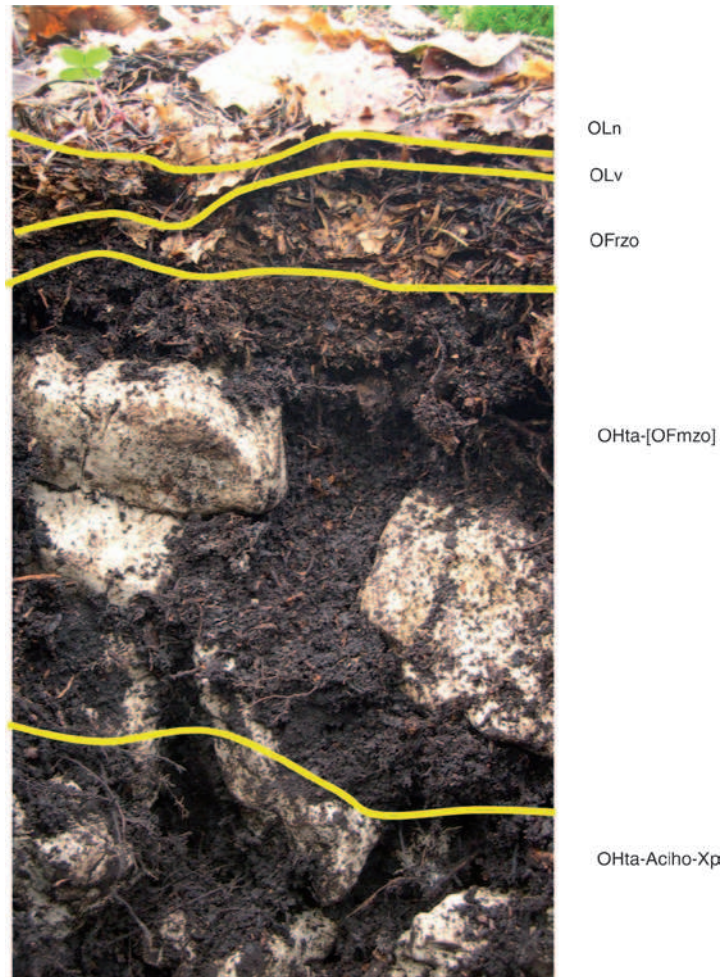
**Photo 3.22.** Lame mince d'un turricule de ver de terre. Les matières organiques figurent en brun, les grains minéraux en gris rose et les restes de sciure en jaune-orangé. Le matériel initial est composé d'un mélange de compost de boues d'épuration et de roche marneuse broyée en vue de la création d'un sol artificiel. Microscopie optique. Agrandissement 60 . Neuchâtel, Suisse. Photo C. Strehler (Strehler, 1997), avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.23.** Reste de matériel végétal fibreux figuré (rf), non décomposé, piégé dans une gangue minérale (m). Fraction 2-20  $\mu\text{m}$  d'un vertisol de la Martinique. Photo F. Watteau et G. Villemin (Blanchart *et al.*, 2000), avec l'aimable autorisation des auteurs.



**Photo 3.24.** Diversité des matières organiques dans les horizons OF et OH d'un organosol sur permafrost. Lame mince. Réserve de la Chartreuse, Isère, France. Photo N. Cassagne, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.25.** Forme d'humus de type eutangel. Nomenclature des horizons selon Zanella *et al.* (2011). Organosol saturé. Hêtraie-sapinière, Ballens, Vaud, Suisse. Photo C. Heimo, avec l'aimable autorisation de l'auteur.

## ►► Rhizosphère et nutrition des plantes

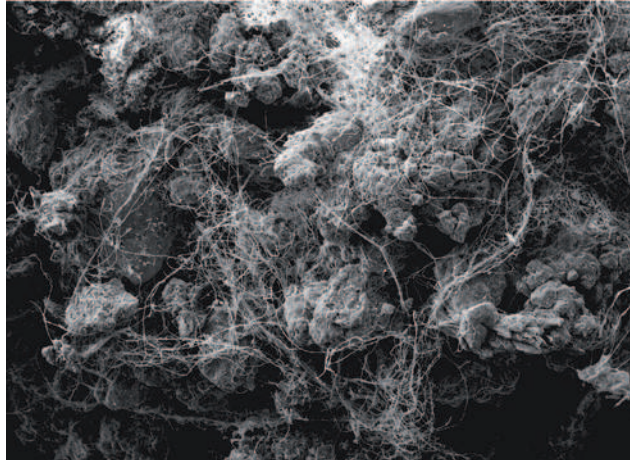
L'appareil racinaire constitue le lieu privilégié d'ancrage des plantes dans le sol et d'absorption des éléments nutritifs essentiels à leur croissance. Sa morphologie varie considérablement selon l'espèce : racines principales pivotantes, racines secondaires fasciculées traçantes ou obliques, racines tubéreuses, racines fines, radicelles, etc. Les conditions du milieu influencent également l'allure générale du réseau racinaire, notamment la compacité des différents horizons, l'épaisseur de l'horizon organo-minéral, la répartition des ressources nutritives ou encore les conditions d'oxydo-réduction liées à l'engorgement du sol (photo 3.26) (voir également le chapitre 5).



**Photo 3.26.** Réseau racinaire en forêt de feuillus. Les racines présentent des formes et des tailles très variées sur une échelle spatiale réduite. Sous l'arbre, le sol fait environ 70 cm d'épaisseur. Maison-Monsieur, La Chaux-de-Fonds, Suisse. Photo C. Le Bayon.

Les racines jouent un rôle essentiel de fixation de la végétation, qui se sert du sol comme support physique pour s'implanter. Outre la création de galeries par extension des racines, les plus fines forment également des agrégats par simple emmaitage de particules minérales et organiques. La sécrétion concomitante de mucilages riches en polysaccharides, lubrifiants et colles naturels, consolide les agrégats ainsi créés. Bactéries et champignons, symbiotiques ou libres, émettent aussi des mucilages qui participent au renforcement des structures, les hyphes de champignons intervenant également dans les processus d'emmaitage des agrégats, mais à une échelle plus fine (photo 3.27).

En ce qui concerne la nutrition, c'est à l'échelle des radicelles, au sein de la rhizosphère, que se déroulent les échanges les plus intenses, plus particulièrement dans la zone des poils absorbants. À ce niveau, des sécrétions racinaires sont émises en grandes quantités et, en retour, les nutriments contenus dans la solution du sol sont absorbés. Les acides organiques sont entre autres connus pour favoriser la désorption de certains éléments depuis la matrice du sol, les rendant ainsi disponibles pour les végétaux. C'est le cas notamment de l'acide citrique qui, sous forme d'ions citrates, libère les ions phosphates du complexe argilo-humique par simple échange de ligand. Ainsi relargués dans la solution du sol, les phosphates sont ensuite absorbés par les radicelles. Le lupin blanc, *Lupinus albus*, est particulièrement étudié à ce sujet. En effet, incapable de réaliser des associations symbiotiques avec des champignons, il développe des racines spéciales, les « racines protéoïdes », capables de sécréter des quantités phénoménales d'ions citrate, stratégie permettant de pallier d'éventuelles carences en phosphore du milieu (photo 3.28).



**Photo 3.27.** Hyphes de champignons formant un « filet » qui retient des agrégats de sol de différentes tailles et des débris de chaumes de blé. Waikerie, Australie méridionale. Photo V.V.S.R. Gupta, CSIRO Ecosystem Sciences, Adelaide, Australia, avec l'aimable autorisation de l'auteur.

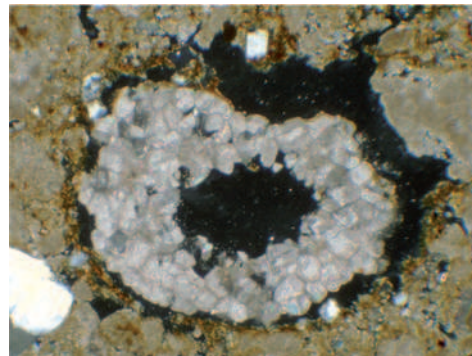


**Photo 3.28.** Mise en évidence de sécrétions de protons (*i.e.* acides organiques – zones jaunes, décoloration du gel préalablement coloré en rouge) au niveau de racines protéoïdes matures de plant de lupin (*Lupinus albus*). Photo L. Weiskopf (Weiskopf *et al.*, 2005), avec l'aimable autorisation de l'auteur.

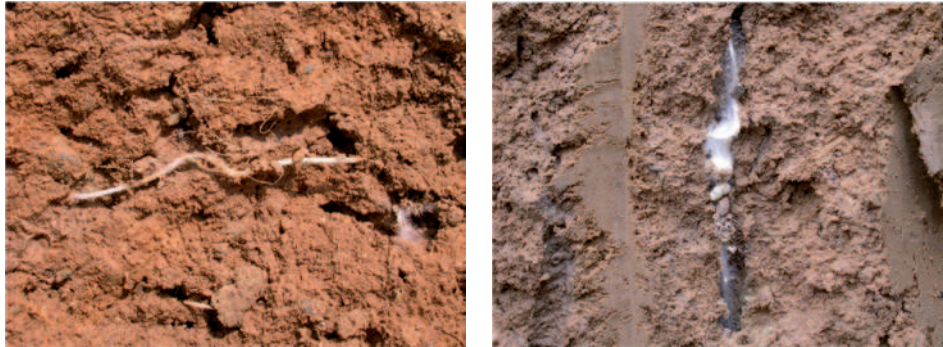
Parfois, les sécrétions racinaires et la racine laissent des traces visibles à long terme, en quelque sorte « fossilisées », qui témoignent de la présence antérieure de végétaux. La photo 3.29 montre par exemple de la calcite secondaire précipitée dans les galeries d'anciens systèmes racinaires ; la photo 3.30 illustre quant à elle une racine calcifiée dans des sédiments calcaires. Les racines peuvent également bénéficier de la contribution de la macrofaune lombricienne en colonisant les galeries de vers de terre inoccupées. Les parois de ces galeries étant particulièrement enrichies en nutriments biodisponibles du fait du dépôt régulier de déjections et de mucus, les radicelles ont alors des ressources nutritives directement assimilables à disposition (photo 3.31 ; voir aussi la photo 3.15).



**Photo 3.29.** Calcite secondaire précipitée dans les galeries d'anciens systèmes racinaires. Luvisol Typique issu de loess. La photo a été prise vers 1,50 m de profondeur dans le matériau parental calcaire. Hêtraie-chênaie, Vogtsburg-Schelingen, Kaiserstuhl, Allemagne. Photo J.-M. Gobat.



**Photo 3.30.** Coupe transversale d'une radicelle calcifiée traversant des sédiments carbonatés. Diamètre de la racine : 1 mm. Plaine alluviale de l'Areuse, Boudry, Neuchâtel, Suisse. Photo J. Becze-Deák, Office du patrimoine et d'archéologie, Neuchâtel, section Archéologie, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.31.** Radicelles avec poils absorbants d'un plant de blé d'automne, se développant au sein de galeries de vers de terre. Posieux, Fribourg, Suisse. Photo M. Horner, avec l'aimable autorisation de G. Hasinger.

## ► Structuration biologique et pédogenèse

Considéré à l'échelle de l'écosystème, le sol a besoin d'énergie pour se former, s'organiser en horizons et évoluer. Deux types d'énergie assurent cette dynamique. L'énergie solaire, dans ses longueurs d'onde du visible, rend possible la photosynthèse, la production de biomasse et le fonctionnement des réseaux alimentaires. C'est une énergie éminemment structurante, aboutissant par exemple à la stratification végétale ou à la différenciation des niches trophiques. Elle l'est aussi dans le sol, quand les racines s'organisent en couches plus ou moins interpénétrées. La photo 3.32 illustre ce phénomène par l'appareil racinaire multidirectionnel du hêtre, *Fagus sylvatica*, mis ici à nu en bordure d'une gravière.

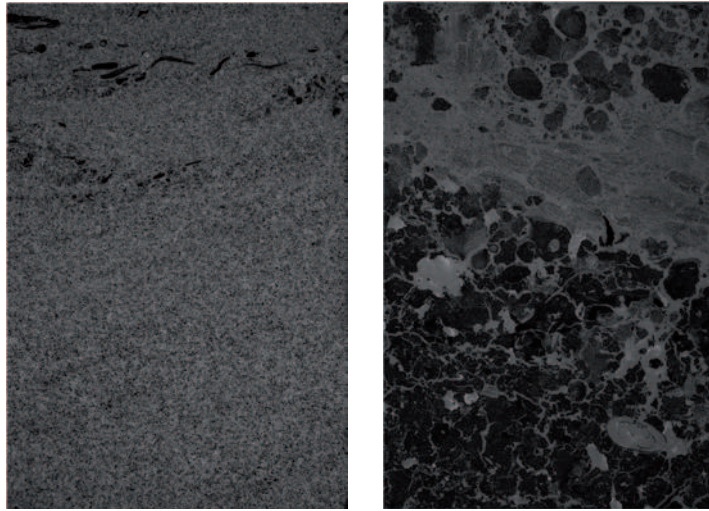
L'énergie auxiliaire, quant à elle, rassemble toutes les ressources énergétiques nécessaires au fonctionnement de l'écosystème, mais qui ne transitent pas directement par la photosynthèse et la biomasse. S'y rattachent par exemple le vent qui renouvelle l'air de l'écosystème ou l'eau « mécanique » qui dépose des sédiments lors des crues, mais aussi les déplacements des organismes du sol. Ceux-ci favorisent l'incorporation et l'agrégation de la matière organique en profondeur, comme on l'observe très bien sur les sols peu évolués que sont les fluviosols (photo 3.33). Il s'agit là d'un processus majeur de la pédogenèse, en particulier dans ses premières étapes, traduit par le passage d'un horizon Js à un horizon A. Cette transformation est facilitée aussi par des agrégats préformés « hérités » par la sédimentation, qui peuvent servir de noyau initiateur à la formation *in situ* d'agrégats plus gros. Un autre cas spectaculaire d'incorporation profonde de matière organique est celui des larges galeries – les crotovinas – des sousliks<sup>6</sup>, auxquelles les chernozems doivent une partie de leur grande fertilité (photo 3.34).

6. Les sousliks d'Europe ou spermophiles (*Spermophilus citellus*) sont des petits rongeurs proches des écureuils qui creusent des réseaux de terriers en profondeur dans les sols.



**Photo 3.32.** L'appareil racinaire multidimensionnel du hêtre *Fagus sylvatica*, influençant fortement le régime hydrique du sol dans les couches concernées et donc, par conséquent, les possibilités de lixiviation ou de lessivage. Le Pâquier, Neuchâtel, Suisse. Photo J.-M. Gobat.

Mais la pédogenèse peut aussi être modifiée par des mouvements ascendants de matière, organo-minérale cette fois, et qui concernent souvent de grandes surfaces. C'est le cas des pâturages d'altitude subissant de manière cyclique des pullulations de campagnols, qui réalisent un véritable « ensemencement » de terre fine en surface (photo 3.35). Si les taches et petits dômes ainsi formés pénalisent la récolte de l'année à venir, ils sont plutôt favorables au maintien à terme de la fertilité, notamment sur des sols acides. Il existe enfin des cas très « passifs » d'influence de la structuration biologique sur la pédogenèse. On trouve en effet parfois, dans la profondeur de certains sols hydromorphes, d'anciens horizons histiques fibriques, dont la structure d'origine est due à l'accumulation des débris végétaux durant la formation de la tourbe. Il arrive même qu'une nouvelle pédogenèse se développe au-dessus en contexte totalement minéral, puis qu'une deuxième phase de structuration fibreuse organique intervienne. De tels cas ont été observés par exemple dans la plaine de l'Orbe, sur le plateau suisse, où le sol présente des alternances de craie lacustre, de sédiments fluviaux et de tourbe (photo 3.36).



**Photo 3.33.** Étapes de la formation de l'horizon organo-minéral dans les sols alluviaux.

- a.** Apport très récent de matière organique sur une couche sableuse récemment déposée. Aucune structure biogénique n'est encore visible, seul l'héritage de débris ou d'agrégats venus de l'amont permet la différenciation d'un horizon Js très peu développé. Fluviosol brut. Frênaie alluviale, Brugg, Argovie, Suisse.
- b.** Structuration biogénique très active due aux vers anéciques. Dans la partie inférieure, présence d'un horizon A recouvert d'un dépôt limoneux récent. Ce dernier est peu à peu mélangé au précédent ainsi qu'à la couche supérieure formée de turrículos récents, en partie repris et transportés en surface à partir de l'horizon enfoui. Fluviosol typique. Aulnaie-frênaie, Brugg, Argovie, Suisse. Tranches polies de 9 × 6 cm. Photos C. Salomé, avec l'aimable autorisation de l'auteur.



**Photo 3.34.** Incorporation profonde de matière organique dans un chernozem grâce à la galerie du souslik d'Europe *Spermophilus citellus*. Ce rongeur est indispensable à la maturation des chernozems. Talovaja, Russie. Photo N. Pflug, avec l'aimable autorisation de R. Amstutz.



**Photo 3.35.** Structuration spatiale en taches de la surface du sol par remontée de l'horizon A lors de pullulations de rongeurs. Par ce biais, le brunisol eutrique mésosaturé concerné ici voit sa fertilité garantie à terme, même si la production végétale est diminuée la première année. Chasseral, Berne, Suisse. Photo C. Le Bayon.



**Photo 3.36.** Alternance de structures massives d'origine minérale, notamment dues à des dépôts de craie lacustre et de structures histiques fibriques d'origine biologique caractéristiques des tourbes. Plaine de l'Orbe, Yverdon-les-Bains, Vaud, Suisse. Photo J.-M. Gobat.

### Pour en savoir plus

Frapna, 2009 ; Gobat *et al.*, 2010 ; Jabiol *et al.*, 2007 ; Touyre, 2001.