



HAL
open science

**Étude multi-échelle des interactions
saprophages-matières organiques et de leurs implications
dans le fonctionnement des humipedons de Technosols :
approche fondamentale vers l'ingénierie écologique**

Gabin Colombini

► **To cite this version:**

Gabin Colombini. Étude multi-échelle des interactions saprophages-matières organiques et de leurs implications dans le fonctionnement des humipedons de Technosols : approche fondamentale vers l'ingénierie écologique. Ecologie, Environnement. Université de Lorraine, 2020. Français. NNT : 2020LORR0277 . tel-03284825

HAL Id: tel-03284825

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-03284825>

Submitted on 12 Jul 2021

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

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



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



UNIVERSITÉ
DE LORRAINE

SIReNa



LABORATOIRE SOLS
& ENVIRONNEMENT

Ecole Doctorale SIReNa (Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles)

Thèse

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE

Mention « Sciences Agronomiques »

par

Gabin COLOMBINI

Etude multi-échelle des interactions saprophages-matières organiques et de leurs implications dans le fonctionnement des humipedons de Technosols

Approche fondamentale vers l'ingénierie écologique

Soutenance publique prévue le 18 décembre 2020

Membre du jury :

M. Matthieu CHAUVAT <i>Professeur, Université de Rouen Normandie, ECODIV, IRSTEA, Rouen</i>	Rapporteur
M. Augusto ZANELLA <i>Maitre de conférence, Université de Padoue, TESAF, Padoue, Italie</i>	Rapporteur
M. Thierry DUTOIT <i>Directeur de recherche, CNRS, IMBE, Avignon</i>	Examineur
M. Geoffroy SERE <i>Professeur, Université de Lorraine, LSE, Vandoeuvre-lès-Nancy</i>	Examineur
M ^{me} Johanne NAHMANI <i>Chargée de recherche, CNRS, CEFE, Montpellier</i>	Invitée
M ^{me} Françoise WATTEAU <i>Ingénieure de recherche CNRS, LSE, Vandoeuvre-lès-Nancy</i>	Directrice de thèse
M ^{me} Apolline AUCLERC <i>Maitre de conférence, Université de Lorraine, LSE, Vandoeuvre-lès-Nancy</i>	Co-directrice de thèse



Remerciements

Voilà l'agréable paradoxe dans lequel les premières lignes que vous lirez, sont les dernières que je vais écrire. A travers ces quelques lignes, je souhaite exprimer ma sincère gratitude envers les personnes qui ont rendu possible ces travaux et avec qui j'ai partagé cette belle et intense expérience qu'est le doctorat.

Avant tout, je tiens à remercier les membres de mon jury : **Mathieu Chauvat, Augusto Zanella, Geoffroy Séré, Thierry Dutoit** et **Johanne Nahmani** de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'évaluer mon travail. Merci à Mathieu et Augusto pour les critiques du manuscrit et merci à tous pour les échanges et les retours que vous m'avez apportés lors de la soutenance.

Je voudrais maintenant remercier mes directrices de thèse **Françoise Watteau** et **Apolline Auclerc**. Vous m'avez tant apporté qu'il va m'être difficile de l'exprimer en quelques mots. Vous m'aviez dit au tout début de ces travaux de thèse, que le doctorat était une aventure scientifique mais également humaine. J'étais alors loin d'imaginer à quel point vous aviez raison. Je voudrais donc tout d'abord vous remercier pour la qualité de votre encadrement et votre pédagogie. Vous avez toujours su être à l'écoute, dans le respect de chacun, pour que nous puissions avancer ensemble sur ce projet de thèse. Vous avez toujours été disponibles et n'avez pas compté votre temps pour m'écouter et me guider. **Apolline**, merci pour ton sens de la rigueur scientifique, que tu as toujours fait en sorte de me transmettre. Merci pour ton humour inépuisable, qui rendait nos réunions mémorables ! Merci infiniment pour les heures passées à échanger nos points de vue, à les confronter. Tu as toujours été bienveillante et m'a aidé à m'émanciper scientifiquement. **Françoise**, je tiens à te remercier très sincèrement pour tout ce que tu m'as transmis. J'admire ta passion, ta curiosité, ton esprit critique et ton écoute. Je te remercie pour tous nos échanges lors de ces nombreuses heures de microscopie. Merci de t'être investie autant dans ces travaux et ce, du début à la fin.

Je tiens à vous remercier toutes les deux pour toutes les valeurs humaines qui vous animent et qui ont fait de ce doctorat bien plus qu'un simple projet scientifique.

Je remercie également les membres de mon comité de pilotage : **Florence Maunoury-Danger, Stephan Hättenschwiler** et **Geoffroy Séré**. Merci à vous d'avoir participé au suivi et au bon déroulement de ce projet et merci pour les nombreux échanges scientifiques que nous avons pu avoir lors cette thèse.

Je remercie **Christophe Schwartz** de m'avoir permis d'effectuer ma thèse au LSE dans de si bonnes conditions. Merci également à **Jean-Louis Morel** pour son soutien et ses critiques constructives sur mes travaux.

Merci également aux membres du **Pôle Scientifique OTELo** auprès de qui j'ai eu la chance de siéger pendant deux années et qui m'ont beaucoup appris sur l'organisation de la recherche entre différents laboratoires.

Je tiens à remercier infiniment **Jean-François Ponge** pour ses conseils techniques et théoriques, son écoute et sa bienveillance et pour les innombrables échanges que nous avons pu avoir sur le fonctionnement des humus.

Ces travaux de thèse ont été possibles grâce au GISFI qui m'a permis de travailler sur la station expérimentale d'Homécourt. Ainsi je souhaite en remercier la directrice **Noële Enjelvin** qui m'a permis l'accès à la station et m'a aidé dans l'étude historique du site. Je remercie également les techniciens de la station : **Yannick Cazes, Adeline Combat, Marion Mauclert** et **Cyrielle Bonne** pour leur aide lors des divers prélèvements qui ont été faits sur la station.

Si ces travaux ont pu voir le jour en l'état, c'est indéniablement grâce à toute l'aide que j'ai reçue de l'équipe technique du LSE. Merci à **Alain Rakoto** pour l'aide aux prélèvements à Homécourt et à l'extraction de la mésofaune mais également pour la gestion du matériel informatique qui a permis de travailler dans d'excellentes conditions. Merci à **Stéphane Colin** pour la création des dispositifs expérimentaux et l'ouverture des fosses pédologiques mais également pour tous les moments conviviaux que nous avons échangés durant ces dernières années. Merci à **Romain Goudon** pour l'aide analytique. Merci à **Adeline Bouchard** pour tout ce qu'elle réalise au LSE et qui permet aux doctorants de pouvoir travailler dans un cadre idéal. Un très grand merci à **Lucas Charrois** pour son aide à la préparation et à l'analyse chimique des échantillons. Entre résidus charbonneux d'Homécourt et déjections microscopiques de cloportes, cela n'a pas toujours été simple d'analyser les échantillons mais tu as toujours su y parvenir et je t'en remercie. Un très grand merci à **Jean-Claude Begin** pour la magnifique réalisation de l'ensemble des lames minces. Une fois encore la nature du sol d'Homécourt aura rendu la tâche ardue mais tu es parvenu à réaliser de très belles lames qui ont permis à ces travaux de voir le jour. Je te remercie également pour tous les échanges que nous avons eu entre préparation des lames et microscopie et qui m'ont toujours beaucoup amusé ! Enfin je remercie **Jodie Thénard** pour son aide inestimable à la détermination de la faune édaphique. Je sais que sans toi je serais probablement encore en train de compter les collemboles à l'heure actuelle.

Les résultats de ces travaux de thèse sont également le fruit de trois stagiaires : **Ghislain Ghourbi, Manon Crecy** et **Gaël Thery** qui ont fournis un travail remarquable et que je tiens à remercier chaleureusement. Je sais que l'étude des déjections d'invertébrés n'était pas des plus gratifiante et pourtant vous avez toujours été rigoureux et investis et je vous en remercie !

Je remercie les chercheurs et enseignants-chercheurs du LSE, notamment **Emile Benizri, Catherine Sirguy, Pierre Leglize, Stéphanie Ouvrard, Guillaume Echevarria, Frédéric Darboux, Sophie Leguedois, Sonia Henry** et **Thibault Sterckeman** auprès de qui je pouvais toujours trouver un

appui scientifique ou simplement échanger un moment de convivialité. Je souhaite remercier une fois encore **Geoffroy Séré**, qui a décidément porté beaucoup de casquettes pendant ces travaux. J'ai toujours eu un réel plaisir à échanger avec toi et je te remercie de m'avoir aidé à évoluer en tant que jeune chercheur, à travers les partages de ton expérience et tes nombreux conseils. Merci également à **Gaylord Machinet**, avec qui j'ai pu partager mes moments de doutes quand le MET faisait des siennes mais surtout de beaux moments d'échanges, scientifiques et humains, autour d'une paillasse, d'un repas ou d'un café. Merci à **Sylvia L'Huillier** et **Laetitia Despouy** de m'avoir inlassablement aidé dans mes démarches administratives durant ces trois années de thèse.

Je voudrais maintenant remercier les doctorants et les (plus ou moins) jeunes docteurs qui m'ont pavé le chemin ou accompagné durant cette belle expérience qu'a été la thèse.

Merci à **Hermine Huot** et **Frédéric Rees** avec qui j'ai eu beaucoup de plaisir à discuter de mes travaux de thèse, de la pédogenèse des Technosols et de la recherche en général. Un grand merci à **Quentin Vincent** pour les innombrables conseils dont il m'a fait part quand je débutais mes travaux, mais également pour les moments festifs partagés. Merci aux deux tiers du triopikeur : **Anne Blanchart** et **Clémentine Lapie** qui m'ont offert la meilleure intégration possible dans un nouveau laboratoire. Merci pour votre joie de vivre au quotidien, pour tous ces moments de rire, de craquage, ces longues heures à subir les plaintes de Anne au bureau ou à discuter avec Clem à la paillasse. Bien évidemment je vous remercie pour tous les « à côté » du labo, les poulets rôtis du dimanche et autres sorties, soirées, week-end qui m'ont très vite fait me sentir chez moi à Nancy.

Si ces années de travail intensif au LSE ont été aussi plaisantes, c'est indéniablement grâce à mes quatre compères **Alexis Durand**, **Victor Allory**, **Gwendal Libessart** et **Guillaume Hostyn**. Merci d'avoir été à l'écoute et toujours de bons conseils dans les moments de doute. Merci d'avoir été les premiers à vous réjouir de chaque petite bonne nouvelle et avancée dans ces travaux. J'ai eu la chance de passer un temps précieux avec vous hors du labo, sur les terrains de volley, au skatepark, à faire des bœufs ou encore à refaire le monde devant une bonne mousse. Je vous remercie pour ces moments qui ont su me permettre de garder un équilibre entre la science et tout le reste.

Je souhaite également remercier celles qui ont partagé mon bureau, **Romane Tisserand** et **Dulce Montserrat Navarrete**. Merci de m'avoir supporté et pour votre bonne humeur au quotidien. Merci également à tous les doctorants et stagiaires du LSE et notamment à **Mithun Hanumesh**, **Serge Ilunga Ngoy**, **Xuequian Zhong**, **Meina Guo**, **Emmeline D'Incau**, **Laura Wechtler**, **Julien Jacquet**, **Louise Walderdorff**, **Dani Zukkar**, **Zeinab Chour** pour nos nombreux échanges pendant ces moments au laboratoire.

Je remercie aussi **Vincent Ducasse**, mon punk à chien préféré et le plus souriant des stagiaires que le LSE ai probablement connus ! Je te souhaite maintenant une belle réussite dans ta thèse.

Enfin je tiens à remercier mes proches, qui à défaut de l'avoir été géographiquement, m'ont toujours soutenu moralement et encouragé à aller de l'avant.

Merci à tous **les cernois** pour leur soutien inconditionnel et infaillible depuis toutes ces années. Merci à vous de m'avoir permis de me ressourcer à chaque retour au bercail, comme si je n'étais jamais parti. Merci à **Benj, Ludo, Nanouw** et **Doudou** pour toutes les sorties, repas et autres bons moments conviviaux partagés à Nancy.

A travers ces quelques lignes, je veux témoigner mon immense gratitude envers **mes parents, ma sœur et mon frère**. C'est grâce à vous que j'ai pu avoir la chance de venir réaliser ces travaux. Merci pour votre soutien et votre respect de ma décision de m'exiler en Lorraine pour étudier les crottes des petits animaux du sol, j'avoue qu'encore maintenant il y aurait de quoi avoir des doutes !

Ce petit changement géographique m'a permis de te rencontrer, et c'est toi que je voudrais remercier pour terminer. Merci **Séverine Lopez**. Toi qui m'as accompagné et soutenu dans les moments les plus difficiles. Mais qui a surtout partagé mes joies, mes doutes ou mes moments de ras le bol. Tu as su m'écouter et me remotiver dans les coups de mou. Tu y étais passée toi aussi, tu m'as fait part de ton expérience et tu as toujours été de précieux conseils. Mais par-dessus tout, ce sont nos moments partagés au quotidien qui me sont le plus précieux et qui ont rendus ces dernières années si légères. C'est une aventure qui se termine mais notre route continue.

Et merci à **Titus** de m'avoir utilisé comme fauteuil et tenu chaud pendant ces longues heures de rédaction, jusqu'à ces dernières lignes.

Table des matières

Table des matières	vi
Liste des figures	xiii
Liste des tableaux	xix
Glossaire.....	1
Chapitre 1 : Introduction et état de l’art	3
1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	6
1.1 Définition des concepts	6
1.2 Les enjeux associés à la biodiversité	7
1.3 L’ingénierie écologique et les enjeux pour les friches industrielles.....	9
1.3.1 Considérations générales	9
1.3.2 Les enjeux pour les friches industrielles.....	10
2 Diversité des sols et fonctions des humipedons	11
2.1 Diversité des sols.....	11
2.2 Qualité des sols.....	12
2.3 L’humipédon, un compartiment fonctionnel.....	13
2.4 Les sols anthropisés – qualités et enjeux	14
2.4.1 Les Technosols	15
2.4.2 Les sols de friches industrielles	16
2.4.2.1 Contexte.....	16
3 La diversité de faune du sol.....	17
3.1 Présentation des grands groupes taxonomiques de la faune du sol	18
3.2 Considération fonctionnelle de la faune du sol	18
3.3 Les indices d’étude des communautés de faune du sol	19
3.4 Facteurs environnementaux influents sur la composition des communautés de faune du sol	20
3.5 Colonisation des humipedons de Technosols par la faune édaphique.....	23
4 Rôle des communautés de saprophages dans le fonctionnement de l’humipédon	26

4.1	Caractéristiques des biostructures des saprophages	26
4.2	Mécanismes de transformations des matières organiques par les saprophages.....	28
4.2.1	Transformations physiques.....	28
4.2.2	Transformations chimiques	28
4.2.3	Transformations biologiques	30
4.3	Conséquences du rôle des saprophages sur la dynamique des matières organiques	31
4.3.1	Déjections holorganiques de macro-saprophages épigés.....	31
4.3.2	Déjections organo-minérales des lombricidés	32
4.4	Développement des formes d’humus sous l’action des saprophages	33
4.4.1	Classification des formes d’humus.....	33
4.4.2	Considérations fonctionnelles : l’exemple du Mull et du Moder	35
4.4.2.1	Le Mull	35
4.4.2.2	Le Moder	37
4.4.2.3	Les attracteurs écologiques des formes d’humus	38
5	Les formes d’humus : un potentiel indicateur fonctionnel des humipedons de Technosols ?	39
Chapitre 2 : Structure de la thèse		43
1	Objectifs de la thèse	43
2	Questionnements et Hypothèses.....	44
3	Démarche intégrative	49
4	Analyses statistiques.....	50
5	Bilan des analyses	51
Chapitre 3 : Caractérisation des interactions entre communautés édaphiques et paramètres physico-chimiques des sols d’une friche industrielle		53
1	Rappel des objectifs du chapitre.....	53
2	Matériel et Méthodes	54
2.1	Présentation de la zone d’étude et des sols étudiés	54
2.2	Méthode d’échantillonnage in situ	63
2.3	Etude biologique des sols d’une friche industrielle.....	63

2.3.1	Echantillonnage de la faune du sol	63
2.3.1.1	La macrofaune selon la méthode TSBF.....	64
2.3.1.2	La mésofaune selon la méthode MacFadyen.....	64
2.3.1.3	La faune de surface selon la méthode des pièges Barber	64
2.3.2	Identification des organismes	64
2.3.3	Calculs des indices de description des communautés.....	67
2.4	Etude physico-chimique des sols d'une friche industrielle	68
2.4.1	Echantillonnage des sols pour analyse physico-chimique.....	68
2.4.2	Analyses des paramètres physico-chimiques des sols	68
4	Caractéristiques physico-chimiques des Technosols et des sols de référence.....	70
5	Caractérisation des communautés de faune du sol de la friche industrielle d'Homécourt	75
5.1	Composition quantitative des trois communautés édaphiques	75
5.2	Structure taxonomique et trophique des communautés édaphiques	79
6	Relations entre les communautés édaphiques et les variables physico-chimiques des sols de la friche industrielle d'Homécourt.....	83
6.1	Métacommunauté de faune édaphique et paramètres abiotiques des sols.....	83
6.2	Détermination des paramètres physico-chimiques qui structurent les communautés de saprophages.	85
7	Synthèse des résultats	92
8	Discussion	94
8.1	Caractéristiques physico-chimiques des Technosols et des sols de référence.....	94
8.2	Relation entre la qualité physico-chimique des sols et la structure des communautés édaphiques	97
8.2.1	Biodiversité édaphique des sols de référence	98
8.2.2	Biodiversité édaphique des Technosols.....	99
Chapitre 4 : Etude des processus biologiques impliqués dans la formation des humipédons de Technosols d'une friche industrielle		105
1	Rappel des objectifs du chapitre.....	105
2	Matériel et Méthodes	106

2.1	Evolution morphologique et élémentaire d'une matière organique apportée sur les Technosols de friche industrielle.....	106
2.1.1	Echantillonnage des feuilles sénescents sur la friche d'Homécourt	107
2.1.2	Installation des sacs à litière	107
2.1.3	Analyses chimique et morphologique des litières	108
2.2	Etude multiscalaire de la morphologie des humipedons de Technosols développés sur une friche industrielle	109
2.2.1	Descriptions des profils pédologiques	110
2.2.2	Etude des microstructures de surface des humipedons.....	111
2.3	Etude des facteurs abiotiques influençant la chimie et la morphologie des horizons ectorganiques des Technosols	114
2.3.1	Echantillonnage des humipedons	114
2.3.2	Etude morphologiques des composants des humipedons	115
2.3.3	Analyses morphologiques en microscopie électronique.....	116
2.3.3.1	Sélection des échantillons sous stéréomicroscope.....	116
2.3.3.2	Préparation des échantillons en vue de leur observation en MET	116
2.3.3.3	Observations des échantillons	117
2.3.4	Analyses chimiques des échantillons biologiques	117
2.3.5	Analyses chimiques des horizons	118
4	Partie 1 : Evolution morphologique et élémentaire d'une matière organique apportée sur les Technosols de friche industrielle	119
4.1	Rappel du dispositif expérimental :	119
4.2	Evolution massique et morphologique des matières organiques apportées.....	120
4.3	Dynamique élémentaire des matières organiques apportées	126
5	Synthèse des résultats de la partie 1	132
6	Discussion de la partie 1.....	133
6.1	Evolution des matières organiques apportées sur le Cambisol du sous-site WOOD	133
6.2	Evolution des matières organiques apportées sur les Technosols des sous-sites BARE et EMB.....	134

7	Partie 2 : Etude morphologique multi-échelle des formes d'humus de sols de friche industrielle	137
7.1	Rappel de la méthode d'étude des formes d'humus utilisée.....	137
7.2	Description macromorphologique des profils pédologiques	137
7.3	Microstructures des humipedons.....	138
7.4	Microstratification de la surface des humipedons	151
7.4.1	Microstratification de l'humipidon du Cambisol du sous-site WOOD.....	152
7.4.2	Microstratification des humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB	153
7.4.3	Analyse multivariée des constituants des humipedons.....	156
8	Synthèse des résultats de la partie 2	159
9	Discussion de la partie 2.....	160
9.1	Processus de bioturbation dans l'humipidon du sous-site WOOD de référence.	160
9.2	Conséquence sur la forme d'humus du Cambisol du sous-site WOOD.....	162
9.3	Processus de bioturbation dans l'humipidon des Technosols des sous-sites COAL et EMB.	162
9.4	Conséquence sur la forme d'humus des Technosols des sous-sites COAL et EMB.	164
10	Conclusion schématique de la partie 2	167
11	Partie 3 : Etude des facteurs abiotiques influençant la chimie et la morphologie des horizons ectorganiques des Technosols	168
11.1	Description des horizons de surface des humipedons	169
11.1.1	Horizons ectorganiques	169
11.1.2	Horizons sous-jacents	172
11.1.3	Analyses chimiques des humipedons de Technosols	175
11.2	Facteurs expliquant la présence d'horizons OH.....	176
11.3	Conséquences de l'horizon OH des Techno-moder sur différents paramètres de l'humipidon	179
11.3.1	Conséquences sur la chimie de l'humipidon.....	179
11.3.2	Conséquences sur l'ultrastructure des matières organiques néoformées.....	179

12	Synthèse des résultats de la partie 3	191
13	Discussion de la partie 3.....	193
13.1	Facteurs abiotiques expliquant le développement des horizons zOH	193
13.2	Conséquences du développement de l'horizon zOH sur le fonctionnement de l'humipédon des Technosols de friche industrielle	196
14	Conclusion du chapitre 4.....	200
Chapitre 5 : Approches en laboratoire du trio sol-matière organique- organisme saprophage.....		203
1	Rappel des objectifs du chapitre et du dispositif expérimental	203
2	Matériel et Méthodes.....	205
2.1	Matériel biologique et expérimental utilisé	205
2.1.1	Les macro-invertébrés	205
2.1.1.1	Provenance des organismes :	205
2.1.1.2	Les conditions d'élevage :	205
2.2	Etude des propriétés physico-chimiques des biostructures produites par <i>Porcellio scaber</i> sur différents Technosols	206
2.2.1	Les substrats	206
2.2.2	Les matières organiques apportées et source de nourriture	207
2.2.3	Dispositifs et modalités de l'expérience	207
2.2.4	Récolte des biostructures de <i>P. scaber</i>	209
2.3	Analyses des déjections et des fragments de feuilles	210
3	Partie 1 : Effets de l'isopode <i>P. scaber</i> sur la composition élémentaire et morphologique des litières de <i>Populus tremula</i> et <i>Acer pseudoplatanus</i>	212
3.1	Rappels des objectifs de partie 1	212
3.2	Caractérisation chimique des matières organiques de l'expérience	213
3.3	Comparaison de l'ultrastructure des matières organiques initiales et des déjections	218
3.3.1	Caractérisation des matières organiques initiales	218
3.3.2	Ultrastructure des déjections produites sur la modalité « Sable »	220
4	Synthèse des résultats de la partie 1	224

5	Discussion de la partie 1.....	225
6	Partie 2 : Influence des constituants de l'humipédon sur la qualité physico-chimique des déjections de l'isopode <i>P. scaber</i>	229
6.1	Rappel des objectifs.....	229
6.2	Traits chimiques des déjections.....	231
6.3	Traits physiques des déjections.....	234
6.4	Ultrastructures des déjections.....	237
7	Synthèse des résultats de la partie 2.....	244
8	Discussion de la partie 2.....	245
9	Partie 3 : Comparaison de la qualité chimique des déjections produites à partir des deux litières dans le cadre de l'amélioration de la qualité chimique d'un Technosol.....	248
9.1	Rappels des objectifs de la partie 3.....	248
9.2	Potentialités des déjections dans l'amélioration de la qualité chimique d'un humipédon de Technosol.....	248
10	Synthèse des résultats de la partie 3.....	251
11	Discussion de la partie 3.....	252
12	Conclusion du chapitre 5.....	254
	Discussion générale et perspectives.....	255
1	Potentialités de l'étude des formes d'humus comme indicateurs du fonctionnement des humipédons de Technosols.....	255
2	Perspectives de ces travaux dans un contexte d'ingénierie écologique des Technosols	257
3	Perspectives pour la compréhension du fonctionnement des humipédons de Technosols	260
	Conclusion générale.....	263
	Références bibliographiques.....	265
	Annexes.....	285

Liste des figures

Figure 1 : Schéma général des objets d'étude et des questionnements de l'état de l'art	5
Figure 2 : Représentation schématisée du lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.	8
Figure 3 : Exemples de différents profils de sols illustrant l'hétérogénéité existant entre différents sols ainsi que l'hétérogénéité verticale de certains des profils.	12
Figure 4 : Différence de fonctionnement entre un Cambisol en climat tempéré et un Podzol en formation dans un climat montagnard.....	14
Figure 5 : Exemple de répartition de trois espèces au sein de trois patchs, correspondant à des biotopes dont les caractéristiques physico-chimiques sont homogènes au sein d'un patch et hétérogènes entre deux patchs.	20
Figure 6 : Schéma de l'effet des différents filtres biotiques et abiotiques sur la structure des communautés de faune édaphique.....	22
Figure 7 : Représentation conceptuelle de la structuration d'une méta-communauté et des flux d'individus entre deux populations.	23
Figure 8 : Sièges de la variabilité des interactions saprophages-matières organiques dans la production des biostructures.....	27
Figure 9 : Dynamique de décomposition de différentes litières et des déjections produites à partir de ces litières par des larves de diptères de la famille des Bibionidés.	32
Figure 10 : Clé dichotomique d'identification des 17 formes d'humus des écosystèmes terrestres.	34
Figure 11 : Transition entre les horizons ectorganiques OL, OF et OH, en fonction de la proportion de constituants reconnaissables dans un volume donné.....	35
Figure 12 : Représentation schématique des principales interactions entre certains paramètres abiotiques et biotiques et des principaux processus impliqués dans les humipedons de Technosols.....	42
Figure 13 : Objectifs et questionnements de la thèse en fonction des trois échelles d'étude.	48
Figure 14 : Présentation synthétique des sols étudiés lors de la thèse et des caractérisations effectuées sur chacun	50
Figure 15 : Schéma conceptuel des questionnements scientifiques relatifs aux objets d'étude du chapitre 3.	53
Figure 16 : Zone de la cokerie d'Homécourt. Vue aérienne de la cokerie en activité prise dans les années 1970. Vue satellite de la zone prise en 1987.	54
Figure 17 : Sols des 7 sous-sites étudiés dans la thèse et analyses conduites sur chacun.....	55
Figure 18 : Vue satellite prise en 2017 avec localisation des 7 sous-sites d'étude.....	55
Figure 19 : Vue d'ensemble du sous-site « COAL » et de la surface de l'humipedon.....	56
Figure 20 : Vue d'ensemble du sous-site « EMB » et de la surface de l'humipedon.....	57
Figure 21 : Profils pédologiques des Technosols des sous-sites COAL et EMB.	58
Figure 22 : Vue d'ensemble du sous-site « TDT » et de la surface de l'humipedon.....	59
Figure 23 : Vue d'ensemble du sous-site « CONS » et de la surface de l'humipedon.....	60
Figure 24 : Vue d'ensemble du sous-site « BARE » et de la surface de l'humipedon.....	60

Figure 25 : Profils pédologiques des Technosols des sous-sites TDT, CONS et BARE.....	61
Figure 26 : Vue d'ensemble du sous-site « MEAD ».....	61
Figure 27 : Vue d'ensemble du sous-site « WOOD » et de la surface de l'humipédon.	62
Figure 28 : Profils pédologiques des Cambisols des sous-sites MEAD et WOOD.....	62
Figure 29 : Dispositif de prélèvements de l'ensemble des compartiments biotiques et abiotiques étudiés sur la friche industrielle d'Homécourt.....	63
Figure 30 : Projections des deux premiers axes de l'ACP sur les variables chimiques des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt en fonction du type de sol ou de la nature des substrats.	71
Figure 31 : Projections des deux premiers axes de l'ACP sur les indices des communautés de faune des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt en fonction de la nature des substrats.	82
Figure 32 : Projection des deux premiers axes de la co-inertie entre les caractéristiques physico-chimiques des sols et les indices des communautés de faune édaphique.....	84
Figure 33 : Histogramme des fréquences cumulées des scores obtenus pour les permutations du test de Monte-Carlo.	84
Figure 34 : Projection simultanée en analyse de co-inertie.	85
Figure 35 : Représentation graphique de l'espace à deux dimensions de l'analyse NMDS.....	86
Figure 36 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en sable et en argiles ou sur les communautés de saprophages.	88
Figure 37 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur la capacité de rétention d'eau ou sur la teneur en potassium total et sur les communautés de saprophages.	88
Figure 38 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en soufre total ou en fer total et sur les communautés de saprophages.....	89
Figure 39 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en azote total ou en calcium total et sur les communautés de saprophages.	89
Figure 40 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en aluminium total ou sur le pH et sur les communautés de saprophages.....	90
Figure 41 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en manganèse total ou en plomb total et sur les communautés de saprophages.....	90
Figure 42 : Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les valeurs de C/N des sols et sur les communautés de saprophages.	91
Figure 43 : Représentation schématique de la fertilité des sols de la friche industrielle d'Homécourt en fonction de leur qualité agronomique et de leur contamination résiduelle.....	97
Figure 44 : Schéma général des questionnements du chapitre 4 et des liens entre les trois parties.....	105
Figure 45 : Sols étudiés dans la partie 1 du chapitre 4.	106
Figure 46 : Localisation et disposition des 90 sacs à litières, répartis sur les sous-sites WOOD, EMB et BARE.	108
Figure 47 : Terminologies utilisées pour définir le contenu des sacs à litière.....	109
Figure 48 : Sols étudiés dans la partie 2 du chapitre 4 et analyses conduites sur chacun.....	110
Figure 49 : Etapes de réalisation de la microstratification selon les deux méthodes et illustrées par le profil du Technosol EMB.....	114

Figure 50 : Localisation des 24 points de prélèvement sur le site d'atténuation naturelle de la friche industrielle d'Homécourt.....	115
Figure 51 : Inclusion des échantillons de litières et des déjections obtenues dans les différentes expérimentation.....	117
Figure 52 : Localisation et disposition des 90 sacs à litières, répartis sur les sous-sites BARE WOOD et EMB.	119
Figure 53 : Rappel des terminologies utilisées se référant aux contenus des sacs à litière en fonction du temps.	120
Figure 54 : Evolution de la masse des matières organiques restantes dans les sacs à litière d'Homécourt, exprimée en pourcentage de la masse de MO apportée.....	121
Figure 55 : Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site BARE au bout de 2, 4, 6 et 8 mois.....	124
Figure 56 : Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site WOOD au bout de 2 et 4 mois.....	124
Figure 57 : Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site EMB au bout de 2, 4, 8, 10 et 12 mois.....	125
Figure 58 : Pourcentage de carbone organique et d'azote des MO restantes dans les sacs à litière d'Homécourt en fonction du temps.....	127
Figure 59 : Evolution du C/N des MO dans les sacs à litière d'Homécourt.	128
Figure 60 : Pourcentage de phosphore et de potassium restant dans les MO dans les sacs à litière d'Homécourt en fonction du temps.....	129
Figure 61 : Evolution des quantités de zinc dans les matières organiques restantes et dans les déjections de macro-arthropodes saprophages..	130
Figure 62 : Variation du C/N et des teneurs moyennes en carbone organique, azote, phosphore et potassium et en zinc mesurées entre octobre 2019 et février 2020 dans les matières organiques et dans les déjections par rapport aux teneurs initiales des feuilles de frêne.....	131
Figure 63 : Vue aérienne de la localisation des trois sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt et photographies des trois profils de sol observés à chaque sous-site.	138
Figure 64 : Principales microstructures de l'humipédon du sous-site WOOD.....	140
Figure 65 : Principales microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	141
Figure 66 : Exemple 1 des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	142
Figure 67 : Exemple 2 des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	142
Figure 68 : Exemple 3 des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	143
Figure 69 : Exemple 4 des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	143
Figure 70 : Matrice environnante de l'humipédon du sous-site COAL.	144
Figure 71 : Exemple des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL.	144
Figure 72 : Principales microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.	146
Figure 73 : Exemple 1 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	147
Figure 74 : Exemple 2 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	148
Figure 75 : Exemple 3 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	148
Figure 76 : Exemple 4 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	149

Figure 77 : Exemple 5 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	149
Figure 78 : Exemple 6 des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB.....	150
Figure 79 : Proportions relatives de chaque catégorie de microstructures composant les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipédons des sous sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.....	152
Figure 80 : Proportions relatives de composant anthropiques, minéraux, ou de matière organiques néoformées, soit sous forme de matière organique fine (MOF) ou d'autre formes de matières organiques, dans les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipédons des sous-sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.....	155
Figure 81 : Proportions relatives des différentes formes de matières organiques néoformées composant les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipédons des sous-sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.	156
Figure 82 : ACP réalisée sur les proportions de chaque catégorie de microstructures dans les 6 premiers centimètres des humipédons des 11 lames minces étudiées.....	157
Figure 83 : Schématisation des humipédons et des principales conséquences des actions de la faune saprophage sur les caractéristiques morphologiques des matières organiques sur les sous-sites étudiés.	167
Figure 84 : Localisation des points de prélèvements des 24 profils de Technosols étudiés pour préciser les causes et les conséquences du développement des formes d'humus sur les caractéristiques chimiques de l'humipédon.....	169
Figure 85 : Principaux taxons constituant l'horizon OL de la zone d'étude.....	170
Figure 86 : Fraction tamisée à 2 mm d'un horizon OF échantillonné dans la zone d'étude (profil 21) sous une litière principalement composée de <i>Robinia pseudoacacia</i>	170
Figure 87 : Exemple d'horizon zOH sous une litière principalement composée de <i>Populus tremula</i> échantillonné dans la zone d'étude (profil 22).	171
Figure 88 : Production de déjection (D) holorganique par un diplopode (Di) dans l'horizon OH de l'humipédon d'un Technosol de friche industrielle échantillonné dans la zone d'étude (profil 14)...	172
Figure 89 : Agrégation des MO néoformées dans l'horizon zOH d'un Technosol de friche industrielle échantillonné dans la zone d'étude (profil 14).	172
Figure 90 : Exemples d'horizons sous-jacents constitués de terre industrielle et exemples de la composition des agrégats des Technosols de friche industrielle échantillonnés dans la zone d'étude.	173
Figure 91 : Exemples d'horizons sous-jacents et détails d'agrégats constitués de charbons et sous-produits de cokerie des Technosols de friche industrielle échantillonnés dans la zone d'étude.	174
Figure 92 : Présence et absence d'un horizon OH en fonction de la nature de l'horizon sous-jacent et de l'identité de la litière principale composant l'horizon OL.	177
Figure 93 : ACP sur les variables chimiques des 24 horizons sous-jacents de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.....	178
Figure 94 : ACP sur les variables chimiques des 23 horizons OL de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.....	178
Figure 95 : Expression des teneurs élémentaires moyennes des horizons OH des Techno-modern en fonction des teneurs élémentaires moyennes de l'horizon TK sous-jacent.....	179
Figure 96 : Ultrastructures des constituants des feuilles de <i>Populus</i> constituant l'horizon OL de la litière du profil 14.	180

Figure 97 : Spectres EDX de la résine et d'un contenu cellulaire au sein d'un échantillon de feuille de <i>Populus tremula</i> échantillonné à la surface du profil 14.	181
Figure 98 : Spectre EDX d'un polyphénol condensé au sein d'un échantillon de feuille de <i>Populus tremula</i> échantillonné à la surface du profil 14.	182
Figure 99 : Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OL de la litière du profil 14.	183
Figure 100 : Spectres EDX de la résine et d'un minéral au sein d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OL du profil 14.	184
Figure 101 : Spectre EDX de parois cellulaires au sein d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OL du profil 14.	185
Figure 102 : Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OF du profil 14.	186
Figure 103 : Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14.	187
Figure 104 : Spectres EDX de la résine et d'un polyphénol condensé au sein d'un échantillon déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14.	188
Figure 105 : Spectre EDX de paroi fongique mélanisée au sein d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14.	189
Figure 106 : Ultrastructures des constituants de l'humus prélevé dans l'horizon OH du profil 14.	190
Figure 107 : Principales conséquences du développement de zOH sur la chimie de l'humipédon des Technosols	199
Figure 108 : Schéma représentant le développement d'un humipédon de Technosols constitués de remblais de cokerie.	201
Figure 109 : Rappel du dispositif de l'expérimentation	204
Figure 110 : Terres des Technosols utilisés dans l'expérience conduite en laboratoire dont les résultats constituent le chapitre 5 et analyses conduites sur les déjections produites en mésocosmes.	207
Figure 111 : Mésocosmes utilisés lors de l'expérimentation de consommation de litière par l'isopode <i>Porcellio scaber</i> , vu du dessus sans le couvercle (gauche) et vu de côté (droite).	209
Figure 112 : Modalités de l'expérimentation de consommation de litières par l'isopode <i>Porcellio scaber</i>	209
Figure 113 : Représentation schématique des quatre catégories des matières organiques des deux espèces de feuilles, soit des 8 typologies de matières organiques étudiées dans l'expérience.	213
Figure 114 : Projection des deux premiers axes de l'ACP sur les variables chimiques des deux espèces de litières de feuilles et des variables chimiques des déjections, litière non consommée par <i>P. scaber</i> , litière initiale et litière contrôle pour <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i>	214
Figure 115 : Variation des teneurs élémentaires dans les modalités « déjection », « MO contrôle » et « MO restantes » par rapport aux teneurs des MO initiales d' <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i>	217
Figure 116 : Ultrastructures des matières organiques initiales de <i>A. pseudoplatanus</i>	219
Figure 117 : Ultrastructures des matières organiques initiales de <i>P. tremula</i>	220
Figure 118 : Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> sur la modalité « Sable ».	222
Figure 119 : Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>P. tremula</i> sur la modalité « Sable ».	223

Figure 120 : Typologies des déjections obtenues à partir des espèces de feuilles de <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> sur les trois modalités de support d'expérience : le sable de Fontainebleau : « Sable », la terre issue du sous-site TDT : « TDT » et la terre issue du sous-site CONS : « CONS ».	230
Figure 121 : Projection des deux premiers axes de l'ACP des variables chimiques des déjections produites par <i>P. scaber</i> à partir des deux litières de feuilles <i>P. tremula</i> et <i>A. pseudoplatanus</i> sur les trois sols utilisés comme support d'expérience : CONS, TDT et sable.	232
Figure 122 : Diagramme en boîte à moustache des masses volumiques et de l'humidité pondérale des déjections produites à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> sur les trois sols Sable, CONS et TDT.	234
Figure 123 : Exemples de déjections produites par <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> sur la modalité Sable.	236
Figure 124 : Exemples de déjections produites par <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> sur la modalité TDT.	236
Figure 125 : Exemples de déjections produites par <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> sur la modalité CONS.	236
Figure 126 : Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> sur la modalité « TDT ».	238
Figure 127 : Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>A. pseudoplatanus</i> sur la modalité « CONS ».	239
Figure 128 : Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>P. tremula</i> sur la modalité « TDT ».	240
Figure 129 : Ultrastructures d'une déjection produite par l'isopode <i>P. scaber</i> à partir de <i>P. tremula</i> sur la modalité « CONS ». M : minéral, Pp : paroi pectocellulosique. M : minéral, Pp : paroi pectocellulosique.	242
Figure 130 : Variations des teneurs élémentaires mesurées dans les déjections produites à partir des deux litières et dans les modalités Sable et TDT, exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport au sol TDT	250
Figure 131 : Représentation schématique de différentes stratégies de réhabilitation des humipedons de Technosols de friche industrielle basées sur l'utilisation de la modification de l'attracteur des formes d'humus en ingénierie écologique.	259
Figure 132 : Scénarii d'évolutions conceptuels des formes d'humus sur les Technosols de remblais de cokerie de la friche industrielle d'Homécourt basés sur les mécanismes des processus décrits dans la littérature.	261
Figure 133 : Schéma général des principaux résultats de la thèse.	264

Liste des tableaux

Tableau 1	Quelques exemples de l'effet de la transformation de litières en déjections de saprophages appartenant à différents groupes taxonomiques sur le C/N des matières organiques..	30
Tableau 2	Coordonnées GPS des 7 sous-sites d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.....	56
Tableau 3	Niveaux taxonomiques utilisés dans l'étude des communautés de faune édaphique de la friche industrielle d'Homécourt.	66
Tableau 4	Correspondance entre la taxonomie retenue dans l'étude et le type trophique attribué, ..	66
Tableau 5	Localisation GPS des 24 points de prélèvements des humipedons de la zone étudiée ...	115
Tableau 6	Récapitulatif des échantillons de la thèse et des analyses effectuées.	52
Tableau 7	Corrélations statistiquement significatives entre les variables physico-chimiques et les deux premiers axes de l'ACP.	72
Tableau 8	Paramètres physico-chimiques agronomiques des sols des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt.....	73
Tableau 9	Teneurs en métaux et cations des sols des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt.	74
Tableau 10	Densité d'organismes appartenant aux communautés de la macrofaune et des microarthropodes du sol et de la litière échantillonnés dans chaque sous-site.....	77
Tableau 11	Nombre d'organismes collectés dans les pots pièges sur les 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt.....	78
Tableau 12	Indices taxonomiques et trophiques des communautés de macrofaune et microarthropodes de litière et du sol (LS) et de surface des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt.	81
Tableau 13	Corrélations statistiquement significatives entre les indices des communautés de faune et les deux premiers axes de l'ACP.....	82
Tableau 14	Résultats des MAG pour les variables contribuant à la distribution des saprophages dans l'espace de la NMDS : pourcentage de variance expliquée et p-value associée.	87
Tableau 15	Caractéristiques chimiques et communautés de saprophages des sols des sous-sites BARE, WOOD et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.	120
Tableau 16	Paramètres obtenus pour les trois courbes de pertes de masse sur une année de la matière organique apportée sur les 3 sous-sites de la friche.	122
Tableau 17	Pourcentage de matière organique restante sous forme de déjections de saprophages collectées dans les sacs à litière.....	125
Tableau 18	Coefficient de corrélation de Spearman (Rho) entre les abondances des saprophages de chaque sous-site et la constante de décomposition k ou la masse totale de déjections collectées dans les sacs à litières au bout de 12 mois.....	125
Tableau 19	Teneurs élémentaires des matières organiques apportées.	126
Tableau 20	Coefficients de corrélation entre les différentes proportions de chaque catégorie de microstructures dans les 6 premiers centimètres des humipedons des 11 lames minces étudiées (sous-sites WOOD, COAL et EMB) et les deux premiers axes de l'ACP.....	158
Tableau 21	Synthèse des principales caractéristiques des 24 humipedons échantillonnés dans la zone d'étude, notamment de la nature des remblais, des séries d'horizons diagnostics et des formes d'humus.	175
Tableau 22	Caractéristiques chimiques des différents horizons des trois formes d'humus rencontrés dans les 24 profils de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt	176
Tableau 23	Analyses chimiques des différentes typologies de matières organiques obtenues sur la modalité « Sable ».....	216

Tableau 24	Variations des teneurs élémentaires dans les modalités « déjection », « litière contrôle » et « litière non consommée » par rapport aux litières initiales d' <i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i> .	218
Tableau 25	Principales caractéristiques physico-chimiques des substrats de l'expérience.....	230
Tableau 26	Analyses chimiques des déjections obtenues à partir des deux espèces de litières de feuilles (<i>A. pseudoplatanus</i> et <i>P. tremula</i>) et sur les trois sols-supports d'expérience (Sable, CONS, TDT).	233
Tableau 27	Récapitulatif des caractéristiques ultrastructurales des MO initiales et des déjections produites par <i>P. scaber</i> suite à la consommation de litière de <i>A. pseudoplatanus</i> ou de <i>P. tremula</i> sur les modalités « Sable », « TDT » et « CONS ».....	243
Tableau 28	Variations des teneurs élémentaires mesurées dans les déjections produites à partir des deux litières et dans les modalités « Sable » et « TDT », exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport au sol TDT.	250

Glossaire

Anécique (lombricidé) : Catégorie écologique de lombricidés vivant dans des galeries verticales près de la surface du sol. Ils brassent les matières organiques produites par les parties aériennes des plantes avec la matière minérale et déposent en surface du sol des biostructures caractéristiques : les turricules (Bouché, 1974).

Artefacts : Matériaux, solides ou liquides, trouvés dans les sols et dont résultant d'activité humaine, industrielle ou artisanale (Rossiter, 2006).

Biodisponibilité : Capacité d'une substance, nutritive ou toxique, à être métabolisée par un organisme vivant.

Biostructure : Arrangements structuraux produits dans les sols par certains organismes vivants (Toutain et al., 1983).

Bioturbation : Mélange des différentes couches du sol par les organismes édaphiques et désigne également le transfert d'éléments nutritifs ou chimiques par les organismes vivants au sein des compartiments d'un écosystème.

Endogé (lombricidé) : Catégorie écologique de lombricidés creusant des galeries d'orientation relativement horizontales et n'étant théoriquement pas reliées à la surface (Bouché, 1974).

Epigé : Catégorie écologique se référant aux organismes du sol, notamment aux animaux, dont l'essentiel de l'activité est localisé en surface du sol et de la litière.

Faune édaphique : Se réfère à l'ensemble des animaux dont tout, ou une partie du cycle de vie se déroule dans le sol.

Fitness ou **valeur sélective** : Définit la capacité d'un individu à se reproduire.

Formes d'humus : Ensemble de catégories d'humipédons classées à partir de leur série d'horizons diagnostics (Zanella et al., 2017c).

Humipédon : Partie supérieure du sol, riche en matière organique et en organismes vivants et caractérisé dans les sols faiblement transformés par les horizons OL, OF, OH et A (Zanella et al., 2017c).

Humus : Dans ce manuscrit le terme humus sera défini comme « toute matière organique dans le sol, dont l'origine végétale ou animale n'est pas reconnaissable à l'œil et pouvant être sous forme de matière organique fine de couleur noire ou brassée à la matière minérale ».

Indicateur : Information synthétique, généralement quantitative, caractérisant un phénomène souvent complexe (Fardeau, 2014).

Litière : Horizon composé d'un ensemble de matières organiques produites par les parties aériennes des plantes et qui se dépose à la surface du sol (feuilles mortes, bois, écorces etc.).

Matière organique (MO) : Matière synthétisée par les êtres vivants. Dans ce manuscrit le terme « matières organiques » fera référence aux MO du sol, c'est-à-dire à l'ensemble des composés produits par les êtres vivants qui entre dans un cycle de décomposition dans ou à la surface du sol.

Matières organiques néoformées : Matières organiques produites à partir d'un temps défini par les besoins de l'étude.

Matières organiques anthropiques : Matières organiques partiellement transformées par l'Homme, soit à la suite de procédés industriels (i.e. pyrolysées) ou extraite de leur source naturelle (i.e. houille). Ce terme se réfère donc aux matières organiques fossiles (houille etc.) et anthropiques (coke etc.).

Métacommunauté : Ensemble de communautés locales d'organismes liées par les interactions résultantes de la dispersion de certains organismes d'une communauté locale à une autre (Leibold et al., 2004).

Micromorphologie : Analyse qualitative et quantitative des constituants du sol, réalisée à l'échelle microscopique (Kooistra, 1991).

Microstratification : Méthode d'étude des constituants du sol par analyses des couches successives qui le composent. Les couches peuvent être définies par une épaisseur donnée ou par leur composition morphologique.

Microstructure : Se réfère soit à l'organisation des constituants solides et des pores qui composent le sol, soit à des catégories définissant les différentes formes de constituants solides et de pores, observés en micromorphologie (Stoops, 2003).

Réhabilitation : Retour d'un système à un état plus ou moins proche d'un état initial. En écologie, se réfère généralement au fait de réhabiliter soit des organismes soit des fonctions écologiques.

Résilience : Capacité d'un système à retourner à un état antérieur.

Saprophage : Catégorie de type trophique qui se réfèrent aux organismes se nourrissant de matières organiques en décomposition.

Sol fortement anthropisé : Sol dont les propriétés et la pédogenèse sont dominés par leur origines anthropiques (Girard et al., 2011).

SUITMA : Acronyme de « Soil of urban, industrial, traffic; mining and military areas » (Burghardt et al., 2015).

Technosol : Sol constitué d'au moins 20% d'artefacts ou scellés dans les 100 premiers centimètres (IUSS Working Group WRB, 2006).

Trait : Caractéristique mesurable à l'échelle d'un individu.

Type trophique : Régime alimentaire principal d'un organisme (saprophage, zoophage etc.).

Chapitre 1 : Introduction et état de l'art

A l'échelle globale, la pression anthropique sur les sols est croissante. Or les sols sont impliqués directement ou indirectement dans la fourniture de nombreux services écosystémiques, dont dépend le bien-être/la durabilité des sociétés humaines. Aujourd'hui, le constat est que la qualité des sols se dégrade, en raison de mauvaises gestions de cette ressource non-renouvelable incluant entre autres l'érosion, la pollution, l'extraction de ressources naturelles.

Cette dégradation de la qualité physique et chimique des sols s'accompagne de perte massive de la biodiversité édaphique. Or cette biodiversité joue un rôle majeur dans le fonctionnement des sols puisqu'elle participe au recyclage de nutriments donc à l'alimentation des plantes, à la structuration du sol par des actions de bioturbations ou encore à la stabilisation de la matière organique en particulier dans le complexe argilo-humique. C'est notamment le cas des organismes saprophages, qui consomment les matières organiques d'origine végétale et participent ainsi au recyclage des nutriments qu'elles contiennent et également au maintien de la fertilité des sols.

Si l'homme modifie le sol par ses usages depuis des milliers d'années, l'essor de la mécanisation des machines agricoles et l'artificialisation en réponse à l'augmentation démographique du siècle dernier ont très fortement accéléré cette anthropisation. La présence d'éléments de nature anthropique dans les sols concourt fortement à la naissance d'une nouvelle ère géologique : l'anthropocène. Les sols contenant plus de 20% d'éléments de nature anthropique dans les 100 premiers centimètres sont, depuis 2006, reconnus dans la classification de la World Base Reference (WRB) et sont définis comme des Technosols.

Dans l'ancienne région de Lorraine, le passé industriel fort, notamment dans les secteurs de la métallurgie, de la sidérurgie ainsi que de l'extraction et la transformation du charbon a entraîné une dégradation de la qualité physico-chimique et biologique des sols. De plus, la crise industrielle des années 1980 a eu pour conséquence l'arrêt des activités et l'enfrichement de nombreux sites. En réponse à cela, le fonctionnement des sols urbains et industriels a beaucoup été étudié ces deux dernières décennies. En effet, la création en 1998 d'un groupe de travail sur les sols urbains, industriels, routiers et miniers (en anglais SUTMA : Soils of Urban, Industrial, Traffic and Mining Area) au sein de l'Union Internationale des Sciences du Sol (IUSS) a permis de reconnaître leur importance à l'échelle mondiale. De plus, la réhabilitation des friches industrielles représente aujourd'hui un enjeu écologique, économique et scientifique important comme l'atteste par exemple la création dans le Grand Est en 2002 du groupement d'intérêt scientifique sur les friches industrielles (GISFI, <http://gisfi.univ-lorraine.fr>). De nombreux sols de friches industrielles sont classés comme Technosols et peuvent résulter soit directement de l'activité industrielle passée, soit de la mise en place de réhabilitation.

Une solution au problème de dégradations de la qualité physico-chimique et biologique des sols en raison d'activités anthropiques pourrait être de développer une stratégie de réhabilitation par intensification écologique. Basée sur une production de biostructures d'invertébrés saprophages issues de la consommation de matières organiques présentes sur les sites, cette réhabilitation pourrait permettre d'améliorer la qualité physique, chimique et biologique des Technosols. L'objectif principal de cette thèse est ainsi d'apporter des éléments de réponses aux questions fondamentales qui concernent le rôle des organismes saprophages capables de coloniser des Technosols, dans la transformation des matières organiques en biostructures. Il conviendra notamment de préciser les potentialités de ces biostructures dans l'amélioration de la qualité bio-physico-chimique des humipedons de friches industrielles. Enfin, il s'agira également de tester l'utilisation de la forme d'humus comme indicateur fonctionnel de l'humipédon des Technosols, afin d'évaluer sa pertinence dans le développement de stratégies de réhabilitations de ces sols par ingénierie écologique.

Afin de pouvoir appréhender les enjeux qui ont trait à l'importance de l'étude et de la protection de la biodiversité, il est nécessaire de commencer par donner quelques définitions des concepts écologiques, sur lesquels est basée la démarche scientifique de cette thèse.

Dans ce premier chapitre, l'objectif est de préciser comment les relations saprophages-matières organiques peuvent être envisagées dans le cadre du développement de stratégies de réhabilitations des Technosols basées sur l'ingénierie écologique. Pour cela, la diversité des sols et les facteurs qui déterminent la structure des communautés de faune édaphique, ainsi que leurs conséquences sur le développement et le fonctionnement des humipedons à travers la production de biostructures, seront étudiés. Les principaux objets d'étude et questionnements de l'état de l'art sont représentés schématiquement sur la Figure 1. Dans un premier temps, il s'agira donc définir les notions les plus générales intégrant les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Puis, pour les parties suivantes, les questionnements concernent dans un premier temps les écosystèmes faiblement anthropisés, dont l'abondance de la littérature du XX^e siècle offre la possibilité d'une vision intégrée des différentes interactions biotiques et abiotiques qui régissent le fonctionnement des écosystèmes. Dans un second temps, les questionnements concernent les écosystèmes fortement anthropisés et auront pour objectif de mettre en avant leurs particularités. Finalement, les objectifs, les questionnements de la thèse et les hypothèses associées seront présentés. Un glossaire est proposé dans la section 0 afin de définir certaines terminologies utilisées dans ce premier chapitre et le long de ce manuscrit.

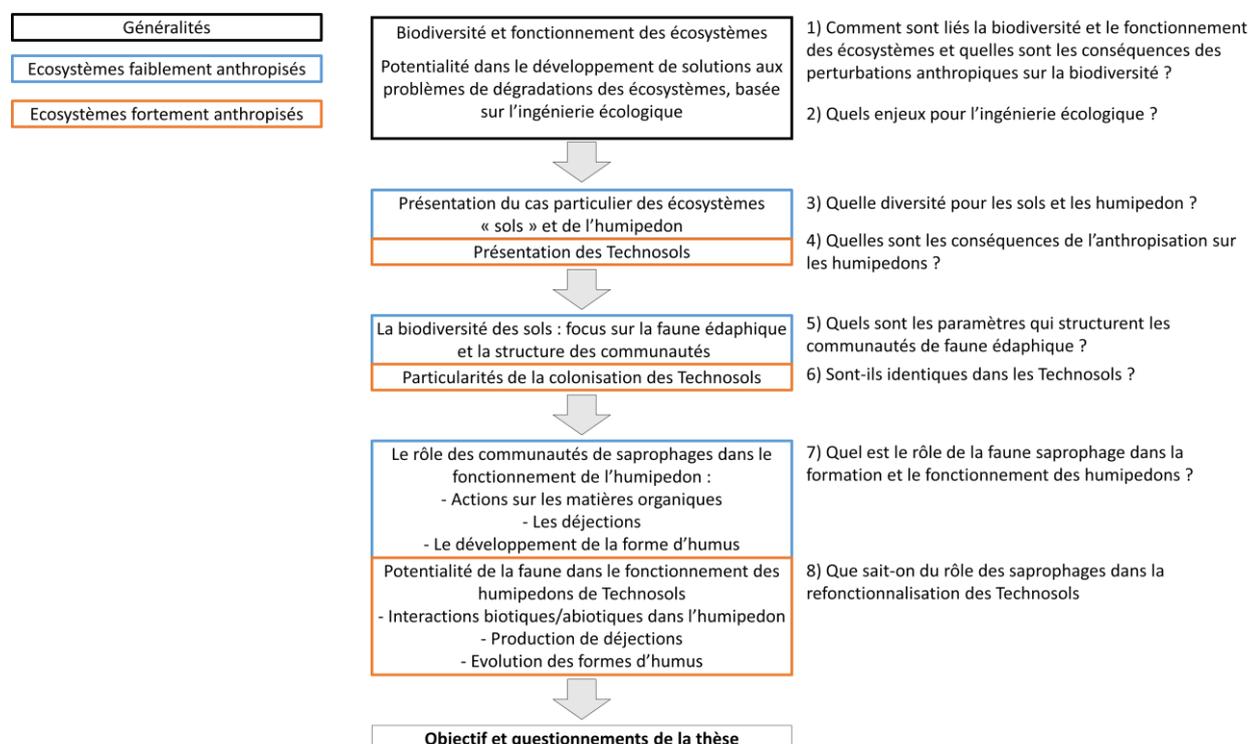


Figure 1 Schéma général des objets d'étude et des questionnements de l'état de l'art.

1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

La biodiversité se réfère à la diversité biologique de la Terre et à la variabilité qui existe au sein du vivant, à l'échelle des gènes, des espèces et des écosystèmes (CBD, 1992). Au sein d'un écosystème, la biodiversité peut faire référence au sein d'un écosystème, à la diversité génétique d'une population, à la diversité des populations d'une espèce, ou encore à la richesse spécifique, c'est-à-dire au nombre total d'espèces. Ainsi la biodiversité peut être spécifique, taxonomique, phylogénétique ou encore fonctionnelle.

1.1 Définition des concepts

La notion de diversité fonctionnelle est née du changement de paradigme selon lequel la diversité biologique n'est pas une simple conséquence des variations physiques et chimiques au sein d'un environnement, mais que les organismes qui la composent, régulent la formation d'habitats (Jones et al., 1994) et les flux d'éléments qui contrôlent les cycles biogéochimiques (Sterner and Elser, 2002; Tilman, 2000). Il est donc possible de classer les organismes selon des groupes fonctionnels, définis comme un ensemble d'espèces ayant les mêmes effets sur un processus biogéochimique à l'échelle d'un écosystème (Vitousek and Hooper, 1994). Au sein des écosystèmes, les organismes vivants interagissent entre eux de multiples façons. Ces interactions peuvent être considérées positives (mutualisme, commensalisme), négatives (parasitisme, compétition) ou neutres. Les organismes interagissent également avec leur milieu, soit en prélevant des ressources, soit en modifiant sa structure ou sa composition. Ces interactions entre les organismes biologiques et leur environnement sont appelées processus écologiques. Parmi les processus écologiques on peut citer par exemple la décomposition de la matière organique, la pollinisation, la bioturbation ou encore la dissémination des graines de plantes par des espèces animales. A titre d'exemple, différents groupes taxonomiques réalisent la décomposition de la matière organique via la production d'exo-enzymes (champignons, bactéries) (Coughlan, 1985), ou encore par l'ingestion et l'utilisation d'enzymes digestives (isopodes, diplopodes) (Zimmer and Topp, 1998). La dissémination des graines de plantes peut également être réalisée par de nombreuses espèces animales consommant des fruits (oiseaux, mammifères etc.) (Wunderle, 1997) ou en les transportant directement (Handel and Beattie, 1990). Au sein des écosystèmes, les processus écologiques se déroulent à des échelles spatio-temporelles très variables (Coleman et al., 1992), de la seconde aux siècles ou aux millénaires et de quelques microns à l'ensemble du territoire de l'écosystème.

L'émergence de l'écologie fonctionnelle en tant que champ disciplinaire à la fin des années 1980 (Calow, 1987; Keddy, 1992) s'est accompagnée de l'introduction de la notion de « traits fonctionnels ». Initialement définis pour les plantes, les traits fonctionnels se réfèrent aux caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques qui ont un effet indirect sur la fitness des organismes (Violle et al., 2007). L'ajout de traits comportementaux permettra par la suite d'adapter

la notion pour les animaux invertébrés du sol (Pey et al., 2014b). Les traits fonctionnels sont donc des caractéristiques quantitatives ou qualitatives, mesurables à l'échelle de l'individu. Il est possible que certains groupes taxonomiques différents possèdent des traits fonctionnels identiques. Dans ce cas, les processus résultant de la présence de ces traits peuvent être mis en œuvre par l'un ou l'autre des groupes. On parle alors de redondance fonctionnelle au sein de l'écosystème. Il peut également exister une complémentarité entre ces deux groupes théoriques, en raison de la complémentarité des niches écologiques (Loreau, 2004).

Ainsi, la composition des communautés au sein d'un écosystème dépend des caractéristiques de l'écosystème, et leur confèrent des caractéristiques particulières. La vitesse de recyclage des nutriments dépend, par exemple, de la physiologie et la biochimie des plantes photosynthétiques (Prescott, 2010), de la complexité de la chaîne trophique (Patoine et al., 2017), ainsi que des activités enzymatiques des décomposeurs présents dans l'écosystème (Coughlan, 1985). Les écosystèmes sont donc organisés en séries d'interactions entre les organismes et leur milieu entraînant des flux d'énergie et de matières, dont les dynamiques dépendent des traits fonctionnels des organismes. Quand les flux d'énergie et de matière atteignent un équilibre dynamique stable, l'écosystème est dit au stade climacique (Clements, 1936).

Des perturbations, stochastiques ou volontaires, peuvent déstabiliser les écosystèmes climaciques. Les feux de forêt spontanés et la colonisation par des espèces invasives sont des exemples de perturbations stochastiques, tandis que la pratique du brûlis ou l'introduction d'une espèce à fort intérêt économique représentent des perturbations volontaires. Les deux principaux mécanismes de réponses des écosystèmes face aux perturbations sont la résistance et la résilience (Isbell et al., 2015). La résistance d'un écosystème correspond à sa capacité à maintenir l'intégrité de ses processus écologiques suite à un stress ou une perturbation (Vinebrooke et al., 2003). La résilience caractérise la vitesse à laquelle un écosystème peut retourner à l'état climacique à la suite d'une perturbation (DeAngelis, 1980). Or la résistance et la résilience des écosystèmes dépendent directement de leur diversité biologique (Isbell et al., 2015). Si l'intensité de la perturbation est suffisamment forte, l'écosystème ne pourra pas revenir à son état initial et basculera vers un autre état stable, caractérisé par une perte nette de biodiversité, donc de processus écologiques (Dakos et al., 2019).

1.2 Les enjeux associés à la biodiversité

Depuis les années 1980, les questions scientifiques associées à l'érosion de la biodiversité ont également évolué. Initialement focalisées sur les relations entre la disparition des espèces et les processus physiques et biogéochimiques, elles ont permis de mettre en évidence que la perte d'espèces pouvait significativement altérer la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al., 2012). Au milieu des années 1990, de nombreuses études testant expérimentalement l'effet de la diversité biologique sur différents processus écologiques, semblaient montrer que certains, comme la

production de biomasse végétale par unité de surface est fortement diminuée par la perte de diversités biologique (Naeem et al., 1994; Tilman and Downing, 1994). Le comité scientifique sur les problèmes de l'environnement (SCOPE) produit en 1994, le premier ouvrage faisant état des connaissances sur le champ disciplinaire émergent « Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes » (Schulze and Mooney, 1994). Parallèlement à ce champ disciplinaire, se popularise une nouvelle approche de l'étude de la biodiversité, consistant à évaluer les relations entre cette dernière et les services que l'Homme tire des écosystèmes (Cardinale et al., 2012). La notion de « services écosystémiques » initialement proposée à la fin des années 1970 (Westman, 1977) croît dans la littérature scientifique et propose une évaluation monétaire des services rendus par la biodiversité (Costanza et al., 1998; Daily, 1997). L'évaluation réalisée sur les écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005) les définit comme « les bénéfices que les êtres humains tirent des écosystèmes ». Initialement, les services écosystémiques étaient divisés en 4 catégories : régulation, support, approvisionnement et enfin les services culturels. Plusieurs définitions et éléments de classification des services écosystémiques dériveront de ceux du MEA. La Figure 2 propose donc un exemple représentant les liens entre la diversité des organismes vivants, les processus écologiques au sein d'un écosystème et certains avantages dont l'Homme bénéficie et qui découlent des processus mentionnés.

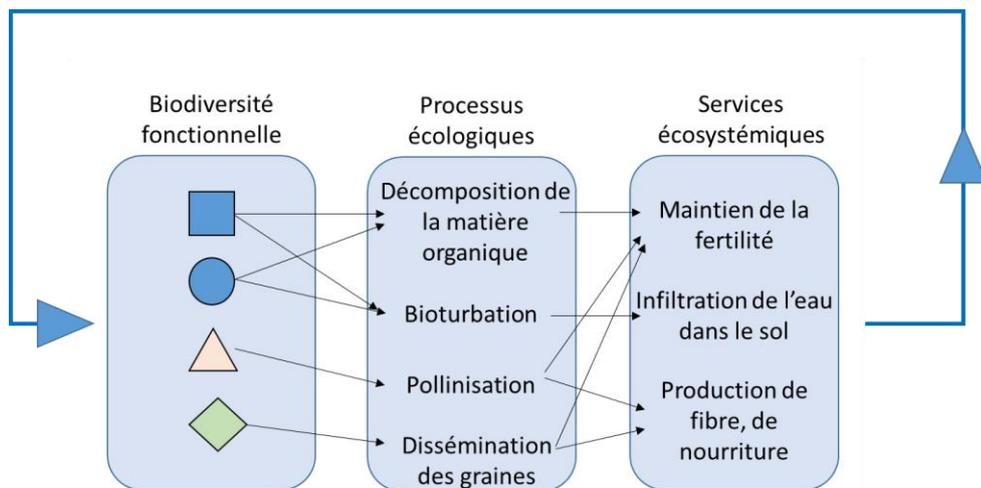


Figure 2 Représentation schématisée du lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Dans le bloc « biodiversité fonctionnelle », les différentes formes se réfèrent à différents groupes taxonomiques et les différentes couleurs se réfèrent aux traits fonctionnels. Deux formes de la même couleur traduisent une redondance fonctionnelle au sein de l'écosystème. Le passage des processus aux services écosystémiques traduit la vision anthropocentrée de ce qu'apportent les processus écosystémiques aux Hommes.

Aujourd'hui on sait donc que la biodiversité est nécessaire au maintien de la stabilité et du fonctionnement des écosystèmes, duquel dépend le bien-être des sociétés humaines et des autres communautés de vivants. Or on assiste depuis plusieurs décennies, à la disparition des espèces

appartenant à l'ensemble des règnes et ce, à un rythme sans précédent à l'échelle de l'histoire de l'Homme. L'ampleur du phénomène est telle, qu'il est décrit comme la 6^e extinction massive des espèces depuis l'apparition de la vie sur Terre (Ceballos et al., 2015). L'impact des actions anthropiques sur le déclin de la biodiversité est reconnu au sein de la communauté scientifique et ce pour l'ensemble des taxons (Böhm et al., 2013; Burkhead, 2012; Pimm et al., 2006; Schipper et al., 2008; Stuart et al., 2004). Pour ne citer que quelques exemples, la surpêche empêche le renouvellement des stocks de poissons (Worm et al., 2006), l'augmentation des surfaces agricoles pour la production de ressources à partir de monocultures telles que le soja ou l'huile de palme entraîne des réductions drastiques de la diversité végétale et animales des forêts tropicales en Amérique du sud (Lawrence, 2004; Ratter et al., 1997). En 27 ans, il est estimé que dans certaines zones protégées, la biomasse d'insectes volants a été réduite de 75% (Hallmann et al., 2017). L'utilisation des pesticides dans l'agriculture jouerait à la fois un rôle majeur dans la disparition des colonies d'abeilles (Kluser and Peduzzi, 2007) et dans l'eutrophisation des lacs. L'effondrement de la biodiversité des sols pourrait être à la fois le plus important en terme de nombre d'espèces qui disparaissent annuellement mais également le moins bien documenté (Eisenhauer et al., 2019; IPBES, 2019). Il faut noter que les incertitudes associées à ces valeurs sont grandes, entre autres en raison de la forte part de la biodiversité n'ayant pas été décrite à ce jour. Si le processus d'extinction des espèces fait partie de la sélection naturelle, le taux d'extinction « naturelle » est estimé à 12 espèces par an, contre les 15000 à 30000 estimées actuellement (Jeffery and Gardi, 2010).

Ce déclin de la biodiversité est à la fois cause et conséquence des dégradations écosystémiques à l'échelle globale (Gibson et al., 2011). Les modifications de la biocénose et du biotope par l'Homme, c'est-à-dire l'anthropisation, ne sont pas des phénomènes nouveaux (Descola, 2005) et ne doivent pas être considérés en tant que tels, comme les facteurs de l'extinction massive des espèces actuelles. La dégradation des écosystèmes résulte, entre autres, de la surexploitation des ressources et de la dépendance aux énergies fossiles et témoigne du fait que les interactions humaines actuelles avec les écosystèmes, donc avec la biodiversité, doivent être repensées afin de pouvoir concilier santé humaine et conservation de la biodiversité.

1.3 L'ingénierie écologique et les enjeux pour les friches industrielles

1.3.1 Considérations générales

La notion d'ingénierie écologique a été proposée initialement en 1962 par Odum pour définir « des cas où l'énergie fournie par les humains et leurs technologies est faible comparativement aux sources d'énergies naturelles, mais permet cependant d'avoir des effets importants sur les processus et les patrons qui découlent des activités d'ingénierie » (Odum et al., 1962, d'après Blouin, 2014). Ce même auteur la définira par la suite comme « une science et une pratique qui couplent les technologies environnementales avec l'auto-organisation des écosystèmes ». Elle sera ensuite définie comme « le

design des sociétés humaines et de leur environnement permettant des bénéfices mutuels » (Mitsch and Joergensen, 1989). Depuis, de nombreuses définitions sont utilisées pour définir l'ingénierie écologique et dont la variabilité de la sémantique traduit des divergences de points de vue entre les auteurs, notamment d'ordre anthropologique, économique ou encore éthique et philosophique (Blouin, 2014). La définition de l'ingénierie écologique qui sera utilisée dans ce manuscrit est celle proposée par le groupe des acteurs de l'ingénierie écologique (GAIE) et dont la définition est la suivante : « désigne la gestion de milieux et la conception d'aménagements durables, adaptatifs, multifonctionnels, inspirés de, ou basés sur, les mécanismes qui gouvernent les systèmes écologiques (auto-organisation, diversité élevée, structures hétérogènes, résilience par exemple) ». Les processus purement chimiques ou physiques ne relèvent pas de l'ingénierie écologique (Blouin, 2014).

Ainsi trois critères principaux font qu'une ingénierie est écologique : la mobilisation de processus et/ou de structures écologiques, l'inscription de l'ingénierie dans un contexte écosystémique intégrant des notions de rétroactions et enfin elle doit s'inscrire dans une optique de durabilité. La notion d'auto-organisation des écosystèmes est donc au centre de la définition de l'ingénierie écologique et l'action de l'Homme sur la mise en place du système peut se résumer à quelques actions de pilotage. L'ingénierie écologique doit en effet s'appuyer sur la compréhension des interactions entre les différents compartiments de l'écosystème, donc de leur fonctionnement, et sur les services et disservices écosystémiques qu'ils fournissent, ainsi que sur les besoins sociétaux, pour permettre la mise en place et le maintien d'écosystèmes multifonctionnels (Barot et al., 2017). L'ingénierie écologique s'inscrit dans le cadre des « solutions basées sur la nature », qui visent à « protéger, gérer durablement et restaurer les écosystèmes naturels ou anthropisés en réponses aux besoins sociétaux, dont les bénéfices sont à la fois tournés vers le bien-être des sociétés humaines et le maintien de la biodiversité » (définition adaptée de Walters et al., 2016). Ainsi les champs d'application possibles de l'ingénierie écologique sont très vastes et concernent des écosystèmes dont l'anthropisation est variable. On en trouve des exemples en milieu marin (Nicolas et al., 2014), dans la gestion des forêts (Lei et al., 2008), en agriculture à travers le développement de l'agroécologie (Lescourret et al., 2015), ainsi que dans le développement urbain à travers différents exemples tels que la construction de sols (nommé plutôt ingénierie pédologique) pour la production de biomasse (Grard et al., 2018) ou dans le cadre de réhabilitations d'anciens sites industriels (Séré et al., 2008). L'ingénierie écologique peut également être utilisée pour restaurer la fonctionnalité des sols (De Almeida et al., 2020), les activités anthropiques réduisant fortement la biodiversité et impactant le fonctionnement du sol (Eisenhauer et al., 2019).

1.3.2 Les enjeux pour les friches industrielles

Les dégradations physiques chimiques et biologiques des sols de friches industrielles, les rendent généralement peu fertiles (Wong and Bradshaw, 2003). Les impacts des activités industrielles peuvent être tels que la mise en place de procédés de dépollution soit nécessaire. En 2007, 4033 sites pollués étaient recensés en France métropolitaine sur lesquels des actions de remédiation ont été

entreprises (Antoni et al., 2008). En fonction de la nature des contaminants, il existe différentes méthodes de remédiation (CGDD, 2013; Pavel and Gavrilesco, 2008). Les sols contaminés aux polluants organiques peuvent notamment subir différents processus de dépollution comme la désorption thermique ou l'activation de bactéries produisant des exo-enzymes capables de dégrader les hydrocarbures aromatiques polycycliques (Bail industrie, 2003). Pour les sols pollués aux métaux, il est possible d'utiliser des piégeages hydrauliques afin de limiter la disponibilité et ainsi la mobilité des métaux dans le sol (Colombano et al., 2010; Yao et al., 2012).

Si les sols de friches industrielles présentent des niveaux de contaminations résiduelles faibles, les sols peuvent être réhabilités, afin d'atteindre des objectifs pouvant répondre à un besoin économique ou écologique. C'est dans ce contexte que l'ingénierie écologique peut contribuer à la réhabilitation de ces sols, basées sur les actions du vivant. Les techniques de phytoremédiation, basées sur l'utilisation des plantes pour extraire ou stabiliser les métaux dans le sol, sont un exemple d'ingénierie écologique en plein essor depuis une vingtaine d'années (Conesa et al., 2012; Mench et al., 2010; Pulford and Watson, 2003).. En revanche, encore très peu d'études sont menées sur les potentialités de la faune dans la mise en place de stratégie d'ingénierie écologique pour la réhabilitation des sols (De Almeida et al., 2020; Snyder and Hendrix, 2008). Pour appréhender la nécessité de développer des solutions basées sur les concepts de l'ingénierie écologique pour la réhabilitation des sols, il est intéressant d'étudier leur diversité et les différents fonctionnements qui existent au sein des écosystèmes sols. L'étude des conséquences de l'anthropisation sur le fonctionnement des sols permettra également d'en préciser les enjeux.

2 Diversité des sols et fonctions des humipedons

Les sols abritent une biodiversité extrêmement riche à l'échelle planétaire (Eisenhauer et al., 2019) et assurent le bien être des sociétés humaines de multiples façons. La préservation et la restauration de leur intégrité sont donc un enjeu majeur à l'heure actuelle. A travers cette partie, une présentation générale de la diversité et du fonctionnement des sols sera fait, notamment dans l'humipedon, qui sera défini ici. De plus, les enjeux concernant les sols anthropisés et notamment des Technosols de friches industrielles seront mis en évidence.

2.1 Diversité des sols

Les sols sont constitués à la fois de composants solides, minéraux et organiques, de liquides et de gaz. Ils sont caractérisés soit par des horizons soit par des couches, distinguables du matériau parent, par des additions, des pertes, des transferts et des transformations d'énergie et de matière et sont le siège de l'installation des plantes (IUSS Working Group WRB, 2015). La genèse des sols résulte notamment

de variables environnementales telles que les flux d'eau et les variations de températures, ainsi que l'action de macro et de microorganismes. Le sol diffère du matériau parent à partir duquel il a été formé par ses caractéristiques physiques, chimiques, biologiques, ainsi que par ses propriétés morphologiques (GSST, 2008). A l'échelle mondiale, la diversité des sols est très importante, en raison de la multitude de climats, de roches mères, de topographies, et de la diversité des organismes vivants qui prennent part à la pédogenèse (Figure 3). Dans la base de référence mondiale des ressources en sols, 32 groupes principaux sont recensés (IUSS Working Group WRB, 2006). Cette diversité des sols se manifeste à la fois par une diversité morphologique des horizons (Figure 3), et par une hétérogénéité importante des caractéristiques physiques et chimiques (Joimel et al., 2016). L'étude des sols doit alors permettre à la fois la compréhension des mécanismes de la genèse, du fonctionnement et de l'évolution des sols, et en même temps permettre une optimisation de leurs usages.



Figure 3 Exemples de différents profils de sols illustrant l'hétérogénéité existant entre différents sols ainsi que l'hétérogénéité verticale de certains des profils.

2.2 Qualité des sols

Les sols fournissent de nombreux services écosystémiques aux Hommes, tels que la production de fibres et de nourritures d'origine végétale, la régulation du cycle de l'eau, la fourniture de matière minérale (argiles, sables), ils supportent également les habitations humaines et sont le siège d'une importante biodiversité (Adhikari and Hartemink, 2016). La production de ces services est directement dépendante du fonctionnement des sols. Ces fonctions, telles que la production de biomasse, le stockage et le recyclage des nutriments, le stockage de carbone ou encore le stockage et la filtration de l'eau, sont issues de processus faisant intervenir simultanément des composants biotiques et abiotiques des sols (Lavelle, 1997; Nannipieri et al., 2003), Les sols sont donc dits multifonctionnels (Wagg et al., 2014). Outre les aspects fondamentaux, l'importance de la connaissance du fonctionnement des sols peut se justifier à partir de deux constats. Le premier est que les sols se forment naturellement à l'échelle des

temps géologiques (Targulian and Krasilnikov, 2007) et sont donc une ressource non renouvelable à l'échelle de l'Homme (Lal, 2015). Le second est que les pressions anthropiques sur les sols sont vraisemblablement plus importantes aujourd'hui qu'elles ne l'ont jamais été en raison des dégradations des sols causées par l'érosion (Pimentel, 2006), la pollution organique ou métallique (Osman, 2014), ou encore par l'érosion de la biodiversité (Jeffery and Gardi, 2010). L'émergence de la notion de « qualité des sols » à la fin du XX^e siècle (Bone et al., 2010) traduit la nécessité d'évaluer la capacité des sols à répondre au besoin d'un usage précis tout en maintenant un certain niveau de fonction. Elle peut être définie comme la « capacité d'un sol à fonctionner au sein d'un écosystème et à maintenir la productivité biologique, la qualité environnementale, ainsi qu'à promouvoir la santé des plantes et des animaux » (Doran and Parkin, 1994, 1996). Ainsi la définition de qualité du sol est complexe puisqu'elle fait à la fois référence à l'aspect productiviste et anthropocentré des écosystèmes, intimement dépendant des attentes sociétales, et en même temps, à la santé des organismes vivants, qui peut être évaluée à l'échelle d'une population d'organismes (ex. la santé d'une culture en système agricole), mais dont l'intégration de l'ensemble des taxons est, en pratique, plus complexe. Pour cela, des indicateurs ont été mis en place pour évaluer la qualité physique, chimique et biologique des sols. Les indicateurs de qualité des sols permettent d'évaluer le niveau des fonctions du sol (Volchko et al., 2013), un indicateur, dans le cas du fonctionnement ou de la qualité des sols, étant défini comme une propriété mesurable du sol. Cette propriété doit être fortement corrélée avec la fonction d'intérêt ciblée (Reinhart et al., 2015), en plus d'être facilement reproductible et sans que le coût ou le niveau d'expertise requis soit trop élevé (Rabot et al., 2018). Il existe différents indicateurs en ce qui concerne les sols, pouvant être biologiques (Joimel et al., 2017a; Paoletti and Bressan, 1996), chimiques (Velasquez et al., 2007) ou physiques (Rabot et al., 2018).

2.3 L'humipédon, un compartiment fonctionnel

La grande majorité des fonctions écologiques des sols prennent place dans le compartiment nommé « humipédon » (Zanella et al., 2017c). L'humipédon est défini comme le compartiment du sol en contact avec l'atmosphère (ou l'eau dans le cas des sols immergés) et dans lequel les matières organiques peuvent s'accumuler ou être mélangées aux matières minérales suite à des processus de bioturbation ou de percolation (Zanella et al., 2017c). Morphologiquement, il correspond aux horizons ectorganiques OL, OF et OH, s'ils sont présents et à l'horizon A. L'humipédon est le siège de processus clés qui régulent le fonctionnement des sols tels que la décomposition des matières organiques ou encore la structuration du sol (Figure 4). La décomposition de la matière organique dans les sols permet le recyclage des nutriments contenus dans la biomasse, qu'elle soit d'origine végétale ou animale, vers les plantes. Elle est réalisée par une chaîne d'interactions entre les organismes saprophages et les microorganismes. Environ un quart de la production primaire nette est fixé dans le sol sous forme de matière organique stable, dont les temps de résidences peuvent être de l'ordre de la décennie au siècle

(Lehmann and Kleber, 2015; Stockmann et al., 2013; Zanella et al., 2017a). Selon Amezketa (1999), cette matière organique, participe à la formation des micro-agrégats (< 250 µm) composant le complexe argilo-humique et dont la genèse se déroule dans les macro-agrégats (> 250 µm). De l'agrégation des matières organiques et minérales sous l'action de facteurs biotiques (racines, vers de terre) et de facteurs physiques (cycle humectation/séchage), résulte la structure du sol (Lal, 1998; Oades, 1988; Six et al., 2000). Cette organisation tridimensionnelle des constituants organiques et minéraux du sol lui confère des propriétés de porosité et de masse volumique, desquelles découlent les capacités de rétention d'eau et de flux d'eau et de gaz dans les sols (Bakker and Hidding, 1970). De la nature chimique des matières organiques de l'humipédon dépendront également les caractéristiques des eaux de percolation et ainsi de l'intensité du lessivage dans les horizons sous-jacents (Toutain et al., 1983).

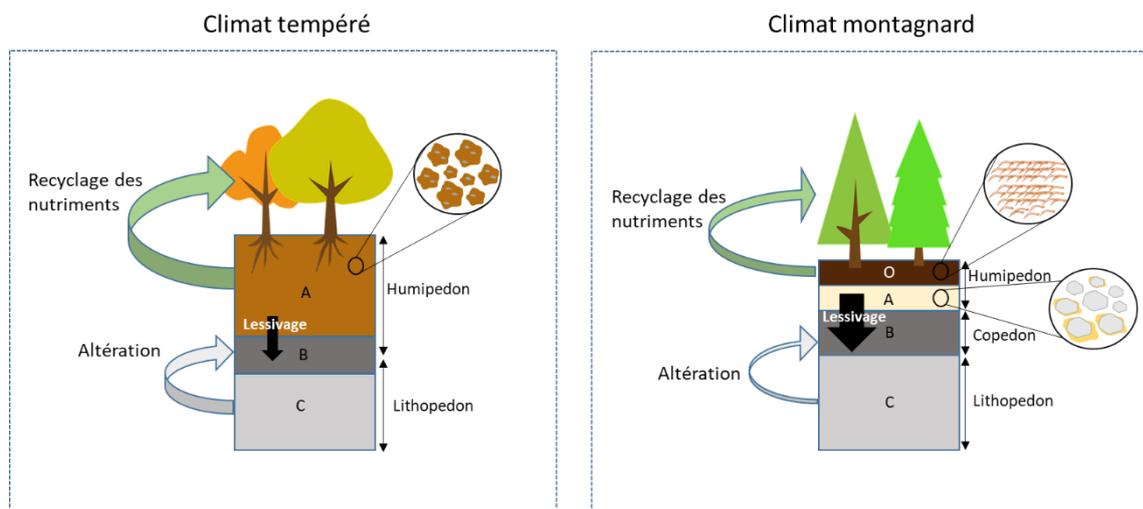


Figure 4 Différence de fonctionnement entre un Cambisol en climat tempéré et un Podzol en formation dans un climat montagnard. La largeur des flèches symbolise l'intensité du phénomène (représentation proposée à partir de (Bernier and Ponge (1994); Lundström et al. (2000); Ponge (2013); Zanella et al. (2017b)).

2.4 Les sols anthropisés – qualités et enjeux

Comme évoqué, les sols sont soumis à des pressions du fait des activités humaines et connaissent une anthropisation croissante (Béchet et al., 2017). Le degré d'anthropisation des sols est variable en fonction de l'usage qui en est fait ou qui en a été fait dans le passé. A l'échelle mondiale, les traces des activités humaines sont visibles, à quelques exceptions près, dans l'ensemble des sols (Ruddiman, 2013). La notion d'anthropocène est proposée et des débats au sein de la communauté scientifique de stratigraphie sont toujours en cours afin de déterminer si ces traces d'activité peuvent constituer une nouvelle ère géologique (Steffen et al., 2011). La définition d'un sol anthropisé est floue puisque tous

les sols porteront bientôt la marque de l'Homme à des degrés différents. En 2015, Morel et al., proposent un gradient d'anthropisation des sols qui dépend de leur capacité à être le support de végétation (Morel et al., 2015). Les sols scellés des milieux urbains sont alors les plus anthropisés, les sols cultivés, Luvisols ou Cambisols, étant à l'opposé du gradient. En France, l'anthropisation des sols s'est longtemps accompagnée d'une dégradation de leur qualité bio-physico-chimique, à travers la mécanisation de l'agriculture, l'expansion urbaine ou encore le développement des industries métallurgiques et sidérurgique (Bridges and Oldeman, 1999). Elle s'est également accompagnée d'une perte de services écosystémiques, notamment en ce qui concerne sa capacité à être support de biodiversité (Jeffery and Gardi, 2010) ou a connu une transition de la multifonctionnalité vers la fourniture de mono-service (Cousin et al., 2015). A l'inverse, certaines actions anthropiques visent à restaurer la qualité bio-physico-chimiques des sols, comme dans le cas d'actions de restauration écologique et qui peuvent être liées à des actions d'ingénierie écologique (De Almeida et al., 2020; Lescourret et al., 2015; Singh et al., 2016).

2.4.1 Les Technosols

Depuis 2006, la classification des sols reconnaît plusieurs sols anthropisés comme Technosols et Anthrosols (IUSS Working Group WRB, 2006). Les Technosols sont définis comme des sols contenant au moins 20% d'artefacts dans les 100 premiers centimètres ou, si l'épaisseur est moindre, contenant un matériau technique jusqu'à une couche continue (IUSS Working Group WRB, 2015). De par cette définition, les Technosols sont caractérisés par une forte hétérogénéité verticale et horizontale. En ce qui concerne leurs caractéristiques physico-chimiques, l'importante diversité des matériaux parents à l'origine des Technosols rend délicate leur définition générique. Les artefacts constituant les Technosols peuvent être des résidus de ciments ou de briques, des boues ou encore des terres industrielles. Chaque constituant confère initialement au sol des propriétés physiques et chimiques particulières (Morel et al., 2005). En revanche, il existe des tendances concernant certains paramètres, qui sont généralement observées. Il s'agit notamment de teneurs élevées en particules de la granulométrie des sables, de l'ordre de 55 à 60% et de faibles teneurs en particules de la granulométrie des argiles, de l'ordre de 15% (Lefort, 2009), ainsi que des valeurs de pH élevées, dépassant régulièrement la neutralité (Joimel et al., 2016). Le pH élevé des Technosols résulte généralement des carbonates de calcium contenus dans les matériaux technogéniques, pouvant provenir de la démolition des bâtiments par exemple (Burghardt et al., 2015). Les teneurs en carbone organique et le C/N, deux indicateurs classiques de la qualité chimique des sols, peuvent être élevés en raison des faibles teneurs en azote, c'est notamment le cas dans les Technosols des sites industriels où sont présents des composés organiques anthropiques, riches en carbone, tels que le coke, le charbon... (Morel et al., 2005). Dans les Technosols, les indices de qualité physico-chimiques classiquement utilisés ne sont donc pas nécessairement pertinents.

Il a été mis en évidence que certains processus pédogénétiques se réalisent à des pas de temps plus courts dans les Technosols que dans des sols naturels ou semi-naturels. C'est notamment le cas de la formation des micro- et des macro-agrégats (Pey et al., 2014a), l'évolution de la capacité de rétention d'eau, ainsi que la mise en place de réaction de décalcification (Séré et al., 2010). Si la majorité des processus pédogénétiques des Technosols sont similaires à ceux des sols naturels, il est possible d'avoir des combinaisons de processus au sein des Technosols qui ne peuvent être simultanés pour des sols « naturels » d'une même région climatique (Huot et al., 2015).

2.4.2 Les sols de friches industrielles

2.4.2.1 Contexte

En France, la désindustrialisation qui fit suite à la crise du système industriel dans les années 1970 et 1980 a conduit à une forte augmentation du nombre de friches industrielles, avec plus de 8000 ha recensés sur le territoire lorrain par l'ADEME en 2016 (ADEME (Laurent Chateau), MODAAL Conseil (Yann Milton, Ségolène Petit) et TESORA (Benjamin Pauget, 2018). Certaines régions telles que les Hauts-de-France et le Grand-Est ont un passé industriel fort, notamment dans les secteurs de la métallurgie, de la sidérurgie ainsi que de l'extraction et la transformation du charbon. Les activités industrielles ont entraîné une dégradation de la qualité physique, chimique et biologique des sols (Burghardt, 1994). Ainsi, ces dernières décennies, le fonctionnement des sols urbains et industriels a beaucoup été étudié. La création en 1998 d'un groupe de travail sur les sols urbains, industriels, routiers et miniers (en anglais SUTMA : Soils of Urban, Industrial, Traffic and Mining Area) au sein de l'Union Internationale des Sciences du Sol (IUSS) a permis de reconnaître leur importance au niveau mondial (Burghardt et al., 2015).

De plus, la réhabilitation des friches industrielles représente aujourd'hui un enjeu écologique, économique et scientifique important comme l'atteste par exemple la création dans le Grand Est en 2002 du groupement d'intérêt scientifique sur les friches industrielles (GISFI, <http://gisfi.univ-lorraine.fr>). Les sols des friches industrielles appartiennent donc au groupe des SUTMA mais peuvent présenter différents niveaux d'anthropisation. La notion de friche industrielle renvoie donc à un usage passé des sols mais pouvant appartenir à plusieurs typologies, la majorité étant des Technosols (Vincent et al., 2018). Les Technosols de friches industrielles peuvent résulter de l'infiltration d'importantes quantités de composés chimiques issus de l'activité industrielle ou, plus généralement, être directement constitués de composants technogéniques tels que des cendres, des scories, des décombres de bâtiments ou d'autres infrastructures ou encore de déchets et de sous-produits issus des activités industrielles (Burghardt, 1994).

En plus des caractéristiques physico-chimiques des Technosols précédemment évoquées (texture grossière, pH élevé, peu de nutriments), les Technosols de friches industrielles peuvent

présenter des valeurs extrêmes de certains paramètres. Des sols environnant des fonderies de zinc peuvent présenter des concentrations en zinc de l'ordre de 34800 mg.kg⁻¹ de zinc, 5840 mg.kg⁻¹ de plomb et 192 mg.kg⁻¹ de cadmium (Gillet and Ponge, 2002). Des Technosols de friches industrielles, issus notamment de bassins de décantation peuvent présenter des valeurs moyennes de 24800 mg.kg⁻¹ de plomb et 21000 mg.kg⁻¹ de zinc et 106 mg.kg⁻¹ de cadmium (Hermine Huot et al., 2013). Dans le cas des cokeries, les sources de pollutions ou de contaminations peuvent être liées à la diffusion des cendres résultants du processus de pyrolyse ou à l'utilisation de sous-produits dans la mise en place de remblais suite à la fermeture des usines. En ce qui concerne les polluants organiques, tels que les hydrocarbures aromatiques polycycliques, des concentrations moyennes supérieures à 15000 mg.kg⁻¹ peuvent être mesurées à la suite de la cessation des activités industrielles (Bail industrie, 2003). Ainsi la qualité physico-chimique des Technosols de friches industrielles peut fortement varier entre différentes friches en fonction des activités initiales. Les caractéristiques physico-chimiques particulières des Technosols de friches industrielles les distinguent des sols faiblement anthropisés et peuvent donc avoir des conséquences sur la biodiversité des sols. Ainsi les enjeux concernant la biodiversité des Technosols de friches industrielles sont double. Dans un contexte d'érosion de la biodiversité, il est nécessaire d'appréhender leur capacité à être support de biodiversité, notamment de faune édaphique (Joimel et al., 2017b; Vincent et al., 2018)

Dans un contexte d'optimisation des services écosystémiques il est également nécessaire d'étudier le rôle des organismes capables de coloniser les Technosols de friches industrielles dans leur refunctionalisation. Il conviendra donc, dans un premier temps, de présenter la diversité de faune édaphique dans des sols faiblement anthropisés afin de mettre en évidence les paramètres qui structurent les communautés. Dans un second temps, il conviendra de présenter l'état des connaissances sur la colonisation des Technosols de friches industrielles par la faune édaphique et de mettre en évidence les différences existantes avec les écosystèmes faiblement anthropisés.

3 La diversité de faune du sol

Les sols représentent l'habitat d'une très forte diversité de microorganismes, d'invertébrés et de vertébrés à l'échelle mondiale. Plusieurs classifications des organismes du sol coexistent dans les sciences du sol. Une première est la classification phylogénétique ou taxonomique ou linnéenne, consistant à attribuer une espèce (ainsi que l'ensemble des niveaux taxonomiques supérieurs) à chaque individu. Une seconde classification, peut s'ajouter à la première et se réfère à la taille des organismes et pour la faune, permet de séparer la microfaune, dont les organismes ont une longueur corporelle inférieure à 0,2 mm, de la mésofaune, dont la taille est comprise entre 0,2 et 4 mm et enfin de la macrofaune qui regroupe les organismes dont la longueur corporelle est comprise entre 4 et 80

mm. La mégafaune existe également et regroupe l'ensemble des organismes dont la longueur est supérieure à 80 mm (Gobat et al., 2010; Swift et al., 1979). Il est également possible d'étudier les organismes d'après leur fonction dans l'écosystème, en ayant recours à l'utilisation de traits fonctionnels (Pey et al., 2014b). Une présentation non exhaustive de la diversité taxonomique des sols, puis fonctionnelle ainsi que les caractéristiques organisationnelles des communautés de faune du sol sont proposées dans cette partie.

3.1 Présentation des grands groupes taxonomiques de la faune du sol

Dans les sols, la diversité zoologique représente de nombreux groupes taxonomiques. La répartition des organismes dans la classification linnéenne se fait tout d'abord en fonction du nombre de paires de pattes que possède chaque individu, puisque les organismes zoologiques composant l'ensemble de la mésofaune et de la macrofaune sont invertébrés. Les organismes sans paire de pattes appartiennent à la classe des gastéropodes, pour les escargots et à la sous classe des oligochètes pour les lombrics et les enchytréides (Frouz et al., 2005; Ruiz et al., 2008). Les organismes à 3 paires de pattes appartiennent à la classe des insectes. La diversité taxonomique des insectes est importante dans les sols, dont beaucoup vivent au stade larvaire. Parmi les insectes édaphiques, l'ordre des coléoptères est composé de familles tels que les carabidés, staphylinidés, ou encore de stades larvaires appartenant à la famille des curculionidés ou des élatéridés (Ruiz et al., 2008). La classe des insectes contient également des organismes appartenant à l'ordre des diptères, essentiellement au stade larvaire, des hyménoptères, essentiellement de la famille des formicidés ou encore à l'ordre des hémiptères, surtout représentés par les sous-ordres des homoptères et des hétéroptères. Chez les organismes à 3 paires de pattes se trouvent également les diploures ainsi que les collemboles, pouvant appartenir aux ordres des poduromorphes, entomobryomorphes ou des symphypléones par exemple. Les organismes à 4 paires de pattes présents dans les sols appartiennent à la classe des arachnides, au sein de laquelle se trouvent les araignées ou encore les acariens. Les organismes du sol possédant 7 paires de pattes appartiennent à l'ordre des isopodes et correspondent aux cloportes (Warburg, 1987). Enfin les organismes dont le nombre de paires de pattes est supérieur à 7, correspondent au sous-embranchement des myriapodes et sont essentiellement répartis dans les classes des chilopodes et des diplopodes (Demange, 1981).

3.2 Considération fonctionnelle de la faune du sol

Il est considéré qu'au sein des sols, la faune remplit de nombreuses fonctions. Ces fonctions résultent des interactions entre les organismes édaphiques et leur milieu ou des interactions entre organismes au sein d'un même écosystème. La fonction d'un organisme peut par exemple se référer à son type trophique. Dans ce cas, il existe au sein des sols des organismes appartenant à des groupes taxonomiques différents mais partageant certaines fonctions, et pouvant donc présenter un certain degré

de redondance fonctionnelle. Dans les sols coexistent différents types trophiques, parmi ceux-ci, les prédateurs, tels que les araignées, de nombreux carabes ou encore les chilopodes (Salmon et al., 2006). Les organismes se nourrissant de matières organiques en décomposition, généralement dans la litière, appelés saprophages ou détritivores, regroupent certains isopodes, diplopodes ou des lombricidés de catégorie écologique épigés et anéciques, ou encore certains acariens tels que les oribates (David, 2014; Salmon et al., 2006). D'autres lombricidés, les endogés, se nourrissent de la matière organique du sol se trouvant en profondeur et sont définis comme géophages (Curry and Schmidt, 2007). Les phytophages se réfèrent aux organismes se nourrissant de végétaux vivants, tels que les larves d'élatéridés qui se nourrissent de racines vivantes par exemple, et peuvent également être présents dans les sols. Certains organismes se nourrissent essentiellement de mycélium de champignons dégradant la matière organique, tels que certains collemboles et certains isopodes (Ihnen and Zimmer, 2008; Ponge, 1991).

Il existe de nombreuses autres fonctions réalisées par la faune du sol et résultant directement ou indirectement de leur comportement et de leur préférence alimentaire, d'habitat, ou de leur capacité de dispersion. Par exemple, les lombricidés font partie des ingénieurs de l'écosystème car ils forment des microstructures organo-minérales durables servant d'habitat à d'autres organismes (Lavelle et al., 1997). L'action de bioturbation, définie comme le brassage des éléments nutritifs contenus dans les matières organiques avec le reste des constituants du sol (Scharpenseel and Becker-Heidmann, 1990), entraîne la formation de structures biologiques et confère au sol des propriétés physiques, telles que sa porosité inter et intra-agrégats, desquelles va dépendre la survie d'autres organismes dans le milieu (Blanchart et al., 1999). Un rôle similaire est accordé aux fourmis et aux termites dans différents écosystèmes (Lavelle et al., 1997). La mobilité des organismes au sein du sol peut permettre de réaliser des fonctions telle la dispersion des propagules de champignons par certains collemboles ou acariens, dont la présence de poils en surface du corps permettent la fixation des propagules qui seront ensuite redistribuées dans le milieu (Lussenhop, 1992). Les capacités digestives des organismes sont aussi à l'origine de fonctions telle que l'augmentation de la minéralisation de l'azote dans le cas des déjections produites par certains lombricidés (Lavelle et al., 1992).

3.3 Les indices d'étude des communautés de faune du sol

Puisqu'il a été montré dans les premières parties de ce chapitre que le fonctionnement d'un écosystème dépend de sa biodiversité, le fonctionnement de l'écosystème sol dépend ainsi en partie de la structure des communautés faunistiques qui le composent. En écologie, il existe différentes mesures et indices qui permettent de caractériser la structure d'une communauté et dont la complémentarité est importante afin de décrire précisément les communautés (Austin, 1999; James and Rathbun, 1981). La densité correspond à un nombre d'organismes par unité d'espace. Une abondance élevée pour une espèce dans un milieu donné, peut indiquer que les conditions lui sont favorables, en terme de quantité

de ressources nécessaires primaires (régulation bottom-up) ou en terme de faible pression de sélection exercée par les prédateurs (régulation top-down). La richesse, pouvant être taxonomique ou trophique se réfère au nombre de groupes taxonomiques ou de types trophiques présents dans la population, indépendamment du nombre d'individus au sein de chaque groupe. Les proportions, exprimées en pourcentage, indiquent la quantité d'organismes d'un taxon ou d'un type trophique donné sur le nombre total d'organismes dans la communauté. L'indice de Shannon (ou Shannon-Wiener), qui prend en compte à la fois la richesse taxonomique et la densité d'organismes au sein de chaque groupe, traduit le niveau de complexité de la structure de la communauté, plus précisément son entropie. L'indice de Shannon est toujours positif et est élevé pour des communautés fortement hétérogènes (Peet, 1974), tandis que des communautés dont l'espèce dominante représente une très grande proportion des espèces totales présenteront un indice de Shannon bas. Des exemples de structures de communautés de faune du sol sont présentés sur la Figure 5 dans différents milieux, plus précisément des « patches » définis comme des surfaces discrètes d'un habitat, capables de contenir une population ou une communauté d'organismes (Leibold et al., 2004). Dans ce cas théorique, la communauté A a une richesse spécifique, un indice de Shannon et une densité d'organismes plus importante que les deux autres communautés. La communauté B a une richesse spécifique égale à celle de la communauté C et une forte proportion de l'espèce bleue. L'espèce verte serait ici une espèce généraliste c'est-à-dire adaptée à vivre dans chacun des milieux mais faiblement compétitive comme le traduit son abondance.

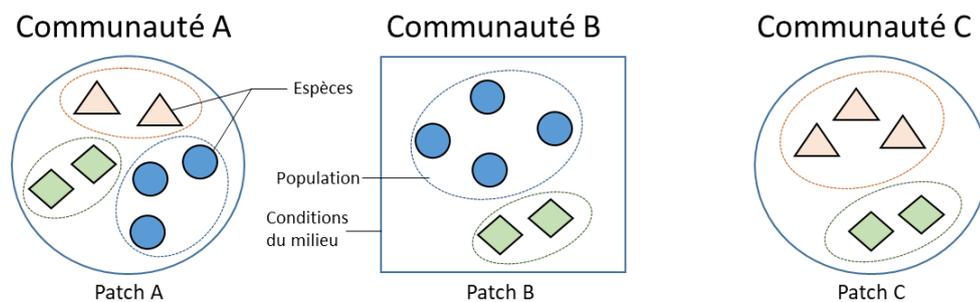


Figure 5 Exemple de répartition de trois espèces au sein de trois patches, correspondant à des biotopes dont les caractéristiques physico-chimiques sont homogènes au sein d'un patch et hétérogènes entre deux patches.

3.4 Facteurs environnementaux influents sur la composition des communautés de faune du sol

La structure des communautés de la faune du sol n'est pas homogène dans tous les sols. Elle dépend de nombreux paramètres, biotiques et abiotiques. La structure de la communauté va dépendre de filtres environnementaux agissant à différentes échelles limitant la colonisation et l'installation de

certaines organismes. A partir d'un ensemble théorique d'espèces à l'échelle d'une région, c'est-à-dire d'un ensemble d'habitats (Leibold et al., 2004), les filtres environnementaux peuvent être conceptualisés comme une succession de tamis dont seules les espèces possédant les traits fonctionnels adaptés seraient en mesure de passer au travers et de former la communauté locale (Figure 6). Ainsi le niveau de filtre le plus global correspond à la capacité de dispersion des organismes, essentiellement liée aux traits fonctionnels ayant une influence sur la mobilité des organismes. L'exemple le plus évident est l'avantage dispersif qu'offre la présence d'ailes pendant au moins un des stades du cycle de vie d'une espèce d'insectes pour la colonisation de nouveaux habitats. La présence d'organe de saut tel que la furca chez certains collemboles peut également permettre une meilleure dispersion des organismes par rapport aux espèces n'en possédant pas (Joimel et al., 2018). Le second niveau correspond aux filtres abiotiques, également appelés contraintes d'habitats (Lake et al., 2007). Dans le cas de l'écosystème sol, le pH, la température du sol ou encore les teneurs en argiles par exemple représentent des filtres pouvant, en fonction de leur valeur, exclure certaines espèces de lombricidés (Sánchez et al., 1997). La présence de pollution dans le sol, aux métaux lourds notamment, peut également représenter un filtre abiotique contre l'installation durable de nombreux organismes, notamment aux lombricidés, indépendamment de leur capacité de dispersion (Gillet and Ponge, 2002) alors que d'autres organismes, tels que les collemboles, peuvent être très abondants même dans des sols présentant une forte concentration en métaux lourds (Huot et al., 2018; Joimel et al., 2017a). Enfin les filtres biotiques correspondent aux interactions existantes entre les différents organismes composant une communauté. La compétition interspécifique entre plusieurs espèces ayant un même type trophique et un chevauchement de niches écologiques se traduisant par une même source de nourriture, constitue un exemple de filtre biotique (régulation bottom-up). Une autre forme de compétition interspécifique, la prédation, peut représenter un autre exemple de filtre biotique, cette fois-ci exercé par les prédateurs sur les proies (régulation top-down) (Cristofoli and Mahy, 2010).

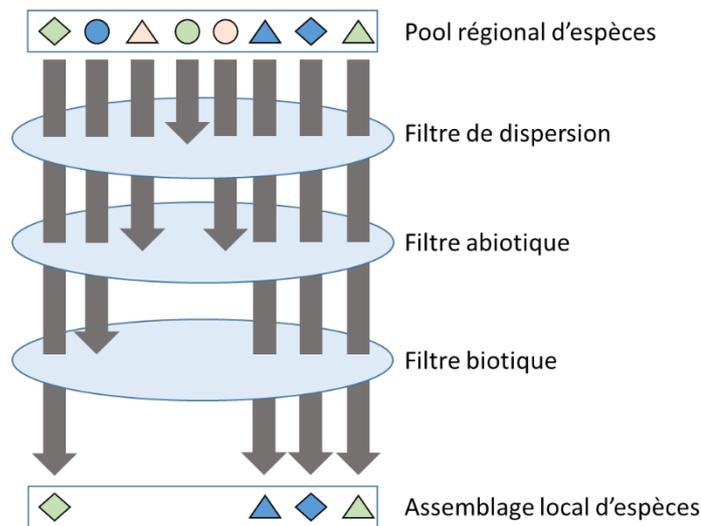


Figure 6 Schéma de l'effet des différents filtres biotiques et abiotiques sur la structure des communautés de faune édaphique (adapté de Poff, 1997 et Lake et al., 2007).

Ainsi l'assemblage des communautés faunistiques du sol au sein d'une région est défini par un ensemble de filtres. Ces assemblages sont également dynamiques dans le temps, puisque les organismes interagissent avec leur milieu, et entre eux ! et que des événements stochastiques peuvent entraîner des perturbations et ainsi modifier les caractéristiques biotiques et abiotiques du sol. Un exemple concret de ce phénomène est l'invasion des forêts du nord des Etats-Unis d'Amérique, notamment dans les états du Minnesota, du Wisconsin et du Michigan, par les lombricidés. En incorporant les matières organiques dans les horizons minéraux, les vers de terre ont modifié la qualité de la source de nourriture et son accès à d'autres organismes (Alban and Berry, 1994). Cela a également eu pour effet de modifier les cycles des nutriments (Hale et al., 2005) donc la structure des communautés végétales, en diminuant parfois la richesse spécifique des communautés de plantes (Hale et al., 2006). La présence de ces espèces invasives se traduit ensuite par des boucles de rétroactions qui modifient le stade climacique de l'écosystème et rappelle les points de basculement évoqués dans la partie 1.1. A l'échelle d'une région telle que définie précédemment, l'organisation de la structure des communautés au sein des différents patches correspond à la métacommunauté, définie comme un ensemble de communautés locales pouvant interagir les unes avec les autres par des processus de dispersion (Wilson, 1992). Au sein d'une région, la structure d'une communauté locale peut-être limitée par la capacité des organismes à se disperser entre deux patches dont les conditions abiotiques sont les mêmes (Figure 7a). Elle peut également dépendre des différences de ressources entre deux patches et résulter de l'interaction entre les caractéristiques abiotiques des patches et la capacité de dispersion des espèces (Figure 7b). L'extinction d'une population dans un patch où elle est peu compétitive, peut être empêchée par d'importants flux de migration depuis un patch dans lequel elle est fortement compétitive (effet de sauvetage, Figure 7c). Enfin la structure des communautés peut

être régulée par des migrations aléatoires des organismes dans le cas où toutes les espèces ont les mêmes pouvoirs de dispersion et de compétition (Figure 7d) (Leibold et al., 2004).

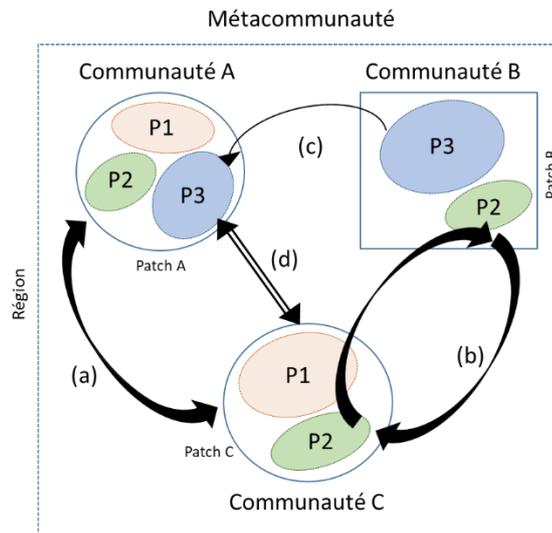


Figure 7 Représentation conceptuelle de la structuration d'une méta-communauté et des flux d'individus entre deux populations (P). Le sens des flèche symbolise la direction de la migration et la largeur symbolise l'intensité des flux et peut dépendre soit de la capacité dispersive des organismes soit de la ressemblance abiotique entre les deux patches (adapté de Leibold et al., 2004). (a) dispersion entre 2 patches de même qualité abiotique ; (b) dispersion entre 2 patches de qualité abiotique différente (c) effet de sauvetage ; (d) migration aléatoire

3.5 Colonisation des humipedons de Technosols par la faune édaphique

La structure des communautés locales de faune édaphique des Technosols est soumise aux mêmes filtres que ceux présentés dans la section 3.4 de ce chapitre. Comme décrit précédemment, les Technosols peuvent être caractérisés par des paramètres physico-chimiques très hétérogènes, voire parfois extrêmes, pour certains paramètres, dont les gammes de valeurs peuvent largement dépasser celles des humipedons faiblement anthropisés (i.e. teneurs très élevées en certains métaux) et peuvent laisser penser à une forte pression abiotique sur la colonisation de la faune édaphique.

Dans les premiers stades d'évolution des Technosols, le filtre de dispersion est prédominant. La colonisation se fait à des dynamiques différentes en surface et dans le sol et dépend de la taille des organismes (Wanner and Dunger, 2002). Au sein de certains groupes taxonomiques, la colonisation peut se faire par des mécanismes différents du fait de traits différents. C'est notamment le cas pour les collemboles qui peuvent être dispersés passivement dans les airs, ou activement en se déplaçant en surface ou dans le sol (Dunger et al., 2002; Joimel et al., 2018). La colonisation peut être accélérée par la présence de corridors écologiques, notamment pour les vers de terre, les enchytréides et les

collembolés, dont les traits de dispersion sont différents (Rantalainen et al., 2005) et la structure des communautés est également soumise à l'usage des sols (Burrow, 2018; Nahmani and Rossi, 2003). En terme d'abondance, il a été montré que le nombre de saprophages augmente de façon continue avec le temps dans un Technosol construit (Hedde et al., 2018) et dans des sols réhabilités à la suite d'activités minières (Frouz et al., 2008). En ce qui concerne les lombricidés, Eijsackers, (2010) met en évidence le fait que les capacités de dispersions des individus ne sont pas le principal facteur limitant la colonisation des sols anthropisés (Eijsackers, 2010).

En effet, les filtres abiotiques des Technosols, notamment le pH, la dessiccation, la température ou encore le niveau de contaminations des sols, ont été montrés comme des déterminants locaux dans le succès de colonisation des lombricidés, essentiellement des anéciques et endogés (Eijsackers, 2010). Un gradient de contamination aux métaux lourds dans les sols d'une ancienne fonderie de zinc a permis de mettre en évidence l'existence d'une valeur seuil à partir de laquelle le filtre abiotique représenté par la pollution métallique excluait les communautés de vers de terre (Gillet and Ponge, 2002). Attribuer une valeur chiffrée à ce seuil reste néanmoins délicat, notamment en raison de la multi-contamination du site, au zinc, plomb et cadmium. Les lombricidés peuvent également coloniser des sols contaminés par des cendres issues des activités industrielles (Vimmerstedt, 1983) mais la mortalité de ces organismes augmente avec la concentration en cendres dans le sol (Ma and Eijsackers, 1989), mettant ainsi en évidence la complexité de définir le filtre abiotique dans la colonisation des Technosols de friches industrielles par les lombricidés. En accord avec ce postulat, des études ont montré que la recolonisation de la faune édaphique peut également être accélérée par les processus de dépollution (Gospodarek et al., 2016). La sensibilité de la faune aux filtres abiotiques tels que la pollution métallique dépend des organismes. Certaines espèces d'isopodes comme *Porcellio scaber* ou encore *Oniscus asellus* sont capables d'ingérer et d'accumuler puis d'excréter différents métaux lourds comme le zinc ou le cuivre (Gál et al., 2008; Udovic et al., 2013). Mais la présence de métaux dans les matières organiques peut entraîner des modifications physiologiques, telles que des modifications de la structures des tissus impliqués dans la digestion (Žnidaršič et al., 2003), du microbiote intestinal (Lapanje et al., 2010, 2007) ainsi qu'une diminution de la croissance des individus (Godet et al., 2011).

Ces différents exemples de colonisation des Technosols et des sols fortement anthropisés par la faune indiquent donc une dynamique temporelle complexe, dépendant à la fois des traits des organismes des caractéristiques physico-chimiques de ces sols. Or ces études portent généralement sur l'évolution de la colonisation d'un substrat donné au cours du temps (Frouz et al., 2008; Hedde et al., 2018) ou sur les interactions entre les paramètres physico-chimiques et un nombre réduit d'espèces. D'après la variabilité de la nature physico-chimique des substrats de Technosols existante et les différentes stratégies de réhabilitation des sols de friches industrielles qui peuvent être rencontrées, de nombreuses questions restent ouvertes quant aux interactions entre les paramètres physico-chimiques des Technosols et leur différente capacité à abriter une diversité édaphique. Notamment, cela concerne le lien entre la

fertilité physico-chimique des Technosols, qui peut se traduire par ses caractéristiques agronomiques et des éventuelles traces de contamination résiduelles, et son niveau biodiversité, à la fois trophique et taxonomique.

Si les relations directes entre la nature du substrat et la structure des communautés ont été illustrées, l'évolution des interactions entre la faune, le substrat mais également la végétation et les matières organiques est dynamique dans le temps. En effet, l'assemblage des communautés dépend de la végétation, notamment de l'utilisation d'espèces à feuilles caduques ou persistantes, résultant généralement de la stratégie de réhabilitation (Dunger and Voigtländer, 2009). Les espèces à feuilles caduques favorisant les organismes de la macrofaune tels que les larves de diptères, les diplopodes et les lombricidés, tandis que les espèces à feuilles persistantes favorisent les microarthropodes (Frouz et al., 2008, 2006b). Ainsi, la colonisation des Technosols par les saprophages dépend de la présence de sources de nourriture, généralement de matières organiques d'origine végétale, soit néoformées directement sur le site, soit apportées au moment de la réhabilitation (Burrow, 2018). Les conditions initiales de l'implémentation des Technosols peuvent également structurer l'évolution des communautés (Pruvost et al., 2020), notamment des formicidés et des lombricidés (Vergnes et al., 2017).

Le développement de l'étude de la colonisation des organismes sur des Technosols étant encore récent, de nombreuses questions subsistent quant aux facteurs qui déterminent la structure de communautés édaphiques de ces sols. Notamment, la question se pose de comment se structurent les méta-communautés édaphiques à l'échelle d'une friche industrielle en fonction des caractéristiques physico-chimiques des sols qui la constitue

En raison de la variabilité taxonomique et trophique dans les communautés de faune édaphique existant dans les sols pour les raisons évoquées ci-dessus, les fonctions écologiques réalisées par la faune édaphique ne seront pas les mêmes dans tous les sols. Lors de ces travaux de thèse, l'attention a été portée sur le groupe fonctionnel des saprophages, à un rang taxonomique élevé, en raison de ses interactions avec la matière organique d'origine végétale (David, 2014) et de l'importance de sa dynamique dans les cycles du carbone et des nutriments et donc dans la fertilité des sols. Il convient maintenant de préciser la nature de ces interactions ainsi que leurs conséquences sur le fonctionnement des sols en considérant, de façon intégrée, les échelles spatio-temporelles adéquates. Pour cela, l'état des connaissances sur le rôle des saprophages sera présenté dans un premier temps en considérant les humipedons peu anthropisés. Puis, dans un second temps, l'état des connaissances sur le rôle des saprophages dans le fonctionnement des humipedons de Technosols de friches industrielles sera présenté, à travers la proposition d'un indicateur fonctionnel de leur rôle : la forme d'humus. Le potentiel de cet indicateur dans le développement de stratégie de réhabilitation par ingénierie écologique sera également adressé.

4 Rôle des communautés de saprophages dans le fonctionnement de l'humipédon

L'action des saprophages dans la transformation de la matière organique d'origine végétale est considérable. Il a été estimé que 40% de la litière sénescence annuelle d'une forêt d'érable peut être consommée par une seule espèce de larve de diptère de la famille des *Bibionidae* (Frouz et al., 2015a) et que la population de larves de diptère du genre *Bibio* peut consommer l'équivalent de l'ensemble des retombées annuelles de litière de feuilles en milieu tempéré (Karpachevsky et al., 1968). Une population de *Lumbricus terrestris* peut consommer 94% des retombées annuelles de feuilles composant la litière forestière de feuillus (Knollenberg et al., 1985). Il en résulte la production de biostructures en quantités telles qu'elles peuvent former des horizons entiers dans les humipédons (Bal, 1970). Or les conséquences de cette transformation de la matière organique d'origine végétale sur le fonctionnement des écosystèmes soulèvent encore de nombreuses questions. La complexité de ce processus réside notamment dans la multiplicité des traits des organismes saprophages ainsi que des traits des matières organiques consommées et également dans les interactions avec les paramètres abiotiques extérieurs (climat, roche mère etc.). Dans cette partie, seront présentés de façon intégrative, les différentes échelles d'étude des déjections, de la plus fine vers la plus générale, les processus qui régissent (i) la production de déjections et (ii) les conséquences sur le fonctionnement de l'humipédon par l'étude des formes d'humus.

4.1 Caractéristiques des biostructures des saprophages

L'assimilation de la matière organique par les saprophages n'étant pas complète (Van der Drift, 1951), ces organismes rejettent dans leur environnement des déjections, holoorganiques ou organo-minérales (Bal, 1970; Warburg, 1987). Dans la littérature, ces déjections sont définies par différents termes : biostructures, fèces, excréments, agrégats biogéniques, boulettes fécales, turricules, modexies etc (Bal, 1973). Le terme turricule est spécifiquement utilisé pour les déjections de surface des vers de terre anéciques, tandis que le terme de boulette fécale se réfère généralement aux déjections d'isopodes, diplopodes, enchytréides, acariens ou collemboles. S'il existe donc quelques spécificités entre les différents termes, ils partagent une définition commune : « un excréta solide résultant de l'action digestive de la faune, composé de matériaux consommés non résorbés. Les excréments contiennent en plus du matériel ingéré, des éléments provenant directement du tube digestif des animaux, tels que des bactéries intestinales, des sécrétions, des enzymes etc » (définition adaptée de la version anglaise de Bal, 1973). Ainsi à partir de cette définition, il est possible d'attribuer un certain nombre de caractéristiques physiques, chimiques et biologiques aux biostructures des saprophages. Dans ce manuscrit, ces caractéristiques seront regroupées sous le terme de « traits » des biostructures.

- Les traits physiques des biostructures sont par exemple la taille, la forme, la densité, la surface, le volume, la taille moyenne des fragments ou encore la capacité de rétention en eau.
- Les traits chimiques des déjections se rapportent à leur composition élémentaire, les concentrations en carbone et azote par exemple, ainsi qu'à la présence et à la proportion de composés organiques, tels que polyphénols, sucres simples ou encore lignine.
- Enfin les traits biologiques des déjections se réfèrent essentiellement aux communautés microbiennes présentes dans les déjections, c'est-à-dire à la présence ou absence, la quantité et l'activité des microorganismes.

Les traits des déjections dépendent non seulement de l'organisme qui les produit mais également des traits de la matière organique consommée et de l'éventuelle présence de minéraux tels que les quartz dans l'alimentation (David, 2014). De plus, certaines espèces de saprophages parmi les isopodes, diplopodes, collemboles ou acariens choisissent leur nourriture en fonction de son appétence, c'est-à-dire de ses caractéristiques physico-chimiques, mais également en fonction des microorganismes présents dans les litières (Ihnen and Zimmer, 2008; Maraun and Scheu, 1996). La Figure 8 indique schématiquement les paramètres faisant varier les traits initiaux des déjections.

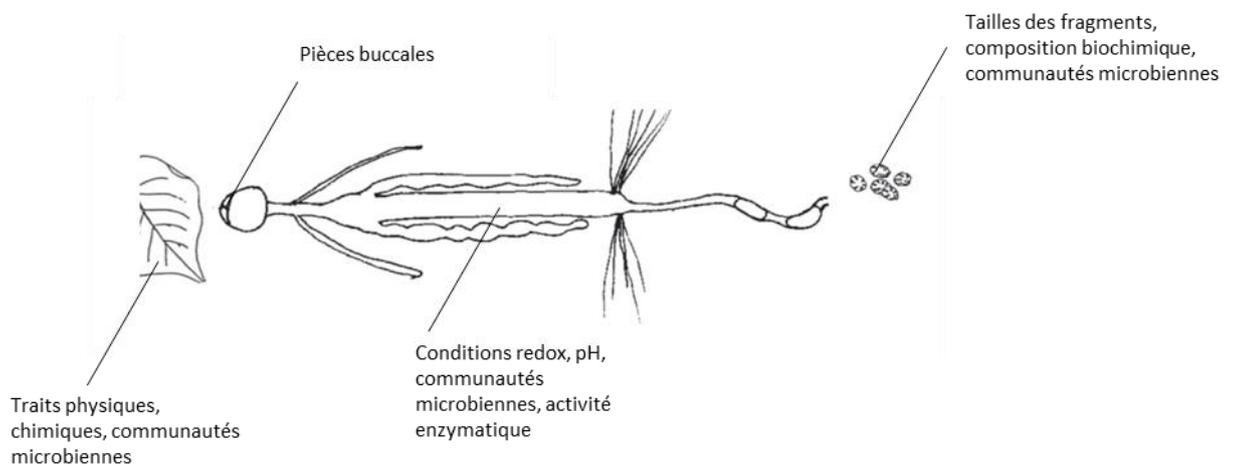


Figure 8 Sièges de la variabilité des interactions saprophages-matières organiques dans la production des biostructures (adapté de Frouz et al., 2015).

Les deux grands groupes les plus étudiés vis à vis de leurs déjections sont les Lombricidés d'une part, et les macro-saprophages épigés (essentiellement isopodes, diplopodes et larves de diptères) d'autre part. Le nombre réduit d'études portant sur les micro-arthropodes saprophages s'explique essentiellement par la difficulté expérimentale que représente l'étude de leurs déjections, dont la taille n'est que de quelques dizaines de microns (Ponge, 1991).

4.2 Mécanismes de transformations des matières organiques par les saprophages

4.2.1 Transformations physiques

De l'action des pièces buccales de la faune du sol résulte la fragmentation des matières organiques de la litière, essentiellement constituées de feuilles mortes mais également de fragments de bois morts ou d'écorces. La taille des fragments qui composent les déjections dépend de l'organisme producteur, mais également de la présence de minéraux qui peuvent agir comme une meule dans le tube digestif et ainsi diminuer la taille des fragments (Marhan and Scheu, 2005). La surface spécifique des fragments de feuilles augmente fortement suite à la fragmentation réalisée par les saprophages. Par exemple, le broyage des aiguilles de pin par l'action de microarthropodes augmente la surface des fragments organiques d'un facteur 10^4 (Nef, 1957), alors que le diplopode *Julus scandinavicus* peut augmenter la surface des fragments de feuilles d'érable d'un facteur 10^6 (Latzel, 1984). Le passage par le tube digestif entraîne également une compaction des fragments organiques, dont l'intensité dépend de l'organisme producteur (David, 2014).

4.2.2 Transformations chimiques

Les matières organiques vont subir de nombreuses modifications biochimiques lors du passage dans le tube digestif des saprophages. Tout d'abord un appauvrissement en composés solubles et/ou facilement assimilables, tels que les sucres simples et les acides aminés, a été mis en évidence pour le diplopode *Glomeris marginata* (Villers, 1789) dans la digestion des feuilles de chêne (*Quercus robur* L., 1953). En revanche, les composés structuraux des cellules végétales tels que la lignine, plus récalcitrants en raison de leur complexité moléculaire, vont se retrouver en proportions plus importantes dans les déjections des saprophages (David and Gillon, 2002; Neuhauser et al., 1978; Reyes and Tiedje, 1976). Autre modification biochimique importante qu'entraîne la consommation de matières organiques par les saprophages est la diminution des polyphénols solubles (Coulis et al., 2009; Frouz et al., 2015a; Špaldoňová and Frouz, 2014).

Plusieurs hypothèses existent pour expliquer la diminution de la concentration en polyphénols solubles lors du passage de la matière organique dans le tube digestif des saprophages. Frouz (2017), propose que la complexation des protéines avec les polyphénols soit la raison principale de cette diminution de la concentration en polyphénols solubles. Si la décomposition de ces polyphénols dans le tube digestif des saprophages a déjà été décrite dans la cas des termites, la complexité de ces molécules rend leur décomposition lente (Ji et al., 2000) donc cette hypothèse semble vraisemblable mais reste aujourd'hui encore peu explorée chez d'autres taxons saprophages. En ce qui concerne la digestion de la cellulose, elle ne se fait pas chez tous les saprophages. L'activité cellulolytique a été décrite pour de nombreuses espèces de diplopedes (Striganova, 1971).

Chez les Isopodes, l'espèce *P. scaber* présente une activité cellulolytique dans la partie antérieure de son tube digestif, attribuée aux bactéries symbiotiques (Zimmer and Topp, 1998). De plus,

certaines larves de la famille des Sciaridés digèrent également la cellulose alors que ce n'est pas le cas de l'enchytréide *Cognettia sphagnetorum* (Ponge, 1991). Ces modifications biochimiques ne sont donc pas les mêmes pour toutes les espèces de saprophages. En effet, le complexe enzymatique du tube digestif n'est pas le même chez toutes les espèces et peut aussi présenter de la variabilité intraspécifique. Les conditions redox et de pH du tube digestif dépendent également de l'espèce, on retrouve par exemple un pH de 9 dans le tube digestif des larves de diptères de l'espèce *Bibio marci* (Frouz et al., 2003) et un pH de 6,5 dans celui de l'isopode *Porcellio scaber* (Zimmer and Brune, 2005). Ces différences de conditions chimiques dans le tube digestif vont avoir des conséquences directes sur l'évolution chimique des matières organiques, en insolubilisant les complexes polyphénols-protéines en pH acide par exemple, ou des conséquences indirectes en modifiant les activités enzymatiques qui dépendent directement du pH (Zimmer and Topp, 1997a).

Les effets de la transformation de la matière organique en déjections par les saprophages sur la stœchiométrie du carbone et de l'azote sont encore peu compris pour plusieurs raisons (David, 2014). Tout d'abord, comme il vient d'être présenté, la variabilité enzymatique et physiologique des tubes digestifs de saprophages entraîne une variabilité dans l'intensité des transformations des composés carbonés. Ainsi l'effet, c'est-à-dire l'augmentation ou la diminution du C/N dépendrait à la fois de l'espèce de saprophage et des traits des matières organiques, qui dépendent des espèces végétales qui produisent la litière (Hedde et al., 2007), ainsi que des modifications des communautés microbiennes suite au passage des matières organiques dans le tube digestif (David, 2014). Le Tableau 1 illustre la variabilité des modifications du C/N par la transformation de litières sous l'action de saprophages. Par exemple, une diminution du C/N a été observée par Joly et al. (2018) dans les déjections produites par le diplopede *Glomeris marginata* à partir de litières provenant de 7 espèces méditerranéennes alors qu'en 2001, Gillon et David, (2001) ont à l'inverse, mis en évidence une augmentation du C/N des feuilles de chêne vert suite à leur transformation en déjections par la même espèce.

Tableau 1 Quelques exemples de l'effet de la transformation de litières en déjections de saprophages appartenant à différents groupes taxonomiques sur le C/N des matières organiques. Le signe « + » indique une augmentation du C/N dans les déjections par rapport à celui des matières organiques consommées et le signe « - » indique au contraire une diminution.

Taxon	Saprophage	Litière	Influence sur le C/N	Référence
Oligochaeta	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	<i>Fagus sp.</i>	-	Hédde et al. 2007
	<i>Lumbricus rubellus</i>	<i>Fagus sp.</i>	-	Hédde et al. 2007
	<i>Lumbricus eiseni</i>	<i>Fagus sp.</i>	-	Hédde et al. 2007
Isopoda	<i>Oniscus asellus</i>	<i>Fagus sp.</i>	=	Hédde et al. 2007
	<i>Oniscus asellus</i>	<i>Acer platanoides</i>	-	Gunnarson & Tunlid, 1986
	<i>Philoscia muscorum</i>	<i>Fagus sp.</i>	=	Hédde et al. 2007
	<i>Armadillidium vulgare</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	-	Špaldoňová & Frouz, 2019
	<i>Armadillidium vulgare</i>	<i>Salix caprea</i>	+	Špaldoňová & Frouz, 2019
Diplopoda	<i>Armadillidium vulgare</i>	<i>Acer campestre</i>	-	Špaldoňová & Frouz, 2019
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Fagus sp.</i>	=	Hédde et al. 2007
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Fagus silvatica</i>	=	Maraun & Scheu, 1996
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Quercus ilex rotundifolia</i>	=	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Castanea sativa</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Quercus cerris</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Quercus ilex ilex</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Picea abies</i>	-	Joly et al. 2018
	<i>Glomeris marginata</i>	<i>Holm oak</i>	+	Gillon & David, 2001
	<i>Polydesmus sp. Latreille,</i>	<i>Fagus sp.</i>	-	Hédde et al. 2007
	<i>Cylindroiulus latestriatus</i>	<i>Fagus sp.</i>	=	Hédde et al. 2007
	<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	<i>Quercus coccifera</i>	+	Coulis et al. 2016
<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	<i>Cistus albidus</i>	-	Coulis et al. 2016	

4.2.3 Transformations biologiques

La composition de la communauté microbienne présente sur et dans les matières organiques ingérées va également être fortement impactée par le passage dans le tube digestif des saprophages. Les champignons présents sur et dans la litière sont une source de nourriture pour beaucoup de saprophages (Wolters, 2000), et représentent une source de nutriments plus facilement assimilables que les bactéries, dont les parois sont plus difficiles à digérer (Gunnarsson and Tunlid, 1986). De plus, les déjections présentent de fortes concentrations en bactéries fécales, issues directement du microbiote de l'organisme producteur (Zimmer and Topp, 1998). En conséquence le ratio initial de champignons sur bactéries va être modifié lors du passage dans le tube digestif, avec une forte diminution de la concentration en champignons et une forte augmentation de la concentration en bactéries (Frouz et al., 2003; Lussenhop, 1992; Zimmer and Topp, 1998). Le C/N des bactéries est de l'ordre de 5 à 10 (Cleveland and Liptzin,

2007), mais la stœchiométrie de la biomasse microbienne varie également en fonction des communautés (Heuck et al., 2015). L'augmentation quantitative des bactéries dans les matières organiques est une des hypothèses qui pourrait expliquer la diminution du C/N dans les déjections, comme présenté dans la partie précédente.

4.3 Conséquences du rôle des saprophages sur la dynamique des matières organiques

L'ensemble des transformations bio-physico-chimiques réalisées par les saprophages soulève la question de leur rôle sur le cycle des nutriments, notamment du carbone et de l'azote et ainsi de leur participation à la fertilité chimique des humipedons lorsque les déjections finissent sur le sol. Ainsi, la dynamique de minéralisation des déjections de saprophages a été comparée à celle de la litière initiale dans de nombreuses expériences.

La multiplicité des échelles spatio-temporelles à considérer ainsi que le nombre élevé d'espèces de saprophages et la variabilité des traits des matières organiques comme sources de nourriture, sont autant de facteurs apportant de la complexité à l'étude des relations entre saprophages et dynamique des matières organiques. Ainsi, afin de proposer une vision intégrée de notre compréhension du rôle des saprophages dans la transformation des matières organiques, il est intéressant d'étudier distinctement les déjections holorganiques et les déjections organo-minérales. Les macro-saprophages épigés (isopodes, diplopodes, larves de diptères) seront utilisés pour présenter le modèle de dynamique des déjections holorganiques et les lombricidés anéciques seront utilisés pour présenter le modèle des déjections organo-minérales.

4.3.1 Déjections holorganiques de macro-saprophages épigés

Dès 1951, Van der Drift propose, à partir d'observations de déjections au microscope et de mesures d'assimilations, que les macro-arthropodes ont un faible ratio d'assimilation, que la matière organique excrétée suite au passage dans le tube digestif ne montre que peu de traces de dégradation chimique et que la fragmentation de la litière permet d'accélérer la décomposition via l'augmentation de l'action des microorganismes (Van der Drift, 1951). Cette publication a donné naissance au paradigme de l'« external rumen hypothesis », selon lequel la principale conséquence de la transformation de la matière organique en déjections par l'action des macro-saprophages serait d'en accélérer la décomposition en raison de l'augmentation de la surface d'action des microorganismes. Mais suite à de nombreuses expériences en laboratoire et *in situ*, cette théorie du rumen externe n'est que peu appuyée par les résultats de minéralisation qui comparent les dynamiques de dégagement de CO₂ de la litière et des déjections produites à partir de cette même litière (David, 2014).

La réponse à la question « les déjections se décomposent-elles plus ou moins rapidement que la litière à partir de laquelle elles ont été produites » ne trouve, à l'heure actuelle, que peu de consensus, et ce pour plusieurs raisons, dont une est la considération de l'échelle de temps. La Figure 9 présente un exemple du modèle de dynamique de décomposition des déjections de larves de diptères de la famille des Bibionidés et de litière d'aulne en fonction du temps (issu de Frouz, (2017) et adapté de Frouz and Šimek, (2009)). Il a en effet été observé que la dynamique de minéralisation des déjections de macro-saprophages épigés connaît un pic pendant lequel la décomposition augmente fortement dans les déjections par rapport à la litière. Joly et al., (2015) ont mis en évidence que la qualité initiale de la litière n'a que peu d'influence sur les différences de minéralisations à court terme (7 jours) observées entre la litière initiale et les déjections de *Glomeris marginata* produites pour 26 espèces de litières. Dans un second temps, quelques heures à quelques jours après le début des mesures, se produit une diminution progressive du dégagement de CO₂ à partir des déjections, qui se stabilise sur la même quantité de CO₂ dégagé que la litière utilisée (Figure 9). Enfin, dans un temps allant de quelques jours à plusieurs semaines, le dégagement de CO₂ est variable en fonction des couples saprophage-matière organique mais le dégagement de CO₂ à partir des déjections n'est pas supérieur au CO₂ dégagé à partir de la même litière dont sont issues les déjections (David, 2014).

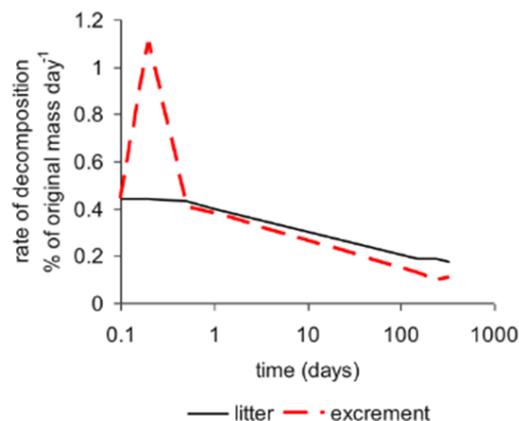


Figure 9 Dynamique de décomposition de différentes litières et des déjections produites à partir de ces litières par des larves de diptères de la famille des Bibionidés (issu de Frouz, (2017) et adapté de Frouz and Šimek, (2009)).

4.3.2 Déjections organo-minérales des lombricidés

Dans les déjections fraîches de lombricidés anéciques, la biomasse microbienne augmente temporairement puis diminue au bout de quelques jours avant de se stabiliser à l'échelle de plusieurs semaines (S Scheu, 1987; Tiunov and Scheu, 2000). La croissance microbienne dans les déjections des lombricidés est limitée par le carbone labile (S Scheu, 1987). Vidal et al. (2019) ont montré récemment que le vieillissement des déjections de *L. terrestris* transforme la matière organique d'origine végétale en matières organiques stabilisées dans des microagrégats constitués d'exopolymères bactériens et

d'argiles (Vidal et al., 2019). Cela met en évidence le fait que la transformation biochimique des matières organiques dans les déjections des lombricidés s'accompagne d'une séquestration physique du carbone. En conséquence, la matière organique contenue dans les déjections des lombricidés peut être stabilisée dans le sol pendant plusieurs années si les déjections ne sont pas soumises à l'action de la faune édaphique ou à des perturbations physiques telles que la pluie (McInerney and Bolger, 2000). La production de déjections par les lombricidés tend à augmenter la minéralisation de la matière organique (Hedde et al., 2005) donc la production d'azote inorganique (Lavelle et al., 1992), l'ampleur du processus dépendant de la nature des matières organiques (Vidal et al., 2017).

On peut donc mettre en évidence le fait que la dynamique des déjections doit être considérée en fonction des organismes producteurs et des matières organiques ingérées. Il y a donc bien une relation entre les traits des déjections et leur dynamique, en terme de minéralisation. Mais ces relations ne sont pas suffisantes pour comprendre le rôle des saprophages dans le fonctionnement des écosystèmes. En effet, l'importance des paramètres abiotiques doivent également être pris en compte pour intégrer, de façon réaliste, les conséquences de la transformation des matières organiques d'origine végétale en déjections de saprophages sur le fonctionnement des humipedons, donc des écosystèmes. L'intégration des propriétés écosystémiques telles que le climat, la roche mère ou le type de végétation, sur les interactions saprophages-matières organiques peut être réalisée par l'étude *in situ* de la forme d'humus.

4.4 Développement des formes d'humus sous l'action des saprophages

La forme d'humus est une propriété physique, plus précisément morphologique de l'humipédon qui traduit des interactions entre ses différents constituants (roche mère, végétation, faune, microorganismes). La forme d'humus se réfère à la partie de l'humipédon qui est fortement influencée par la matière organique et correspond à une séquence d'horizons organiques et organo-minéraux (Zanella et al., 2011). Dans un premier temps, un rapide historique de la notion de « forme d'humus » et une présentation des formes terrestres principales sera fait dans cette partie. Dans un second temps, le rôle de la faune saprophage dans la genèse de deux formes d'humus fréquentes dans les écosystèmes tempérés sera présenté, ainsi que les conséquences fonctionnelles de ces formes d'humus sur les interactions sol-plantes-faune-microorganismes.

4.4.1 Classification des formes d'humus

La classification actuelle des formes d'humus s'est développée à partir des travaux initiaux de Darwin, Müller et Dokuchaev, qui avaient observé dès le 19^e siècle, que la vitesse de minéralisation des constituants organiques du sol ainsi que leur incorporation dans les horizons minéraux variaient en fonction des types de forêts et de la faune du sol (Darwin, 1881; Dokuchaev, 1889; Müller, 1889). Ainsi,

Müller proposa 3 formes d'humus initiales « Muld », « Mor » et « Mullartiger », aujourd'hui respectivement Mull, Mor et Moder. Chacune des formes est caractérisée par les conditions climatiques, géologiques et biologiques de sa formation. A partir des travaux de Müller, de nombreux auteurs ont contribué à mettre en place les principes de la classification des formes d'humus actuelle (Zanella et al., 2011). La classification a évolué et permet maintenant de séparer les formes d'humus, dans un premier temps en fonction de la saturation en eau des humipedons. Elle permet de discriminer les sols « semi-terrestres », dont une partie du profil est submergé plusieurs mois dans l'année, des sols « terrestres » dont la saturation en eau n'est que de quelques jours par an. Ce sont ces derniers qui seront détaillés dans la suite de ce manuscrit. La classification des formes d'humus des sols dits « terrestres » se compose de 5 formes principales : les mull, moder et mor, initialement décrits par Müller ainsi que de deux nouvelles formes « tangel » et « amphi ». Chacune des formes principales est caractérisée par une série d'horizons dits diagnostics et les caractéristiques morphologiques de ces horizons permettent de préciser à l'aide d'un préfixe, le nom exact de la forme. On recense ainsi 17 formes d'humus au sein du système européen de classification des humus terrestres dit « naturels » (Figure 10).

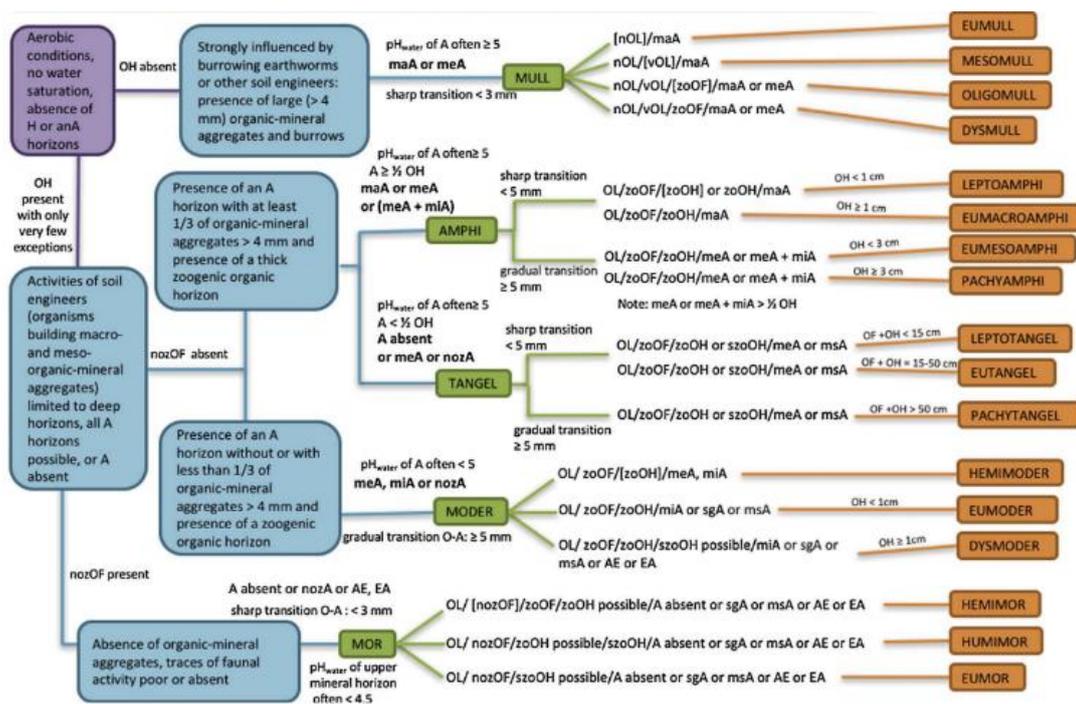


Figure 10 Clé dichotomique d'identification des 17 formes d'humus des écosystèmes terrestres (modifié de Zanella et al., 2017d)

Les principaux horizons diagnostiques des formes d'humus sont les horizons organo-minéraux (horizon A), ainsi que les horizons ectorganiques (OL, OF et OH). La classification permet de distinguer 5 types d'horizon A en fonction de la taille moyenne des agrégats, de leur forme et des organismes à

l'origine de leur formation. Ainsi, les horizons A sont soit « macrostructurés » (diamètre moyen des agrégats > 4 mm), biomésostrucurés (diamètre moyen des agrégats $1 < \varnothing \leq 4$ mm), biomicrostructurés (diamètre moyen des agrégats ≤ 1 mm), simple grain, c'est-à-dire essentiellement constitués de minéraux libres et de fragments organiques représentant moins de 10 % du volume de l'horizon, enfin l'horizon A peut être massif et constitué d'un seul bloc cohérent de matrice organo-minérale.

Les horizons ectorganiques sont caractérisés par la morphologie des matières organiques, issus des végétaux et plus précisément des apports aériens (feuilles sénescents, branches, écorces etc.). L'horizon OL est l'horizon de litière superficiel, essentiellement constitué de feuilles nouvellement tombées au sol (nOL) ou vieilles, présentant un blanchiment résultant de l'activité des champignons de pourritures blanches (vOL). L'horizon OF, est constitué de matières organiques fragmentées par l'action de la faune saprophyte (zOF) ou par des processus physiques ou biologiques, comme les gels-dégels ou l'action des champignons saprophytes (nozOF). Enfin l'horizon OH est essentiellement constitué de matières organiques humifiées, de quelques centaines de microns à quelques millimètres de diamètre et dont l'origine végétale n'est plus reconnaissable à l'œil nu ou à un grossissement $\times 10$. Le matériel humifié peut être constitué de déjections de saprophytes (zOH) ou une fois de plus, de l'action des champignons saprophytes (nozOH). La distinction entre ces différents horizons organiques se fait par la proportion relative des constituants fragmentés ou humifiés, comme le montre la Figure 11.

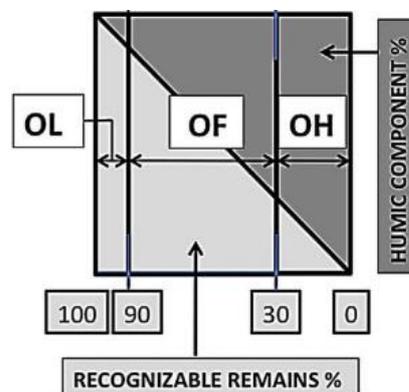


Figure 11 Transition entre les horizons ectorganiques OL, OF et OH, en fonction de la proportion de constituants reconnaissables dans un volume donné (modifié de Zanella et al., 2017a).

4.4.2 Considérations fonctionnelles : l'exemple du Mull et du Moder

4.4.2.1 Le Mull

La forme Mull est caractérisée par l'absence d'horizon OH et la présence d'un horizon A, généralement biomacrostructuré et sur lequel peut reposer un horizon de litière OL (Figure 10). Cette forme est très répandue dans les milieux tempérés, sur des roches mères dont le pH est proche de la

neutralité. Les plantes qui s'y développent ont un taux de croissance annuel rapide, donc de forts besoins en nutriments rapidement assimilables, et produisent une litière dont le ratio C/N est faible (Ponge, 2013, 2003). Les principaux acteurs de la genèse du Mull en milieu tempéré sont les lombricidés anéciques mais les champignons de pourriture blanche peuvent également être à l'origine de la formation de Mull (Toutain et al., 1983). Les besoins nutritifs des lombricidés étant élevés (Syers and Springett, 1983), ils peuvent consommer plus de 90% des litières de feuilles annuelles en quelques mois seulement (Knollenberg et al., 1985).

Comme décrit dans la partie précédente, l'action de bioturbation des vers anéciques entraîne l'enfouissement des matières organiques de surface et la production de déjections organo-minérales dans l'horizon A. En résultent deux conséquences importantes pour le fonctionnement de l'écosystème. La première est la participation des vers anéciques à la structuration du sol. En raison de l'épaisseur de leur corps, ils vont produire des galeries faites de macropores, qui sont stabilisés par des dépôts de mucus le long des galeries (Blanchart et al., 1993; Jégou et al., 2000) et qui vont faciliter l'infiltration de l'eau et des gaz, par augmentation de la porosité du sol due au déplacement des organismes (Bouché and Al-Addan, 1997; Lavelle et al., 1997). De plus, l'action mécanique et physiologique du tube intestinal va favoriser la production de microagrégats stables, en associant au sein des macroagrégats que sont les déjections, les matières organiques d'origine végétale et surtout microbiennes aux argiles du sol (Vidal et al., 2019). La seconde consiste en un « priming-effect », c'est-à-dire à l'augmentation de la minéralisation des matières organiques du sol en raison de l'apport de matières organiques fraîches. En effet, les lombricidés excrètent de nombreuses molécules organiques, qui leur permettent d'assurer les équilibres hydriques dont dépendent leur respiration cutanée. En résulte l'activation des bactéries du sol, dont une grande partie est initialement en dormance (Blagodatskaya and Kuzyakov, 2013) et qui va, par l'action d'exo-enzymes, minéraliser les matières organiques et permettre le recyclage des nutriments, tels que l'azote et du phosphore (Sinsabaugh et al., 2008).

Ainsi, au sein du Mull, la compétitivité pour les nutriments est très forte (Ponge, 2003). Paradoxalement, le Mull est la forme d'humus terrestre qui présente la plus forte biomasse et richesse spécifique de faune du sol (Petersen and Luxton, 1982a; Ponge, 2003). Les espèces végétales ou d'invertébrés qui y sont sélectionnées sont capables d'utiliser rapidement les nouvelles sources de nutriments, mais présentent un taux d'assimilation faible, ce qui se traduit par une litière riche et par l'excrétion de nombreux composés organiques par les vers anéciques et endogés (David, 2014; Frouz, 2017). De plus, le priming-effect réalisé par les vers de terre anéciques et endogés entraîne une décomposition rapide des nutriments contenus dans les déjections sous l'action des exo-enzymes bactériennes. Grâce à une association mycorhizienne à arbuscules permettant une grande surface de contact avec les déjections des vers de terre, les racines des plantes peuvent, dans un Mull, réabsorber efficacement les nutriments (Bernier, 2018).

4.4.2.2 *Le Moder*

La forme Moder est caractérisée par la présence d'un horizon zOH et d'un horizon A, généralement biomicrostructuré ainsi que par l'absence d'un horizon nozOF (Figure 10). Cette forme d'humus, considérée comme à l'intervalle entre le Mull et le Mor, se développe dans les zones boisées sous des peuplements de conifères ou de feuillus, souvent en altitude et sur une roche mère acide, en l'absence de vers de terre anéciques (Zanella et al., 2016). La présence de l'horizon diagnostique zOH traduit du mode de décomposition de la matière organique qui compose la litière. En effet, dans les Moder, les principaux organismes saprophages qui consomment la litière sont les collemboles et les oribates pour la mésofaune et les isopodes, diplopedes, larves de diptères et vers de terre épigés pour la macrofaune (Bal, 1970). Par l'étude des microstructures qui composent les horizons ectorganiques successifs, Bal a pu mettre en évidence le rôle des saprophages épigés dans la genèse des Moder qui résulte de l'accumulation de leurs déjections en surface (Bal, 1970).

L'évolution verticale des constituants du Moder est donc plus transitoire que celle du Mull et s'accompagne de changements dans les communautés de faune du sol avec l'évolution morphologique des matières organiques dans le profil (Bal, 1970; Ponge, 1984). L'incorporation de la matière organique de la litière dans l'horizon organo-minéral est lente en l'absence de vers anéciques (Bernier and Ponge, 1994) et résulte essentiellement de la fragmentation des boulettes fécales des macroarthropodes ou de la percolation des déjections produites par la mésofaune. De plus, le brassage avec les minéraux est faible, ce qui confère au sol sa biomicrostructuration (Toutain, 1981). Dans les Moder, la décomposition des matières organiques de la litière est initiée par l'activité des champignons saprophytes (Müller et al., 2001) dont le mycélium fournira une part importante de nutriments aux saprophages (David, 2014). La cohérence structurale des horizons ectorganiques est assurée à la fois par les champignons saprophytes et par les ectomycorhizes, qui sont dominantes dans les horizons OF et OH des Moder (Bernier, 2018) et qui maintiennent en place les déjections de saprophages épigés et les restes des débris végétaux. L'espace entre les déjections, constitué de macropores, est propice à l'activité aérobie des champignons. Par ailleurs, la production de protéines telle que l'hydrophobine assurant l'hydrophobie du mycélium (Wösten and de Vocht, 2000) leur permet de prospecter à travers les micropores remplis d'eau qui composent les déjections. La production d'exo-enzymes par les champignons saprophytes et dans une moindre mesure par des bactéries assure ainsi le recyclage des nutriments contenus dans les déjections des saprophages. En raison de la qualité biochimique moindre des litières des Moder en comparaison avec celles des Mull, due par exemple à la proportion plus importante de composés récalcitrants tels que la lignine ou les polyphénols (Sariyildiz and Anderson, 2003), la dynamique de recyclage des nutriments y est plus lente (Moorhead and Sinsabaugh, 2006).

4.4.2.3 *Les attracteurs écologiques des formes d'humus*

Les formes d'humus des humipedons sont donc le siège des interactions plantes-animaux-microorganismes et le principal lieu des transformations biologiques du sol (Ponge, 2003). Ainsi il a été proposé en 2003 que les formes d'humus des écosystèmes terrestres traduisent de la stratégie de recyclage et d'utilisation des ressources par le continuum sol-plantes-microorganismes, d'après une approche basée sur les processus d'auto-organisation des écosystèmes et de la mise en place de boucles de rétroactions (Ponge, 2003).

En utilisant le fonctionnement du Mull et du Moder précédemment décrits, différents mécanismes pourraient expliquer l'antagonisme fonctionnel qui existe entre le Mull, dont le recyclage des nutriments est rapide et le Moder, dans lequel les nutriments sont lentement recyclés à partir des déjections de saprophages. Le premier mécanisme est l'exclusion compétitive qui existe à la fois pour la faune du sol, les plantes et pour les communautés de microorganismes. En ce qui concerne la faune édaphique, la densité d'enchytréides dans le sol, l'un des principaux ingénieurs du Moder, est inversement proportionnelle à la densité de vers de terre (Ponge, 2003). Si les mécanismes de cette exclusion restent encore peu connus, une étude expérimentale a permis de mettre en évidence une exclusion spatiale des enchytréides à la suite de l'ajout de vers de terre dans un compost colonisé par des enchytréides (Haukka, 1987). Les différences de préférences de pH entre les deux groupes pourraient également expliquer cet antagonisme dans les écosystèmes terrestres. Les espèces végétales et le rapport champignons sur bactéries diffère également en fonction des deux formes d'humus, avec comme causes probables, respectivement, la physiologie végétale (Wardle et al., 1998) et/ou la production d'antibiotiques par les champignons, et la distribution de la porosité dans le sol (Dickinson et al., 1981).

Le second mécanisme réside dans les changements de formes d'humus observables sur les cycles sylvigénétiques (Ponge, 2003). En quelques décennies, un sol de forêt en milieu tempéré ou sous climat montagnard ou boréal, peut voir se succéder différentes formes d'humus. Suite à la régénération d'un peuplement, la phase de croissance rapide des arbres diminue le stock de nutriments du sol car la fixation de ces derniers dans la biomasse végétale est supérieure aux apports combinés de la litière et de la roche mère (Ulrich, 1987). Ce phénomène s'accompagne d'un déclin des populations de vers terre et du passage du Mull au Moder (Ponge and Delhaye, 1995). Au stade de maturité des peuplements, les apports de nutriments au sol via le recyclage par la litière sont supérieurs à ceux utilisés pour la production de biomasse et s'accompagnent de la colonisation des vers de terre et du développement de la forme Mull (Bernier and Ponge, 1994). Ce seuil hypothétique de quantité minimum de nutriments nécessaires dans le sol pour maintenir les populations de vers de terre fût appuyé par plusieurs expériences de fertilisation minérale de sols forestiers qui se sont traduits par le passage de Moder en Mull, via l'établissement durable de populations de vers de terre et l'augmentation du pH (Auclerc, 2012; Deleporte and Tillier, 1999; Toutain, 1987).

L'existence mutuellement exclusive de ces formes d'humus et la capacité des écosystèmes à revenir à une forme initiale a permis de proposer la notion « d'attracteurs écologiques de la forme d'humus », qui contribuent à sélectionner les communautés de saprophages (Zanella et al., 2017a). Les attracteurs du Mull correspondent à de faibles contraintes climatiques et nutritives pour l'activité biologique (roche mère riche en base, litière d'espèces feuillues, climat tempéré), favorisant alors l'activité des lombricidés anéciques ou des champignons de pourriture blanche (Toutain, 1987, 1981). A l'inverse, les attracteurs du Mor correspondent à de fortes contraintes abiotiques pour l'activité biologique (climat froid, litière de conifères).

A travers l'exemple de l'antagonisme fonctionnel de ces deux formes d'humus, il est possible de mettre en évidence que la forme d'humus est une propriété émergente des actions de la faune du sol sur les matières organiques. La prise en compte de l'identité des principaux couples de saprophages et matières organiques est donc nécessaire pour expliquer la dynamique des matières organiques dans un écosystème, mais elle n'est pas suffisante. En effet, les facteurs abiotiques tels que la nature de la roche mère, le climat, les nutriments du sol, sont autant de filtres qui vont sélectionner les espèces végétales et animales et induire par la suite les interactions et les rétroactions décrites ci-dessus. Ainsi les modifications d'un des compartiments peut entraîner des changements dans le fonctionnement de l'écosystème, et se traduire par une modification de la forme d'humus.

Dans les sols faiblement anthropisés, les interactions entre les organismes saprophages et la matière organique s'expriment donc par la forme d'humus, qui peut ainsi être utilisée comme indicateur fonctionnel de l'écosystème. Pour explorer la capacité des formes d'humus à être un indicateur du fonctionnement écologique des Technosols et notamment sur les friches industrielles, il convient maintenant d'étudier le développement des interactions entre les différents compartiments : substrat des Technosols, faune, végétation et matières organiques.

5 Les formes d'humus : un potentiel indicateur fonctionnel des humipedons de Technosols ?

Comme mis en évidence dans les sections 1.3.2 et 2.4.2 de ce chapitre, la qualité des substrats qui constituent les Technosols de friches industrielles peuvent avoir des caractéristiques physico-chimiques extrêmes. De ces conditions vont dépendre la capacité de la végétation à se développer sur les Technosols. En réhabilitation par succession naturelle, qui consiste à laisser se développer spontanément les communautés végétales (Prach, 1987), des espèces telles que *Salix caprea*, *Betula pendula* ou encore *Populus tremula* sont capables de se développer sur des sites miniers (Frouz et al., 2006b). Ces espèces peuvent également se développer sur des Technosols dont les concentrations en métaux sont extrêmes (Huot et al., 2018). Mais quand les métaux sont biodisponibles, alors à de telles

teneurs, même ces espèces pionnières ne s’y développent pas (Gillet and Ponge, 2002). Sur les sols faiblement contaminés, il est également possible de replanter directement des espèces choisies adaptées aux conditions particulières, le choix des espèces étant important pour la réhabilitation des sols, notamment en raison des préférences écologiques des espèces (Hawkesford et al., 2014). La vitesse de production de biomasse végétale dépend alors du temps, des conditions physico-chimiques du sol ainsi que de la capacité de dispersion des espèces aux alentours du site (Mudrák et al., 2010). Les conditions physico-chimiques des Technosols de friches industrielles peuvent donc représenter un filtre abiotique à la colonisation de la végétation, tout comme cela avait été mis en évidence pour la faune dans la section 3.5 de ce chapitre.

Suite à la réhabilitation des sols, laissés en succession spontanée, ou suite à la plantation d’espèces végétales, une accumulation de litière peut être observée en surface du sol. Sur certains sols anthropisés, la production de cette litière permet notamment une accumulation de carbone, azote et phosphore (Ciarkowska et al., 2016; Šourková et al., 2005) qui contribue à restaurer la fertilité chimique de ces sols. Mais la qualité physico-chimique des matières organiques produites et constituant la litière dépend également des caractéristiques physico-chimiques de l’humipédon. La présence de métaux disponibles dans l’humipédon peut notamment entraîner une accumulation de ces derniers dans les parties aériennes des plantes et une redistribution en surface (Leclercq-Dransart et al., 2019; Lucisine, 2015). Les traits physico-chimiques des matières organiques néoformées par la végétation qui se développe sur ces sols anthropisés dépend donc à la fois des espèces végétales et de la qualité du substrat.

Différentes dynamiques de ces matières organiques ont été observées sur les Technosols ou les sols fortement anthropisés, en réponse à la colonisation de la faune. Il a précédemment été mis en évidence que la qualité physico-chimique du substrat des Technosols pouvait représenter un filtre abiotique pour la colonisation de la faune (cf. section 3.5 de ce chapitre). Sur des sols miniers, Frouz et al., (2006b) décrivent le développement d’un horizon OH épais à la surface du sol. La formation de cet horizon peut s’expliquer par transformation de la litière par les diplopodes, larves de diptères ou encore par les enchytréides et résulte de la production de déjections de ces organismes (Frouz et al., 2007b; Frouz and Nováková, 2005; Huot et al., 2018). Cette première phase de développement de l’humipédon par l’apport de matières organiques d’origine végétale en surface, puis transformation en horizon OH par les saprophages, a également été observée dans d’autres Technosols de friches industrielles (Huot et al., 2018). De plus, il a été mis en évidence que le développement de cet horizon OH est le principal facteur de la composition des communautés végétales qui s’y développent (Mudrák et al., 2010), tout comme cela a été décrit dans l’évolution de sols peu anthropisés (Bernier, 2018). Or dans leur étude, Frouz et al., mettent également en évidence la diminution de l’épaisseur de l’horizon OH sous l’action des lombricidés et une augmentation de l’épaisseur de l’horizon A, intervenant au bout de plusieurs décennies. Cependant certains Technosols semblent ne pas permettre l’installation de communautés de lombricidés, notamment anéciques, même plusieurs décennies après la réhabilitation (Gillet and Ponge,

2002; Huot et al., 2018). Une attention particulière devrait donc être portée sur l'interaction entre la qualité du substrat et la structure des communautés de saprophages dans les humipedons de Technosols.

De nombreuses questions concernent également le rôle de la faune dans l'évolution des caractéristiques physico-chimiques des Technosols. Sur les Technosols de friches industrielles, l'évolution de la structure du sol est un des paramètres clés de leur fonctionnalisation (Jangorzo, 2013). En effet, l'évolution de la porosité et des conditions hydriques peut être rapide dès les premières années des Technosols (Leguédois et al., 2016) et est notamment lié au développement de l'activité biologique, végétale et animale (Watteau et al., 2018). La nature des éléments technogéniques constituant les Technosols représente également un facteur d'importance dans l'évolution de la structure des sols. La stabilité des agrégats dépend en effet en particulier de la nature des matières organiques (Haynes and Swift, 1990; Tisdall and Oades, 1982) et participe à la dynamique des cycles biogéochimiques des Technosols (Monserie et al., 2009). Dans une étude *in situ*, Frouz et al., (2006a) ont mis en évidence que la macrofaune n'augmentait pas la minéralisation du carbone à l'échelle du profil, mais accélérât la translocation de la matière organique dans l'horizon minéral. De plus, une augmentation de la biomasse microbienne d'une part et de sa respiration d'autre part ont localement été mises en évidence dans l'horizon minéral, dont la capacité de rétention d'eau augmentait également (Frouz et al., 2006a). Il a également été montré que la capacité de stockage de carbone est corrélée statistiquement avec la densité de lombricidés dans certains sols industriels, ainsi qu'avec la quantité de turricules de lombricidés en surface (Frouz et al., 2009). En raison de la diversité des quantités et des typologies du carbone organique qui se trouvent dans les Technosols de friches industrielles (Huot et al., 2014; Monserie et al., 2009; Séré et al., 2008), le rôle d'une même espèce de saprophage peut également varier. C'est notamment le cas de *Lumbricus terrestris*, dont la quantité et la diversité bactérienne des turricules vont être modifiées en fonction de la composition du Technosol, impactant également la composition des microagrégats de ces mêmes turricules (Pey et al., 2014a). Il semble donc que l'évolution des matières organiques, sous l'action des communautés de saprophages, soit à l'origine de rétroactions fonctionnelles sur l'humipédon des Technosols et indiquent l'importance de la restauration des communautés de saprophages dans le fonctionnement des Technosols.

Finalement, l'ensemble de ces éléments permet de proposer un modèle de l'évolution de l'humipédon des Technosols, basé sur les interactions entre 4 compartiments. Ce modèle est proposé sur la Figure 12. Ainsi l'évolution des humipedons de Technosols rappelle les interactions fonctionnelles qui se mettent en place dans le cadre du développement de la forme d'humus sur les sols peu anthropisés (Ponge, 2013). Mais les études sur les Technosols sont encore récentes et la prise en compte de l'évolution des matières organiques y est encore trop rare, afin de pouvoir affirmer la pertinence de l'utilisation du développement des formes d'humus en tant qu'indicateur fonctionnel. Les facteurs abiotiques qui seraient à l'origine du développement des formes soulèvent encore de nombreuses questions, notamment en raison de la forte hétérogénéité des artefacts qui peuvent composer les

Technosols. Il pourrait également être nécessaire d'adapter la classification des formes d'humus déjà existantes afin de prendre en compte les spécificités des Technosols, tel que cela a été proposé par plusieurs auteurs (Jabiol et al., 2013; Zanella et al., 2018). Enfin, l'évolution des caractéristiques physico-chimiques des matières organiques par leur transformation en déjections par les saprophages peut représenter un processus clé dans l'évolution des humipédons de Technosols. Si tel est le cas, l'utilisation des biostructures de saprophages comme outil d'ingénierie écologique pour la réhabilitation des Technosols de friches industrielles ne peut être conçu sans une meilleure compréhension des mécanismes à l'origine de la qualité des biostructures et de leurs conséquences sur le fonctionnement de ces sols.

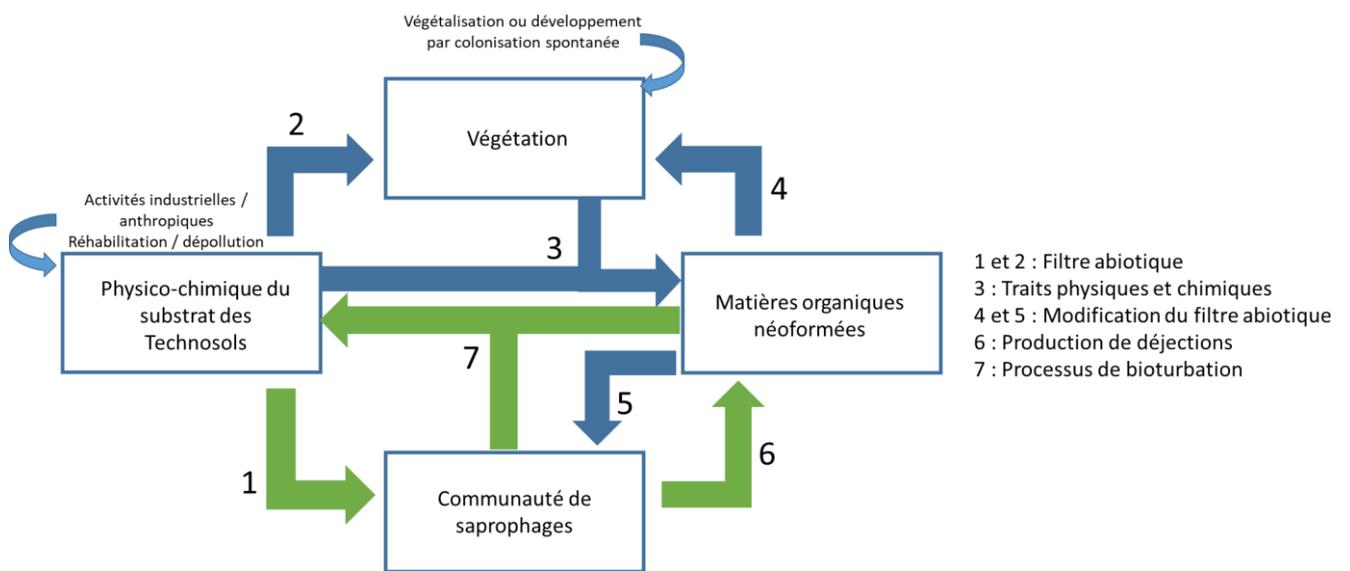


Figure 12 Représentation schématique des principales interactions entre certains paramètres abiotiques et biotiques et des principaux processus impliqués dans les humipédons de Technosols. Cette représentation, proposée à partir des études décrites sur différents sols fortement anthropisés, rappelle les interactions responsables du développement des formes d'humus dans les humipédons peu anthropisés, décrites par Ponge (2013). Les trois flèches vertes représentent les interactions qui seront plus spécifiquement étudiées lors de la thèse à l'échelle d'une friche industrielle.

Chapitre 2 : Structure de la thèse

1 Objectifs de la thèse

Ainsi, l'état de l'art a permis de mettre en évidence que (i) dans les humipedons de sols faiblement anthropisés, la structure des communautés édaphiques et notamment des organismes saprophytes, permet la mise en œuvre de processus pédologiques impliqués dans la fertilité des sols tels que le recyclage des nutriments et la formation de la structure du sol via la production de biostructures. La forme d'humus constitue l'indicateur fonctionnel de ces interactions. (ii) Dans les sols de friches industrielles, le recouvrement de fonctions écologiques dépend en partie du succès de la colonisation des sols par la faune édaphique mais de nombreuses questions se posent quant aux interactions entre la qualité des substrats de Technosols et la structure des communautés. (iii) Différentes communautés de saprophytes semblent ainsi en mesure de transformer les matières organiques néoformées sur les humipedons de Technosols et ainsi jouer un rôle dans leur développement.

Ces éléments semblent indiquer que l'inoculation couplée de matières organiques et d'organismes saprophytes, comme outil de réhabilitation des sols, pourrait permettre d'améliorer la qualité physico-chimique des humipedons de Technosols de friches industrielles, en utilisant les principes de l'ingénierie écologique. Cependant, des questions fondamentales doivent encore être adressées avant de pouvoir appliquer cette stratégie de réhabilitation des Technosols de friches industrielles.

L'objectif principal de cette thèse est ainsi d'apporter des éléments de réponses aux questions fondamentales qui concernent le rôle des organismes saprophytes capables de coloniser des Technosols, dans la transformation des matières organiques en biostructures. Il conviendra notamment de préciser les potentialités de ces biostructures dans l'amélioration de la qualité bio-physico-chimique des humipedons de friches industrielles. Enfin, l'objectif de la thèse est de tester l'utilisation de la forme d'humus comme indicateur fonctionnel de l'humipédon des Technosols afin d'évaluer sa pertinence dans le développement de stratégie de réhabilitations de ces sols par ingénierie écologique.

Afin de répondre à ces objectifs, trois chapitres de résultats sont proposés dans ce manuscrit et suivent un cheminement imbriqué. Les échelles d'études successives qui seront présentées dans le manuscrit sont donc de plus en plus fines. La Figure 13 propose une représentation schématisée des différents objectifs de la thèse en fonction des échelles d'étude considérées et résume les questions scientifiques associées à chaque échelle.

Dans un premier temps, en prenant un cas concret sur le terrain, il s'agira donc d'étudier la diversité taxonomique et trophique d'une méta-communauté édaphique dans les humipedons d'une friche industrielle. Ce premier objectif doit permettre de caractériser, à l'échelle d'une friche industrielle,

les relations entre (i) les caractéristiques physico-chimiques des différents Technosols présents sur ce site, et (ii) la diversité ainsi que la structure des communautés de faune édaphique.

2 Questionnements et Hypothèses

Les questionnements scientifiques (Q) et hypothèses de travail (H) associés à ce premier objectif sont les suivants :

Q1 : Quelles ont été les conséquences des différentes stratégies de réhabilitations de l'ancienne cokerie d'Homécourt sur (i) la fertilité des Technosols et (ii) sur les communautés de faune du sol par rapports aux sols des sites de référence ?

H1.1 : La nature des constituants utilisés dans les différentes stratégies de réhabilitation de la friche industrielle étudiée, a conduit à un gradient de qualité en terme de caractéristiques physico-chimiques des sols.

H1.2 : Il existe un gradient de fertilité entre les différents Technosols du site étudié : les Technosols issus de procédés de dépollution sont plus fertiles que ceux constitués à partir des remblais de cokerie, sans toutefois l'être autant que ceux des sites de référence.

Q2 : Existe-t-il un lien entre la qualité abiotique des sols, en termes de fertilité et de niveau de contamination résiduelle, et la structure des communautés de faune du sol ?

H2 : Plus les sols sont fertiles, plus ils présentent une diversité taxonomique et trophique importante pour chaque communauté édaphique.

Q3 : Quels sont les facteurs abiotiques des sols de friche industrielle qui expliquent la structure des communautés de saprophages ?

H3 La structure des communautés de saprophage dépend de la qualité physico-chimique du sol

Le deuxième objectif de la thèse sera d'étudier plus spécifiquement le rôle de la faune saprophage dans les processus biologiques participant au développement des humipedons des Technosols d'une friche industrielle. Pour cela, seront étudiés les processus d'évolution des formes d'humus à travers la transformation morphologique et élémentaire des matières organiques, ainsi que les processus de bioturbation dans différents humipedons. La réalisation de cet objectif se fera en trois étapes, qui correspondent à des échelles spatio-temporelles différentes. Ainsi le chapitre 4 sera divisé en trois parties.

La première étape consistera à comparer l'évolution morphologique et élémentaire d'une matière organique apportée sur les Technosols ou sur un sol de référence d'une friche industrielle, dont les communautés de saprophages ont été décrites en amont. Cette première partie sera focalisée sur l'évolution des matières organiques apportées sur une durée d'un an, à l'aide d'une expérience de sacs à litière. Les questionnements scientifiques et les hypothèses de travail de cette première partie sont les suivants.

Q4 : A l'échelle de l'humipédon, la structure des communautés de saprophages permet-elle d'expliquer la dynamique morphologique et élémentaire de matières organiques apportées ?

H4.1 : La perte de masse des matières organiques apportées la plus rapide sera observée dans les humipédons dans lesquels les lombricidés anéciques sont présents.

H4.2 : L'évolution des teneurs élémentaires des matières organiques apportées sur la friche industrielle d'Homécourt, est d'autant plus rapide que la densité de macro-arthropodes saprophages est importante.

H4.3 : La présence de saprophages épigés et l'absence de lombricidés anéciques sur les Technosols conduit à une accumulation de déjections holorganiques en surface.

La seconde étape consistera à changer d'échelle de temps et à étudier les formes d'humus présentes sur les Technosols. En effet, les formes d'humus traduisent l'évolution morphologique des matières organiques à des échelles de temps plus longues, sous l'action des communautés de saprophages. Elles représentent donc un objet d'étude pouvant permettre de préciser le rôle de la faune saprophage dans le développement des humipédons des Technosols d'une friche industrielle. L'utilisation de la micromorphologie peut, dans ce sens, permettre de retracer en partie l'évolution des matières organiques néoformées et notamment de préciser le rôle de la faune saprophage dans leur transformation. Les questionnements scientifiques et les hypothèses de travail de cette deuxième partie sont les suivants.

Q5 : En connaissant les communautés de saprophages et l'évolution morphologique des matières organiques, est-il possible de prévoir l'évolution morphologique de l'humipédon à l'échelle du profil des sols d'une friche industrielle ?

H5.1 : Sur le sous-site de référence, le processus de bioturbation est important sous l'action des lombricidés anéciques.

H5.2 : Dans l'humipédon des Technosols étudiés, le processus de bioturbation avec les horizons technogéniques est faible en raison de l'absence de lombricidés anéciques.

H5.3 : L'évolution morphologique verticale des matières organiques sur ces Technosols ne connaît pas d'analogie naturelle dans la classification existante des formes d'humus.

H5.4 : La classification actuelle des formes d'humus ne permet pas de classer la forme d'humus se développant sur les Technosols.

La troisième étape consistera à étudier les conséquences du développement des formes d'humus décrites, sur les caractéristiques physico-chimiques de l'humipédon des Technosols. Une attention particulière sera notamment portée sur le développement d'horizons ectorganiques résultant de l'action de saprophages épigés. Les questionnements scientifiques et les hypothèses de travail associés à cette troisième partie sont les suivants :

Q6 : Quels facteurs abiotiques expliquent le développement des horizons zOH sur les Technosols étudiés de la friche industrielle d'Homécourt ?

H6.1 : La présence des horizons zOH dépend de la qualité chimique de la litière.

H6.2 : La présence des horizons zOH dépend de la composition de l'horizon sous-jacent.

H6.3 : La présence des horizons zOH dépend de la qualité chimique de l'horizon sous-jacent.

Q7 : Quelles sont les conséquences du développement de l'horizon zOH sur la structure morphologique et la chimie des matières organiques de l'humipédon des Technosols de la friche industrielle d'Homécourt ?

H7.1 : Dans l'horizon zOH, les matières organiques sont humifiées en comparaison avec les matières organiques de l'horizons OL.

H7.2 : Le développement de l'horizon zOH entraîne une accumulation des éléments nutritifs, tels que l'azote et le phosphore en surface, ainsi que des cations dans les déjections de saprophages et une amélioration de la qualité chimique de l'humipédon.

Les objectifs présentés jusqu'ici s'appuient sur des études *in situ*, dans lesquels les processus évolutifs des matières organiques résultent de l'ensemble de la communauté d'organismes saprophages, en interaction avec son milieu. Le troisième objectif de la thèse est de préciser les facteurs à l'origine de la qualité physico-chimique des biostructures produites par un macro-arthropode saprophage épigé modèle, l'isopode *Porcellio scaber*. Ainsi, l'effet de facteurs abiotiques tels que les caractéristiques physico-chimiques des humipédons de Technosols et de la chimie élémentaire de différentes matières organiques sur la qualité des biostructures seront étudiés. En perspective, les conséquences potentielles de l'apport d'un duo saprophage-matière organique sur le fonctionnement des Technosols seront

discutées dans un contexte de réhabilitation par ingénierie écologique. Les questionnements scientifiques et hypothèses de travail sont les suivants :

Q8 : Quel sont les effets de l'isopode *Porcellio scaber* sur la composition élémentaire et morphologique des matières organiques.

H8.1 : L'évolution chimique et morphologique entre les matières organiques initiales et les déjections est la même entre les deux espèces de feuilles testées.

H8.2 : La transformation des matières organiques initiales en déjections entraîne une évolution chimique plus importante comparée à celle des matières organiques non ingérées.

H8.3 : La matière organique constituant les déjections est fortement biodégradée.

Q9 : Les constituants des humipedons vont-ils moduler la qualité physique et chimique des déjections produites par l'isopode ?

H9.1 : Les traits des déjections dépendent à la fois des caractéristiques physico-chimiques du substrat de l'humipedon et des matières organiques initiales.

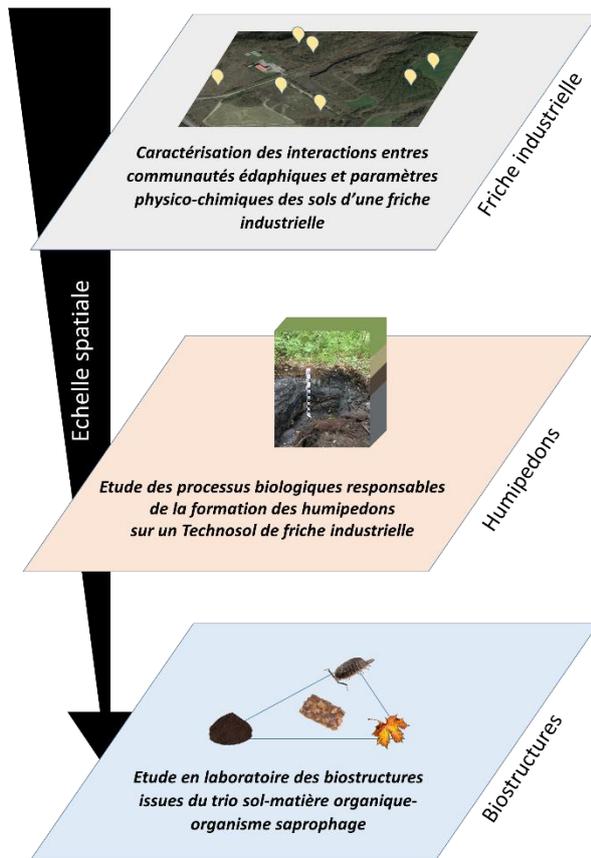
H9.2 : La présence de minéraux dans les déjections dépend de la granulométrie du substrat.

Q10 : Quelles biostructures présentent le plus d'intérêt dans un cadre de réhabilitation de Technosols de friche industrielle ?

H10.1 : Les déjections holorganiques sont celles présentant le plus grand intérêt en terme d'amélioration de la fertilité chimique du Technosol.

Objectifs pour chaque échelle d'étude

Questionnements scientifiques



Q1 : Quelles ont été les conséquences des différentes stratégies de réhabilitations de l'ancienne cokerie d'Homécourt sur (i) la fertilité des Technosols et (ii) sur les communautés de faune du sol par rapports aux sols des sites de référence ?

Q2 : Existe-t-il un lien entre la qualité abiotique des sols, en termes de fertilité et de niveau de contamination résiduelle, et la structure des communautés de faune du sol ?

Q3 : Quels sont les facteurs abiotiques des sols de friche industrielle qui expliquent la structure des communautés de saprophages ?

Q4 : A l'échelle de l'humipedon, la structure des communautés de saprophages permet-elle d'expliquer la dynamique morphologique et élémentaire de matières organiques apportées ?

Q5 : En connaissant les communautés de saprophages et l'évolution morphologique des matières organiques, est-il possible de prévoir l'évolution morphologique de l'humipedon à l'échelle du profil des sols d'une friche industrielle ?

Q6 : Quels facteurs abiotiques expliquent le développement des horizons zOH sur les Technosols étudiés de la friche industrielle d'Homécourt ?

Q7 : Quelles sont les conséquences du développement de l'horizon zOH sur la structure morphologique et la chimie des matières organiques de l'humipedon des Technosols de la friche industrielle d'Homécourt ?

Q8 : Quel sont les effets de l'isopode *Porcellio scaber* sur la composition élémentaire et morphologique des matières organiques.

Q9 : Les constituants des humipedons vont-ils moduler la qualité physique et chimique des déjections produites par l'isopode ?

Q10 : Quelles biostructures présentent le plus d'intérêt dans un cadre de réhabilitation de Technosols de friche industrielle ?

Figure 13 Objectifs et questionnements de la thèse en fonction des trois échelles d'étude.

3 Démarche intégrative

Afin de répondre aux questionnements de la thèse, une démarche intégrative a été mise en place. Le principe de la démarche s'articule autour du changement d'échelle d'étude. Dans un premier temps, les questionnements sont focalisés sur les interactions entre les communautés édaphiques et les paramètres physico-chimiques des sols, à l'échelle d'une friche industrielle. Sept sous-sites de cette friche ont été étudiés durant la thèse et sont détaillés dans la section 2.1 de ce chapitre. Dans un second temps, afin d'étudier plus spécifiquement le rôle de la faune saprophage dans les processus biologiques participant au développement des Technosols, un changement d'échelle de la friche à l'humipédon est réalisé. Quatre des sous-sites, identifiés comme présentant un fort intérêt dans l'étude des interactions entre la faune saprophage et le développement des humipédons de Technosols ont alors été sélectionnés parmi les 7 initiaux. Enfin, afin de préciser les facteurs à l'origine de la qualité physico-chimiques des biostructures produites par les saprophages donc leur potentialité à améliorer la qualité physique et chimiques des humipédons de Technosols, un dernier changement d'échelle est réalisé, avec un focus sur les biostructures, c'est-à-dire les déjections produites. Dans ce dernier cas, la nécessité de contrôler les conditions expérimentales a alors nécessité la mise en place d'une expérimentation au laboratoire. Les terres de deux humipédons parmi les 7, qui seront désignées dans la suite de ce manuscrit comme « substrats », ont été choisies pour cette expérimentation, comme justifié dans la section 2.2.1 de ce chapitre.

Ainsi, les échantillons analysés lors de la thèse proviennent soit d'une friche industrielle, soit d'expérimentations réalisées en laboratoires. La Figure 14Figure 46 présente une vue d'ensemble des sols étudiés dans chaque grande partie de la thèse, ainsi que les principales analyses qui ont été effectuées sur ces derniers. Le matériel et les méthodes utilisés pendant la thèse sont ensuite décrits pour chaque partie.

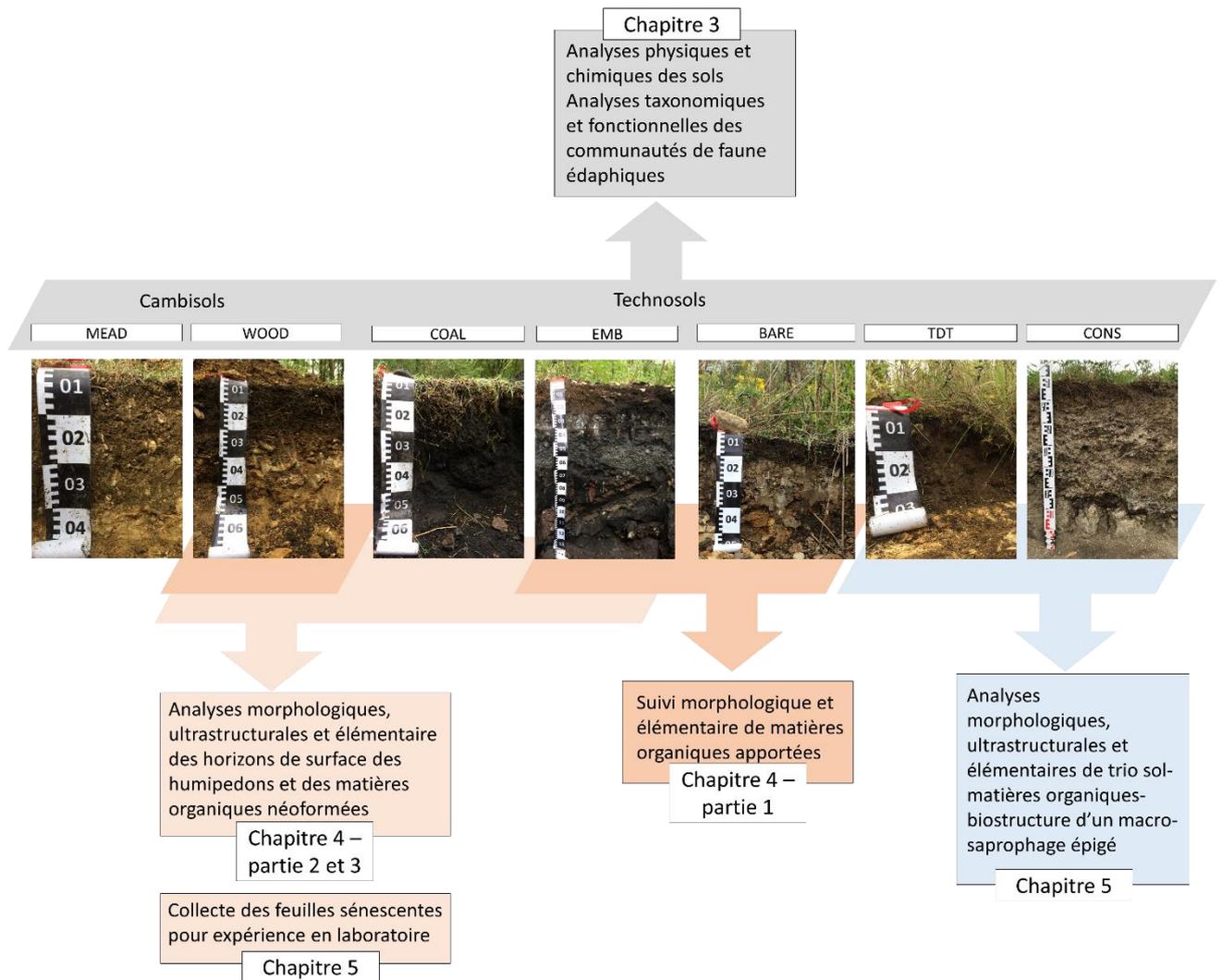


Figure 14 Présentation synthétique des sols étudiés lors de la thèse et des caractérisations effectuées sur chacun

4 Analyses statistiques

Afin d'analyser les données obtenues au cours des différentes approches décrites ci-dessus, différentes méthodes statistiques ont été utilisées. L'ensemble des analyses a été fait à l'aide du logiciel R (version 3.4.2 à 3.6.2), en utilisant l'interface RStudio (version 1.1.383).

Afin d'évaluer l'hétérogénéité et la co-structure des jeux de données obtenues à partir des prélèvements de sols et des échantillonnages de faune du sol de la friche industrielle d'Homécourt, des analyses multivariées ont été conduites à l'aide du package « ade4 ». Les analyses en composantes principales ont été faites à l'aide de la fonction `dudi.pca()`. L'analyse de co-structure entre les jeux de données des paramètres abiotiques des sols et des indices de faune édaphique a été réalisée grâce à la fonction `coinertia()`. La fonction `dimdesc()` du package « FactoMineR » a été utilisée afin de tester la significativité de la corrélation entre les variables et les axes des ACP dans les différents chapitres. La

similarité des communautés de saprophages des différents sous-sites échantillonnée a été testée à l'aide d'une analyse « non-metric multidimensional scaling » (NMDS), en utilisant la matrice de distance de Bray-Curtis sur les organismes saprophages collectés dans le sols et en surface et en réalisant 9999 itérations, à l'aide de la fonction metaMDS() du package « vegan ». Afin de mettre en évidence les paramètres physico-chimiques des sols ayant un effet sur la structure des communautés de saprophages, un couplage de l'analyse NMDS avec des modèles additifs généralisés (MAG) a été réalisé à posteriori à l'aide d'une fonction de lissage basée sur la méthode du « Restricted Maximum Likelihood » d'après le protocole décrit dans Huot et al, (2018).

Afin de tester la significativité des différences de moyennes entre plusieurs modalités, les statistiques inférentielles ont été utilisées (chapitre 3, 4 et 5). Des tests d'analyse de la variance (ANOVA) à un ou plusieurs facteurs ont été conduits à l'aide de la fonction aov() du package « stats ».

Des ANOVA imbriquées ont été réalisées en utilisant la fonction anova() sur les modèles linéaires à effets mixtes obtenus à partir de la fonction lme() du package « lme4 » et permettent de comparer les moyennes des paramètres physico-chimiques ou les communautés de faune des sols d'Homécourt en fonction substrat utilisé lors de la réhabilitation.

Dans la partie 1 du chapitre 4, le coefficient de perte de masse des feuilles de frêne (k) a été calculé à l'aide de la fonction $M_t = M_0 \times e^{-kt}$, avec M_t la masse sèche de feuilles restante au temps t ; M_0 la masse de feuilles initiale et t le temps en mois. La monotonie de la relation entre les abondances de saprophages et les coefficients de pertes de masse ou les quantités de déjections dans les sacs à litières a été testé par la corrélation de Spearman, l'aide de la fonction cor.test() du package « stats ».

5 Bilan des analyses

Le Tableau 2 présenté ci-dessous est un résumé des différents échantillons étudiés et des analyses réalisées dans lors de cette thèse.

Tableau 2 Récapitulatif des échantillons de la thèse et des analyses effectuées.

Sous-sites	Echantillons	Quantité	Analyses	Chapitre
MEAD, WOOD, COAL, EMB, BARE, TDT, CONS	Terres "7 sous-sites"	35	pH, chimie élémentaire, métaux extractibles au DTPA, CEC, capacité de rétention d'eau, granulométrie 5 fractions	3
	Cylindres de sol "7 sous-sites"	35	Masse volumique apparente	3
	Macrofaune édaphique	35	Densité, richesse morphologique, richesse trophique, indice de Shannon, proportions des types trophiques	3
	Mesofaune édaphique	35	Densité, richesse taxonomique, richesse trophique, indice de Shannon	3
	Faune de surface	105	Nombre d'individus, richesse morphologique, richesse trophique	3
WOOD, COAL, EMB, BARE	Feuilles de <i>F. excelsior</i>	90	Chimie élémentaire, description en microscopie photonique	4
	Horizons ectoorganiques et technogéniques sites COAL et EMB	46	Chimie élémentaire, description en microscopie photonique, étude ultrastructurale en MET et analyses EDX	4
	Litières sites COAL	23	Chimie élémentaire	4
	Lame minces	11	Microscopie photonique : description des microstructures, quantification des constituants	4
TDT, CONS	Litière de <i>P. tremula</i>	24	Chimie élémentaire, description en microscopie photonique, étude ultrastructurale en MET	5
	Feuilles de <i>A. pseudoplatanus</i>	24	Chimie élémentaire, description en microscopie photonique, étude ultrastructurale en MET	5
	Déjections de <i>Porcellio scaber</i>	30 (pool) + 120 (unité)	Description en microscopie photonique, chimie élémentaire, étude ultrastructurale en MET, microscopie électronique à balayage (?), masse, volume, masse volumique, capacité de rétention d'eau	5

Chapitre 3 : Caractérisation des interactions entre communautés édaphiques et paramètres physico-chimiques des sols d'une friche industrielle

1 Rappel des objectifs du chapitre

L'objectif de ce chapitre est d'étudier la diversité taxonomique et trophique d'une métacommunauté édaphique dans les humipedons d'une ancienne cokerie réhabilitée. Ce premier objectif doit permettre de caractériser les relations entre les caractéristiques physico-chimiques des Technosols et la diversité, ainsi que la structure des communautés de faune édaphique à l'échelle d'une friche industrielle. Un focus particulier est fait sur un des aspects fonctionnels de la faune du sol, représenté par le type trophique des organismes et plus particulièrement sur les saprophages, qui sont les principaux organismes impliqués dans la décomposition des matières organiques.

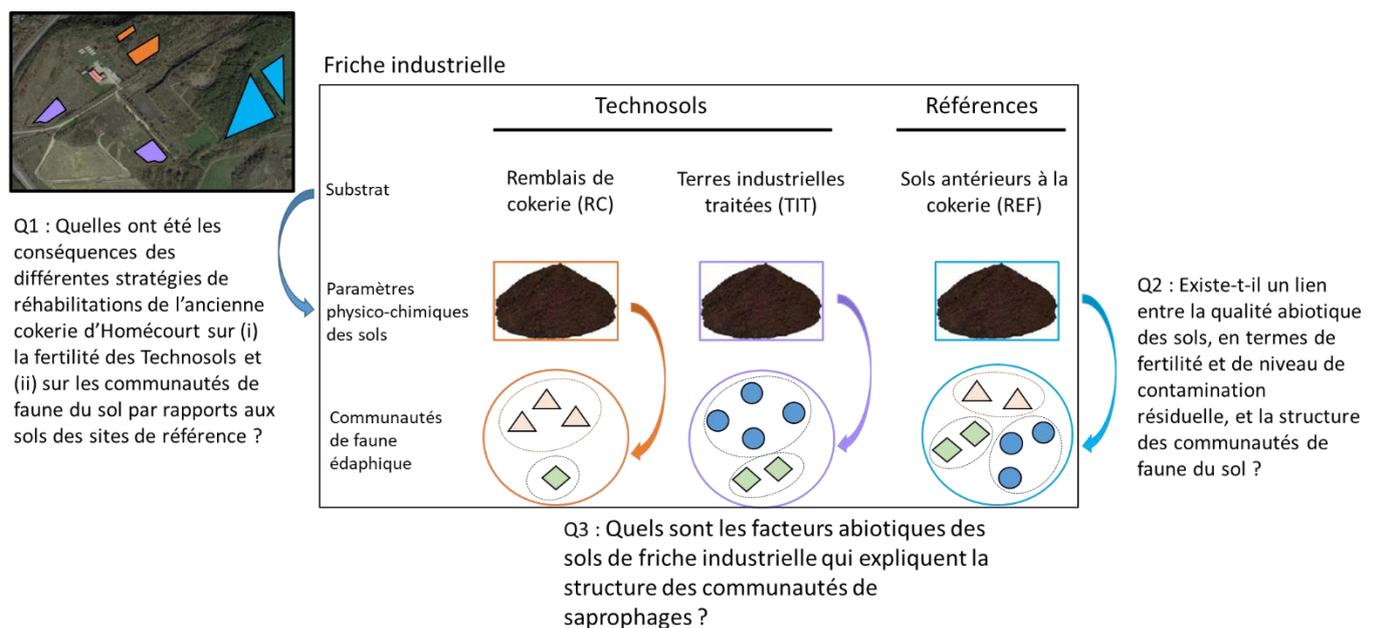


Figure 15 Schéma conceptuel des questionnements scientifiques relatifs aux objets d'étude du chapitre 3.

2 Matériel et Méthodes

2.1 Présentation de la zone d'étude et des sols étudiés

Afin de répondre aux questionnements décrits à la fin de l'état de l'art, une zone d'étude a été choisie. Il s'agit du site de la friche industrielle d'Homécourt (54), siège actuel du site expérimental du Groupement d'Intérêt Scientifique sur les Friches Industrielles (GISFI, www.gisfi.univ-lorraine.fr). La friche industrielle d'Homécourt a été choisie en raison de son historique et des différentes stratégies de réhabilitation qui y ont été conduites et qui résultent en différents Technosols. Les différentes opérations de réhabilitation de la friche qui ont eu lieu entre 1985 et 2007 seront précisées pour chaque Technosol étudiés lors de la thèse, dans la partie ci-dessous. L'implantation sur le site d'Homécourt de la station expérimentale du GISFI en 2002, offre également l'opportunité d'un suivi de l'évolution de la zone, à travers des activités de recherches passées et en cours.

Sur cette zone de 32 ha, se sont succédées deux cokeries. La première, implantée en 1922, comprenait deux batteries de 70 fours chacune et assurait une production totale de 900 tonnes de coke par jour. Vers 1950, cette première cokerie a été remise en état et les travaux ont également permis d'augmenter légèrement la production journalière du coke. C'est en 1962 qu'une seconde cokerie a été mise en service sur les fondations de la première. Elle permettait d'assurer une production de plus de 1200 tonnes de coke par jour. En raison de la crise industrielle, la cokerie d'Homécourt arrêta définitivement son activité en 1980 et c'est en 1985 que l'ensemble des installations ont été démolies (LECES, 2001).

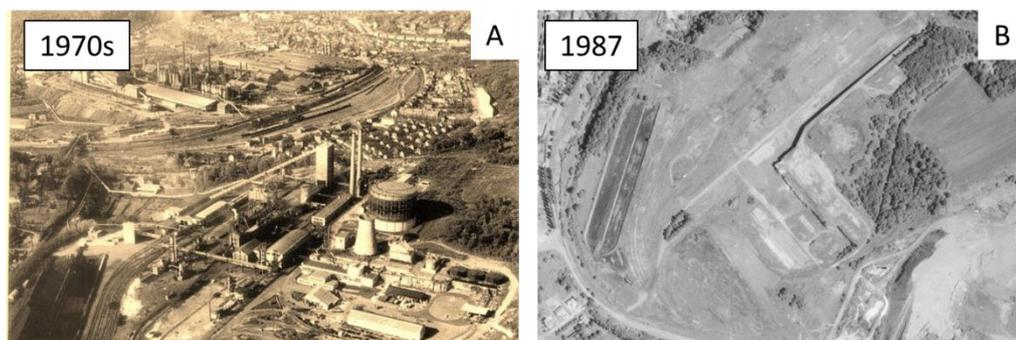


Figure 16 Zone de la cokerie d'Homécourt. Vue aérienne de la cokerie en activité prise dans les années 1970 (A). Vue satellite de la zone prise en 1987 (B).

La zone est aujourd'hui constituée de différents écosystèmes, se développant sur des substrats de natures très hétérogènes (Figure 17), qui seront maintenant définis comme des « sous-sites » et détaillés par la suite. Enfin, la proximité géographique de ces différents sites au sein d'une même zone de 32 ha (Figure 18) permet de comparer les communautés faunistiques édaphiques à l'échelle réduite d'une friche industrielle, permettant les déplacements d'organismes d'un site à l'autre, donc d'étudier

la méta-communauté édaphique de la friche industrielle. Les travaux menés lors de cette thèse se sont portés sur cinq sous-sites, issus de deux stratégies de réhabilitation de la friche ainsi que sur deux sous-sites de références, situés en périphérie de la zone. Ainsi, dans ce manuscrit, la notion de « site de référence » sera définie comme étant « un site dont le sol en place est antérieur à la première cokerie ».

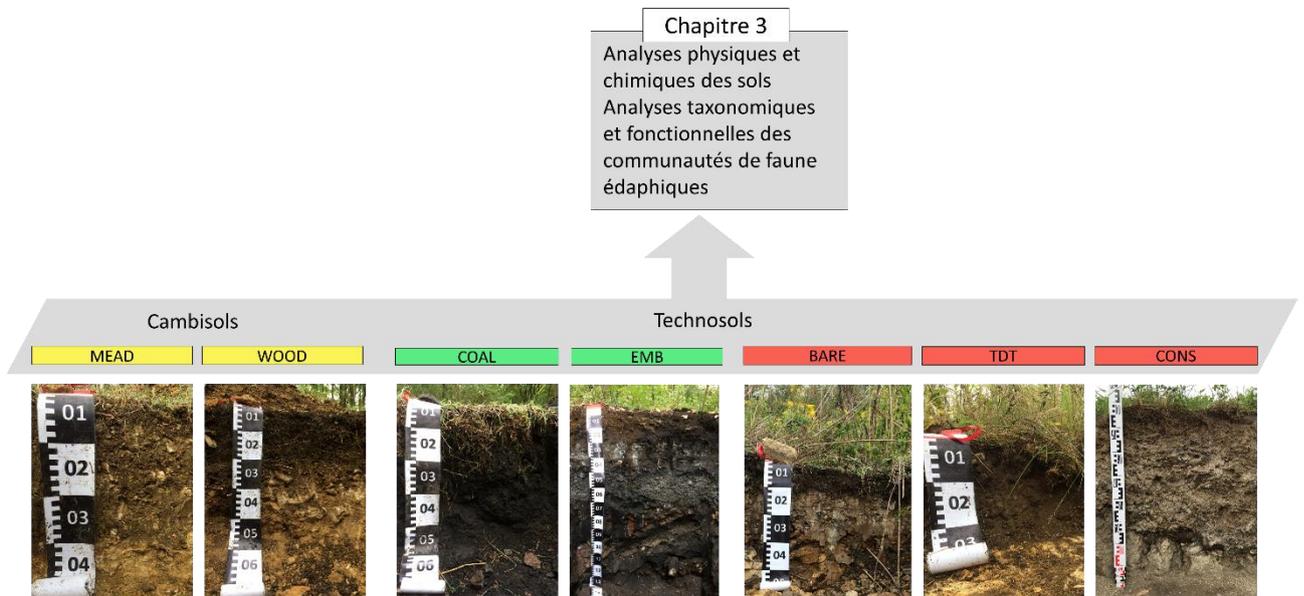


Figure 17 Sols des 7 sous-sites étudiés dans la thèse et analyses conduites sur chacun.



Figure 18 Vue satellite prise en 2017 avec localisation des 7 sous-sites d'étude. Les sous-sites BARE et TDT présentent des Technosols dont le principal substrat est la terre industrielle traitée. Le sous-site CONS présente un Technosol construit à partir de terre industrielle traitée, de boue de papeterie et de compost de déchets verts. COAL : sous-site présentant Technosol constitué essentiellement de remblais de charbon et de sous-

produits cokerie. EMB : sous-site présentant un Technosol constitué des mêmes composants que COAL mais également de débris de bâtiments et autres remblais de nature anthropique. WOOD : sous-site de référence, boisé, présentant un Cambisol et MEAD : sous-site de prairie de fauche avec présence d'un Cambisol avec horizon Ap.

Tableau 3 Coordonnées GPS des 7 sous-sites d'étude de la friche industrielle d'Homécourt

Site	Latitude	Longitude
COAL	49°12'53.93"N	5°59'46.71"E
EMB	49°12'52.44"N	5°59'49.51"E
TDT	49°12'43.86"N	5°59'49.96"E
CONS	49°12'47.35"N	5°59'39.09"E
BARE	49°12'46.35"N	5°59'45.90"E
MEAD	49°12'46.88"N	5°59'58.58"E
WOOD	49°12'49.44"N	6° 0'1.67"E

La première stratégie de réhabilitation a été mise en place en 1985, à la suite de la démolition des installations de la seconde cokerie (sous-sites COAL, EMB, Figure 18). Un nivellement d'une zone d'environ 1,5 ha a été effectué sur une profondeur allant jusqu'à 2 mètres. Les remblais se composent soit de matériaux issus directement de la démolition de l'usine, soit de restes de coke et de sous-produits issus de l'usine ou encore de terre végétale. Une végétation pionnière s'est installée sur cette zone. Ainsi au moment de notre étude en 2018, on retrouvait une strate arborée, dont les principales essences sont *Robinia pseudoaccacia* (L.), *Populus tremula* (L.), *Betula pendula* (Roth) ou encore *Salix caprea* (L.). On y trouve également dans la strate inférieure des espèces végétales telles que *Hedera helix* (L.), *Rubus sp.* ou encore différentes espèces de la famille des poacées (Figure 19). En 2001, un diagnostic de pollution des sols et de recherche de fondations a été conduit sur cette zone en 2001 et offre ainsi un référentiel de la nature des sols en place et de leurs caractéristiques physico-chimiques (LECES, 2001).



Figure 19 Vue d'ensemble du sous-site « COAL » (A) et de la surface de l'humipédon (B).

Sur le premier sous-site échantillonné, nommé ici « COAL » et appartenant à cette stratégie de réhabilitation, se trouve un Spolic Technosol (IUSS Working Group, 2006). Ce dernier est composé de remblais charbonneux de granulométrie très variable allant de poussières micrométriques à des blocs de plusieurs dizaines de centimètres et sur lequel on retrouve essentiellement des poacées et des bryophytes et autour duquel se sont développées des plantes pionnières telles que *R. pseudoacacia*. On trouve sur le second sous-site, « EMB », un Spolic Skeletic Technosol (IUSS Working Group, 2006) composé d'une succession de remblais de matériaux technogéniques et sur lequel s'est développée la strate arborée décrite ci-dessus. Les profils des fosses pédologiques de ces sols seront décrits dans le chapitre 3, tandis qu'une description micromorphologique des constituants des couches ectorganiques (OL + OF + OH) sera faite dans le chapitre 4.

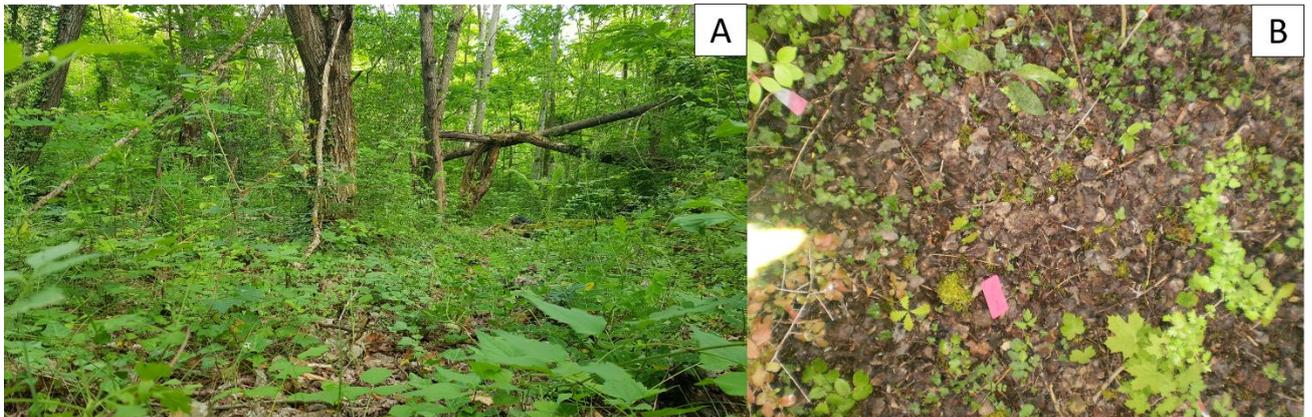


Figure 20 Vue d'ensemble du sous-site « EMB » (A) et de la surface de l'humipédon (B).

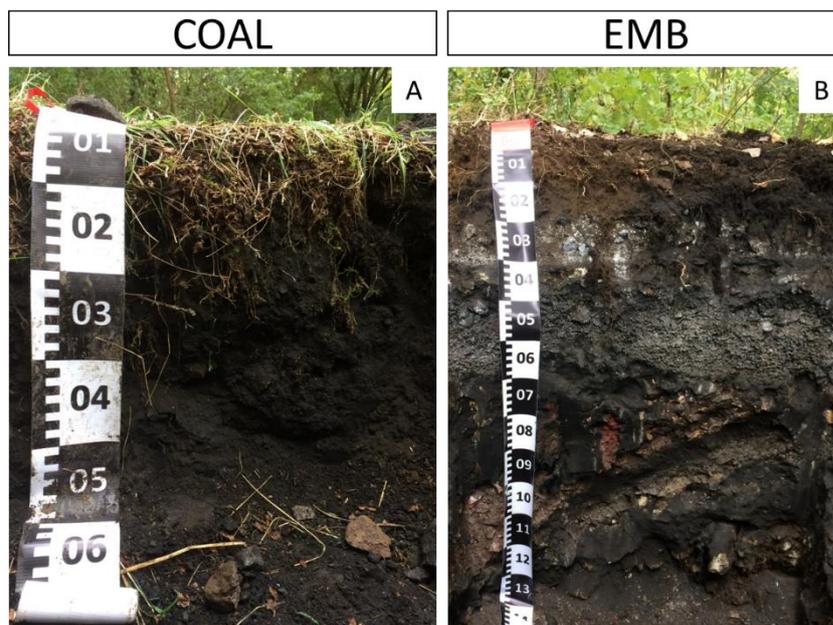


Figure 21 Profils pédologiques des Technosols des sous-sites COAL (a) et EMB (b)

La deuxième stratégie de réhabilitation a consisté en la dépollution de 10 330 m³ de terre en 2001 (sous-sites TDT, CONS, BARE, Figure 18). Suite à des sondages sur l'ensemble de la zone de la cokerie, les actions à mener sur chaque lot de terre ont été déterminées en fonction des concentrations en HAP. Pour les lots qui contenaient des concentrations supérieures à 5000 mg_{HAP}/kg_{sol sec}, un traitement par désorption thermique a été effectué afin de réduire la concentration en HAP sous la valeur seuil de 500 mg_{HAP}/kg_{sol sec}, soit 3330 m³ de terre. Pour les lots dont la concentration était comprise entre 5000 et 500 mg_{HAP}/kg_{sol sec}, un traitement biologique reposant sur l'activation de microorganismes dégradant les HAP a été effectué, soit 7000 m³ de terre. Enfin les lots dont la concentration en HAP était inférieure à 500 mg_{HAP}/kg_{sol sec} ont été directement utilisés comme remblais.

Le sous-site « TDT » (Figure 22) étudié dans cette thèse a été mis en place en 2001 directement à la suite du traitement de dépollution, il se situe au sud-est du bâtiment de la station expérimentale du GISFI. Non remanié depuis, ce site d'environ 800 m² est essentiellement composé d'une strate herbacée composée de poacées ainsi que de bryophytes. Une strate supérieure est en cours de développement et se traduit par la présence de quelques jeunes *R. pseudoacacia*. Le sol en place est un Spolic Technosol (IUSS Working Group, 2006).



Figure 22 Vue d'ensemble du sous-site « TDT » (A) et de la surface de l'humipédon (B).

Le sous-site « CONS » (Figure 23) a fait l'objet du traitement de dépollution thermique suite à l'excavation d'un volume de sol de 23580 m³ en 2000 (Bail industrie, 2003). Par la suite, ce site fut le support d'un projet de création de Technosol dont l'objectif était de créer un sol à partir de sous-produits issus de papeterie et de la terre industrielle traitée. Le Technosol fut construit en 2007 dans le cadre du projet Biotechnosol-GESSOL (Cortet et al., 2013). Le sol du site CONS est donc aujourd'hui constitué d'un Spolic Garbic Technosol (IUSS Working Group, 2006)(Séré et al., 2008). Il est composé de 10 cm de compost de déchets verts en surface, puis d'un mélange de terre industrielle traitée par désorption thermique et de sous-produit papetier sur 1 m et enfin de 40 cm de sous-produit papetier pur. De nombreux travaux ont déjà été menés sur ce Technosol, afin d'en étudier notamment ses propriétés pédogénétiques (Jangorzo et al., 2014, 2013; Leguédois et al., 2016), hydriques (Séré et al., 2012), ainsi que les dynamiques de colonisation par les principaux groupes biologiques (microflore, microfaune, mésofaune, macrofaune) (Cortet et al., 2013; Hedde et al., 2018) ou encore ses fonctions écologiques comme par exemple la formation des structures biologiques (Pey et al., 2014, 2013; Watteau et al., 2019) et le stockage de carbone (Rees et al., 2019).



Figure 23 Vue d'ensemble du sous-site « CONS » (A) et de la surface de l'humipedon (B).

Le sous-site « BARE » (Figure 24) est constitué de 10 cm de terre industrielle traitée sur lesquels a été déposé du compost de déchets verts ayant servi à la mise en place d'un Technosol construit en 2015.

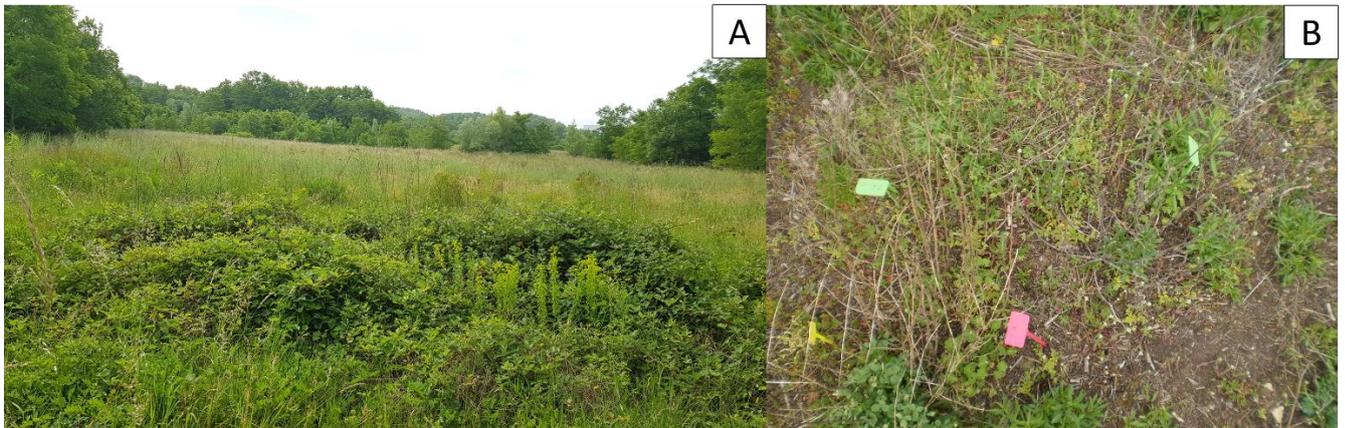


Figure 24 Vue d'ensemble du sous-site « BARE » (A) et de la surface de l'humipedon (B).

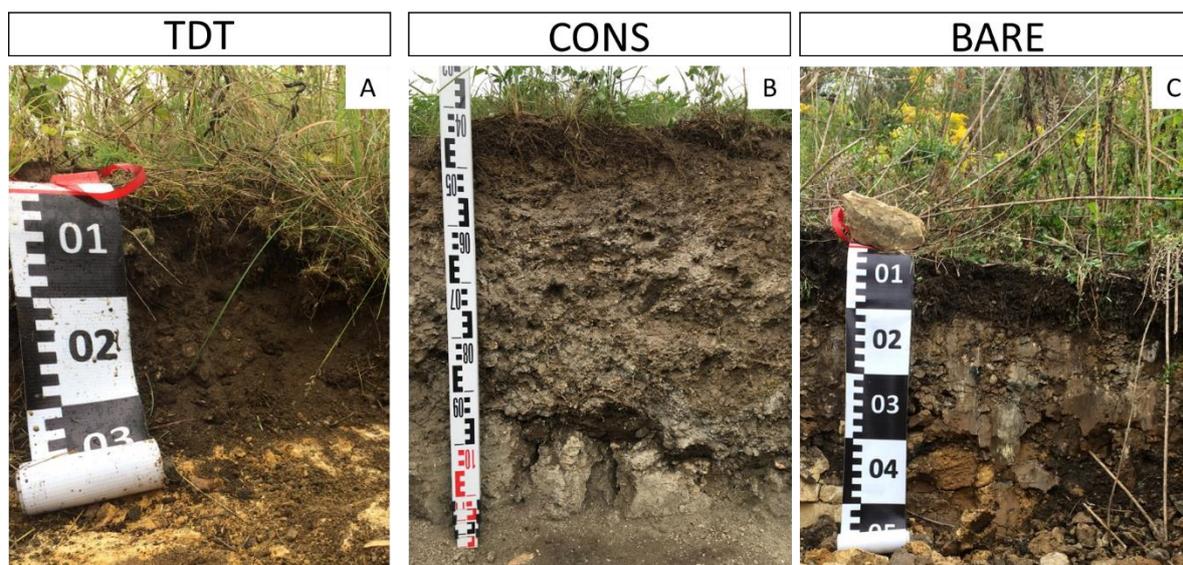


Figure 25 Profils pédologiques des Technosols des sous-sites TDT (A) CONS (B) et BARE (C)

Afin de comparer les caractéristiques physiques, chimiques, faunistiques des Technosols issus des deux stratégies de réhabilitations précédemment décrites, deux sites de références ont été choisis. Les deux sites de références ont été choisis adjacents à la zone initiale de l'ancienne cokerie, pour des raisons d'unité pédo-géographique et également afin qu'ils puissent représenter une réserve d'invertébrés édaphiques. Le fond géochimique de zone d'Homécourt est constitué de marnes calcaires et de calcaires ferrifères du Jurassique moyen et inférieur (Darmendrail et al., 2000). Les éventuels impacts qu'aurait eu la cokerie sur les caractéristiques physiques, chimiques de ces sols seront discutés dans les chapitres 3 et 4.

Le sous-site « MEAD » (Figure 26) se situe à l'est du bâtiment de la station expérimentale du GISFI. Il s'agit d'un Cambisol (IUSS Working Group, 2006) présentant un horizon Ap de 30 cm de profondeur, qui traduit une activité agricole anthropique passée. En effet, cette ancienne parcelle culturale est aujourd'hui une prairie de fauche, composée essentiellement de graminées.



Figure 26 Vue d'ensemble du sous-site « MEAD ».

Le second sous-site « WOOD » (Figure 27) se situe également à l'est du bâtiment de la station expérimentale du GISFI, proche de l'ancien gazomètre de la seconde cokerie (Figure 18). Il est constitué d'un Cambisol (IUSS Working Group, 2006) développé sur une roche mère calcaire. On observe sur ce Cambisol une station forestière constituée essentiellement d'*Acer campestre* (L.) et de *Fraxinus excelsior* (L.). Dans la strate inférieure on retrouve en outre de l'ail des ours *Allium ursinum* (L.) ou du lierre *Hedera helix* (L.).

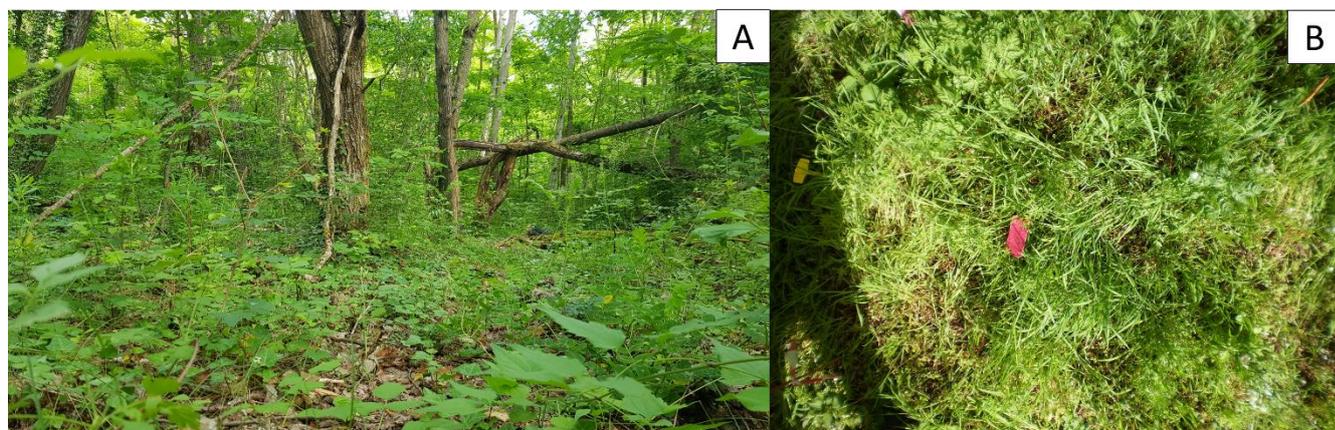


Figure 27 Vue d'ensemble du sous-site « WOOD » (A) et de la surface de l'humipédon (B).

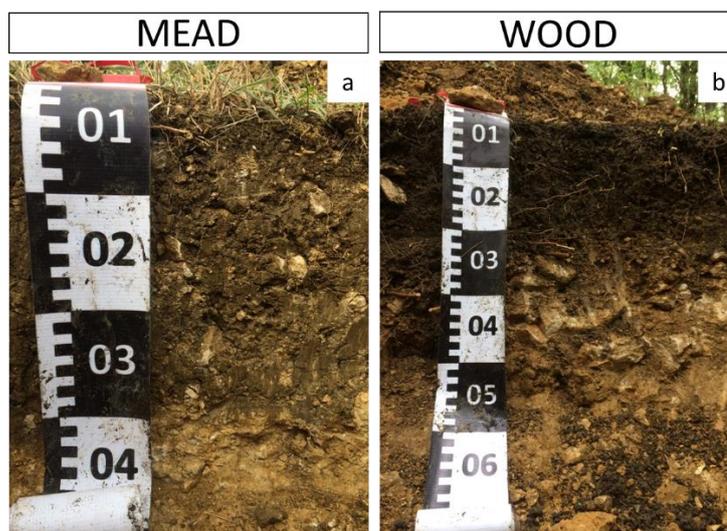


Figure 28 Profils pédologiques des Cambisols des sous-sites MEAD (a) et WOOD (b).

2.2 Méthode d'échantillonnage in situ

Une caractérisation physico-chimique des sols ainsi qu'un diagnostic des communautés de faune édaphique ont été conduits sur chacun des 7 sous-sites d'étude précédemment décrits. Pour ce faire, 5 points de prélèvement par site ont été choisis en se basant sur d'autres travaux menés sur les friches industrielles (Vincent et al., 2018), et adaptés à la surface des sites de la friche industrielle d'Homécourt. Les 35 points de prélèvement ainsi que l'organisation des échantillonnages réalisés au sein de chaque point de prélèvement sont présentés sur la Figure 29. L'ensemble de ces prélèvements a été réalisé du 25 au 27 avril 2018. Les points de prélèvement formaient une croix dont les 4 extrémités des branches était espacées de 10 m du point central. Au sein de chacun de ces points, a été réalisé un échantillonnage des communautés de faune édaphique, de sol pour la réalisation d'analyses physiques et chimiques, ainsi que de blocs de sol pour étudier la micromorphologie des constituants des humipedons des sols.

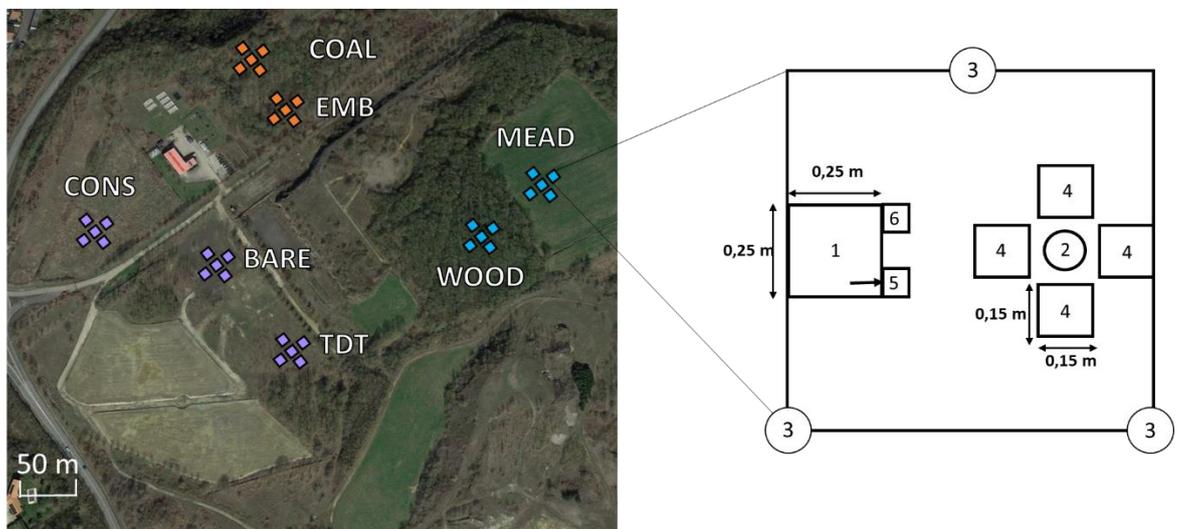


Figure 29 Dispositif de prélèvements de l'ensemble des compartiments biotiques et abiotiques étudiés sur la friche industrielle d'Homécourt. 1. Echantillonnage de la macrofaune édaphique. 2. Echantillonnage de la mésofaune édaphique. 3. Echantillonnage de la faune de surface. 4. Prélèvements de sols pour réalisation d'un composite. 5. Prélèvement d'un bloc de sol en boîte de Kubiena . 6. Prélèvement d'un volume de sol pour la microstratification. 7. Prélèvement du cylindre de sol pour la détermination de la masse volumique apparente.

2.3 Etude biologique des sols d'une friche industrielle

2.3.1 Echantillonnage de la faune du sol

Afin de faire un diagnostic à la fois taxonomique et fonctionnel des communautés de faune du sol de la friche industrielle d'Homécourt, trois communautés ont été échantillonnées, en utilisant trois méthodes différentes.

2.3.1.1 La macrofaune selon la méthode TSBF

Les organismes de la macrofaune ont été échantillonnés grâce à la méthode « TSBF » (Tropical Soil Biology and Fertility), normalisée pour les régions tempérées (ISO 23611-5). Des blocs de sols de dimension 25 cm x 25 cm x 20 cm ont été prélevés puis triés manuellement afin d'en collecter tous les organismes édaphiques visibles à l'œil nu. L'ensemble des individus collectés a été stocké dans un pilulier contenant de l'éthanol à 70% avant d'être identifié.

2.3.1.2 La mésofaune selon la méthode MacFadyen

Les microarthropodes de la mésofaune ont été collectés en couplant des prélèvements de cylindres de sols à un système d'extraction par la chaleur. A chaque point de prélèvement, deux carottes de sol ont été prélevées en utilisant successivement deux cylindres de 10 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur : un premier prélèvement a ainsi été effectué entre 0 et 5 cm de profondeur, le second entre 5 et 10 cm de profondeur. Ces carottes ont ensuite été placées dans un extracteur thermique de MacFadyen, (1961) (ISO 23611-2, 2006a). Une migration active de la mésofaune édaphique vers le bas de l'échantillon se fait alors en réponse à la montée progressive en température qui est exercée par l'extracteur pendant 8 jours. Les organismes tombent dans un tube collecteur contenant de de l'acide benzoïque (2,9 g.L⁻¹), avant d'être transférés dans des piluliers contenant de l'éthanol à 70% qui permet une conservation des individus avant identification.

2.3.1.3 La faune de surface selon la méthode des pièges Barber

L'échantillonnage de la mésofaune et de la macrofaune de surface a été réalisé par la technique du pot piège, également nommée piège Barber (« pitfall traps » en anglais) (Hedde et al., 2018; Auclerc et al., 2019). A chaque point de prélèvement, 3 pièges ont été installés 5 fois sur chaque site puis remplis au tiers d'éthylène-glycol afin de conserver les organismes édaphiques y tombant. Une plaque en polyéthylène a été surélevée au-dessus de chaque pot afin d'empêcher l'eau de pluie de faire déborder le contenu. L'ensemble des 105 pièges (3 x 5 x 7) placés sur la zone d'étude du 28 avril au 4 mai 2018 a été récupéré au bout de 7 jours et le contenu des pots a été transféré dans des piluliers avant identification des organismes.

2.3.2 Identification des organismes

Pour l'ensemble des organismes collectés sur la friche industrielle d'Homécourt, un niveau taxonomique et un type trophique ont été déterminés en se basant sur la littérature (Athias-Binche, 1982; Harding and Stuttard, 1974; Ponge, 1985; Salmon et al., 2006). L'ensemble des déterminations taxonomiques a été réalisé à l'aide d'un stéréomicroscope (MZ FLIII, Leica). Les macro-invertébrés prélevés par la méthode TSBF ont été identifiés au niveau de la classe, de l'ordre, du sous-ordre ou de la famille (Tableau 4) au grossissement x8 du stéréomicroscope, en utilisant les outils de classification standards (<http://ephytia.inra.fr/fr/C/25124/jardibiodiv-Description-des-organismes-de-Jardibiodiv>).

Les organismes de la mésofaune ont été identifiés par classe selon leur morphologie comme étant des collemboles, acariens, protozoaires, diploures, thysanoures et enchytréides. Les collemboles ont été divisés selon leur morphologie en trois ordres : les poduromorphes, les entomobryomorphes et les symphypléones.

Tableau 4 Niveaux taxonomiques utilisés dans l'étude des communautés de faune édaphique de la friche industrielle d'Homécourt. Les cases surlignées en vert correspondent au niveau utilisé pour l'attribution du type trophique (Athias-Binche, 1982; Harding and Stuttard, 1974; Ponge, 1985; Salmon et al., 2006). Le X indique qu'une détermination à l'espèce a été effectuée.

Embranchement	Classe	Ordre	Sous-ordre	Famille	Espèce	
Arthropoda	Isopoda					
	Chilopoda					
	Diplopoda					
	Collembola	Poduromorpha				
		Symphyleona				
		Entomobryomorpha				
	Protura					
	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	
					Elateridae	
					Carabidae	
					Staphylinidae	
		Diptera				
		Lepidoptera				
		Hymenoptera			Formicidae	
		Hemiptera		Homoptera		
				Heteroptera		
		Arachnida	Sarcoptiformes		Oribatida	
Mesostigmata						
Opiliones						
Araneae						
Annelida	Clitellata	haplotaxida	Lombricina		X	
Molusca	Gastropoda					

Pour chaque ligne, le niveau taxonomique le plus à droite correspond au plus fin niveau de précision atteint, celui utilisé pour calculer les indices de diversité (Shannon et diversité morphologique). La case colorée correspond au niveau taxonomique retenu pour l'attribution du type trophique. Enfin le X indique qu'une détermination à l'espèce a été effectuée. Le niveau taxonomique de chaque organisme édaphique est présenté dans le Tableau 5.

Tableau 5 Correspondance entre la taxonomie retenue dans l'étude et le type trophique attribué, d'après (Athias-Binche, 1982; Harding and Stuttard, 1974; Ponge, 1985; Salmon et al., 2006).

Taxonomie	Type trophique
Isopoda	Saprophage
Chilopoda	Zoophage
Diplopoda	Saprophage
Collembola	Saprophage/Microphytophage
Protura	Saprophage/Microphytophage
Curculionidae	Phytophage
Larve Curculionidae	Phytophage
Larve Elateridae	Phytophage
Staphylinidae	Zoophage
Larve Staphylinidae	Zoophage
Larve Diptera	Saprophage
Larve Lepidoptera	Phytophage
Homoptera	Phytophage
Oribatida	Saprophage/Microphytophage
Mesostigmata	Zoophage
Araneae	Zoophage
Opiliones	Zoophage
Lombricina	Saprophage/Géophage
Epigé	Saprophage
Anécique	Saprophage/Géophage
Endogé	Géophage

Les organismes collectés dans les pots-pièges étant conservés dans un mélange contenant essentiellement de l'éthylène glycol, composé à la fois de produits classés toxiques et CMR (Cancérogène, Mutagène et Reprotoxique), la solution a d'abord été changée et remplacée par de l'éthanol à 70% avant d'effectuer les identifications dans des boîtes de pétri en verre. Le processus de détermination des organismes collectés dans les pots-pièges a ensuite été le même que décrit dans la section 2.3.2 de ce chapitre.

2.3.3 Calculs des indices de description des communautés

En utilisant les correspondances décrites dans la littérature pour les différents niveaux taxonomiques (Salmon et al., 2006), un type trophique a été associé à chaque taxon (Tableau 5). A partir des informations relatives à la taxonomie et aux types trophiques des organismes édaphiques échantillonnés sur la friche industrielle d'Homécourt, différents indices caractérisant les communautés ont été calculés.

- La **densité**, exprimée en nombre d'individus par unité de surface, a été réalisée à partir des prélèvements de macrofaune et de microfaune édaphique.
- L'**indice de Shannon** a été calculé en utilisant la formule suivante :

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i, \text{ avec } p_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^S x_i}$$

Avec p_i , la proportion d'organismes appartenant au groupe zoologique "i" à un point de prélèvement donné, S étant le nombre total de groupes zoologiques pour ce même point de prélèvement et x_i étant le nombre d'organismes appartenant au groupe « i ».

- La **richesse morphologique** (ou **richesse zoologique**) a été calculée pour chaque point de prélèvement comme la somme du nombre de taxons présents dans les prélèvements de mésofaune et de macrofaune édaphique (hors pots pièges), en utilisant pour chacun le dernier niveau taxonomique (case verte dans le Tableau 4).
- La **richesse trophique** a été calculée comme le nombre de groupes trophiques présents dans la communauté édaphique à chaque point de prélèvement.
- Les **proportions** respectives de chaque groupe trophique de la macrofaune, ont été calculées à partir du nombre d'individus au sein chaque groupe trophique et exprimées en pourcentage. Les fourmis et les gastéropodes n'ont pas été pris en compte dans ce calcul, respectivement en raison de leur mode de vie fortement grégaire et du nombre d'exosquelettes vides n'offrant pas d'information sur les individus vivants dans la communauté.

2.4 Etude physico-chimique des sols d'une friche industrielle

2.4.1 Echantillonnage des sols pour analyse physico-chimique

A chaque point de prélèvement, 4 sous-échantillons d'environ 500 g de sols ont été prélevés entre 0 et 20 cm de profondeur et autour des prélèvements de cylindre destinés à l'étude de la mésofaune (Figure 29). Des échantillons composites ont été réalisés à partir des 4 sous-échantillons afin d'obtenir un échantillon représentatif de la zone de prélèvement. Chaque échantillon a ensuite été séché à l'air avant tamisage à 2 mm. Afin de réaliser les différentes analyses chimiques des sols, un sous-échantillonnage a été effectué afin d'obtenir des sous-échantillons représentatifs. La première étape de ce sous-échantillonnage est une étape de quartage qui permet de réduire le volume de l'échantillon de façon homogène. La masse de sol a ainsi été ramenée à 500 g pour chaque échantillon en utilisant un échantillonneur (Schumacher et al., 1990). La seconde étape consiste en une séparation en sous-échantillons homogènes de 250 g, à l'aide d'une goulotte d'alimentation couplée à un échantillonneur rotatif (Laborette 24, Fritsch).

Pour déterminer la masse volumique apparente, un bloc de sol a été prélevé à chaque point de prélèvement entre 5 et 10 cm de profondeur en utilisant un cylindre métallique (carré 7, Figure 29). Après séchage du sol à l'étuve à 105°C pendant 24h, la masse volumique apparente a été calculée d'après la norme NF EN ISO 11272, en utilisant la formule (1) suivante :

$$(1) \text{ Masse volumique apparente} = \frac{\text{Masse sol sec (g)}}{\text{Volume cylindre (cm}^3\text{)}}$$

2.4.2 Analyses des paramètres physico-chimiques des sols

L'ensemble des analyses physiques et chimiques des sols a été réalisé au Laboratoire Sols et Environnement, à l'exception des analyses texturales.

Le pH des sols a été mesuré selon la norme NF ISO 10390 (2005).

Les concentrations en carbone total, organique et en azote dans les échantillons ont été mesurées par analyseur élémentaire avec la méthode de combustion sèche selon les normes NF ISO 10694 et NF ISO 13878 (1995).

Le phosphore disponible a été mesuré en utilisant la méthode du Phosphore Olsen, selon la norme NF ISO 11263 (1995).

Les concentrations en métaux totaux ont été mesurés, après extraction à l'eau régale, selon une méthode adaptée de la norme NF ISO 11446 (2006). Le dosage des éléments des sols a été réalisé par spectrométrie à plasma à couplage inductif (ICP-OES – Inductively Coupled Plasma – Optical Emission Spectroscopy) selon la norme NF ISO 22036 (2008).

Les métaux extractibles au DTPA, ont été mesurés suite à l'extraction chimique au CaCl_2 et au DTPA (acide diéthylène triamine penta acétique) décrite dans la norme NF EN 13651. Ils ont ensuite été quantifiés par ICP-OES.

La capacité d'échange cationique (CEC) a été mesurée selon le protocole décrit dans la norme NF X 31-130 (1999), utilisant l'extraction à la cobaltihexamine.

La capacité de rétention en eau (ou « Water Holding Capacity – WHC) a été mesurée selon la norme ISO 11267 (2014), en utilisant la méthode de la presse à membrane.

La granulométrie des sols a été réalisée par le Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS). Les mesures des 5 fractions granulométriques ($< 2 \mu\text{m}$, $2-20 \mu\text{m}$, $20-50 \mu\text{m}$, $50-200 \mu\text{m}$ et $200-2000 \mu\text{m}$) ont été déterminées sans décarbonatation selon la norme NF X 31-107.

4 Caractéristiques physico-chimiques des Technosols et des sols de référence

Afin de mettre en évidence les similarités et les différences entre les sols de la friche industrielle, antérieures aux activités de la cokerie ou mis en place à partir des substrats décrit dans la section 2.1 du chapitre 2, une représentation graphique en analyse multivariée a été utilisée. Elle permet de mettre en évidence l'hétérogénéité des variables, à la fois en fonction de la typologie des sols et en fonction des différents substrats. Les résultats de l'analyse en correspondance principale (ACP) sont présentés sur la Figure 30, en fonction du type des sols (a) et des substrats (b). Les valeurs obtenues pour les principales variables d'intérêt agronomique des 6 sous-sites sont présentées dans le Tableau 7 et celles obtenues pour les métaux et les cations sont présentés dans le Tableau 8.

L'ACP permet de mettre en évidence l'hétérogénéité des caractéristiques physico-chimiques des différents sols de la friche industrielle d'Homécourt. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 62,2% de la variabilité totale. L'axe 1 (Dim1), qui explique 36,4% de la variabilité du jeu de données, permet de discriminer les sols de référence à gauche de l'axe et les Technosols mis en place à partir des deux substrats de réhabilitation à droite de l'axe (Figure 30a). Les variables statistiquement corrélées à l'axe 1 sont présentées dans le Tableau 6. Ainsi les sols de référence (REF) sont caractérisés par de fortes teneurs en argiles et en limons fins, donc par une granulométrie fine, ainsi que par des teneurs élevées en Al et K totaux, une capacité d'échange cationique élevée et une forte capacité de rétention en eau, à l'échelle des sols de la friche industrielle. Ces sols argileux contiennent également de faibles teneurs en S total, un C/N faible et peu de sables, fins et grossiers. Parmi ces différentes variables, les teneurs en argiles, en aluminium et en potassium total sont statistiquement supérieures dans les sols de référence aux teneurs des Technosols issus des remblais de cokerie (RC) et de la terre industrielle traitée (TIT). Les sols de référence ont un pH compris en 7 et 8, indiquant une légère alcalinité des sols de la friche industrielle.

L'axe 2 de l'ACP (Dim2), qui explique 25,8% de la variabilité du jeu de données, permet essentiellement de discriminer les Technosols issus des remblais de cokerie (RC) de ceux constitués de terre industrielle traitée (TIT).

Les Technosols issus des remblais de cokerie sont surtout caractérisés par des concentrations en métaux tels que le Zn et le Pb (totaux et extractible) élevées ainsi que par de fortes teneurs en C organique et en N total, à l'échelle de la friche industrielle. Les teneurs en C organique mesurées dans les sols issus de RC sont statistiquement supérieures aux teneurs mesurées dans les sols REF et TIT (ANOVA imbriquée, p-value = 0,016) et représentent en moyenne 50,7% de la masse sèche du Technosol COAL. En conséquence, le C/N est particulièrement élevé dans ce Technosol, avec une valeur moyenne de 84.

Si les teneurs en métaux sont les plus élevées dans les Technosols issus de RC à l'échelle de la friche, seules les teneurs en plomb sont statistiquement supérieures dans ces sols (ANOVA imbriquée, p-value = 0,018). Les teneurs en zinc sont pas statistiquement différentes entre les trois substrats testés mais les sols du sous-site EMB présentent des teneurs 2 à 5 fois plus élevées que celles des sols de TIT ou REF.

Les Technosols mis en place à partir de TIT, sont caractérisés par des valeurs de pH élevées, corrélées à de fortes concentrations de Ca total. Le pH atteint une moyenne de 8,4 dans le Technosol TDT. Ces Technosols sont limono-sableux (CONS) à sablo-limoneux (TDT). A l'échelle de la friche, les deux Technosols mis en place à partir de la TIT présentent un gradient de capacité de rétention d'eau et des cations, dont le Technosol TDT présente les plus faibles valeurs et le Technosol CONS présente des valeurs intermédiaires, inférieures aux sols de référence. Les Technosols issus de la TIT sont ceux présentant en effet le plus de variabilité physico-chimique au sein d'un même substrat initial.

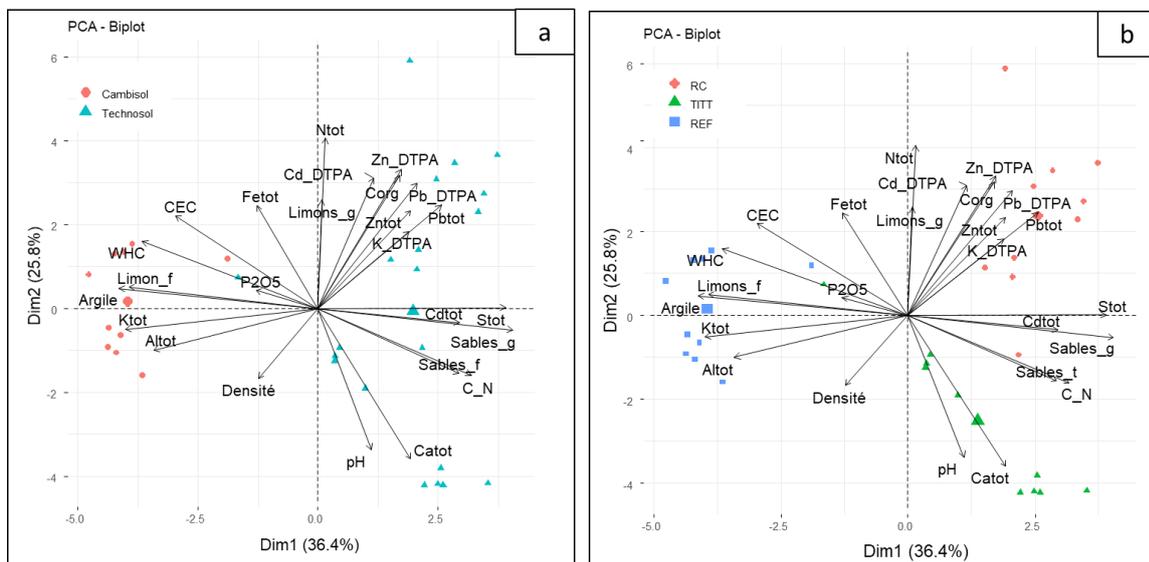


Figure 30 Projections des deux premiers axes de l'ACP sur les variables chimiques des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt en fonction du type de sol (a) ou de la nature des substrats (b). Les correspondances des codes des variables sont présentées dans les Tableau 7 et Tableau 8.

Tableau 6 Corrélations statistiquement significatives entre les variables physico-chimiques et les deux premiers axes de l'ACP. Les correspondances des codes des variables sont présentées dans les Tableau 7 et Tableau 8.

Axe 1			Axe 2		
Variable	Coefficient de corrélation	p-value	Variable	Coefficient de corrélation	p-value
Sables_g	0.918	< 0,01	Ntot	0.920	< 0,01
Stot	0.885	< 0,01	ZnDTPA	0.754	< 0,01
C/N	0.722	< 0,01	Corg	0.720	< 0,01
Cdtot	0.667	< 0,01	CdDTPA	0.705	< 0,01
Sables_f	0.666	< 0,01	PbDTPA	0.679	< 0,01
Pbtot	0.581	< 0,01	Limons_g	0.585	< 0,01
PbDTPA	0.468	< 0,01	Pbtot	0.559	< 0,01
Catot	0.438	0,02	Fetot	0.556	< 0,01
Zntot	0.438	0,02	Zntot	0.529	< 0,01
KDTPA	0.428	0,02	CEC	0.499	< 0,01
ZnDTPA	0.392	0,03	KDTPA	0.418	0,02
Corg	0.386	0,04	WHC	0.362	0,05
CEC	-0.674	< 0,01	C/N	-0.363	0,05
Altot	-0.777	< 0,01	Densité	-0.377	0,04
WHC	-0.830	< 0,01	pH	-0.763	< 0,01
Limons_f	-0.892	< 0,01	Catot	-0.816	< 0,01
Ktot	-0.908	< 0,01			
Argile	-0.939	< 0,01			

Tableau 7 Paramètres physico-chimiques des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt. Les valeurs pour les deux Cambisols et les quatre Technosols correspondent aux moyennes \pm écart-types ($n = 5$). La p-value correspondante est celle du test de comparaison de moyenne réalisé avec une ANOVA imbriquée à 1 facteur avec le sous-site utilisé comme effet fixe et le substrat de réhabilitation comme effet aléatoire. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyennes statistiquement significative entre deux substrats (p -value < 0.05 , $\alpha = 5\%$).

Classification des sols (WRB)	Cambisol		Technosol				p-value
	Sols de référence (REF)		Remblais de cokerie (RC)		Terre industrielle traitée (TIT)		
Substrat de réhabilitation	MEAD	WOOD	COAL	EMB	TDT	CONS	
pH	7,5 \pm 0,2	7,9 \pm 0,1	7,5 \pm 0,3	7,6 \pm 1,4	8,4 \pm 0,1	8,2 \pm 0,1	0,051
C _{org} (g kg ⁻¹)	100 \pm 17	186 \pm 36 b	507 \pm 62	410 \pm 140 a	46 \pm 12	122 \pm 72 b	0,016
N _{tot} (g kg ⁻¹)	3,8 \pm 0,4	6,2 \pm 0,96	6,7 \pm 1,5	8,4 \pm 2,5	1,3 \pm 0,2	3,6 \pm 1,2	0,118
C/N	26 \pm 4	31 \pm 9	84 \pm 26	49 \pm 9	38 \pm 15	32 \pm 8	0,153
CEC (cmolc kg ⁻¹)	31 \pm 2	47 \pm 2	18 \pm 5	28 \pm 18	12 \pm 4	26 \pm 14	0,216
P ₂ O ₅ (mg kg ⁻¹)	14 \pm 5	11 \pm 2	8 \pm 1	10 \pm 5	5 \pm 2	29 \pm 12	0,753
Argile (g kg ⁻¹)	495 \pm 31	507 \pm 19 a	78 \pm 21	112 \pm 41 b	64 \pm 9	120 \pm 19 b	0,001
Limons fins (g kg ⁻¹)	189 \pm 4	193 \pm 3	111 \pm 21	116 \pm 15	92 \pm 6	165 \pm 13	0,150
Limons grossiers (g kg ⁻¹)	102 \pm 9	143 \pm 5	166 \pm 24	132 \pm 54	87 \pm 20	138 \pm 23	0,533
Sables fins (g kg ⁻¹)	72 \pm 8	138 \pm 14	207 \pm 34	157 \pm 43	269 \pm 26	223 \pm 23	0,077
Sables grossiers (g kg ⁻¹)	142 \pm 47	19 \pm 5 b	439 \pm 88	483 \pm 120 a	487 \pm 41	354 \pm 19 a	0,027
Capacité de rétention d'eau (%)	26,2 \pm 1	26 \pm 0,9	19,8 \pm 3,5	21,2 \pm 2,1	17,2 \pm 1,9	22,1 \pm 2,1	0,094
Masse volumique apparente (g cm ⁻³)	1,26 \pm 0,22	0,97 \pm 0,14	0,69 \pm 0,07	0,98 \pm 0,20	1,15 \pm 0,25	1,11 \pm 0,21	0,289
Taux de saturation des bases	1,02 \pm 0,02	0,86 \pm 0,02	1,06 \pm 0,03	0,99 \pm 0,05	0,99 \pm 0,15	0,99 \pm 0,05	0,534

Corg : carbone organique ; Ntot : azote total ; CEC : capacité d'échange cationique ; P₂O₅ : phosphore assimilable dosé par la méthode du P-Olsen ; Argile : fraction $< 2 \mu\text{m}$; Limons fins : fraction de 2 à 20 μm ; Limons grossiers : fraction de 20 à 50 μm ; Sables fins : fraction de 50 à 200 μm ; Sables grossiers : fraction de 200 à 2000 μm . Les sous-sites BARE et TDT présentent des Technosols dont le principal substrat est la terre industrielle traitée. Le sous-site CONS présente un Technosol construit à partir de terre industrielle traitée, de boue de papeterie et de compost de déchets verts. COAL : sous-site présentant Technosol constitué essentiellement de remblais de charbon et de sous-produits cokerie. EMB : sous-site présentant un Technosol constitué des mêmes composants que COAL mais également de débris de bâtiments et autres remblais de nature anthropique. WOOD : sous-site de référence, boisé, présentant un Cambisol et MEAD : sous-site de prairie de fauche avec présence d'un Cambisol avec horizon Ap

Tableau 8 Paramètres physico-chimiques des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt. Les valeurs pour les deux Cambisols et les quatre Technosols correspondent aux moyennes \pm écart-types ($n = 5$). La p-value est celle du test de comparaison de moyenne réalisé avec une ANOVA imbriquée à 1 facteur avec le sous-site utilisé comme effet fixe et le substrat de réhabilitation comme effet aléatoire. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux substrats (p -value < 0.05 , $\alpha = 5\%$).

Classification des sols (WRB)	Cambisol		Technosol				p-value
	Sols de référence (REF)		Remblais de cokerie (RC)		Terre industrielle traitée (TIT)		
Substrat de réhabilitation	MEAD	WOOD	COAL	EMB	TDT	CONS	
Sous-site							
Ca _{tot} (g kg ⁻¹)	66,3 \pm 18,2	36,8 \pm 47,7	62,7 \pm 16,4	47,6 \pm 5,2	245,0 \pm 16,2	135,8 \pm 68,3	0,094
Fe _{tot} (g kg ⁻¹)	72,2 \pm 5,3	95,8 \pm 15,0	37,5 \pm 7,0	108,0 \pm 35,9	44,4 \pm 3,9	75,3 \pm 17,3	0,780
Al _{tot} (g kg ⁻¹)	32,4 \pm 1,4	36,8 \pm 17,9a	15,9 \pm 3,6	11,7 \pm 2,1b	22,1 \pm 1,8	21,0 \pm 5,1b	0,020
S _{tot} (mg kg ⁻¹)	563 \pm 66	1142 \pm 539	1874 \pm 223	2023 \pm 160	2020 \pm 197	1568 \pm 481	0,068
Cd _{tot} (mg kg ⁻¹)	0,5 \pm 0,0	0,9 \pm 0,2	1,0 \pm 0,4	2,9 \pm 0,8	3,0 \pm 1,5	1,7 \pm 0,5	0,329
Pb _{tot} (mg kg ⁻¹)	34 \pm 3	72 \pm 14 b	271 \pm 190	282 \pm 102 a	67 \pm 13	93 \pm 20 b	0,018
Zn _{tot} (mg kg ⁻¹)	148 \pm 11	297 \pm 80	284 \pm 70	825 \pm 431	224 \pm 36	383 \pm 134	0,449
K _{tot} (mg kg ⁻¹)	6739 \pm 231	6516 \pm 3029 a	1696 \pm 327	1287 \pm 225 b	2463 \pm 269	3128 \pm 1415 b	0,007
K _{Ech} (cmolc kg ⁻¹)	0,7 \pm 0,0	0,6 \pm 0,2	0,3 \pm 0,0	0,4 \pm 0,1	0,4 \pm 0,1	0,8 \pm 0,1	0,362
Mg _{tot} (mg kg ⁻¹)	5623 \pm 1739	4778 \pm 84	5335 \pm 1237	3782 \pm 627	6440 \pm 518	5660 \pm 997	0,307
Mg _{Ech} (cmolc kg ⁻¹)	2,4 \pm 0,3	0,7 \pm 0,1	0,9 \pm 0,4	1,5 \pm 1,1	0,3 \pm 0,1	1,8 \pm 1,3	0,883
Cd _{DTPA} (mg kg ⁻¹)	0,1 \pm 0,0	0,2 \pm 0,0	0,2 \pm 0,1	0,6 \pm 0,4	0,1 \pm 0,0	0,1 \pm 0,0	0,444
Pb _{DTPA} (mg kg ⁻¹)	4,1 \pm 0,3	9,6 \pm 0,9	18,9 \pm 15,5	34,9 \pm 13,5	3,1 \pm 0,4	6,6 \pm 1,5	0,089
Zn _{DTPA} (mg kg ⁻¹)	3,9 \pm 0,6	18,4 \pm 0,6	22,0 \pm 11,0	109,4 \pm 43,3	3,4 \pm 0,4	12,9 \pm 6,9	0,339

Ca : calcium ; Fe : fer ; Al : aluminium ; S : soufre ; Cd : cadmium ; Pb : plomb ; Zn : zinc ; K : potassium ; Mg : magnésium ; Ech : échangeable à la cobaltihexamine ; DTPA : extractible au DTPA.

5 Caractérisation des communautés de faune du sol de la friche industrielle d'Homécourt

5.1 Composition quantitative des trois communautés édaphiques

Un total de 49896 individus échantillonnés sur la friche industrielle d'Homécourt est utilisé pour décrire la métacommunauté édaphique. Ainsi, 1239 organismes appartenant à la macrofaune ont été échantillonnés et identifiés selon la méthode TSBF ; 15977 microarthropodes ont été échantillonnés et identifiés en utilisant le prélèvement en cylindre et l'extracteur de Macfadyen et enfin 32680 individus appartenant à la faune de surface ont été échantillonnées à l'aide des pièges Barber.

Le Tableau 9 présente les densités des différents taxons des communautés de microarthropodes et de la macrofaune du sol et de la litière au sein des sols des différents sous-sites. D'un point de vue purement quantitatif, et en comparaison avec les sols de référence, les densités de la mésofaune sont élevées dans les Technosols et celles de la macrofaune sont faibles.

La densité totale de microarthropodes dans les sols des différents sous-sites varie d'un facteur 5 entre les sols de la friche industrielle, le minimum étant dans le sol du sous-site WOOD et le maximum dans le sol du sous-site COAL. Les collemboles et les oribates sont les deux taxons les plus représentés au sein de la communauté des microarthropodes. Les collemboles représentent jusqu'à 36% de la communauté de microarthropodes dans le sol du sous-site de référence WOOD alors que les oribates représentent jusqu'à 85% de la communauté de microarthropodes dans le Technosol du sous-site COAL. Les acariens de l'ordre des Mesostigmata représentent jusqu'à 17% de la communauté des microarthropodes dans le Technosol du sous-site EMB avec une densité de $7,1 \pm 6,7 \times 10^3 \text{ ind.m}^{-2}$. Enfin, les protoures ne représentent jamais plus de 5% de la communauté (sous-site WOOD) et la densité maximale est observée dans le Technosol du sous-site COAL avec $1,4 \pm 1,3 \times 10^3 \text{ ind.m}^{-2}$.

En ce qui concerne la communauté de macrofaune dans les sols et la litière de la friche industrielle d'Homécourt, la densité totale d'organismes varie d'un facteur deux sur la friche industrielle d'Homécourt, avec un minimum dans le Technosol du sous-site TDT et un maximum dans le sol de référence du sous-site MEAD. Entre les différents sols de la friche, la composition taxonomique des principaux organismes de la macrofaune varie de un à deux ordres de grandeurs. Pour les isopodes, la densité maximale est observée dans le sol de référence du sous-site WOOD alors qu'aucun individu n'est observé dans les Technosols des sous-sites TDT et CONS. La densité de chilopodes est proche des 100 individus par mètre carré dans les sols des sous-sites WOOD, COAL et EMB alors qu'aucun individu n'a été échantillonné dans le Technosol du sous-site CONS. Les densités de diplopedes varient également au sein des sols des différents sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt. La moyenne maximum étant de $54,4 \pm 36,8 \text{ ind.m}^{-2}$ dans le sol de référence du sous-site WOOD alors qu'aucun diplopede n'est trouvé dans le sols de référence du sous-site MEAD. La densité de coléoptères totaux

est 6 fois plus élevée dans le sol du sous-site CONS que dans le sol de référence du sous-site WOOD. La densité de lombricidés échantillonnés dans les sols d'Homécourt présente également une forte variabilité en fonction des différents sous-sites. Une densité de $201,6 \pm 165 \text{ ind.m}^{-2}$ est observée dans le sol de référence du sous-site MEAD, dont 60% sont des endogés et seulement 5% d'anécique. Dans le sol de référence du sous-site WOOD, $118,4 \pm 47,5 \text{ ind.m}^{-2}$ sont observés avec 51% d'endogés et 24% d'anéciques et d'épigés. Dans les Technosols des 4 sous-sites de l'étude, un maximum de $16 \pm 16 \text{ ind.m}^{-2}$ vers de terre totaux est observé pour le sous-site COAL, dont 80% sont des épigés. Aucun lombricide n'est observé dans le Technosol du sous-site EMB.

Le Tableau 10 présente les résultats obtenus pour la communauté de faune de surface, échantillonnée à l'aide des pièges Barber (pots pièges). En surface, les microarthropodes actifs sont les collemboles et les acariens. Une très forte activité des collemboles est notamment observée en surface du Technosol du sous-site TDT. Ici les collemboles représentent 97% des microarthropodes échantillonnés dans les pièges. Cette proportion relative de collemboles et d'acariens en surface est de 50% dans les Technosols des sous-sites COAL et CONS. L'activité des microarthropodes de surface la plus faible est observée dans le sol de référence du sous-site WOOD. Le nombre moyen de macro-organismes totaux collectés dans les pots pièges varie d'un facteur 9 entre le minimum observé dans le sol de référence du sous-site WOOD et le maximum observé dans le Technosol du sous-site TDT. En surface des Technosols des sous-sites TDT et CONS, les formicidés représentent respectivement 83 et 73% des macro-organismes collectés dans les pots pièges. La répartition des différents taxons de surface est plus homogène dans les autres sols, avec notamment une proportion de 40% de coléoptères dans le sol de référence du sous-site WOOD et 28% d'arachnides dans les pots pièges du sous-site MEAD. En surface du Technosol du sous-site COAL, les isopodes représente 33% des organismes collectés mais seulement 12% pour le Technosol du sous-site EMB.

Tableau 9 Densité d'organismes (nombre moyen \pm écart-type, exprimée en 10^3 ind.m⁻¹ pour les microarthropodes et en ind.m⁻¹ pour la macrofaune) appartenant aux communautés de la macrofaune et des microarthropodes du sol et de la litière échantillonnés dans chaque sous-site (n = 5 à l'exception des microarthropodes du sous-site COAL : n = 4). L'attribution des types trophiques en fonction de chaque niveau taxonomique est donnée selon : Sapro : saprophages, mi : microphytophages, Zoo : zoophages, Phyto : phytophages, Geo : geophages. Les catégories écologiques des lombricidés (VDT) sont également indiquées.

Classification des sols (WRB)			Cambisol		Technosol				
Substrat de réhabilitation			Sols de référence (REF)		Remblais de cokerie (RC)		Terre industrielle traitée (TIT)		
Niveau taxonomique	Groupe zoologique	Type trophique	MEAD	WOOD	COAL	EMB	TDT	CONS	p-value
Densité totale de microarthropodes (10³ ind.m⁻²)			32,1 \pm 5,4	23,1 \pm 7,4	106,6 \pm 58,6	41,2 \pm 24,4	89,3 \pm 13,7	44,7 \pm 39,5	0,42
Classe	Collembola	Sapro/mi	11,2 \pm 3,6	8,4 \pm 2,4	9,6 \pm 2,7	6,1 \pm 2,4	23,3 \pm 9,0	6,8 \pm 4,7	0,619
Classe	Protoura	Sapro/mi	0 \pm 0	0,05 \pm 0,11	1,4 \pm 1,3	1,0 \pm 1,6	1,2 \pm 2,5	0,03 \pm 0,06	0,307
Ordre	Mesostigmata	Zoo	2,9 \pm 2,2	1,7 \pm 0,5	5,5 \pm 3,7	7,1 \pm 6,7	2,9 \pm 1,2	1,5 \pm 0,5	0,106
Sous-ordre	Oribatida	Sapro	18,0 \pm 7,7	11,7 \pm 4,7	90,2 \pm 58,9	27,0 \pm 16,0	63,0 \pm 11,8	36,4 \pm 37,8	0,381
Densité totale de la macrofaune (ind.m⁻²)			483,2 \pm 203,1	403,2 \pm 160,6	304 \pm 143,7	268,8 \pm 53,5	230,4 \pm 209,7	396,8 \pm 86,5	0,248
Classe	Isopoda	Sapro	6,4 \pm 8,8	44,8 \pm 26,3	9,6 \pm 21,5	6,4 \pm 14,3	0 \pm 0	0 \pm 0	0,375
Classe	Chilopoda	Zoo	16 \pm 16	92,8 \pm 68,3	118,4 \pm 50,1	92,8 \pm 59,2	12,8 \pm 28,6	0 \pm 0	0,128
Classe	Diplopoda	Sapro	0 \pm 0	54,4 \pm 36,8	12,8 \pm 17,5	44,8 \pm 30,8	51,2 \pm 88,7	12,8 \pm 13,4	0,987
Ordre	Araneae	Zoo	32 \pm 32	16 \pm 16	41,6 \pm 31,2	44,8 \pm 34,7	35,2 \pm 61,3	54,4 \pm 26,8	0,442
Ordre	Diptera larvae	Sapro	28,8 \pm 39,8	12,8 \pm 13,4	22,4 \pm 18,2	6,4 \pm 8,8	9,6 \pm 14,3	22,4 \pm 26,8	0,831
Ordre	Lepidoptera larvae	Phyto	12,8 \pm 20,9	6,4 \pm 8,8	6,4 \pm 8,8	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0,228
Sous-ordre	Homoptera	Phyto	0 \pm 0	0 \pm 0	3,2 \pm 7,2	3,2 \pm 7,2	0 \pm 0	3,2 \pm 7,2	0,443
Ordre	Total Coleoptera	Zoo/phy	185,6 \pm 107,1	51,2 \pm 28,6	64 \pm 54,3	67,2 \pm 36,5	76,8 \pm 61,3	294,4 \pm 99,7	0,577
Ordre	Coleoptera (larve)	Zoo/phy	96 \pm 69,7	16 \pm 22,6	6,4 \pm 14,3	25,6 \pm 33,2	3,2 \pm 7,2	64 \pm 134,3	0,669
Famille	Curculionidae (larve)	Phyto	6,4 \pm 8,8	6,4 \pm 8,8	0 \pm 0	3,2 \pm 7,2	6,4 \pm 14,3	44,8 \pm 41,4	0,391
Famille	Elateridae (larve)	Phyto	9,6 \pm 14,3	0 \pm 0	0 \pm 0	16 \pm 19,6	19,2 \pm 26,3	83,2 \pm 111,7	0,305
Famille	Carabidae	Zoo	25,6 \pm 21,5	0 \pm 0	35,2 \pm 34,7	0 \pm 0	35,2 \pm 44,4	60,8 \pm 51,1	0,319
Famille	Staphylinidae	Zoo	28,8 \pm 26,3	12,8 \pm 17,5	9,6 \pm 14,3	16,0 \pm 22,6	6,4 \pm 8,8	9,6 \pm 14,3	0,394
Famille	Staphylinidae (larve)	Zoo	0 \pm 0	16 \pm 19,6	3,2 \pm 7,2	3,2 \pm 7,2	3,2 \pm 7,2	12,8 \pm 13,4	0,784
Sous-ordre	Total Lumbricina	Sapro/geo	201,6 \pm 165	118,4 \pm 47,5	16 \pm 16	0 \pm 0	6,4 \pm 14,3	9,6 \pm 8,8	0,034
	Epigé	Sapro	70,4 \pm 55	28,8 \pm 13,4	12,8 \pm 17,5	0 \pm 0	6,4 \pm 14,3	0 \pm 0	0,136
Catégories écologiques des VDT	Anécique	Geo/sapro	9,6 \pm 14,3	28,8 \pm 34,7	3,2 \pm 7,2	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0,16
	Endogé	Geo	121,6 \pm 106,5	60,8 \pm 20,9	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	9,6 \pm 8,8	0,06

Tableau 10 Nombre d'organismes collectés dans les pots pièges sur les 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt (exprimé en moyenne \pm écart-type avec n = 5). L'attribution des types trophiques en fonction de chaque niveau taxonomique est donnée selon : Sapro : saprophages, mi : microphytophages, Zoo : zoophages, Phyto : phytophages.

Classification des sols (WRB)			Cambisol		Technosol			p-value	
Substrat de réhabilitation			Sols de référence (REF)		Remblais de cokerie (RC)		Terre industrielle traitée (TIT)		
Niveau taxonomique	Groupe zoologique	Type trophique	MEAD	WOOD	COAL	EMB	TDT		CONS
Nombre de microarthropodes dans les pot-pièges (ind.piège⁻¹)			317,4 \pm 146,1	96,2 \pm 51,7	140,4 \pm 69,6	71,6 \pm 21,4	2307,6 \pm 1379,7	438,0 \pm 123,8	
Classe	Collembola	Sapro/mi	251,4 \pm 133,8	75,4 \pm 40,5	71,0 \pm 20,0	61,0 \pm 23,4	2246,8 \pm 1359,3	220,2 \pm 64,0	0.412
Sous-classe	Acari	Zoo/sa	66,0 \pm 36,2	20,8 \pm 13,3	69,4 \pm 59,9	10,6 \pm 5,0	60,8 \pm 40,1	217,8 \pm 62,5	0.462
Nombre de macro-organismes dans les pot-pièges (ind.piège-1)			61,6 \pm 7,2	35,2 \pm 10,1	64,0 \pm 30,0	54,8 \pm 19,4	313,0 \pm 123,9	287,2 \pm 267,4	
Ordre	Araneae	Zoo	17,0 \pm 5,8	2,4 \pm 1,8	20,0 \pm 4,2	13,4 \pm 3,4	23,0 \pm 6,1	36,4 \pm 4,8	0.275
Ordre	Opiliones	Zoo	0 \pm 0	1,2 \pm 1,1	0,2 \pm 0,4	1,4 \pm 1,1	4,8 \pm 3,6	0 \pm 0	0.685
Classe	Isopoda	Sapro	6,0 \pm 3,2	3,8 \pm 2,2	21,0 \pm 22,0	6,4 \pm 4,3	3,0 \pm 4,5	1,0 \pm 2,2	0.335
Classe	Diplopoda	Sapro	0,2 \pm 0,4	2,6 \pm 0,1	3,8 \pm 4,1	5,2 \pm 1,3	5,6 \pm 5,1	7,4 \pm 8,8	0.301
Classe	Gastropoda	Phyto/sa	13,6 \pm 6,3	2,4 \pm 0,9	2,0 \pm 2,0	2,0 \pm 1,0	1,2 \pm 1,1	0,4 \pm 0,5	0.436
Sous-ordre	Homoptera	Phyto	4,6 \pm 5,4	0,2 \pm 0,4	2,8 \pm 2,3	0,6 \pm 0,9	5,2 \pm 2,2	9,2 \pm 5,7	0.241
Sous-ordre	Heteroptera	Phyto	0 \pm 0	0,4 \pm 0,5	0,2 \pm 0,4	0 \pm 0	1,8 \pm 1,6	0 \pm 0	NT
Ordre	Hymenoptera totaux	Phyto	12,6 \pm 10,9	5,6 \pm 3,6	8,2 \pm 8,2	14,2 \pm 10,7	259,6 \pm 137,8	210,2 \pm 272,7	0.040
Famille	Formicidae	Phyto/sa	12,4 \pm 10,5	4,6 \pm 2,6	7,8 \pm 7,3	13,0 \pm 9,1	258,8 \pm 137,0	208,8 \pm 271,0	NT
Ordre	Lepidoptere (larve)	Phyto	0 \pm 0	0,6 \pm 0,4	0 \pm 0	1,0 \pm 0,7	0,2 \pm 0,4	0 \pm 0	NT
Ordre	Diptera (larve)	Sapro	1,4 \pm 2,6	1,8 \pm 1,9	0 \pm 0	1,0 \pm 0,7	0,4 \pm 0,5	0,6 \pm 0,9	0.290
Ordre	Coleoptera	Zoo/phy	6,2 \pm 2,9	14,2 \pm 4,4	5,8 \pm 2,6	8,2 \pm 4,0	8,2 \pm 2,5	22,0 \pm 12,5	0.549
Ordre	Coleoptera_UND	Zoo/phy	0,4 \pm 0,5	0,4 \pm 0,9	1,8 \pm 2,0	2,0 \pm 2,9	0,8 \pm 0,4	9,8 \pm 1,2	NT
Ordre	Coleoptera (larve)	Zoo/phy	0,2 \pm 0,4	1,2 \pm 0,4	0,2 \pm 0,4	2,0 \pm 1,0	0,6 \pm 0,54	1,0 \pm 0,7	NT
Famille	Elateridae	Phyto	0,6 \pm 0,9	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0,6 \pm 0,9	NT
Famille	Chrysomelidae	Phyto	0 \pm 0	0,2 \pm 0,4	0 \pm 0	0 \pm 0	0,2 \pm 0,4	0 \pm 0	NT
Famille	Curculionidae	Phyto	0 \pm 0	0,4 \pm 0,5	0,2 \pm 0,4	0 \pm 0	0,2 \pm 0,4	1,8 \pm 0,8	NT
Famille	Carabidae	Zoo	3,8 \pm 2,6	3,8 \pm 2,6	1,0 \pm 1,2	0,2 \pm 0,4	3,2 \pm 1,5	4,0 \pm 2,8	0.072
Famille	Staphylinidae	Zoo	1,2 \pm 0,8	8,2 \pm 3,2	2,6 \pm 2,3	4,0 \pm 2,2	3,2 \pm 2,3	4,8 \pm 2,2	0.880

5.2 Structure taxonomique et trophique des communautés édaphiques

Le Tableau 11 présente les résultats obtenus pour les indices des communautés mesurés dans les sols de chaque sous-site étudié de la friche industrielle d'Homécourt, ainsi que le résultat du test statistique comparant les différents substrats de réhabilitation. Parmi les 15 indices des communautés testés, 6 présentent des différences significatives entre les différents substrats au seuil $\alpha = 5\%$. L'analyse multivariée permet de mettre en évidence les indices des communautés de faune édaphique qui caractérisent les Technosols mis en place à partir des différents substrats et les sols de références. Les résultats de l'ACP sont présentés sur la Figure 31 pour les deux premiers axes, en projetant les points en fonction de la nature du substrat (RC, TIT, REF). Le Tableau 12 présente les variables qui sont corrélées statistiquement aux deux axes de l'ACP.

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 50,1% de la variabilité totale. Le premier axe de l'ACP (Dim1) explique 29,4% de la variabilité du jeu de données. Il permet de discriminer les sols de référence, à gauche de l'axe, des Technosols implantés à partir de terre industrielle traitée, à droite de l'axe. Les sols de référence sont donc caractérisés par une forte richesse zoologique et trophique et un indice de Shannon élevé ainsi que par une forte proportion de macro-géophages dans la communauté édaphique. Bien que l'indice de Shannon ne diffère pas statistiquement entre les trois types de substrats testés, il varie d'un facteur 3,5 entre les sols des sous-sites CONS et WOOD de la friche industrielle. En ce qui concerne les indices trophiques des communautés, la principale différence observée entre les Technosols et les sols de référence est la proportion de géophages (ANOVA imbriquée, p -value = 0,006). En effet, si les géophages sont absents de 3 des 4 Technosols étudiés, ils représentent plus de 20% de la communauté de la litière et du sol dans les sols de référence. Ces différences ne sont pas significatives en terme de densité de géophages, notamment en raison de la forte variabilité intra-sous-site (Tableau 11).

Le deuxième axe de l'ACP (Dim2), explique 20,7% de la variabilité du jeu de données. Il permet essentiellement de discriminer les Technosols issus de remblais de cokerie, des autres sols de la friche industrielle.

Les Technosols issus des remblais de cokerie (RC) sont caractérisés par une forte abondance et proportion de macro-saprophages en surface et une forte densité et proportion de macro-prédateurs dans le sol et la litière ainsi qu'une faible proportion de macro-géophages. En effet, la proportion de macro-zooprophages dans les pots piège y est statistiquement supérieure à celle des sols de référence et des Technosols implantés à partir de terre industrielle traitée (ANOVA imbriquée, p -value = 0,048). En surface des Technosols issus de RC, un quart à un tiers des organismes de la macrofaune échantillonné sont des saprophages. Aucun géophage n'a été échantillonné dans ces Technosols.

Les Technosols issus de la terre industrielle traitée (TIT) sont caractérisés par une très forte activité de surface, à la fois de la mésofaune et de la macrofaune. Le nombre d'organismes de la

mésafaune collectés dans les pots piège du sous-site TDT est jusqu'à 24 fois supérieur à celui du sous-site WOOD. En revanche, la diversité y est faible, comme le traduit la proportion très importante de collemboles et formicidés (Tableau 10). C'est également à la surface de ces sols que les proportions de macro-zoophages et de saprophages sont les plus faibles.

Tableau 11 Indices taxonomiques et trophiques des communautés de macrofaune et microarthropodes de litière et du sol (LS) et de surface des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt. Les valeurs correspondent à la moyenne \pm l'écart-type (n = 5). La p-value est celle du test de comparaison de moyenne réalisé avec une ANOVA imbriquée à 1 facteur avec le sous-site utilisé comme effet fixe et le substrat de réhabilitation comme effet aléatoire. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux substrats (p-value < 0.05, alpha = 5%).

Classification des sols (WRB)			Cambisol		Technosol				
Substrat de réhabilitation			Sols de référence (REF)		Remblais de cokerie (RC)		Terre industrielle traitée (TIT)		p-value
Indices	Communauté	CODE ACP	MEAD	WOOD	COAL	EMB	TDT	CONS	
Shannon	Macrofaune LS	Shannon	1,38 \pm 0,45	2,26 \pm 0,25	1,76 \pm 0,25	1,35 \pm 0,5	0,85 \pm 0,68	0,64 \pm 0,17	0,15
Richesse zoologique	LS	ZOO_Rich	7,4 \pm 1,1	7,8 \pm 0,8	7,6 \pm 0,9	5,4 \pm 1,3	5,2 \pm 1,9	6,0 \pm 1,0	0,279
Richesse trophique	LS	Troph_Rich	6 \pm 0,7	6,4 \pm 0,9	4,8 \pm 0,5	4,6 \pm 0,6	4 \pm 1	5,4 \pm 0,6	0,135
Proportion de macro-zoophages (%)	Macrofaune LS	P_Macro_PRED	15 \pm 11	33 \pm 11 b	66 \pm 17	57 \pm 18 a	18 \pm 19	29 \pm 23 b	0,048
Proportion de macro-saprophages (%)	Macrofaune LS	P_Macro_SAPRO	22 \pm 16	42 \pm 7	20 \pm 10	20 \pm 15	37 \pm 39	8 \pm 4	0,703
Proportion macro-geophages (%)	Macrofaune LS	P_Macro_GEO	22 \pm 10	17 \pm 8 a	0 \pm 0	0 \pm 0 b	0 \pm 0	2 \pm 2 b	0,006
Densité de macro-saprophages (ind.m ⁻²)	Macrofaune LS	Dens_M_Sapro	115,2 \pm 96,3	169,6 \pm 85,9	60,8 \pm 32,8	57,6 \pm 41,7	67,2 \pm 99,5	35,2 \pm 17,5	0,102
Densité de macro-zoophages (ind.m ⁻²)	Macrofaune LS	Dens_M_Zoo	102,4 \pm 83,6	137,6 \pm 70,3	208,0 \pm 123,9	156,8 \pm 69,2	92,8 \pm 137,8	80,5 \pm 137,6	0,345
Densité de macro-geophages (ind.m ⁻²)	Macrofaune LS	Dens_M_Geo	121,6 \pm 106,5	60,8 \pm 20,9	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	9,6 \pm 8,8	0,06
Densité de micro-saprophages (ind.m ⁻²)	Microarthropodes LS	Dens_Micro_Sapro	29200 \pm 7266	21276 \pm 7064	100710 \pm 57381	33200 \pm 16094	86224 \pm 13858	43189 \pm 39153	0,459
Densité de micro-zoophages (ind.m ⁻²)	Microarthropodes LS	Dens_Micro_Zoo	2930 \pm 2190	1733 \pm 545	5478 \pm 3662	7083 \pm 6687	2930 \pm 1164	1503 \pm 521	0,101
Richesse zoologique des pot-pièges	Surface	TRAP_Rich	11,6 \pm 0,9	13,9 \pm 1,9	11,2 \pm 1,3	14,4 \pm 0,9	14,6 \pm 1,3	12,6 \pm 0,9	0,995
Nombre de macro-saprophages dans les pot-pièges (ind piège ⁻¹)	Surface	TRAP_Nb_M_Sapro	7,6 \pm 4,3	8,2 \pm 4,1	23,5 \pm 25,4	12,6 \pm 4,6	9,0 \pm 7,1	9,0 \pm 10,7	0,248
Proportion de saprophages dans les pot-pièges (%)	Surface	TRAP_P_Sapro	12,0 \pm 6,6	22,2 \pm 7,4 ab	33,4 \pm 18,1	23,5 \pm 6,6 a	3,5 \pm 3,6	5,0 \pm 6,1 b	0,048
Proportion de zoophages dans les pot-pièges (%)	Surface	TRAP_P_Pred	36,7 \pm 14,6	43,1 \pm 9,7 a	41,9 \pm 14,9	36,5 \pm 8,5 a	12,6 \pm 6,5	22,3 \pm 9,1 b	0,04
Nombre de microarthropodes dans les pot-pièges (ind.piège ⁻¹)	Surface	TRAP_Nb_Micro	317,4 \pm 146,1	96,2 \pm 51,7	140,4 \pm 69,6	71,6 \pm 21,4	2307,6 \pm 1379,7	438,0 \pm 123,8	0,329
Nombre de macro-organismes dans les pot-pièges (ind.piège ⁻¹)	Surface	TRAP_Nb_Macro	61,6 \pm 7,2	35,2 \pm 10,1 b	64,0 \pm 30,0	54,8 \pm 19,4 b	313,0 \pm 123,9	287,2 \pm 267,4 a	0,029

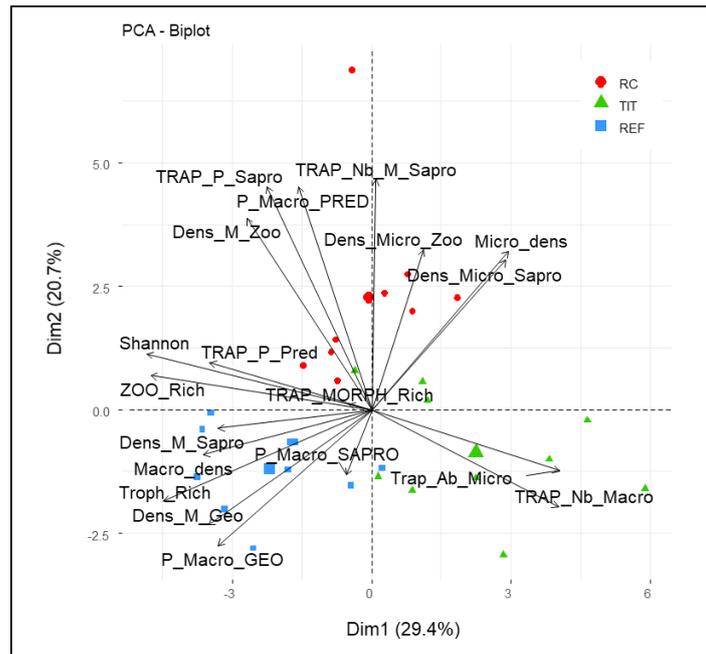


Figure 31 Projections des deux premiers axes de l'ACP sur les indices des communautés de faune des 6 sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt en fonction de la nature des substrats. Les correspondances des codes des variables sont présentées dans le Tableau 11

Tableau 12 Corrélations statistiquement significatives entre les indices des communautés de faune et les deux premiers axes de l'ACP.

Axe 1			Axe 2		
Variable	Coefficient de corrélation	p-value	Variable	Coefficient de corrélation	p-value
Trap_Ab_Micro	0.670	<0,01	Trap_Nb_M_Sapro	0.824	<0,01
TRAP_Nb_Macro	0.653	<0,01	P_Macro_PRED	0.789	<0,01
Micro_dens	0.516	<0,01	Trap_P_Sapro	0.779	<0,01
Dens_Micro_Sapro	0.509	<0,01	Dens_M_Zoo	0.670	<0,01
Dens_M_Zoo	-0.367	0,049	Micro_dens	0.514	<0,01
TRAP_P_Pred	-0.567	<0,01	Dens_Micro_Zoo	0.513	<0,01
Macro_dens	-0.638	<0,01	Dens_Micro_Sapro	0.484	<0,01
P_Macro_GEO	-0.640	<0,01	Trap_Nb_Macro	-0.370	0,048
Dens_M_Geo	-0.670	<0,01	P_Macro_GEO	-0.410	0,027
Dens_M_Sapro	-0.750	<0,01			
Troph_Rich	-0.785	<0,01			
Shannon	-0.787	<0,01			
ZOO_Rich	-0.802	<0,01			

6 Relations entre les communautés édaphiques et les variables physico-chimiques des sols de la friche industrielle d'Homécourt.

6.1 Métacommunauté de faune édaphique et paramètres abiotiques des sols

L'analyse de la co-structure entre les jeux de données des caractéristiques physico-chimiques des sols de la friche industrielle d'Homécourt et des indices décrivant les communautés de faune édaphique de ces mêmes sols est présentée sur la Figure 32. Les deux premiers axes de la co-inertie expliquent 86,2% de l'inertie totale et le test de permutation de Monte-Carlo réalisé sur 9999 permutations indique que les deux jeux de données sont statistiquement co-structurés ($RV = 0,54$; $p\text{-value} < 0,01$; Figure 33).

Le premier axe de la co-inertie explique 60,7% de l'inertie totale et permet de discriminer les Technosols des Cambisols de référence (Figure 34a). Les sous-sites des Technosols sont caractérisés par de fortes densités de micro-arthropodes et des sols sableux, à l'inverse des sous-sites des sols de référence qui sont plus argileux et caractérisés par des densités de macro-organismes plus importantes que les Technosols, notamment de géophages, ainsi que par une richesse trophique et zoologique plus importante. Ces caractéristiques des communautés de faune édaphique se retrouvent dans des sols argileux capables de retenir des quantités d'eau supérieures aux Technosols et présentant de plus importantes teneurs en potassium total et de plus faibles teneurs de soufre total.

Le deuxième axe de la co-inertie explique 25,5% de l'inertie totale et permet de discriminer les Technosols issus des deux stratégies de réhabilitation entre eux (Figure 34b). Les Technosols implantés à partir de terre industrielle traitée présentent une communauté de faune de surface active, mise en évidence par le nombre de macro-organismes et de micro-arthropodes échantillonnés dans les pots pièges. Ces derniers se développent ainsi sur des sols sableux, contenant de fortes concentrations de calcium total donc un pH élevé et de faibles concentrations en métaux. A l'inverse, les Technosols résultants de remblais de cokerie présentent des densités de faune de surface plus faibles que les précédents, mais de fortes proportions de macro-saprophages et macro-prédateurs en surface dans des sols contenant de fortes teneurs en carbone organique, ainsi que les teneurs les plus élevées en métaux tels que le zinc ou le plomb, totaux ou extractibles au DTPA.

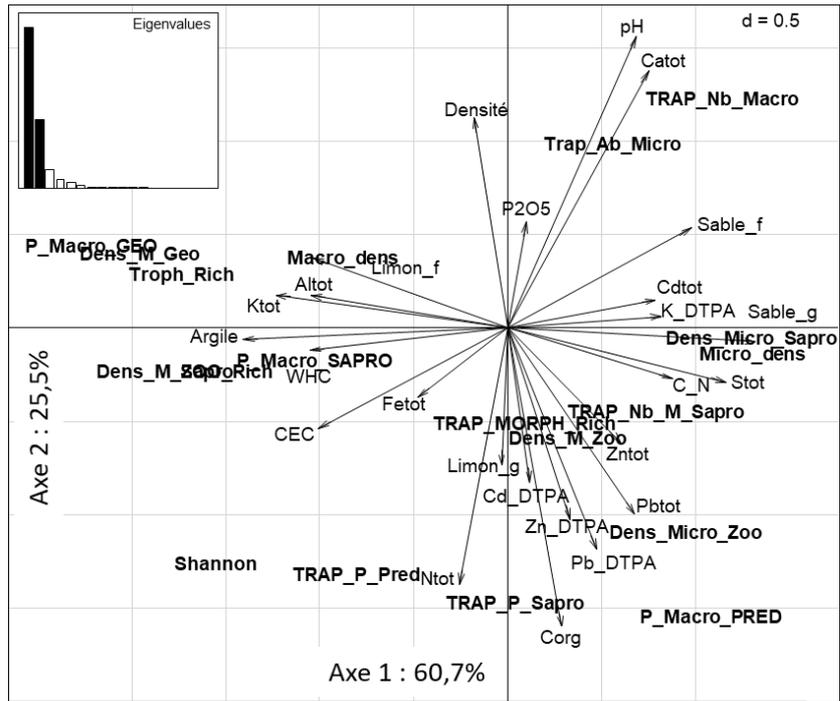


Figure 32 Projection des deux premiers axes de la co-inertie entre les caractéristiques physico-chimiques des sols (flèches) et les indices des communautés de faune édaphique (gras). Les correspondances des variables physico-chimiques sont données dans les Tableau 7 et les correspondances des indices des communautés de faune édaphique sont données dans le Tableau 11.

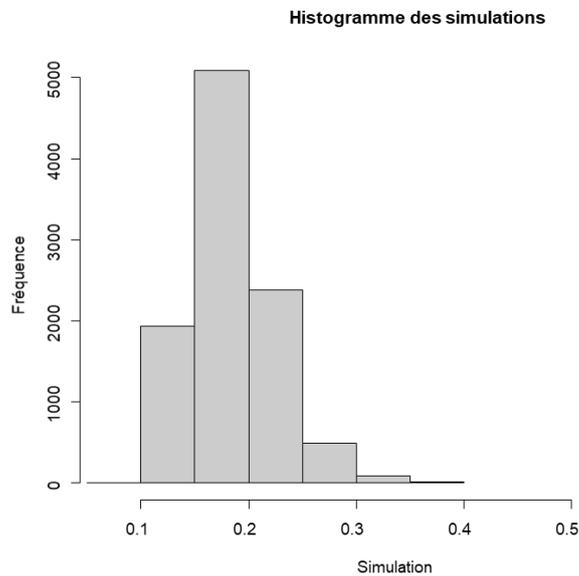


Figure 33 Histogramme des fréquences cumulées des scores obtenus pour les permutations du test de Monte-Carlo (n = 9999)

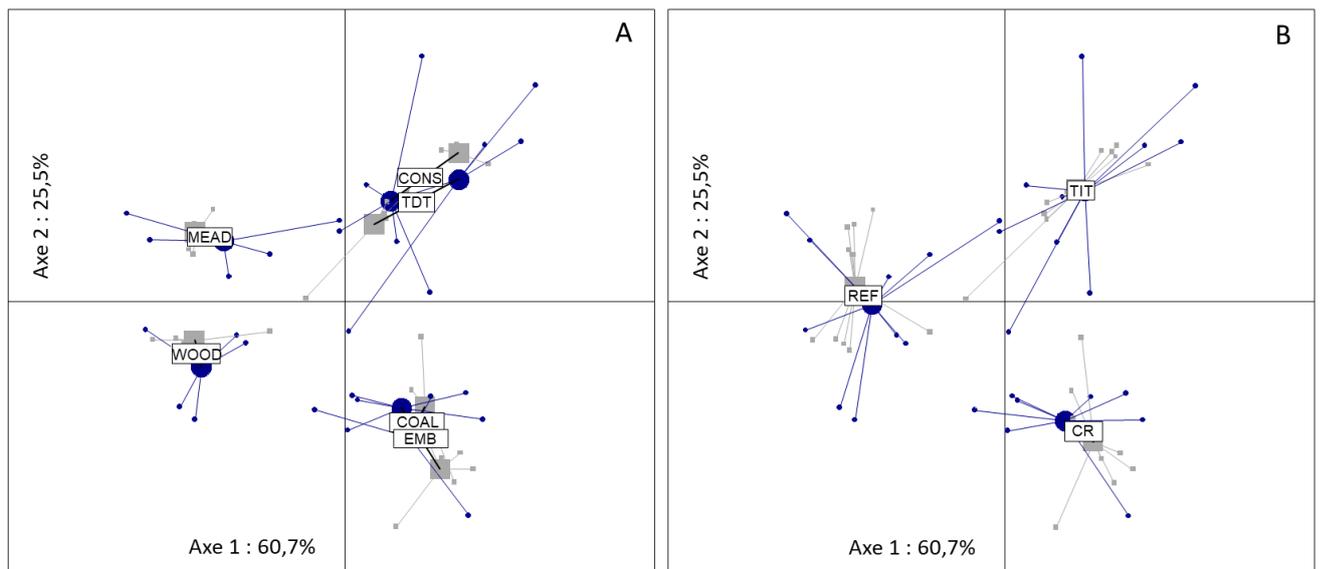


Figure 34 Projection simultanée en analyse de co-inertie. Les points bleus donnent la position des indices de faune édaphique et les carrés gris donnent la position des paramètres physico-chimiques en fonction de la typologie des sols (A) ou en fonction des substrats de réhabilitation (B).

6.2 Détermination des paramètres physico-chimiques qui structurent les communautés de saprophages.

L'analyse NMDS réalisée sur les communautés de saprophages à chaque point de prélèvement des différents sous-sites est présentée Figure 35. La valeur du « stress » de l'analyse inférieure à 0,2 indique que l'espace en deux dimensions offre une représentation correcte des valeurs prédites par la régression. Les communautés de saprophages des Technosols issus de RC et TIT diffèrent statistiquement de celles des sols des sous-sites REF (PERMANOVA, p-value < 0,01) mais ne diffèrent pas entre-elles. Les communautés de saprophages des sols de références sont caractérisées dans le sol par les lombricidés, les larves de diptères et les isopodes et en surface par les larves de diptères. Les communautés de saprophages des Technosols issus des deux substrats de réhabilitation sont caractérisées dans le sol par les collemboles, les oribates et les diplopodes et en surface par les isopodes, et les collemboles.

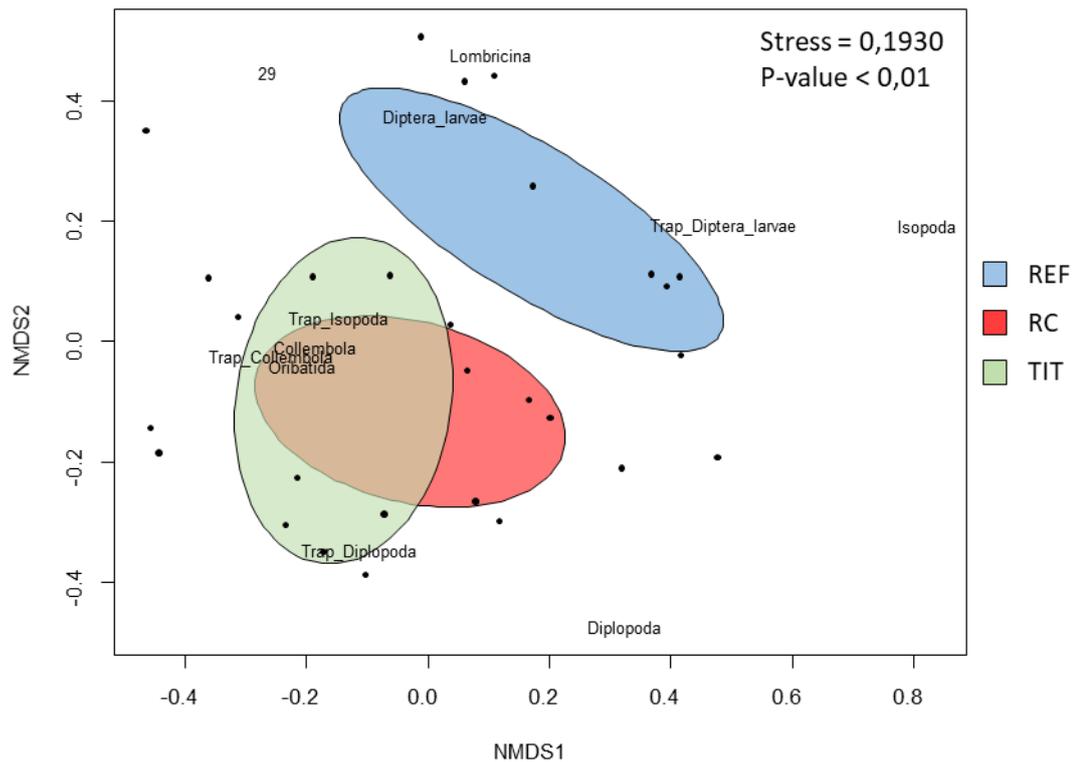


Figure 35 Représentation graphique de l'espace à deux dimensions de l'analyse NMDS (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges. Les points noirs représentent les points d'échantillonnage (n = 29). Les ellipses représentent l'écart-type des points correspondant aux trois groupes REF, RC et TIT.

Les modèles additifs généralisés (MAG), basés sur les variables physico-chimiques, indiquent que 13 variables permettent de modéliser significativement la distribution des saprophages échantillonnés, dans l'espace de la NMDS. Le Tableau 13 présente les 13 variables contribuant à la distribution des saprophages dans l'espace de la NMDS et indique le pourcentage de variance expliquée ainsi que la p-value associée. Les Figure 36 à Figure 42 présentent les MAG de ces 13 variables dans l'espace de la NMDS construite à partir des densités de saprophages. Les modèles MAG n'indiquent pas d'effet significatif des teneurs en carbone organique total du sol sur la répartition des communautés de saprophages dans l'espace à deux dimensions de l'analyse NMDS (p-value = 0,29)

Les collemboles et oribatés des communautés du sol et de la litière ainsi que les isopodes et les collemboles de la communauté de surface, sont associés à des teneurs en sable et en soufre élevés ainsi qu'à de faibles teneurs en azote, à l'échelle de la zone étudiée. Les diplopodes échantillonnés dans la communauté de surface sont également associés à des sols sableux, contenant de faibles teneurs en potassium à l'échelle de la zone d'étude. Les diplopodes échantillonnés dans les deux communautés sont également associés à des teneurs élevées en manganèse et en plomb et à de fortes valeurs de C/N. Les lombricidés (épigés et anéciques) ainsi que les larves de diptères des communautés du sol et de la

litière et de surface, sont associés à des teneurs en argiles, en aluminium et en potassium total élevées et à de fortes capacités de rétention d'eau, ainsi qu'à des teneurs en manganèse et en plomb faibles. Les sols contenant de fortes teneurs en fer, en azote et de faibles teneurs en calcium total sont associés à davantage de larves de diptères en surface que dans la communauté du sol et de la litière. Dans la communauté du sol et de la litière, la distribution des isopodes est différente de celle des isopodes échantillonnés en surface. Les isopodes du sol et de la litière sont associés à des sols ayant une forte capacité de rétention d'eau et des teneurs en argiles, potassium et aluminium total élevées et les plus faibles valeurs de pH mesurées dans les sols de la friche industrielle.

Tableau 13 Résultats des MAG pour les variables contribuant à la distribution des saprophages dans l'espace de la NMDS : pourcentage de variance expliquée et p-value associée.

Variable	Variance expliquée	p-value
Sable	86%	< 0,01
Argile	85%	< 0,01
WHC	68%	< 0,01
K	53%	< 0,01
S	47%	< 0,01
Fe	44%	< 0,01
N	37%	0,02
Ca	37%	0,03
Al	35%	0,03
pH	27%	0,03
Mn	23%	0,04
Pb	22%	0,03
C/N	18%	0,05

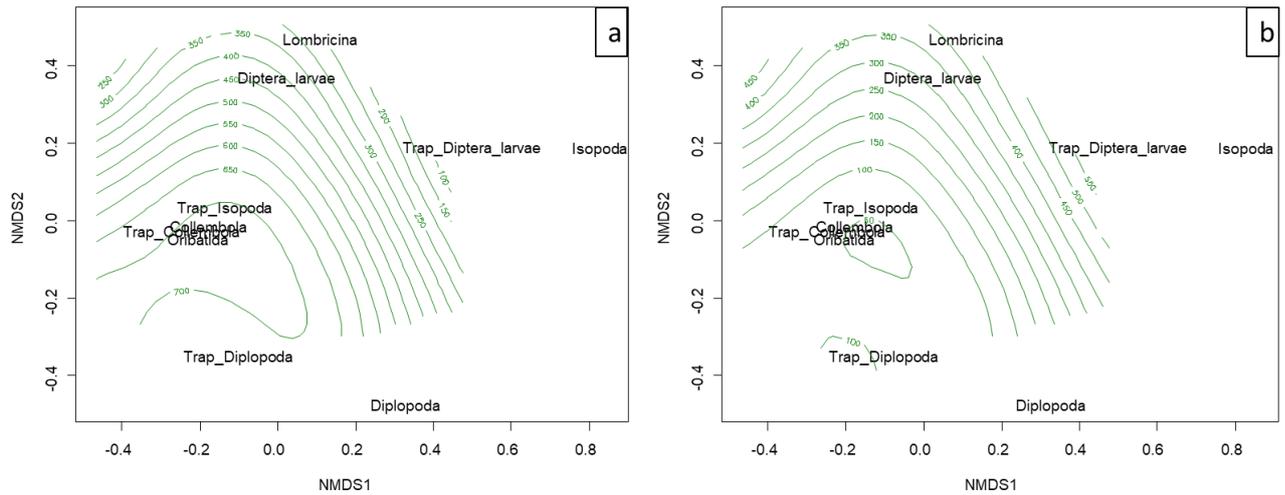


Figure 36 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en sable (a) et en argiles (b) ou sur les communautés de saprophages ($n = 29$). Les gradients des teneurs en sables (a) et argiles (b), exprimées en g.kg^{-1} , sont représentées par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

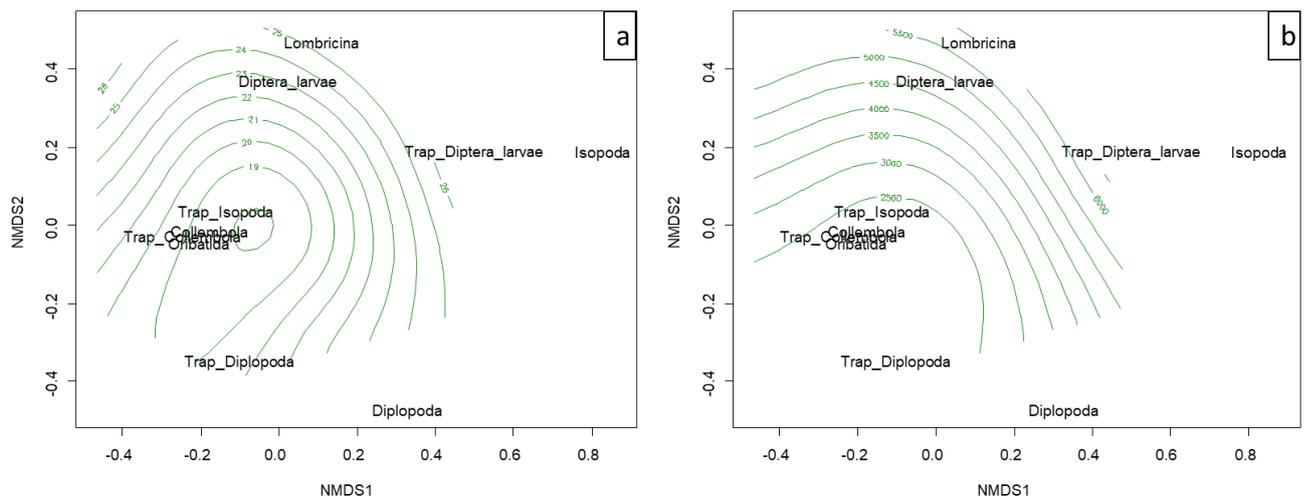


Figure 37 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur la capacité de rétention d'eau (a) ou sur la teneur en potassium total (b) et sur les communautés de saprophages ($n = 29$). Les gradients des capacités de rétention d'eau (a) ou des teneurs en potassium total (b), exprimées respectivement en % et en mg.kg^{-1} , sont représentés par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

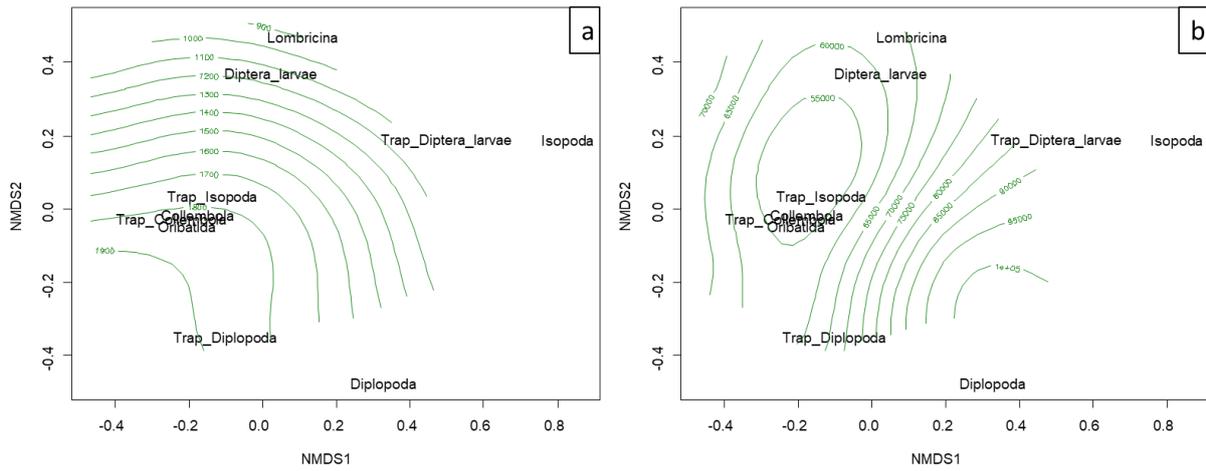


Figure 38 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en soufre total (a) ou en fer total (b) et sur les communautés de saprophages ($n = 29$). Les gradients des teneurs en soufre total (a) et en fer total (b), exprimées respectivement en mg.kg^{-1} et en g.kg^{-1} , sont représentés par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

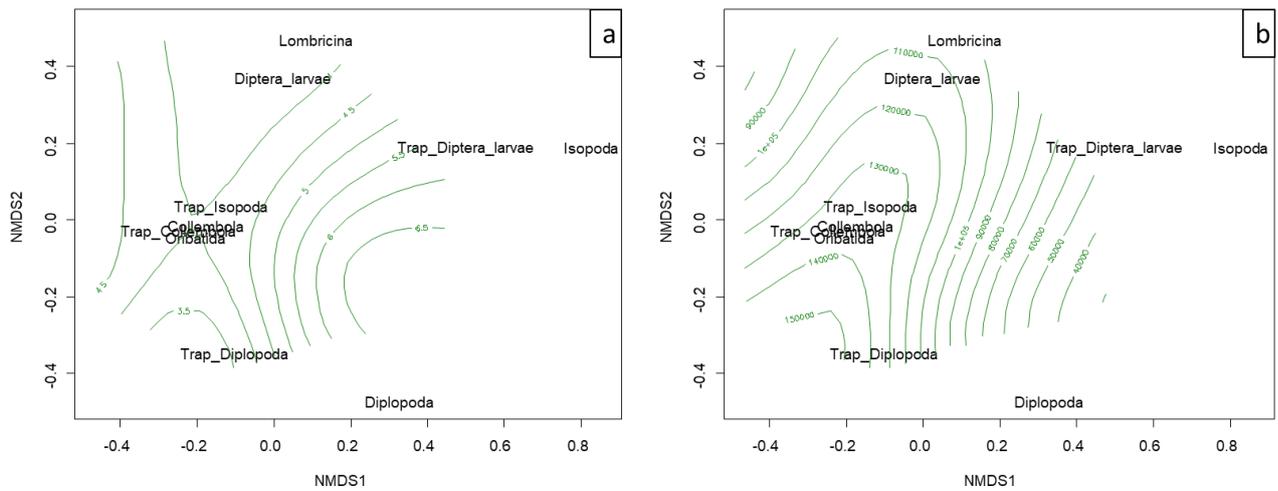


Figure 39 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en azote total (a) ou en calcium total (b) et sur les communautés de saprophages ($n = 29$). Les gradients des teneurs en azote total (a) et en calcium total (b), exprimées en g.kg^{-1} , sont représentés par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

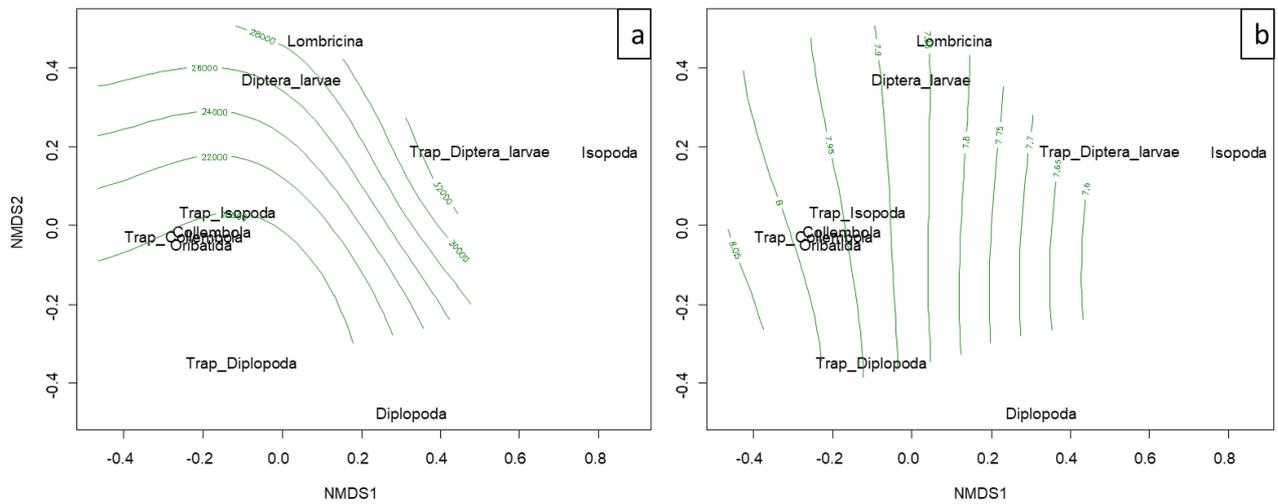


Figure 40 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en aluminium total (a) ou sur le pH (b) et sur les communautés de saprophages (n = 29). Les gradients des teneurs en aluminium total (a) exprimées en g.kg^{-1} ou des valeurs de pH (b), sont représentés par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

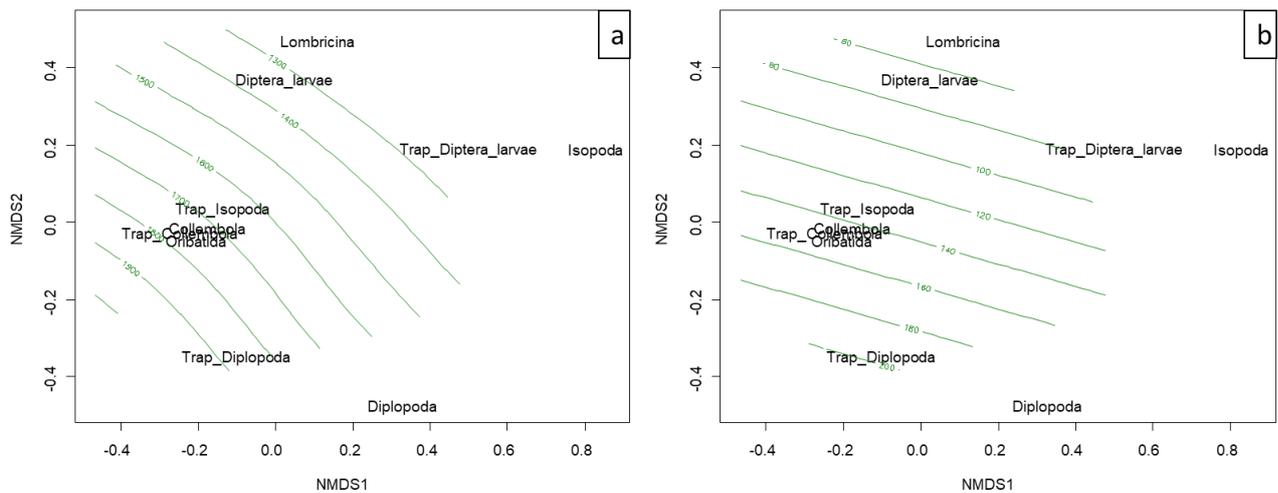


Figure 41 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les teneurs en manganèse total (a) ou en plomb total (b) et sur les communautés de saprophages (n = 29). Les gradients des teneurs en manganèse total (a) et en plomb total (b), exprimées en mg.kg^{-1} , sont représentés par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

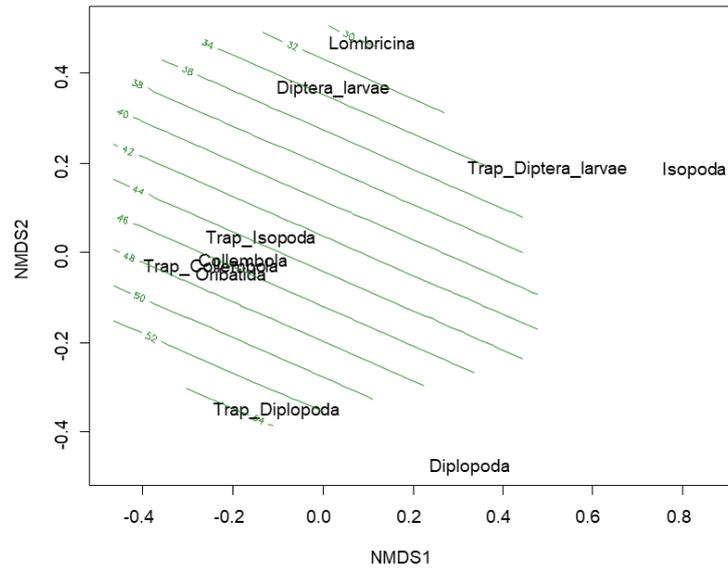
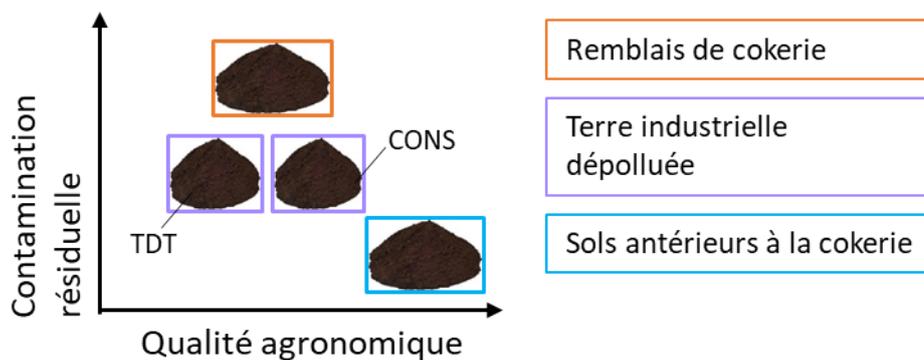


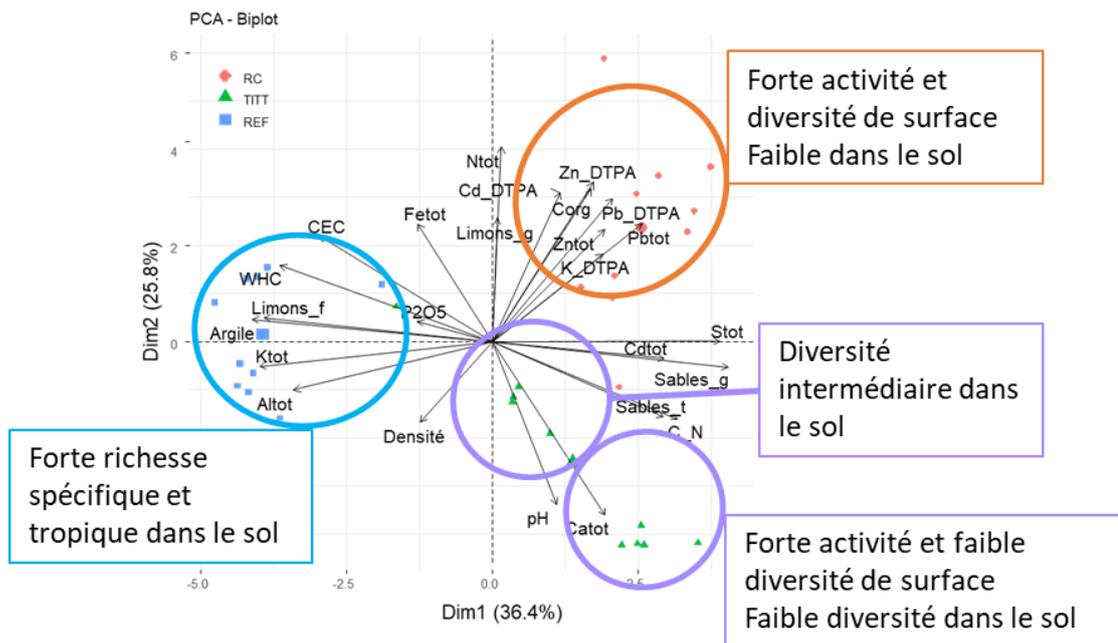
Figure 42 Modèles additifs généralisés (MAG) basés sur les valeurs de C/N des sols et sur les communautés de saprophages (n = 29). Le gradient des valeurs de C/N est représenté par les lignes concentriques dans l'espace de la NMDS à deux dimensions (stress = 0,1930). Le code « TRAP » devant un taxon se réfère à la communauté de surface, échantillonnée dans les pots pièges.

7 Synthèse des résultats

Les substrats de réhabilitation utilisés sur la friche industrielle d'Homécourt confèrent aux Technosols des caractéristiques physico-chimiques qui diffèrent fortement des sols de référence. De plus, la variabilité des paramètres physico-chimiques des sols de la friche industrielle est élevée. En effet, les Technosols ont une granulométrie grossière, avec notamment de fortes teneurs en sables et de faibles teneurs en argiles. Les sols de référence présentent une meilleure qualité agronomique que les Technosols de la friche industrielle. En effet, en comparaison avec les sols de référence, les Technosols ont une faible capacité de rétention d'eau, d'échange cationique ainsi que peu de potassium. Les Technosols composés de remblais de cokerie présentent les contaminations métalliques les plus élevées de la zone d'étude, mais également les plus fortes teneurs en azote et carbone organique. Les Technosols composés de terre industrielle dépolluée présentent de faible niveau de contamination résiduelle et un gradient de qualité agronomique ($TDT < CONS$).



En ce qui concerne la diversité édaphique, à l'échelle de la friche industrielle une co-structure est mise en évidence entre les Technosols et les sols de référence et quatre communautés sont discernables. Les sols de références sont caractérisés, à l'échelle de la friche, par une forte richesse spécifique et trophique, avec notamment une forte proportion de géophages. Les Technosols composés de remblais de cokerie présentent une forte activité et diversité de surface, composés de nombreux saprophages et prédateurs, appartenant à la méso et à la macrofaune. Au sein des Technosols composés de terre industrielle traitée, deux communautés différentes sont observées et toutes deux ont une diversité faible à l'échelle de la friche comme l'atteste l'indice de Shannon. Le Technosol du sous-site TDT présente une très forte activité de surface mais peu de taxons. En effet, les formicidés et les collemboles représentent la plus grande partie de la communauté de surface. La communauté édaphique du Technosol du sous-site CONS est essentiellement composée de larves de coléoptères dans le sol et de formicidés en surface.



A l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt, aucun effet des teneurs en carbone organique sur les communautés de saprophages n'a pu être mis en évidence. En revanche, il y a des liens entre la granulométrie des sols et les teneurs en nutriment et les communautés de saprophages. Les fortes teneurs en sables des Technosols conduisent à de faibles densités de lombricidés. Les isopodes sont trouvés en surface sur les Technosols sableux alors qu'ils sont retrouvés dans les sols à granulométries plus fines c'est-à-dire dans les sols de référence. Les isopodes et collemboles en surface, ainsi que les oribatés et les collemboles dans le sol sont trouvés dans les sols sableux, moins riches en nutriments. Enfin les diplopodes semblent être les macro-saprophages les plus ubiquistes à l'échelle de la friche.

8 Discussion

8.1 Caractéristiques physico-chimiques des Technosols et des sols de référence

Dans un premier temps l'objectif du chapitre était d'établir les conséquences de l'utilisation des différents substrats de réhabilitation de l'ancienne cokerie d'Homécourt sur les paramètres physico-chimiques des Technosols et de les comparer avec les sols de référence localisés en périphérie de la friche industrielle.

La première hypothèse de la première partie (H1.1) était que la nature des substrats utilisés dans les différentes réhabilitations de la friche conduirait à des Technosols dont la qualité serait physiquement et chimiquement différents des sols antérieurs aux activités de la cokerie. La seconde hypothèse de cette première partie du chapitre (H1.2) était que les Technosols seraient moins fertiles, au regard de leur caractéristiques physico-chimiques, que les sols de référence et que les Technosols constitués de terre industrielle dépolluée seraient eux-mêmes plus fertiles que les Technosols constitués de remblais de cokerie.

Le principal effet de la nature du substrat de réhabilitation sur les paramètres physico-chimiques des sols concernait leur texture. En comparaison avec les sols de référence, les Technosols de la friche industrielle d'Homécourt sont sableux et contiennent de faibles teneurs en argiles. Cette propriété des Technosols est l'une des plus fréquemment observée et ce, pour la plupart des substrats des Technosols (Huot et al., 2015; Lefort, 2009; Morel et al., 2005). La nature technogénique des matériaux, issus soit de la déconstruction de bâtiments soit de sous-produits des activités industrielles, utilisés comme substrat, est à l'origine de la forte teneur en éléments grossiers et en sable (Burghardt, 1994), ainsi qu'à la faible teneur en terre fine donc en argiles (Burghardt, 1993a). En conséquence, les Technosols sont moins aptes à retenir l'eau et les cations que les sols de référence, sur la friche industrielle d'Homécourt, comme sur d'autres sites industriels (Burghardt, 1993b). Rees et al. (2020), ont également mis en évidence que la texture grossière des Technosols les rends moins aptes à stocker certains nutriments, ce qui pourrait également expliquer les faibles teneurs en potassium mesurées dans les Technosols de la friche industrielle d'Homécourt (Rees et al., 2020). La valeur de pH élevée mesurée dans les Technosols est conforme aux valeurs de pH des anciennes zones industrielles ou urbaines, dont les sols sont généralement neutres à légèrement alcalins (Galvín et al., 2012; Joimel et al., 2016; Morel et al., 2005). Le pH élevé peut s'expliquer par une forte teneur en carbonates dans les remblais issus des matériaux de constructions (Burghardt, 1994) ou par les conditions alcalines créées par les matériaux dérivés des roches sédimentaires carbonés, telles que la lignite, le houille ou les sous-produits de cokerie tels que le coke (H. Huot et al., 2013; Huot et al., 2015; Zikeli et al., 2005).

Comme attendu, les substrats de réhabilitation utilisés sont à l'origine de la variabilité très importante des teneurs en carbone organique à l'échelle de la friche industrielle. Dans les sols de référence, les teneurs en carbone organique sont déjà élevées en comparaison avec des sols faiblement

anthropisés (Arrouays et al., 2001; Jobbagy and Jackson, 2000) mais le sont encore plus dans les Technosols. Le facteur 3 qui sépare les teneurs en carbone organique mesurées dans les Technosols du sous-site TDT et du sous-site CONS peut s'expliquer par l'ajout de compost qui a été utilisé lors de la mise en place du Technosol construit (CONS) (Séré et al., 2008). En effet, si la même terre industrielle a été utilisée initialement pour la mise en place des deux Technosols, l'ajout de compost de déchets verts, dont les teneurs en carbone organique était de 38% (Séré et al., 2008), a eu pour conséquence d'enrichir le sol notamment en carbone. Le compost de déchets verts, riche en phosphore assimilable (Traoré et al., 2001) est également vraisemblablement à l'origine des teneurs en P₂O₅, 6 fois plus élevées dans le Technosol du sous-site CONS. Il y a donc un gradient de fertilité entre les Technosols des sous-site TDT et CONS (TDT < CONS).

En ce qui concerne les sous-sites COAL et EMB, comme les résultats l'indiquent, les teneurs extrêmes de carbone organique mesurées dans les Technosols seraient dues à l'utilisation de remblais constitués de sous-produits de la cokerie, tels que la houille ou le coke, généralement retrouvés dans les sols de cokerie (Biache et al., 2013). En effet, il a été mis en évidence que les sols des sites industriels de transformation des matières organiques fossiles tels que le lignite ou la houille peuvent présenter des concentrations en carbone organique de plus de 50% (Li et al., 2010). La structure moléculaire de ces matières organiques fossiles ou anthropiques (suite à la mise en place de procédés tels que la pyrolyse par exemple), est complexe et composée, notamment, d'hydrocarbures aromatiques (Zhao et al., 2000). La première conséquence de cette structure moléculaire des sources de carbone dans les Technosols est leur importante stabilité. En effet, si ces composés peuvent être biodégradés par des réactions chimiques d'oxydations ou des réactions biologiques produites sous l'action des microorganismes (Biache et al., 2013, 2011) ils sont considérés comme étant parmi les plus stables des composés organiques, avec des temps de résidence de l'ordre de plusieurs siècles (Stockmann et al., 2013), bien que selon de récentes études, ces temps de résidences sont peut-être surestimés (Lutfalla et al., 2017).

Le carbone organique est souvent utilisé comme indicateur de la fertilité du sol, car il contribue notamment à la formation d'agrégats stables, à la rétention d'eau ou à la capacité d'échange cationique (Fardeau, 2014; Golchin et al., 1994). Pourtant, sur la friche industrielle d'Homécourt, de fortes teneurs en carbone organique ne sont pas corrélées avec d'autres indicateurs de la fertilité des sols tels que la teneur en argiles, la capacité de rétention d'eau ou la capacité d'échange cationique. A l'inverse les fortes teneurs en carbone organique sont corrélées avec les teneurs en éléments traces métalliques (ETM), totaux et extractibles au DTPA. Le fort pouvoir de sorption avec les métaux qui résulte de la surface spécifique très élevée des matières organiques fossiles ou pyrolysées (Liang et al., 2006; Papandreou et al., 2011; Xiang et al., 2012; Zevenbergen et al., 1999) pourrait être à l'origine de la corrélation entre les teneurs en ETM et les teneurs en carbone organique, observée à l'échelle de la friche. Cette sorption pourrait expliquer les teneurs en plomb, qui sont significativement plus élevées dans les Technosols mis en place à partir de remblais de cokerie que dans les Technosols issus de terre

industrielle traitée thermiquement et que dans les sols de référence. Les matières organiques fossiles ou pyrolysées peuvent également être à l'origine de la présence de polluants organiques tels que les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) (Hindersmann and Achten, 2018), qui diminuent la fertilité des sols (Petersen et al., 2003). Cette contamination résiduelle par des HAP est courante dans les sols de cokerie (Biache et al., 2013; Rachwał et al., 2015; Yuan et al., 2014; Zhao et al., 2000), mais n'a pas été testée dans cette thèse. Le choix de ne pas mesurer les HAP des sols de la friche avait été motivé par l'historique de dépollution (Bail industrie, 2003). Or certaines mesures, notamment sur dans les Technosols issus des remblais de cokerie, aurait pu permettre de préciser une éventuelle toxicité sur la faune.

A l'échelle de la friche, il existe des contaminations résiduelles aux métaux lourds. Les teneurs en plomb et en zinc, mesurées dans les Technosols du sous-site EMB sont respectivement 10 et 7 fois supérieures au fond géochimique (Darmendrail et al., 2000). Néanmoins, ces concentrations restent relativement faibles par rapport à d'autres Technosols de friche industrielle. Par exemple, Gillet and Ponge (2002) ont enregistré respectivement 34800 mg kg⁻¹ et 5840 mg kg⁻¹ de Zn et Pb dans les sols d'une ancienne fonderie de zinc, tandis que Huot et al. (2013) ont mesuré 24800 et 21100 mg kg⁻¹ de Zn et Pb respectivement dans un Technosol d'ancien bassin de décantation en Lorraine (Gillet and Ponge, 2002; Huot, 2013). Les concentrations en Zn mesurées dans le sol de référence du sous-site étaient 2,5 supérieures au fond géochimique de la région (Darmendrail et al., 2000) et pourraient résulter d'une source éolienne de contamination, possiblement par le dépôt de cendres de charbons émises par les activités de l'ancienne cokerie (Nelson Beyer et al., 1985).

Les résultats des caractéristiques physico-chimiques des sols de la friche industrielle d'Homécourt mettent en évidence que l'hypothèse (H1.2) de départ concernant le gradient de fertilité n'est que partiellement vérifiée. En effet, le gradient de fertilité attendu ($RC < TIT < REF$) n'est pas si linéaire, au regard de l'ensemble des caractéristiques physico-chimiques des sols étudiés. La Figure 43 est une représentation schématique de la fertilité des sols de la friche industrielle d'Homécourt d'après leur qualité agronomique et leur niveau de contamination résiduelle aux métaux. Les sols de référence et le Technosol construit sont les trois sols présentant la fertilité la plus élevée, à la fois en termes de qualité agronomique et de contamination résiduelle. La fertilité du Technosol du sous-site TDT semble à la fois limitée par ses propriétés physiques et chimiques, lui conférant une faible rétention d'eau et des cations et peu de nutriments, donc une mauvaise qualité agronomique. A l'inverse les Technosols des sous-sites COAL et EMB sont riches en azote et en carbone mais présentent les plus hautes contaminations résiduelles en métaux, qui peut ainsi limiter la fertilité (Gerhard et al., 1998). La nature anthropique du carbone organique de ces deux Technosols rend délicate l'utilisation de cet indicateur, à la fois en terme de fertilité potentielle (Ponge et al., 2010) et de source de contamination aux HAP (Biache et al., 2013). Les mesures teneurs en carbone organique totales ne semblent donc pas être suffisantes pour apprécier la qualité chimique des Technosols et une discrimination des typologies de

carbones organiques permettant notamment de préciser les proportions respectives de carbone « anthropique » ou récemment formé par photosynthèse (néoformé) pourrait s'avérer nécessaire pour la compréhension du rôle de cet élément clé dans la fertilité des Technosols.

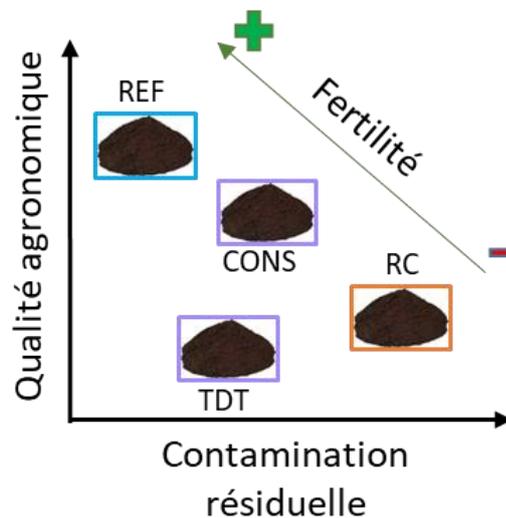


Figure 43 Représentation schématique de la fertilité des sols de la friche industrielle d'Homécourt en fonction de leur qualité agronomique (nutriments, capacité de rétention d'eau, CEC) et de leur contamination résiduelle (ici uniquement causée par les ETM, les HAP n'ayant pas été mesurés).

8.2 Relation entre la qualité physico-chimique des sols et la structure des communautés édaphiques

Le deuxième questionnement portait sur les liens potentiels entre les paramètres physico-chimiques des sols de la friche et la structure des communautés édaphiques. L'hypothèse principale (H2) était que les sols les plus fertiles seraient ceux qui présentent à la fois une biodiversité plus importante en terme de nombre d'organismes et en diversité. Les spécificités des relations entre les paramètres physico-chimiques et les saprophages, relatifs à la question Q3 (quels facteurs abiotiques des sols de la friche industrielle structurent les communautés ?) seront traités au fur et à mesure de cette partie.

Avant de discuter les liens observés entre la structures des communautés édaphiques et les caractéristiques physico-chimiques des sols de la friche industrielle d'Homécourt, il est intéressant de comparer, pour chaque communauté, les résultats obtenus sur la friche avec des écosystèmes de référence. Or, comparer la biodiversité des sols à des valeurs de la littérature est délicat, et ce pour plusieurs raisons. Tout d'abord en raison de la multitude de paramètres qui peut intervenir dans la structures des communautés tels que les conditions climatiques ou locales (Leibold et al., 2004) ainsi que la saisonnalité des prélèvements entre plusieurs études. Ensuite, comme exposé dans l'état de l'art,

la biodiversité des sols est érodée à un rythme sans précédent à l'échelle de l'humanité (IPBES, 2019). Pour cette raison, les études visant à apprécier si un niveau de biodiversité est satisfaisant, doivent choisir avec soin leur références. Dans le cas de cette étude, les sols de référence ont été choisis à la fois pour tester l'hypothèse selon laquelle leur biodiversité édaphique serait plus importante que celle des Technosols, et qu'ils représenteraient ainsi une source potentielle d'organismes. En revanche, si ces sols sont antérieurs à la cokerie, ils ont pu être impactés et ne traduisent donc pas de la biodiversité des sols qui existait sur le site avant le début des activités industrielles. La biodiversité des sols du site n'ayant pas été étudiée avant la mise en place de la cokerie, la comparaison de ces références avec des écosystèmes semblables peut donc être ici intéressante.

8.2.1 Biodiversité édaphique des sols de référence

La densité d'organismes de la mésofaune échantillonnée dans deux sols de référence est dans l'intervalle du nombre d'individus mesurés par m² dans des sols de prairie et de forêt en milieu tempéré, à l'exception de l'abondance d'acariens dans le sol de référence du sous-site WOOD qui est en dessous des densités rapportées dans la littérature (Deleporte and Tillier, 1999; Schaeffer and Shauermann, 1990). En effet, en prairie tempérée, l'abondance de collemboles peut varier entre 3×10^3 et 100×10^3 ind.m⁻² (Macfadyen, 1952; Persson and Lohm, 1977; Willard, 1973) et l'abondance totale d'acariens peut varier entre 15×10^3 et 100×10^3 ind.m⁻² (Persson et Lohm, 1977; Willard, 1973). En forêt tempérée, l'abondance de collemboles peut varier entre $2,5 \times 10^3$ et 50×10^3 (Petersen and Luxton, 1982b) et celle des acariens peut varier entre 40×10^3 et 200×10^3 (Koponen and Ojala, 1975; Petersen and Luxton, 1982b). La faible densité d'acariens mesurée ici (entre 10 et 217 ind.m⁻²) pourrait être due au pH neutre du sol, car de fortes densités d'acariens dans les sols sont généralement observées dans les sols acides en forêt (Salmon et al., 2006).

L'abondance de la macrofaune dans le sol de référence du sous-site MEAD, actuellement une prairie de fauche et une ancienne parcelle de grande culture, est dans l'intervalle de valeurs des prairies en milieu tempéré. En revanche, l'abondance totale de la macrofaune est faible dans le sol de référence du sous site WOOD. En effet, Dutoit et al. (1997) ont mesuré 820 ind.m⁻² (hors formicidés) dans une forêt d'érable en France. En ce qui concerne les lombricidés 200 à 300 ind.m⁻² sont souvent mesurés dans les prairies tempérées (Bouché, 1974; Curry, 1989; Dutoit et al., 1997), ce qui est en accord avec les 202 ind.m⁻² mesurés dans le sol de référence du sous-site MEAD. Les 118 ind.m⁻² mesurés dans le sol de référence du sous-site WOOD sont relativement faibles au regard des densités de lombricidés pouvant être mesurées dans des forêts tempérés, avec parfois plus de 600 ind.m⁻² (Cardinael et al., 2019; Cluzeau et al., 2012; Lavelle and Spain, 2001). Les taxons dont les densités mesurées dans les sols de référence de la friche industrielle d'Homécourt sont faibles en comparaison des données de la littérature sont les larves de diptères ou encore les isopodes, notamment dans le sous-sites WOOD (Persson and Lohm, 1977; Petersen and Luxton, 1982b).

8.2.2 Biodiversité édaphique des Technosols

Au regard de sols de référence locaux et des références décrites dans la littérature, les Technosols présentent des densités de mésofaune élevée. En ce qui concerne les collemboles, les densités mesurées sur la friche industrielle d'Homécourt correspondent aux densités régulièrement mesurées dans les SUTMAs (Joimel et al., 2017b) et dans les Technosols de friches industrielles (Vincent et al., 2018). En ce qui concerne les acariens, les plus fortes densités sont mesurées dans les Technosols dont le C/N est le plus élevé et le pH neutre, sur les remblais de cokerie. A l'heure actuelle peu d'informations sont disponibles dans la littérature sur les densités d'acariens dans les Technosols. Les fortes densités mesurées dans les Technosols issus de remblais de cokerie peuvent indiquer une source de nourriture abondante et potentiellement une faible prédation. Or, le Technosol du sous-site COAL, présentant la plus forte abondance d'acariens est également celui qui présente les plus fortes proportions de macro-prédateurs. Ces observations sont en accord avec des observations dans des sols peu anthropisés, dans lesquels les acariens et particulièrement les oribates présentent de fortes densités dans les sols ayant une faible abondance de macrofaune (Salmon et al., 2006). Le fait que les densités d'acariens soient élevées dans au moins un des Technosols de chaque stratégie de réhabilitation semble également indiquer que ces organismes ont une forte capacité de colonisation des sols à la suite de réhabilitation, si une source de nourriture est présente (Rantalainen et al., 2005). A l'échelle de la friche industrielle, l'abondance de la mésofaune est donc plus importante dans les Technosols que dans les sols de référence, malgré leur qualité physico-chimique moindre.

Cette première partie de réponse à la deuxième question du chapitre (Q2) est donc en contradiction avec l'hypothèse de départ selon laquelle les sols les plus fertiles abritent une quantité plus importante d'organismes.

En ce qui concerne la macrofaune, il a été montré que les densités dans les Technosols de la friche industrielle sont relativement faibles en comparaison à la fois des sols de références et des densités décrites dans la littérature pour les sols faiblement anthropisés (Cluzeau et al., 2012; Petersen and Luxton, 1982b). En revanche, le nombre de macro-invertébrés par m² dans les Technosols de la friche industrielle d'Homécourt est similaire à celui mesuré dans des sols fortement anthropisés, laissés en succession naturelle (Huot et al., 2018; Nahmani and Lavelle, 2002) ou réhabilités par des plantations d'aulne (Frouz et al., 2008).

Du point de vue de la composition des communautés édaphique, la différence la plus notable entre les Technosols et les sols de référence est l'absence ou la très faible densité de lombricidés échantillonnés. Eijsackers (2010) a montré que les lombricidés sont capables de coloniser des habitats ayant une large gamme de caractéristiques physico-chimiques, résultant de différentes stratégies de réhabilitation (Eijsackers, 2010). Pourtant, les populations de lombricidés sont souvent réduites voire absentes des sols sableux issus des activités industrielles (Emmerling and Paulsch, 2001). La texture des

Technosols de la friche industrielle d'Homécourt pourrait ainsi expliquer la faible représentativité de ces organismes. Récemment, Rees et al. (2020), ont montré que les matériaux à texture grossière des technosols peuvent conduire à un lessivage élevé des nutriments, ce qui pourrait être l'une des raisons expliquant l'absence des lombricidés, qui ont de forts besoins en nutriments (Lavelle et al., 1997). Les lombricidés sont également sensibles aux contaminations résiduelles, en métaux notamment et sont peu présents dans les Technosols moyennement à fortement contaminés (Bradshaw, 1983; Gillet and Ponge, 2002; Nahmani and Rossi, 2003). Dans les Technosols issus des remblais de cokerie, les concentrations en métaux pourraient ainsi expliquer l'absence des lombricidés anéciques et endogés. Le Technosol CONS, le plus fertile au regard de ses caractéristiques physico-chimiques est également celui qui présente la plus forte abondance de macroorganismes et le seul à abriter des lombricidés. En revanche sa population de lombricidés semble être en déclin. En effet un suivi annuel de la population de lombricidés sur le Technosol CONS avait permis de mettre en évidence une densité moyenne de 182,2 ind.m⁻² en 2011 (Cortet et al., 2013; Hedde et al., 2018). La population de lombricidés aurait donc été divisé par 20 en 7 ans. Un effet de l'échantillonnage reste envisageable pour expliquer la différence observée, mais semble peu probable puisque les prélèvements ont été réalisés dans les deux cas au mois d'avril et selon le même mode opératoire. Ces différences permettent d'appuyer l'existence de l'effet du filtre abiotique sur le maintien de la structure des communautés de Technosols dans le temps. Cependant la mise en place de filtre biotique ne peut pas être exclue et pourrait résulter du développement de réseau trophique et notamment de prédation par d'autres organismes, notamment par les formicidés, très actives en surface du sous-site CONS. Certaines espèces sont en effet spécialisées dans la prédation des lombricidés (Dejean et al., 1999) mais une identifications des taxons à l'espèces aurait été nécessaire afin de préciser le type trophique précis des formicidés échantillonnées dans les pots pièges.

En comparaison, la communauté du Technosol du sous-site TDT, pourtant constitué du même matériau parent que le sous-site CONS, est moins riche en nombre de taxons et en nombre de type trophique. Il est également caractérisé par une qualité agronomique plus faible, en raison notamment de faibles teneurs en nutriments, corrélée à une faible CEC. La structure de la communauté du Technosol TDT, caractérisée par de fortes densités mais de peu d'organismes pourrait indiquer un manque de niches écologiques, potentiellement en raison des faibles teneurs en nutriments. La richesse zoologique en surface du Technosol TDT était en effet élevée à l'échelle de la friche, supposant encore une fois que la structure de sa communauté édaphique n'est pas limitée par la capacité de déplacement donc de colonisation des organismes (Manta, 2012). L'ajout de matières organiques sous forme de compost de déchets vert dans le Technosol CONS a donc pu participer à la fois à l'amélioration de la qualité agronomique, donc de la fertilité (Diacono and Montemurro, 2010) et à l'augmentation des sources de nutriments et d'énergie, donc à la diversité des organismes édaphiques (Emmerling and Paulsch, 2001; Ponge, 2003) par rapport au Technosol TDT.

En ce qui concerne les deux Technosols issus des remblais de cokerie (RC), dont les teneurs en métaux étaient les plus élevées à l'échelle de la friche, la communauté de faune était essentiellement composée de saprophages et de prédateurs. Une communauté édaphique ayant une structure similaire a été mise en évidence dans les Technosols résultants d'un bassin de décantation d'une ancienne activité sidérurgique (Huot et al., 2018). Les auteurs ont mis en évidence que malgré les concentrations extrêmes en métaux de ce Technosol, le développement de matières organiques en surface permet l'installation d'une communauté de saprophages épigés. Ils proposent également que les concentrations en métaux ainsi que les propriétés physiques particulières du Technosol soient responsables de la faible abondance de lombricidés. De plus, le carbone anthropique de ces Technosol est sûrement peu appétant voir toxique pour ces oligochètes (Frouz et al., 2005). Dans les Technosols des sous-sites COAL et EMB, issus de remblais de cokeries, les concentrations en métaux étant bien inférieures à celles mesurées par (Huot et al., 2018), les paramètres physiques de ces Technosols sont probablement la principale cause des faibles densités de lombricidés mesurées. Les résultats de leur étude indiquent donc que, malgré un substrat initial très peu favorable au développement de la faune édaphique, le développement de la végétation peut représenter un paramètre entraînant la création de nouvelle niche écologique (Frouz et al., 2013), donc une réduction du filtre abiotique local. Lors de réhabilitation des sols de friches industrielles en succession spontanée, une augmentation des teneurs en N, P et K dans les sols peut être observée avec le temps (Ciarkowska et al., 2016), en réponse au développement de la végétation (Šourková et al., 2005). Les Technosols issus des remblais de cokerie sont les plus anciens de la zone d'étude et une strate arbustive s'y est développée. Or cette différence entre les sols sous couvert arbustif et les sols en milieu ouvert de la friche industrielle d'Homécourt n'ont pas été discriminés lors de cette étude.

En effet, à l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt, les paramètres abiotiques testés ayant le plus d'influence sur la structure des communautés de saprophages sont la texture et la capacité de rétention d'eau. Ces deux paramètres discriminent essentiellement les Technosols des sols de référence et traduisent l'absence de lombricidés anéciques des Technosols sableux, comme discuté précédemment. Des paramètres tels que la teneur en carbone organique, le ratio C/N ou encore le pH du sol ne participent que peu ou pas à la structuration des communautés de saprophages à l'échelle de la friche d'Homécourt. Or le ratio C/N peut traduire des caractéristiques biochimiques et de l'évolution des matières organiques dans le sol (Preece and Dickinson, 1971) donc de l'appétence des matières organiques pour les différents saprophages, notamment entre les lombricidés et les macro-arthropodes épigés (Brussaard and Juma, 1996; Frouz, 2017; Zimmer and Topp, 1997b). Les matières organiques néoformées sur les Technosols ou plus généralement sur les sols de friches industrielles peuvent également présenter de fortes teneurs en métaux et participer à la structuration des communautés de saprophages (Gillet and Ponge, 2002; Lucisine et al., 2015; Nahmani and Rossi, 2003). La typologie des sources de carbone organique dans les Technosols semble donc particulièrement importante pour comprendre les interactions biotiques et abiotiques. Dans cette étude les métaux et les marqueurs d'activité industrielle comme le soufre ne

structurent que partiellement les communautés de saprophages. Dans les Technosols des sous-sites COAL et EMB, la forte activité de surface des saprophages mise en évidence, notamment des isopodes et des diplopodes ainsi que des collemboles et oribates semble similaire aux communautés de saprophages caractérisant les formes d'humus Moder (Bal, 1970; Scheu and Falca, 2000) mais à des densités plus faibles (Salmon et al., 2006). Les apports de matières organiques par la végétation peuvent donc être un des facteurs qui participent à la structuration des communautés, notamment des saprophages (Frouz et al., 2007a; Mudrak et al., 2010), mais qui n'a pas été testée dans ce chapitre. Ainsi, à l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt, les résultats de ce chapitre indiquent que la structure des communautés de saprophages dépend surtout des caractéristiques physiques des sols et semble également indiquer un effet de la végétation.

Globalement à l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt, il a été possible de mettre en évidence une co-structure, traduisant le lien entre la fertilité des sols, définie selon leurs caractéristiques physico-chimiques et la diversité de la faune édaphique. Contrairement à ce qui était proposé dans l'hypothèse H2, les densités d'organismes ne sont pas nécessairement plus importantes dans les sols les plus fertiles. Les Technosols ayant des caractéristiques physico-chimiques traduisant d'une fertilité faible à l'échelle de la friche peuvent notamment présenter des densités d'organismes de la mésofaune très élevées. La relation entre fertilité et quantité d'organismes va donc dépendre des taxons étudiés. Les lombricidés semblent être le meilleur indicateur de la fertilité des sols de friche industrielle appartenant à la macrofaune, comme cela a également été décrit dans des sols faiblement anthropisés (Blanchart et al., 1999; Blouin et al., 2013; Syers et al., 1984). La proportion de géophages représente donc un bon indicateur de la qualité physico-chimique des sols de la friche industrielle d'Homécourt. Cependant, l'échelle taxonomique étudiée dans la thèse ne permet qu'une première appréciation des types trophiques des organismes. En effet, afin de mettre en évidence avec une plus grande précision les types trophiques réelles, une identification à l'échelle de l'espèce est nécessaire. A titre d'illustration de ce propos, les diplopodes et isopodes, considérés dans ce chapitre comme saprophages strictes, peuvent également être géophages ou modifier leur comportement alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources (Romell, 1935). Les diplopodes étant particulièrement ubiquistes à l'échelle de la friche, ces organismes pourraient éventuellement représenter des taxons d'intérêt dans la réhabilitation des sols de friches industrielles (Snyder and Hendrix, 2008).

Les résultats semblent également indiquer un aspect dynamique de la structure des communautés, qui résulterait notamment du développement de la végétation. En effet, les Technosols présentant les paramètres physico-chimiques les plus extrêmes ont une diversité édaphique plus importante que des Technosols mis en place plus récemment à partir de substrat présentant une contamination résiduelle plus faible. Des rétroactions positives de la végétation sur la qualité physico-

chimique du substrat semblent donc également participer à la structuration des communautés en modifiant le filtre abiotique, comme proposé dans certains sites miniers (Frouz et al., 2013). La nature du substrat initial participe donc fortement à la structuration de la métacommunauté de faune du sol d'une friche industrielle. Il est également à noter qu'au cours du temps, de nouveaux paramètres, tel que le développement de la végétation et l'apport de matières organiques néoformées, semble jouer un rôle important et peuvent éventuellement modifier les filtres abiotiques mis en évidence.

A travers son haut degré d'hétérogénéité, la friche industrielle d'Homécourt offre donc la possibilité d'étudier le rôle de différentes communautés de saprophages dans la dynamique évolutive des matières organiques. Une telle étude peut permettre de mieux comprendre le fonctionnement des Technosols et notamment le rôle des saprophages dans la formation de l'humipédon. Aux vues du rôle des organismes saprophages dans la transformation des matières organiques (David, 2014; Frouz, 2017), la forte hétérogénéité des communautés de saprophages mise en évidence à l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt et notamment entre les sols de référence et les Technosols peut donc conduire à des dynamiques des matières organiques différentes. C'est sur cet aspect fonctionnel de la communauté de saprophages et de son rôle potentiel dans la formation de l'humipédon des Technosols, que sera focalisé le chapitre suivant.

Chapitre 4 : Etude des processus biologiques impliqués dans la formation des humipedons de Technosols d'une friche industrielle

1 Rappel des objectifs du chapitre

Dans le chapitre 3, il a été mis en évidence que les communautés de saprophages différaient au sein des sols des différents sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt. L'objectif de ce chapitre est d'étudier plus spécifiquement le rôle de la faune saprophage dans les processus biologiques participant au développement des humipedons des Technosols d'une friche industrielle. Pour cela, seront étudiés les processus de transformation morphologique et élémentaire de la matière organique d'origine végétale, ainsi que les processus de bioturbation d'une friche industrielle. La réalisation de cet objectif se fera en trois étapes, qui correspondent à des échelles spatio-temporelles différentes. Ainsi le chapitre 4 sera divisé en trois parties (Figure 44).

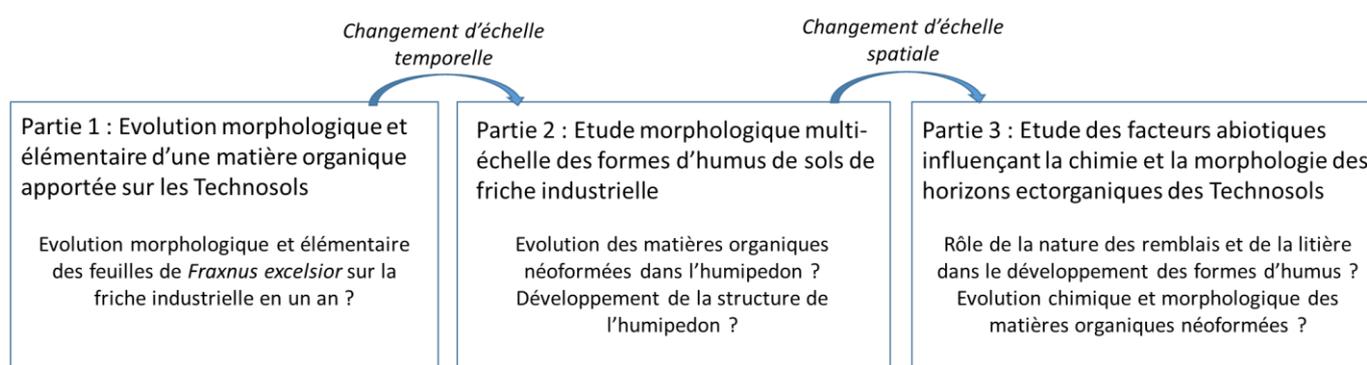


Figure 44 Schéma général des questionnements du chapitre 4 et des liens entre les trois parties

2 Matériel et Méthodes

Afin d'étudier plus spécifiquement le rôle des communautés de saprophages dans les processus biologiques participant au développement des Technosols, un changement d'échelle de la friche à l'humipédon est réalisé. Quatre des sous-sites, identifiés comme présentant un fort intérêt dans l'étude des interactions entre la faune saprophage et le développement des humipédons de Technosols, à partir des résultats de l'étude à l'échelle de la friche industrielle, décrite dans le chapitre 3, ont alors été sélectionnés parmi les 7 initiaux. Les différentes approches qui ont été utilisées pour étudier le rôle des communautés de saprophages dans la formation et le fonctionnement des humipédons, et l'étude des formes d'humus des Technosols d'une friche industrielle, sont décrits dans cette seconde partie du chapitre.

2.1 Evolution morphologique et élémentaire d'une matière organique apportée sur les Technosols de friche industrielle

Afin d'étudier la dynamique de transformation morphologique et élémentaire de matières organiques apportées sur la friche industrielle d'Homécourt, une expérience de suivi de la masse et de la composition élémentaire de feuilles de frêne a été conduite de février 2019 à février 2020 sur les Technosols des sous-sites, EMB, et BARE et sur le Cambisol du sous-site WOOD.

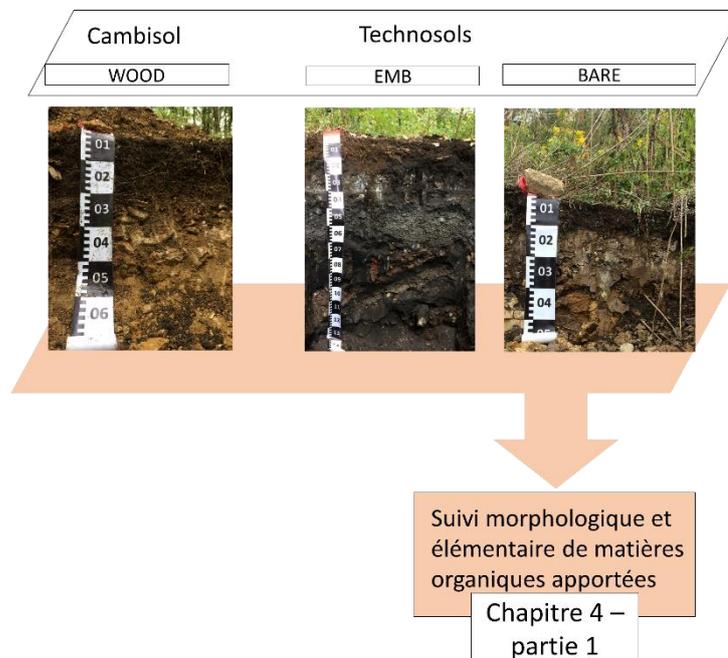


Figure 45 Sols étudiés dans la partie 1 du chapitre 4.

2.1.1 Echantillonnage des feuilles sénescentes sur la friche d'Homécourt

Des feuilles sénescentes de frêne (*Fraxinus excelsior*) ont donc été utilisées dans l'expérience de décomposition *in situ*. Elles ont été collectées sur le site d'Homécourt, dans la zone boisée du sous-site de référence WOOD. Parmi l'ensemble des essences présentes sur la friche industrielle et sur les sous-sites de références, c'est le frêne qui a été utilisé, en raison de sa haute teneur en nutriments et de sa décomposition rapide (Jacob et al., 2009).

Des filets à litières ont été installés début octobre 2018 sur deux sous-site de la friche. Les premiers ont été placés sur le sous-site WOOD afin de collectés les feuilles de frênes, utilisée dans cette expérience, ainsi que des feuilles d'érable (*Acer pseudoplatanus*), dont l'utilisation sera détaillée dans l'expérience conduite en laboratoire. Des filets à litières ont également été mis en place sur le sous-site EMB, afin de collecter des feuilles de peuplier tremble (*Populus tremula*), qui seront également utilisées dans l'expérience en laboratoire qui sera décrite dans la troisième partie de ce chapitre. Les filets ont été accrochés aux arbres, à 1,5 m du sol afin que les feuilles sénescentes ne soient pas en contact avec les microorganismes du sol. Les litières ont ensuite été récoltées puis séchées à l'air libre, avant d'être triées par espèces.

2.1.2 Installation des sacs à litière

Les sacs qui ont été utilisés lors de l'expérimentation étaient constitués d'une maille en nylon avec un espacement de 5 mm et remplis avec $2,00 \pm 0,05$ g de feuille de frêne, composé des folioles et pétioles des feuilles, séchées au préalable à 70°C pendant 24 h d'après la méthode de Jacob et al, (2009). Un total de 90 sacs a été préparé et placé à la surface de l'humipédon et sous l'horizon OL des 3 sous-sites WOOD, EMB et BARE de la friche industrielle d'Homécourt en février 2019, à raison de 30 sacs par site et espacés d'un mètre les uns des autres (Figure 46).

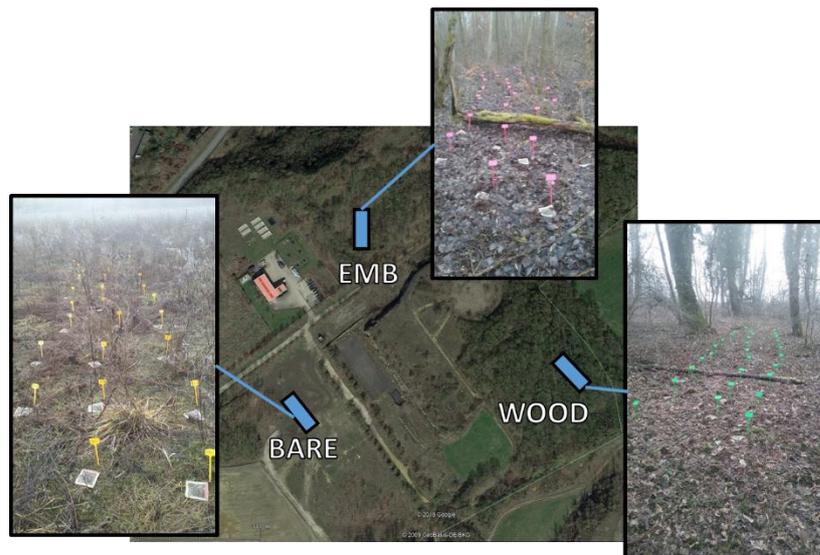


Figure 46 Localisation et disposition des 90 sacs à litières, répartis sur les sous-sites WOOD, EMB et BARE.

2.1.3 Analyses chimique et morphologique des litières

Tous les deux mois, 5 sacs ont été récoltés sur chaque site, en effectuant un tirage aléatoire. La Figure 47 synthétise les différents termes qui seront utilisés dans le manuscrit pour se référer au contenu des sacs à litière en fonction du temps. Afin d'étudier l'évolution des matières organiques (MO) apportées, un premier tri du matériel n'ayant pas été placé initialement dans les sacs (mousses, particules de sols adsorbées etc.) a été effectué à l'œil nu à l'aide de pinceaux et de pinces fines. Puis, le contenu des sacs a été observé au stéréomicroscope après séchage des feuilles à 70°C pendant 24 h (Jacob et al., 2009) afin de séparer manuellement la part de MO apportées ayant été transformée en déjections à l'intérieur des sacs et de retirer les éléments n'appartenant pas à la litière (*e.g.* particules de sols etc.). Le contenu a ainsi été tamisé à sec à l'aide d'un tamis de 1 mm. Après observation de la fraction inférieure à 1 mm, l'ensemble de cette fraction a été considérée comme déjections en négligeant les restes de fragments de feuilles de très petite taille restants, alors que les déjections agrégées et restantes dans la fraction supérieure à 1 mm ont été collectées manuellement à l'aide de pinces fines puis la masse de feuille restante a alors été calculée. Des observations des MO apportées, restantes et des déjections, réalisées au stéréomicroscope, ont permis de décrire leur évolution morphologique sur les différents sous-sites. Les principales caractéristiques qui ont été déterminées et qui traduisent le rôle des différents organismes saprophytes (Ponge, 1984), étaient la dégradation du limbe des MO restantes par rapport au limbe des MO apportées, une éventuelle squelettisation, ainsi que la présence et l'état de dégradation des nervures et du pétiole et enfin la présence de déjections. L'ensemble des échantillons a ensuite été conservé à 4°C en vue des analyses chimiques.

Afin de déterminer la composition élémentaire des MO apportées et restantes ainsi que des déjections de saprophages, 50 ou 500 mg d'échantillons ont été broyés puis minéralisés pendant 16 heures à température ambiante dans un mélange de 2,5 mL de HNO₃ (14,7 M) et de 5 mL de H₂O₂ (12,7 M). Les tubes contenant la minéralisation partielle ont alors été chauffés dans un portoir chauffant en granite dont la température est montée progressivement jusqu'à 95°C puis stabilisée pendant 2 h. Une fois que la minéralisation est totale, les échantillons sont filtrés et le volume final est ajusté à 10 mL avec de l'eau distillée. Les éléments majeurs (Ca, Fe, K, Mg, Mn, Na, P) et les éléments mineurs (Zn, Ni, Cd, Pb) sont ensuite quantifiés par ICP-OES (Inductively Coupled Plasma – Optical Emission Spectroscopy).

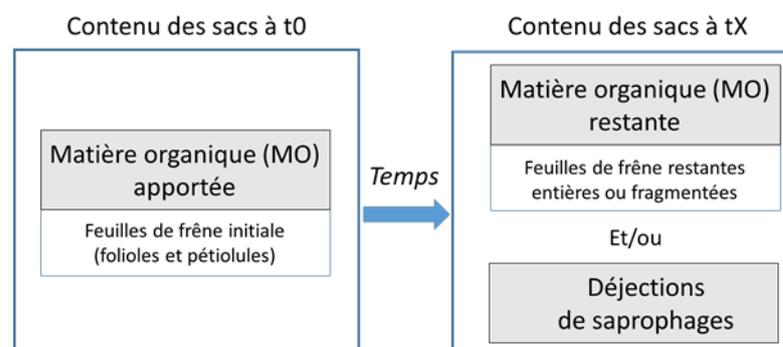


Figure 47 Terminologies utilisées pour définir le contenu des sacs à litière.

2.2 Etude multiscalaire de la morphologie des humipedons de Technosols développés sur une friche industrielle

Afin de mieux comprendre les processus biologiques impliqués dans la formation des humipedons de Technosols et notamment des formes d'humus, la morphologie des constituants des Technosols COAL et EMB et du Cambisols du sous-site de référence WOOD de la friche industrielle d'Homécourt a été étudié à plusieurs échelles spatiales. Les méthodes de description des profils pédologiques (échelle métrique à centimétrique) et des microstructures (échelle centimétrique à millimétrique) des humipedons de la friche industrielle sont ici détaillées.

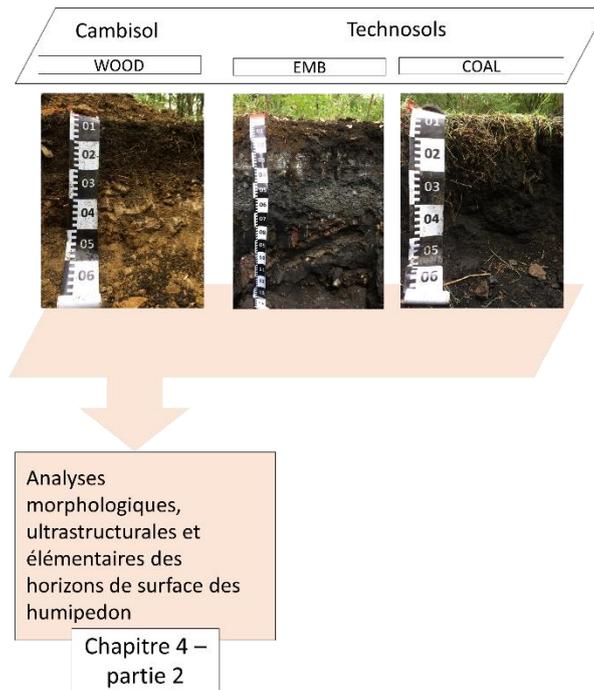


Figure 48 Sols étudiés dans la partie 2 du chapitre 4 et analyses conduites sur chacun.

2.2.1 Descriptions des profils pédologiques

Les profils pédologiques des humipédon des Technosols présents sur les sous-sites COAL, EMB et sur le Cambisol du sous-site WOOD ont été décrits en septembre 2018. Le nom des horizons a été déterminé selon la nomenclature de la WRB (IUSS Working Group WRB, 2015) et les strates ectorganiques ont été nommées selon la classification européenne (Zanella et al., 2011). L'épaisseur des différents horizons a été mesurée et leur couleur décrite à partir du code Munsell (2009). La nature des constituants des différents horizons et leur éventuelle origine anthropique ont également été spécifiées. Afin de décrire l'évolution morphologique des constituants organiques selon la profondeur des humipédon des sols de la friche industrielle d'Homécourt, deux prélèvements ont été réalisés. Un bloc de sol de dimension 4 cm x 4 cm x 6 cm (longueur, largeur, profondeur) a été prélevé au point numéro 5 de la Figure 29 (cf. section 2.2 de ce chapitre). Les différentes strates qui composent l'échantillon ont été séparées à l'aide de la lame d'un couteau et placées dans un pilulier d'éthanol à 96% afin de conserver les agrégats (Ponge, 1984). Un bloc de sol a également été prélevé verticalement à la surface quand la profondeur le permettait, à l'aide de boîte de Kubiena de dimension 9 x 6 cm, au point numéro 6 de la Figure 29 (cf. section 2.2 de ce chapitre). Les boîtes ont ensuite été fermées hermétiquement à l'aide de cellophane avant d'être transportées au laboratoire.

2.2.2 Etude des microstructures de surface des humipedons

Dans le but de caractériser précisément la composition des premiers centimètres des humipedons, deux méthodes de microstratification ont été testées et comparées (Figure 49). La première a été réalisée à partir des travaux de Jean-François Ponge et de Nicolas Bernier (Bernier and Ponge, 1994; Ponge, 1984). Cette méthode de microstratification se base sur l'analyse d'un petit volume de quelques centimètres cubes de sol. Développée en milieu forestier, cette technique permet une étude semi-quantitative des composants des différents horizons de l'humipedon. Les différentes strates prélevées *in situ*, sont placées dans des boîtes de pétri, remplies d'alcool à 70%. Une fine grille transparente, percée de 200 trous est placée au-dessus de l'échantillon. Puis à l'aide d'un stéréomicroscope équipé d'un réticule, les éléments présents sous chaque trou de la grille sont comptabilisés. Le niveau de précision attribué à chaque catégorie dépend à la fois de l'objectif de l'étude conduite et de l'expertise de l'opérateur. Dans le but d'étudier la dynamique morphologique des matières organiques d'origine végétal dans les humipedons de Technosols, les catégories des matières organiques néo-formées ont été choisie à partir d'une simplification des catégories proposées par Galvan et al. (2008).

La deuxième technique de microstratification des humipedons de Technosols a été réalisée sur lame mince selon le même principe, en fixant une grille de trous espacés de 1 mm sur les lames minces et en identifiant les composants présents sous chacun. Le nombre de particules à compter varie dans la littérature, entre 300 pour une lame entière (Zaiets and Poch, 2016) et 1000 pour chaque centimètre de profondeur (Frouz et al., 2007b), respectivement sur des sols issus de processus pédogénétiques naturels et des sols anthropisés. En raison de la forte hétérogénéité de la composition des Technosols, un total de 1200 comptages par lame a été effectué sur une sélection de lame d'intérêt, détaillée dans le chapitre 4.

La réalisation des lames minces a été effectuée à partir d'un protocole adapté de ceux développés par Guilloré (1983) et Murphy (1986). Les blocs de sols prélevés dans les boîtes de Kubiena ont été enrésinés pendant 30 jours, jusqu'à ce que la polymérisation de la résine soit totale. La solution de résine utilisée est composée de 1200 mL de résine polyester insaturé (NORSODYNE H 13170), de 300 mL d'acétone, de 40 gouttes d'un catalyseur de polymérisation « ACCELERATOR NL-51P » (AzkoNobel) et de 4 gouttes de Butanox M-50 (AzkoNobel). Les blocs enrésinés ont ensuite été sciés une première fois à la scie diamantée avant de fixer une lame de verre sur l'une des faces du bloc. Puis, le bloc a été scié une seconde fois à 2 mm de la lame de verre, avant d'être manuellement aminci à une épaisseur de 20 à 30 μm en utilisant une rectifieuse multiplaques. L'appréciation de l'épaisseur de la lame mince se fait optiquement en utilisant la lumière polarisée (loupe NACHET 195527, source lumineuse ENSG 62286), les quartz étant utilisés en tant que témoins d'homogénéité d'épaisseur de la lame.

Les descriptions des microstructures des différents humipedons étudiés ont été effectuées en se basant sur les travaux de plusieurs micromorphologistes du sol. Ainsi les clés de description de Stoops

(Stoops et al., 2010) ont été utilisées pour les minéraux ainsi que pour décrire l'organisation des microstructures. Elles ont également été utilisées pour la caractérisation de certains éléments d'origine technogénique tels que les particules de houille ou les sous-produits de coke d'origine industrielle. Les descriptions des éléments organiques ainsi que de leur degré de décomposition observés sur les lames minces ont été précisés en se basant sur les travaux de thèse du Dr. Bal. Il fut le premier à réaliser une classification micromorphologique des constituants organiques d'origine végétale ou issus de la transformation zoologique de ces derniers (Bal, 1973). Ces descriptions se basent également sur les travaux de Babel, réalisés à la même époque (Babel, 1975). D'autres ouvrages ont servi de référentiels pour confirmer l'identification de certains constituants organiques (Zaiets and Poch, 2016). Au total, 17 catégories de microstructures ont été utilisées pour l'étude des humipedons de Technosols, parmi lesquelles neuf ont été utilisées dans les travaux précédemment cités. En fonction de la taille et de la morphologie des constituants les premières catégories étaient :

1. Les pores, pouvant être (i) entre les agrégats, (ii) entre les constituants d'origine végétale, (iii) au sein d'agrégats.
2. Les fragments de feuilles.
3. Les racines, vivantes ou en cours de décomposition.
4. Tout autre tissu d'origine végétale (écorce, bois, bourgeons, graines etc.).
5. Les champignons (hyphe mycélien, sclérote, hyphe mélanisé etc.).
6. Les déjections et turricules de vers de terre
7. Les déjections de macrosaprophages, supérieures à 200 μm (isopodes, diplopodes, larves de diptères etc.).
8. Les déjections provenant de la mésofaune, inférieures à 200 μm (collemboles, acariens, enchytréides).
9. Les matières organiques fines (FOM), dont la définition est donnée dans Zaiets and Poch (2016), comme étant de la « matière organique dont l'origine n'est pas reconnaissable, constituée d'un groupe de moins 5 cellules interconnectées, de matière organique amorphe ou de pigments ou punctuations organiques dans une matrice inorganique ». Il s'agit donc ici de la matière organique fine, qui constitue, entre autres, le complexe argilo-humique des horizons A de Cambisol.

4 catégories ont été ajoutées à l'étude afin de préciser les éléments rencontrés dans les humipedons de Technosols de la friche industrielle d'Homécourt, 2 concernant les matières organiques et 2 distinguant les minéraux par leur taille :

10. Une catégorie "matière organique particulière" (POM) que l'on définit comme un fragment de matière organique, composé de plus de 5 cellules interconnectées mais ne présentant pas d'origine reconnaissable et n'étant pas composé du type morphologique « o-plasma » décrit

dans Bal (1973) et adapté de Brewer (1964). Le terme provient de l'anglais « Organic plasma » et décrit la morphologie des matières organiques de taille inférieure à 2 µm, colloïdales ou hydrosolubles, qui correspondent à la fois à une catégorie de composants chimiques (tanins, composés mélanisés etc.) et à une catégorie de composants d'origine végétale (parois cellulaires notamment).

11. Une catégorie tissu animal, pour les restes d'organismes qui peuvent être visibles sur les lames minces. Il s'agit en général de coquilles d'escargots, mais peut également s'agir d'exosquelettes de certains arthropodes (Stoops, 2003).
12. Minéraux fins (< 2 mm)
13. Minéraux grossiers (> 2 mm)

Enfin 4 nouvelles catégories ont été ajoutées spécifiquement pour décrire la nature et la taille de différents constituants des humipedons d'origine anthropique :

14. Charbon, houille et autres sous-produits de la cokerie, fins (< 2 mm)
15. Charbon, houille et autres sous-produits de la cokerie, grossiers (> 2 mm)
16. « Artefacts technogéniques grossiers » (> 2 mm), pouvant caractériser les ciments, morceaux de briques ou de verres, ou autre composés minéraux ou organo-minéraux issus du démantèlement des bâtiments.
17. « Artefacts technogéniques fins » définit comme ci-dessus, mais de taille inférieure à 2 mm.

La proportion relative de chaque constituant dans une strate donnée est ensuite exprimée par sa fréquence relative de comptage, selon la 0 suivante :

$$\text{Proportion X} = \frac{\text{Nombre de X}}{\text{Total}} \times 100$$

Avec X une catégorie donnée ; « Nombre de X » : le nombre d'observations de la catégorie X dans une strate donnée et « Total » : le nombre total d'observations dans cette même strate.

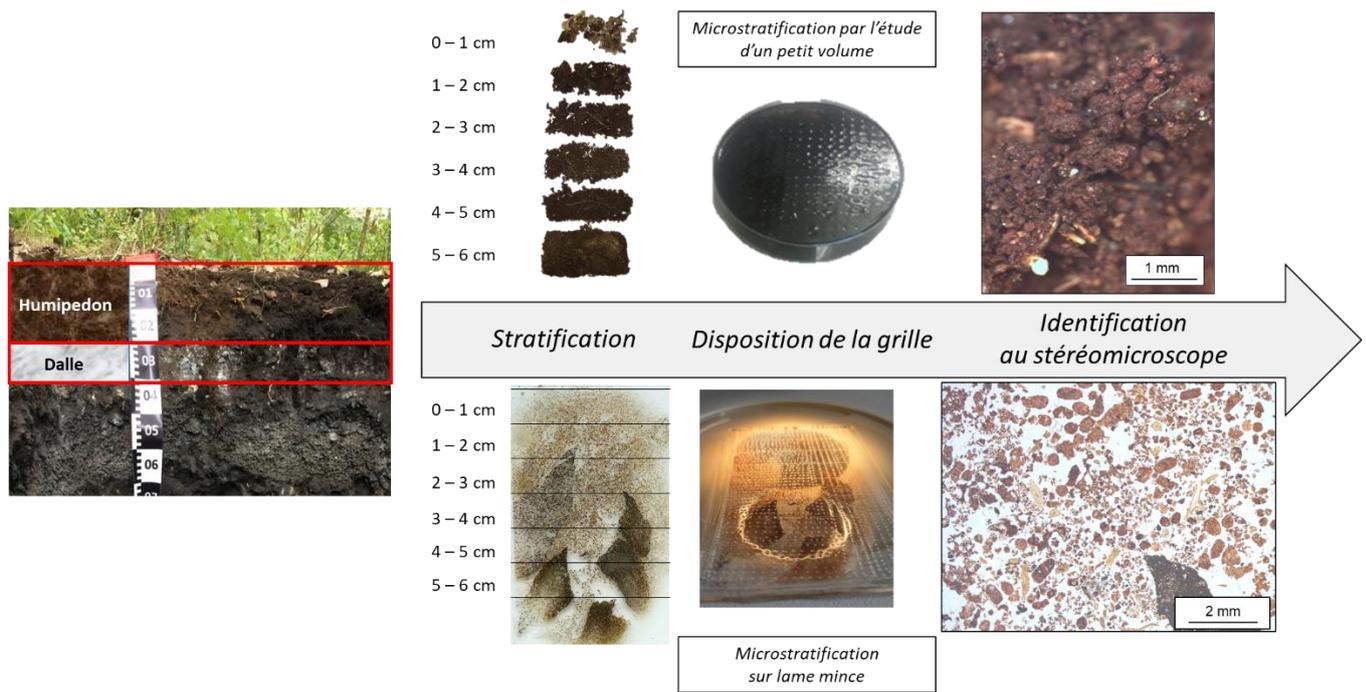


Figure 49 Etapes de réalisation de la microstratification selon les deux méthodes et illustrées par le profil du Technosol EMB. En haut la microstratification par l'étude d'un petit volume et en bas la microstratification sur lame mince.

2.3 Etude des facteurs abiotiques influençant la chimie et la morphologie des horizons ectorganiques des Technosols

Afin de déterminer les facteurs locaux à l'origine du développement des formes d'humus sur les Technosols de la zone de remblais mise en place en 1985 et laissée en atténuation naturelle, de nouveaux échantillons ont été prélevés autour des sites-sites COAL et EMB. La zone d'étude nouvellement définie correspond à une zone précédemment étudiée lors de recherche de fondation sur la friche (LECES, 2001) et dont les points de prélèvement sont référencés sur la Figure 50. L'intérêt de cette zone réside dans son origine qui résulte de l'utilisation de différents remblais mis en place pour niveler la friche. Elle offre donc la possibilité de tester l'effet de la nature des remblais sur le développement des formes d'humus dans une zone d'environ 1,5 ha.

2.3.1 Echantillonnage des humipédons

En février 2020, 24 profils pédologiques de surface ont été ouverts (25 cm x 50 cm x 20 cm – largeur, longueur, profondeur). La localisation des 24 points de prélèvements sont présentés Figure 50. Leur position est donnée précisément à l'aide de leur coordonnées GPS respectives dans le Tableau 14.

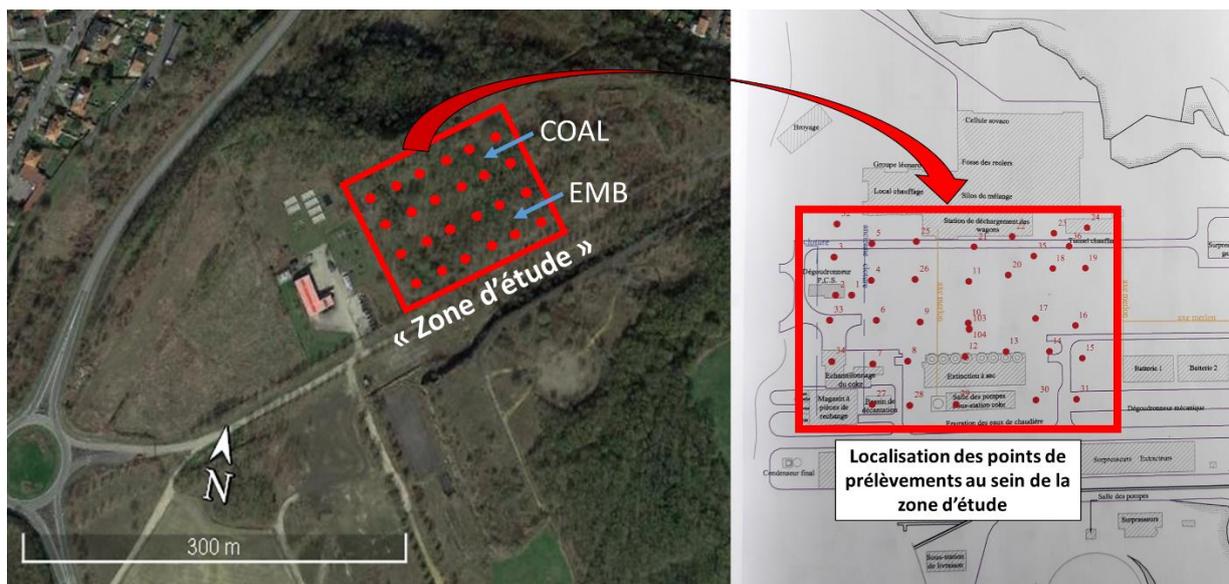


Figure 50 Localisation des 24 points de prélèvement sur le site d'atténuation naturelle de la friche industrielle d'Homécourt

Tableau 14 Localisation GPS des 24 points de prélèvements des humipedons de la zone étudiée

Profil	Emplacement	°N	°E
1	H30	49,214418	5,996202
2	H31	49,214531	5,996417
3	H29	49,214193	5,996798
4	H28	49,214971	5,996565
5	H8	49,214216	5,996368
6	H12	49,214381	5,996643
7	H13	49,214507	5,996835
8	H14	49,214624	5,996064
9	H15	49,214691	5,996272
10	H16	49,214788	5,996092
11	H17	49,214703	5,996847
12	H10	49,214505	5,996515
13	H9	49,214382	5,996265
14	H26	49,214526	5,996059
15	H11	49,214652	5,99634
16	H20	49,214782	5,996517
17	H18	49,214928	5,996722
18	H19	49,215022	5,996896
19	H35	49,214919	5,996569
20	H24	49,215172	5,996729
21	H25	49,21465	5,996904
22	H21	49,214787	5,996219
23	H22	49,214929	5,996372
24	H36	49,215054	5,996713

2.3.2 Etude morphologiques des composants des humipedons

Les horizons de surfaces ont été décrits et nommés en se basant sur la classification morpho-fonctionnelle européenne des formes d'humus (Zanella et al., 2017f, 2011). Des échantillons de chaque horizon ont été prélevés (horizons ectorganiques inclus) selon le protocole adapté de Ponge (1984), afin de conduire des analyses chimiques et d'en déterminer les compositions élémentaires. De plus, la

composition morphologique de chaque horizon prélevé dans chaque profil a été décrite en utilisant un stéréomicroscope (MZ FLIII, Leica), en se basant sur la méthode de Ponge (1984).

2.3.3 Analyses morphologiques en microscopie électronique

La microscopie électronique permet d'obtenir des informations sur la topographie, la composition élémentaire ou l'ultrastructure des échantillons à l'échelle sub-micrométrique.

2.3.3.1 Sélection des échantillons sous stéréomicroscope

Le profil 14, dont la morphologie des horizons était courant parmi les 24 profils a été choisi pour étudier l'ultrastructure des constituants des différents horizons mis en évidence (cf. chapitre 4). Dans un souci de représentativité des observations en MET, la sélection des échantillons est effectuée sous stéréomicroscope, afin de préciser le degré d'hétérogénéité des différents échantillons au sein d'une même catégorie. Ainsi, des prélèvements de quelques centaines de μm^2 ont été réalisés au scalpel sur plusieurs fragments de plusieurs feuilles prélevé au sein de l'horizon OL, constitué d'une litière de feuilles sénescents. De même, des déjections de saprophages, collectées dans les horizons OL, OF et OH, ont été sélectionnées en prenant en compte i) la composition en fragments végétaux et ii) leur niveau d'humification, deux paramètres principaux dont la variabilité est observable. Ainsi, les échantillons sélectionnés pour les analyses ultrastructurales étaient ceux qui étaient les plus répandus dans les horizons étudiés. Pour chaque type d'échantillon, 5 échantillons ont été préparés pour des observations au MET.

2.3.3.2 Préparation des échantillons en vue de leur observation en MET

Les échantillons sélectionnés pour les observations ultrastructurales au MET sont d'abord fixés chimiquement par oxydation au tétroxyde d'osmium OsO_4 soit par immersion dans une solution à 2% dans du tampon cacodylate de sodium (pH7), soit par vapeurs de cette même solution pour les plus sensibles d'entre eux à la dispersion en milieu liquide (déjections de *Porcellio scaber*, déjections de *Eisenia fetida* ou encore les constituants d'un horizon OH) sur boîte millipore selon Villemin et Toutain (1987). Ces derniers sont ensuite enrobés de gélose à 3% afin d'être fixés physiquement. Les échantillons fixés sont ensuite déshydratés dans une série de bains d'acétone, de concentration croissante (10, 20, 40, 60, 80, 95, 100%). Enfin, l'inclusion des échantillons se fait dans une résine epoxy (EPON 812), tout d'abord dans un mélange 1/3 résine, 2/3 acétone 100% (V/V) puis 2/3, 1/3 de ces mêmes solutions et enfin dans de la résine pure (Pey et al., 2013). Cette inclusion progressive permet d'éliminer tout l'acétone présent dans la microporosité des échantillons. Les échantillons sont ensuite placés dans des puits remplis de résine et orientés perpendiculairement à l'axe de coupe souhaité (Figure 51). Les échantillons sont ensuite placés à l'étuve 16 h à 60°C, température permettant l'optimisation de la polymérisation de la résine. Des coupes ultrafines de 80 nm sont ensuite réalisées à l'aide d'un couteau en diamant monté sur un ultramicrotome (Leica Ultracut S ultramicrotome). Ces coupes sont ensuite placées sur une grille de cuivre puis contrastées successivement par de l'acétate d'uranyle et du citrate

de plomb, afin d'accroître le contraste aux électrons des différents constituants organiques. D'autres coupes sont posées sur une grille en nickel et recouvertes d'un film de carbone. Ces grilles sont non contrastées car réservées à l'analyse EDX. 5 grilles présentant en moyenne 3 coupes chacune ont été ainsi préparées.

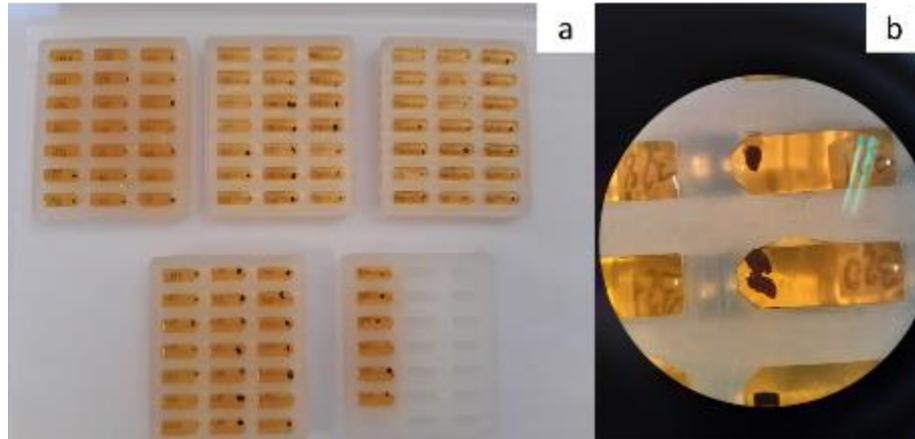


Figure 51 Inclusion des échantillons de litières et des déjections obtenues dans les différentes expérimentation (a). Un stéréomicroscope est utilisé pour l'orientation des échantillons à l'extrémité du puit (b).

2.3.3.3 Observations des échantillons

Les observations des coupes ultrafines ont été réalisées à l'aide d'un MET (JEOL EMXII) réglé à 80 kV. Des descriptions de l'état des tissus végétaux ont été effectuées, en ce qui concerne leur nature, leur état de biodégradation, la présence et le niveau de condensation des polyphénols, la présence de chloroplaste etc. La présence et l'activité des microorganismes ont également été évaluées, en utilisant notamment leur taille et leur morphologie pour discriminer les champignons des bactéries, mais également pour caractériser l'état de leur cycle de vie au moment du prélèvement (en vie, sous forme de spore ou encore de résidus telles que les parois mélanisées pour les champignons morts). L'activité des microorganismes peut également être appréciée via la présence de figure de décomposition/lyse au niveau de certains tissus (activité lignolytique par exemple) ou de certains constituants cellulaires (activité polyphénoloxidasique entre autre), ou encore via la présence d'exopolymères microbiens. La présence de minéraux et le niveau d'altération des quartz a également été décrit dans les échantillons organo-minéraux.

2.3.4 Analyses chimiques des échantillons biologiques

Un détecteur EDX (Energy Dispersive X-ray Analysis) couplé au MET a permis la réalisation d'analyses élémentaires notamment le zinc et le phosphore et de les localiser au sein des différentes microstructures organiques. Si l'analyse EDX est semi-quantitative, la connaissance du nombre de

coups, c'est-à-dire le nombre de photons reçus par le détecteur, permet pour des conditions d'acquisitions strictement identiques, de comparer les teneurs élémentaires des différentes structures analysées. Un spectre de la résine est fait systématiquement et sert de témoin. Ne seront donc dits « présents » que les éléments dont les valeurs (nombre de coups) sont au moins deux fois supérieures à celle de la valeur témoin de la résine et ce sur au moins trois répétitions. Les quantifications correspondantes aux spectres qui seront décrits dans les résultats sont présentées dans sur les Annexe 1 à Annexe 9.

2.3.5 Analyses chimiques des horizons

Le pH des sols a été mesuré selon la norme NF ISO 10390 (2005). Les concentrations en carbone total, organique et en azote organique dans les échantillons ont été mesurées par analyseur élémentaire avec la méthode de combustion sèche selon les normes NF ISO 10694 et NF ISO 13878 (1995). Enfin, les concentrations totales en métaux ont été mesurés, après extraction à l'eau régale, effectuée selon une méthode adaptée de la norme NF ISO 11446 (2006). Le dosage des éléments des sols a été réalisé par spectrométrie à plasma à couplage inductif (ICP-OES – Inductively Coupled Plasma – Optical Emission Spectroscopy) selon la norme NF ISO 22036 (2008).

4 Partie 1 : Evolution morphologique et élémentaire d'une matière organique apportée sur les Technosols de friche industrielle

4.1 Rappel du dispositif expérimental :

Afin de mieux comprendre la dynamique d'évolution d'une matière organique apportée, des sacs à litière ont été disposés sur le terrain. En février 2019, un total de 90 sacs à litière ayant une maille de 5 mm ont été disposés sur la friche industrielle d'Homécourt. Les sacs contenaient $2,00 \pm 0,05$ g de feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior*), choisies en raison de leur haute teneur en nutriments et de leur décomposition rapide (Jacob et al., 2009). Les sacs contenaient les folioles et pétioles des feuilles, séchées au préalable à 70°C pendant 24 h. Ils ont ensuite été placés à la surface du sol et sous l'horizon OL des 3 sous-sites WOOD, EMB et BARE, à raison de 30 sacs par site et espacés d'un mètre les uns des autres (Figure 52). Tous les deux mois pendant un an, des analyses chimiques ont été conduites après séchage, sur les feuilles et morceaux de feuilles restants dans les sacs ainsi que sur les déjections de saprophages, quand elles étaient présentes à l'intérieur du sac. La terminologie utilisée pour caractériser le matériel contenu dans les sacs à litière est présentée sur la Figure 53. Pour rappel, les principales caractéristiques chimiques et des communautés de saprophages des sols des sous-sites BARE, WOOD et EMB sont synthétisées dans le Tableau 15.

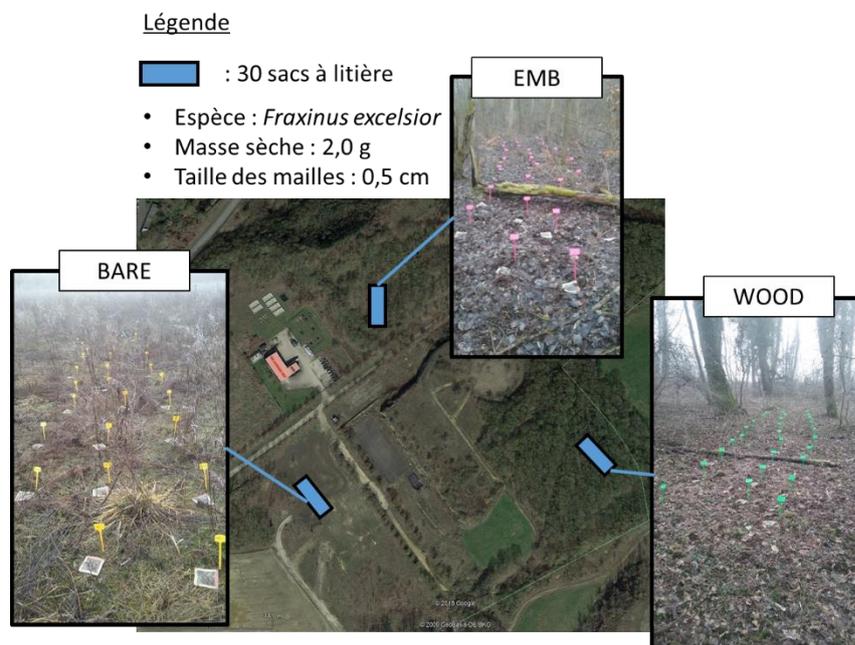


Figure 52 Localisation et disposition des 90 sacs à litières, répartis sur les sous-sites BARE WOOD et EMB.

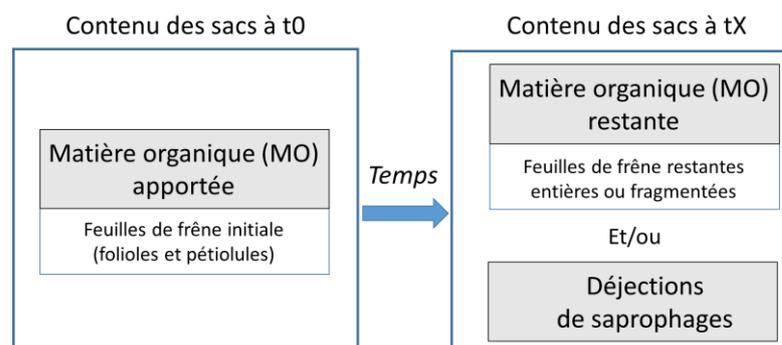


Figure 53 Rappel des terminologies utilisées se référant aux contenus des sacs à litière en fonction du temps.

Tableau 15 Caractéristiques chimiques et communautés de saprophages des sols des sous-sites BARE, WOOD et EMB de la friche industrielle d'Homécourt (cf. chapitre 3).

	Sous-site		
	BARE	WOOD	EMB
Corg (g kg ⁻¹)	83 ± 52	186 ± 36	410 ± 140
N (g kg ⁻¹)	6,2 ± 5,4	6,2 ± 0,96	8,4 ± 2,5
C/N	21 ± 7	31 ± 9	49 ± 9
P ₂ O ₅ (mg kg ⁻¹)	114 ± 56	11 ± 2	10 ± 5
K (mg kg ⁻¹)	3073 ± 1723	6516 ± 3029	1287 ± 225
Zn (mg kg ⁻¹)	346 ± 143	297 ± 80	825 ± 431
pH	8,0 ± 0,2	7,9 ± 0,1	7,6 ± 1,4
Abondance lombricidés	0 ± 0	28,8 ± 34,7	0 ± 0
Anéciques (ind m ⁻²)			
Abondance macro-invertébrés saprophages épigés (ind m ⁻²)	6,4 ± 8,8	140,8 ± 52,3	57,6 ± 41,7
Abondance micro-arthropodes saprophages (10 ³ ind m ⁻²)	85,2 ± 40,2	20,1 ± 6,2	33,1 ± 16,2

4.2 Evolution massique et morphologique des matières organiques apportées

Dans un premier temps, un suivi de la masse des matières organiques (MO) restantes dans les sacs placés sur la friche industrielle d'Homécourt a été réalisé. Les résultats des masses de MO restantes dans les sacs à litière à chacune des 6 dates de prélèvement et pour les trois sous-sites d'étude sont présentés sur la Figure 54. La perte de masse MO en fonction du temps présente deux dynamiques différentes en fonction des sous-sites.

Dans le sol de référence du sous-site WOOD, deux mois après le début de l'expérience, il ne reste que $11,0 \pm 7,5\%$ de la masse de MO apportée. A la même date, il reste respectivement $58,2 \pm 1,8\%$ et $64,9 \pm 4,6\%$ de la masse de MO apportée sur les Technosols des sous-sites BARE et EMB. Ces différences observées entre les Technosols des sous-sites BARE et EMB d'une part et le sol de référence du sous-site WOOD d'autre part, sont statistiquement significatives (ANOVA, p-value < 0,01).

Au bout de 6 mois, en août 2019, il ne reste plus de MO dans les sacs placés sur le sous-site WOOD, tandis qu'il reste encore $44,0 \pm 5,7$ et $43,2 \pm 7,6\%$ de la masse initiale des MO apportées dans les sacs placés respectivement sur les sites BARE et EMB.

A la fin de l'expérience, au bout d'un an, les masses des matières organiques restantes sur les sous-sites EMB et BAR ne diffèrent pas statistiquement. En revanche, la masse moyenne restante dans les sacs du sous-site BARE est statistiquement supérieure à celle du sous-site WOOD (ANOVA, p-value < 0,01).

Ces différences de dynamiques se traduisent par des valeurs des constantes de perte de masse différentes entre les sous-sites BARE et EMB d'une part et WOOD d'autre part, obtenues en utilisant un modèle exponentiel. Les paramètres des modélisations sont donnés dans le Tableau 16. Le R^2 de 0,985 pour le sous-site WOOD indique que la fonction exponentielle utilisée permet une modélisation très satisfaisante de la perte de masse en fonction du temps. Pour les sous-sites BARE et EMB, les valeurs respectives des R^2 de 0,833 et 0,835 indiquent que la fonction exponentielle utilisée modélise correctement la perte de masse des matières organiques apportées en fonction du temps.

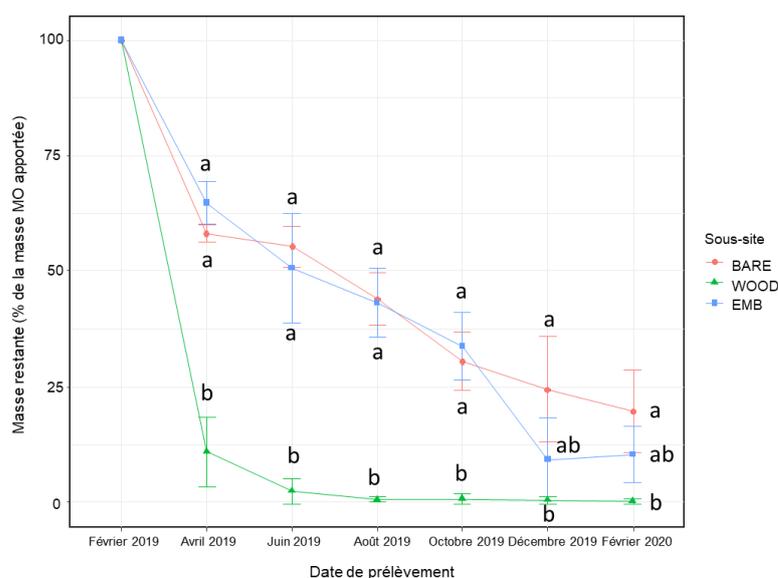


Figure 54 Evolution de la masse des matières organiques restantes dans les sacs à litière d'Homécourt, exprimée en pourcentage de la masse de MO apportée (moyennes et écart-types) ($n = 5$ sauf pour « Décembre 2019, sous-site EMB » : $n = 3$ » et « Avril sous-sites WOOD et EMB, Août, sous-site EMB, Décembre, sous-site WOOD » : $n = 4$). Pour chaque date séparément, deux lettres différentes entre deux sous-sites indiquent des différences significatives (ANOVA, $\alpha = 5\%$).

Tableau 16 Paramètres obtenus pour les trois courbes de pertes de masse sur une année de la matière organique apportée sur les 3 sous-sites de la friche.

	k	a	R ²
Sous-site BARE	0,16	95,1	0,833
Sous-site WOOD	1,09	99,92	0,985
Sous-site EMB	0,12	84,3	0,835

Dans un second temps, des observations au stéréomicroscope des matières organiques ont permis de décrire leur évolution morphologique sur les différents sous-sites. Les Figure 55 à Figure 57 présentent quelques exemples de ces évolutions dans les sacs à litières des trois sous-sites d'étude. Dans les sacs à litière placés sur le sous-site BARE, les feuilles de frêne ne sont que peu fragmentées au cours du temps (Figure 55). Un blanchissement est notable au bout de 2 à 4 mois sur site (Figure 55B,C) résultant de la perte des constituants du limbe des feuilles, sans que la structure tissulaire ne soit dégradée (Figure 55F). L'évolution morphologique des feuilles n'est pas homogène, certaines ne présentent pas de blanchissement mais une dégradation partielle du limbe, une fois encore sans que les tissus ligneux ne présentent de réelles fragmentations (Figure 55D).

Dans les sacs à litière placés sur le sous-site WOOD, l'évolution morphologique des feuilles de frêne est relativement homogène (Figure 56). Les feuilles entières, peuvent présenter quelques traces de consommation par la faune saprophage épigée (Figure 56A, C) puis rapidement il ne reste que la nervure centrale, ainsi que de rares nervures secondaires et des restes de limbe, non squelettisé (Figure 56B, D).

Dans les sacs à litière placés sur le sous-site EMB, l'évolution morphologique des feuilles de frêne se traduit à la fois par une forte fragmentation et par la production de déjections de saprophages (Figure 57). Dès 4 mois sur le sous-site EMB, l'épiderme des feuilles noircit et présente de nombreuses traces de consommation à la fois du limbe et des nervures secondaires ainsi que nombreux hyphes mycéliens (Figure 57B). Au bout de 6 à 8 mois, la structure initiale du limbe n'est plus reconnaissable et est constitué d'une matrice noire fortement humifiée. Les restes de feuille de frêne sont constitués de nervures fragmentées présentant des traces de squelettisation (Figure 57C). Les sacs à litière contiennent également un grand nombre de déjections holorganiques de saprophages, de taille et de morphologie variables (Figure 57D), dont certaines, de quelques centaines de microns, sont produites par des isopodes et des diplopodes ou par des larves de diptères. Les déjections de plus petites tailles peuvent avoir été produites par des juvéniles, notamment de diplopodes et d'isopodes mais également par des enchytréides. En fonction des organismes saprophages qui se sont nourris des feuilles, la squelettisation peut être complète (Figure 57E), ou partielle, avec notamment des traces de fragmentation conjointe du limbe et des nervures secondaires (Figure 57F). Ainsi, la dynamique morphologique des feuilles de frêne varie en fonction des différents sous-sites d'étude.

Afin de mettre en évidence l'activité des saprophages épigés, le Tableau 17 présente la proportion de matière organique présente sous forme de déjections de saprophages collectées dans les sacs à litière, par rapport à la masse totale de matière organique restante à chaque date de prélèvement. Dans les sacs mis en place sur les sous-sites BARE et WOOD, les masses de déjections collectées étaient négligeables ou nulles (moins de 1% de la masse totale de MO restante), les valeurs sont donc considérées comme nulles pour l'ensemble des dates. Pour le sous-site EMB, à partir d'octobre 2019, les déjections représentent environ 50% de la matière organique présente dans les sacs.

Pour mieux comprendre les liens entre l'évolution morphologique des matières organiques apportées et la structure des communautés de saprophages, des coefficients de Spearman ont été calculés. En effet, le Tableau 18 présente les résultats des coefficients de corrélation entre les densités de lombricidés anéciques ou de macro-saprophages épigés (isopodes, diplopodes, larves de diptères, lombricidés épigés) ou de saprophages appartenant à la mésofaune (collemboles et oribates) et (i) les constantes de perte de masse (k) et (ii) la masse totale de déjections récoltée dans les sacs à litière de chaque sous-site pendant un an. Le nombre d'échantillons, c'est-à-dire de sous-sites étudiés ne permet pas de réaliser de test statistique robuste, en revanche il est à noter que la corrélation entre la constante de perte de masse k et la densité de lombricidés anéciques des différents sous-sites est de $\rho = 0,866$. Cette valeur indique donc une corrélation positive entre l'abondance de lombricidés anéciques dans les sols des sous-sites testés dans cette partie et la vitesse de perte de masse des MO apportées sur la friche industrielle d'Homécourt. Les autres valeurs des coefficients de corrélation de Spearman, comprises entre -0,5 et 0,5 ne permettent pas de mettre en évidence de relation monotone robuste entre les constantes de décomposition ou la masse de déjections et les densités de macro-saprophages épigés ou les saprophages appartenant à la mésofaune. Ainsi, sur le Cambisol du sous-site WOOD, les lombricidés anéciques semblent bien responsables de la disparition de la dynamique des matières organiques apportées. En revanche sur les deux Technosols, les abondances de saprophages testées ne permettent pas de mettre en évidence un effet statistiquement significatif sur la pertes de masse des matières organiques apportées ou sur la masse de déjections.

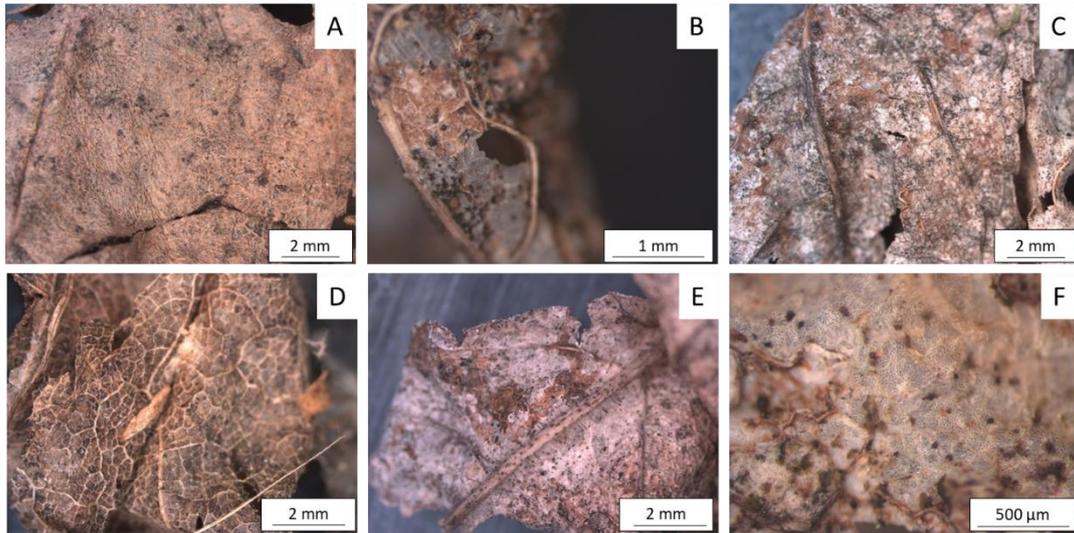


Figure 55 Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site BARE au bout de 2 (A, B), 4 (C), 6 (D) et 8 mois (E, F).

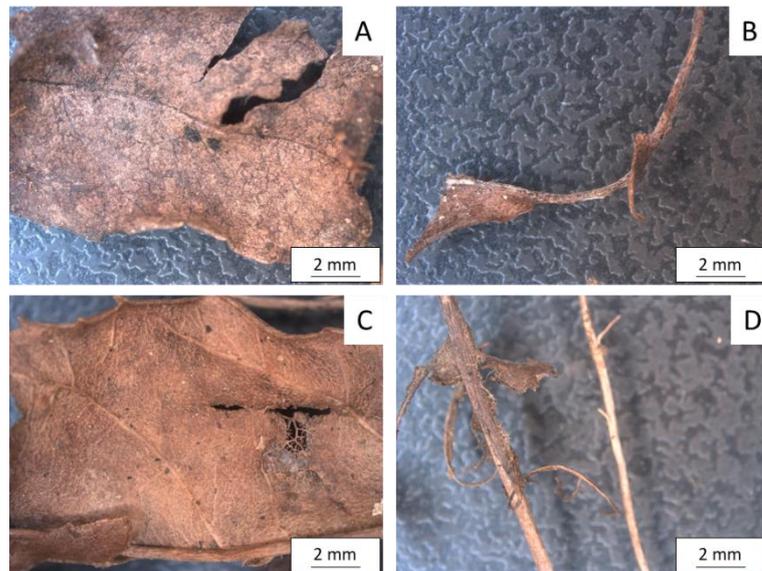


Figure 56 Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site WOOD au bout de 2 (A, B) et 4 mois (C, D).

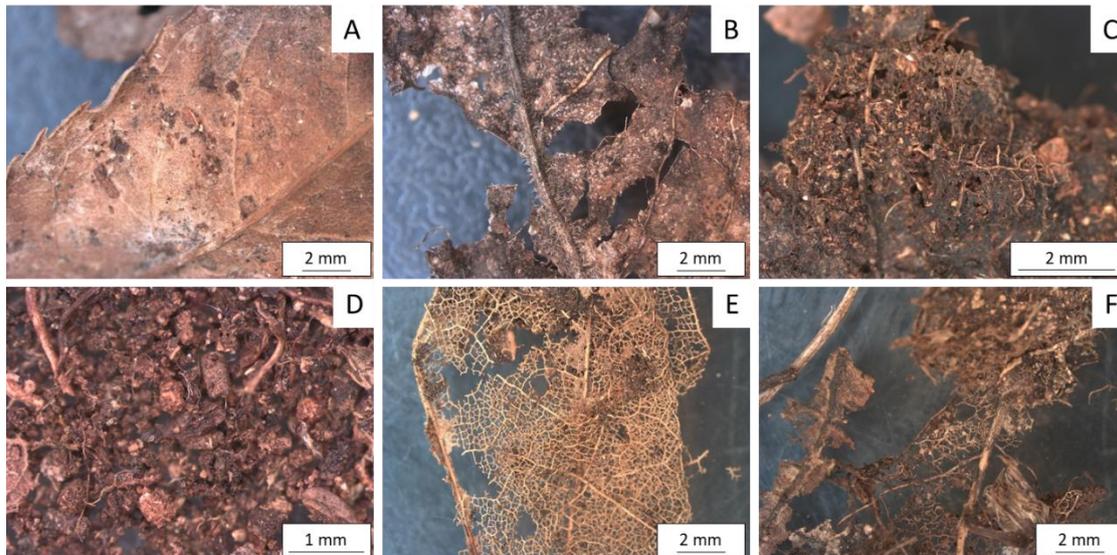


Figure 57 Exemples d'évolutions morphologiques des feuilles de frêne placées sur le sous-site EMB au bout de 2 (A), 4 (B), 8 (C, D), 10 (E) et 12 mois (F).

Tableau 17 Pourcentage de matière organique restante sous forme de déjections de saprophages collectées dans les sacs à litière.

	fevrier 2019	Avril 2019	Juin 2019	Aout 2019	Octobre 2019	Decembre 2019	Fevrier 2020
Sous-site BARE	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Sous-site WOOD	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Sous-site EMB	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	48,1 ± 10,3	62,2 ± 47,5	57,1 ± 3,6

Tableau 18 Coefficient de corrélation de Spearman (Rho) entre les abondances des saprophages de chaque sous-site et la constante de décomposition k ou la masse totale de déjections collectées dans les sacs à litières au bout de 12 mois (n=3).

Abondance (ind.m ⁻²)	Lombricidés anéciques	Macro-arthropodes saprophages	Saprophage de la mésafaune
Constantes k	0,866	0,5	-0,5
Masse totale déjections (g)	0,5	0	0

4.3 Dynamique élémentaire des matières organiques apportées

Les valeurs des teneurs élémentaires en carbone organique (Corg), azote (N), phosphore (P), potassium (K) et en zinc (Zn), ainsi que des C/N des feuilles de frêne initiales sont présentées dans le Tableau 19. Ces valeurs ont servi de référence pour les calculs de l'évolution des quantités élémentaires dans les matières organiques apportées sur la friche industrielle d'Homécourt.

Tableau 19 Teneurs élémentaires des matières organiques apportées.

Corg (g.kg ⁻¹)	N (g.kg ⁻¹)	C/N	P (mg.kg ⁻¹)	K (mg.kg ⁻¹)	Zn (mg.kg ⁻¹)
425,7	17,2	24,6	2070	5393	≤ 25

Les résultats de l'évolution des quantités de carbone organique et d'azote sont présentés sur la Figure 58. Les dynamiques des pertes élémentaires pour ces deux éléments suivent la même tendance que la perte de masse décrite précédemment. Entre avril et octobre 2019, les pertes en carbone et en azote sont significativement plus importantes dans les sacs à litière placés sur le sous-site WOOD que sur les sous-sites BARE et EMB (ANOVA, p-value < 0,01 pour chaque date et pour les deux éléments). Cette tendance se retrouve au bout d'un an dans le cas du carbone (ANOVA, p-value < 0,01) tandis que seules les teneurs en azote des MO restantes, placées sur les sous-sites WOOD et BARE diffèrent statistiquement en février 2020 (ANOVA, p-value < 0,01). Au bout d'un an, sur le sous-site BARE, les MO restantes dans les sacs à litière contiennent encore $32,7 \pm 17,7\%$ de l'azote initial et $21,3 \pm 10,0\%$ du carbone initial. A la même date, MO restantes dans les sacs à litière placés sur le sous-site EMB contiennent $16,0 \pm 7,1\%$ de l'azote initial et $12,7 \pm 5,5\%$ du carbone initial.

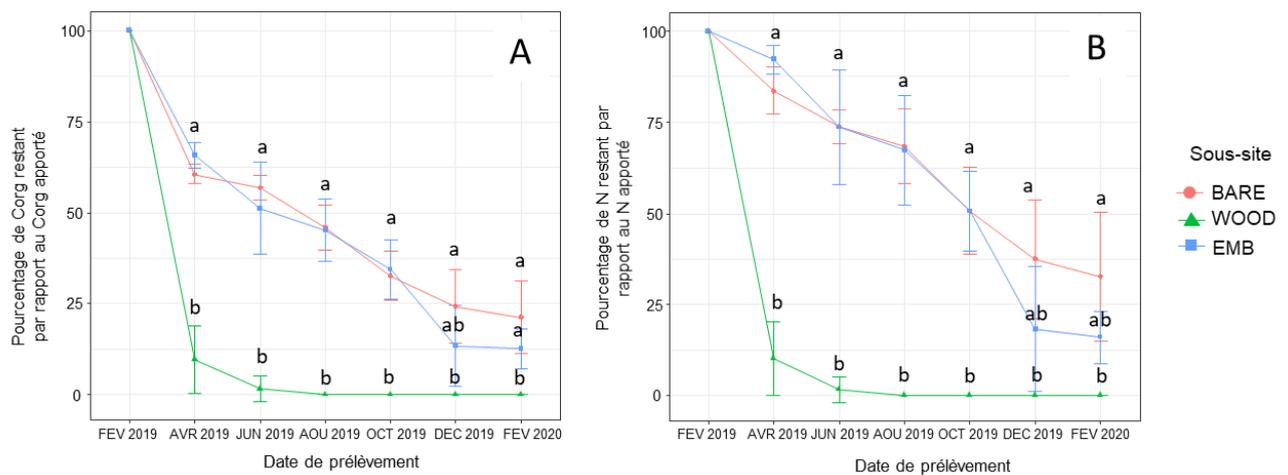


Figure 58 Pourcentage de carbone organique (A) et d'azote (B) des MO restantes dans les sacs à litière d'Homécourt en fonction du temps (moyennes et écart-types) (n = 5 sauf pour « Décembre 2019, sous-site EMB » : n = 3 » et « Avril sous-sites WOOD et EMB, Août, sous-site EMB, Décembre, sous-site WOOD » : n = 4). Pour chaque date, deux lettres différentes entre deux sous-sites indiquent des différences significatives (ANOVA, alpha = 5%).

L'évolution du ratio C/N des MO contenues dans les sacs à litières placées sur les différents sous-sites est présentée sur la Figure 59. Le C/N matière organique apportée est initialement de 24,6. Au bout de deux mois, le C/N est significativement différent (ANOVA, p-value < 0,01) entre les MO placées sur le sous-site WOOD ($23,8 \pm 1,4$) et celles placées sur les sous-sites BARE et EMB ($17,9 \pm 1,1$ et $17,6 \pm 1,1$ respectivement). Après avril, les sacs placés sur le sous-site WOOD ne contenaient plus assez de matériel pour effectuer des mesures de C/N. Entre Juin 2019 et février 2020, le C/N des MO placées sur les sous-sites BARE et EMB varie entre $15,9 \pm 1,6$ et $19,6 \pm 3,4$ et ne présente pas de différences significatives (ANOVA, p-value = 0,9, 0,3, 0,08 et 0,07 respectivement).

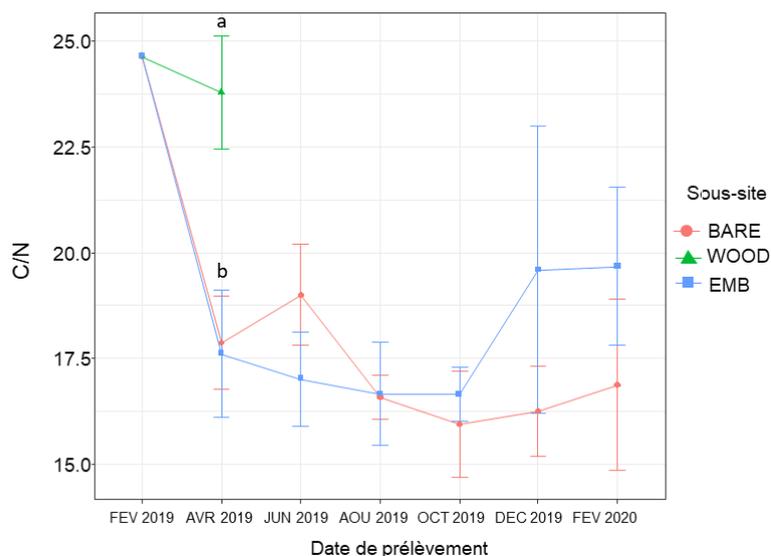


Figure 59 Evolution du C/N des MO dans les sacs à litière d'Homécourt (moyennes et écart-types). (n = 5 sauf pour « Décembre 2019, sous-site EMB » : n = 3 » et « Avril sous-sites WOOD et EMB, Août, sous-site EMB, Décembre, sous-site WOOD » : n = 4). Pour chaque date, deux lettres différentes entre deux sous-sites indiquent des différences significatives (ANOVA, alpha = 5%).

En ce qui concerne la dynamique des nutriments contenus dans les matières organiques, les résultats de l'évolution des quantités de phosphore et de potassium sont présentés sur la Figure 60. L'évolution des quantités de phosphore dans les MO suit la même tendance que celles du carbone et de l'azote avec deux dynamiques différentes pour MO des sacs mis en place sur le sous-site WOOD et celles des sacs mis en place sur les sous-sites BARE et EMB (Figure 60A).

Pendant l'année, la perte de phosphore a été plus importante dans les sacs placés sur le sous-site WOOD que dans les sacs placés sur les sous-sites BARE et EMB. Au bout d'un an, il reste significativement plus de phosphore dans les MO placées sur le sous-site BARE avec $21,5 \pm 9,2\%$ des quantités initiales en P, que dans les MO placées sur le sous-site EMB qui elles ne contiennent plus que $10,3 \pm 2,8\%$ des quantités initiales (p-value < 0,01).

En revanche, l'évolution des quantités de potassium ne suit pas la même tendance que les précédentes. Ici, les quantités de potassium diminuent fortement au cours des deux premiers mois, pour les MO des sacs à litières placés sur les trois sous-sites (Figure 60B). En avril 2019, il reste respectivement $12,3 \pm 1,5\%$, $3,4 \pm 1,6$ et $28,2 \pm 10,9\%$ du potassium initial dans MO placées sur les sous-sites BARE, WOOD et EMB. A la fin des 12 mois de l'expérience, il ne reste qu'au maximum $4,8 \pm 1,9\%$ des quantités initiales de potassium dans les MO placées sur le sous-site BARE. Les pertes de potassium sont globalement plus rapides que celles observées pour le carbone, l'azote et le phosphore.

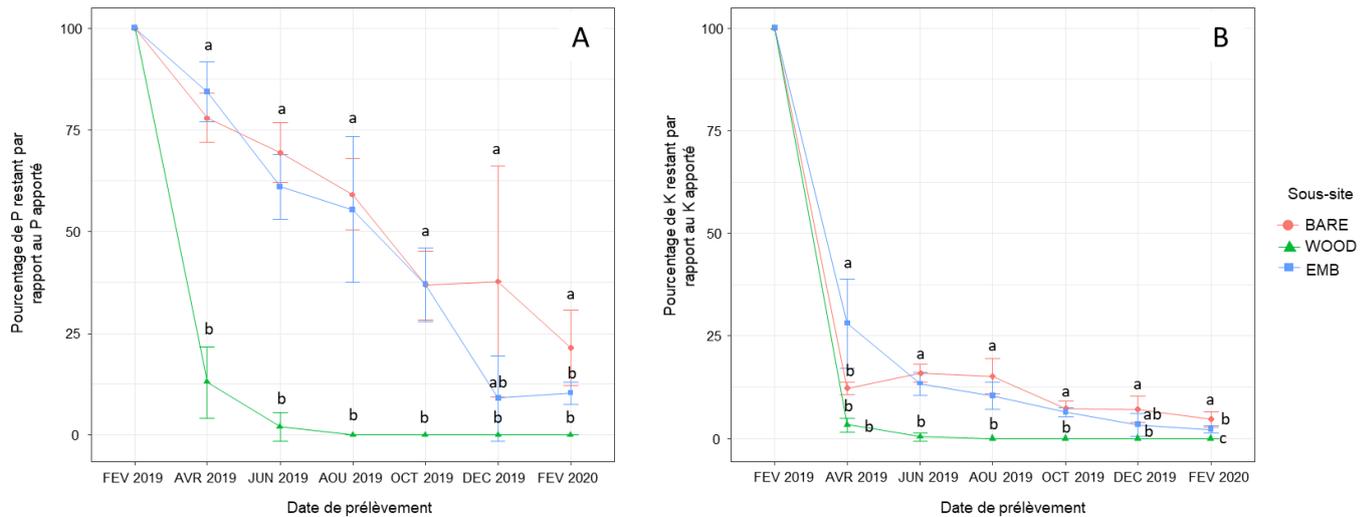


Figure 60 Pourcentage de phosphore (A) et de potassium (B) restant dans les MO dans les sacs à litière d'Homécourt en fonction du temps (moyennes et écart-types) ($n = 5$ sauf pour « Décembre 2019, sous-site EMB » : $n = 3$ » et « Avril sous-sites WOOD et EMB, Août, sous-site EMB, Décembre, sous-site WOOD » : $n = 4$). Pour chaque date séparément, deux lettres différentes entre deux sous-sites indiquent des différences significatives (ANOVA, $\alpha = 5\%$).

En ce qui concerne la dynamique du zinc, initialement présent dans les matières organiques à des teneurs inférieures ou égales à 25 mg.kg^{-1} , trois dynamiques différentes caractérisent l'évolution de cet élément dans les sacs à litières des trois sous-sites (Figure 61).

Dans les sacs à litières placés sur le sous-site WOOD, les quantités de zinc ont diminué continuellement avec le temps, selon la même dynamique que les éléments précédents.

Dans les sacs à litière placés sur le sous-site BARE, les quantités de zinc ont varié au cours de l'année entre $58,0 \pm 23,2\%$ et $115,2 \pm 123,4\%$ des quantités initiales de Zn avec un minimum à la fin de l'expérience en février 2020 et un maximum en décembre 2019.

Dans les matières organiques placées dans les sacs à litière sur le sous-site EMB, les quantités de zinc augmentent de façon continue entre le début de l'expérience et octobre 2019. A cette date, les quantités de zinc dans les MO restantes et dans les déjections collectées dans les sacs sont, respectivement égales à $364,6 \pm 125,1\%$ et $470,8 \pm 211,5\%$ de celles des MO apportées. Entre décembre 2019 et février 2020, les quantités de zinc dans les MO sont à peu près égales à celles mesurées initialement (respectivement $87,7 \pm 35,8$ et $112,4 \pm 112,4\%$) tandis que dans les déjections à ces mêmes dates, ces quantités varient entre $223,3 \pm 169,1$ et $216,9 \pm 112,8\%$ des valeurs mesurées initialement. Les quantités en zinc mesurées dans les MO restantes et dans les déjections des sacs à litière placés sur le sous-site EMB sont statistiquement supérieures à celles mesurées dans MO placées sur les deux autres sous-sites pour l'ensemble des dates (ANOVA, $p\text{-value} < 0,01$) sauf en décembre 2019 ($p\text{-value} > 0,05$).

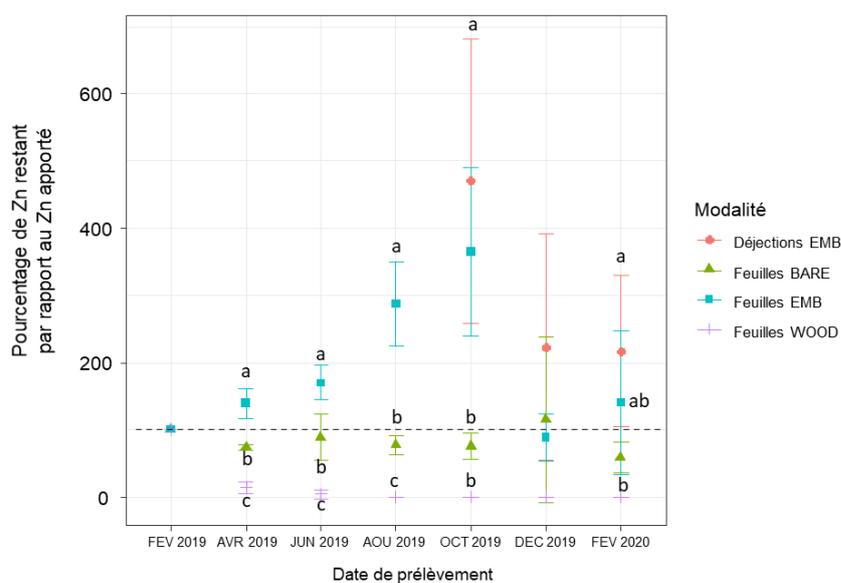


Figure 61 Evolution des quantités de zinc dans les matières organiques restantes et dans les déjections de macro-arthropodes saprophages, exprimées en pourcentage des quantités dans les MO apportées de frêne initiales et collectées dans les sacs à litière d'Homécourt tous les deux mois (moyennes et écart-types). Pour chaque date, deux lettres différentes entre deux sous-sites indiquent des différences significatives (ANOVA, alpha = 5%).

Afin de mieux comprendre l'évolution des matières organiques apportées, les teneurs élémentaires moyennes des déjections et des MO restantes dans les sacs à litière sur le sous-site EMB et collectées entre octobre 2019 et février 2020 ont été comparées et mises en regard avec les teneurs élémentaires présentes dans les MO apportées au début de l'expérience. Les résultats des teneurs élémentaires sont présentés en Figure 62. Parmi les 7 variables testées, les teneurs moyennes mesurées dans les déjections sont proches des teneurs dans MO restantes (comprises dans l'intervalle moyenne \pm écart-type). De plus le sens de variation des teneurs dans ces deux modalités par rapport à la teneur initiale est le même pour chaque élément. Ainsi en moyenne entre octobre 2019 et février 2020, les teneurs en carbone et en phosphore dans les feuilles et dans les déjections sont similaires aux teneurs des MO apportées. Dans les déjections et les MO restantes, le C/N et les teneurs en potassium sont respectivement égales à $17,7 \pm 1,5$ et $18,3 \pm 2,2\%$ et à $17,5 \pm 3,7$ et $21,4 \pm 5,9\%$ des teneurs dans les MO apportées. A l'inverse, les teneurs en azote dans ces mêmes modalités sont égales à $139,3 \pm 12,4$ et $138,3 \pm 14,8\%$ des teneurs dans les MO apportées. Enfin pour le zinc, les teneurs dans les déjections et dans les MO restantes sont respectivement égales à $1310,8 \pm 330,8$ et $1092,4 \pm 371,7\%$ des teneurs en zinc dans les MO apportées. Ainsi en moyenne, les MO restantes et les déjections récoltées dans les sacs à litière sur le sous-site EMB sont chimiquement similaires entre elles et différent chimiquement des MO apportées.

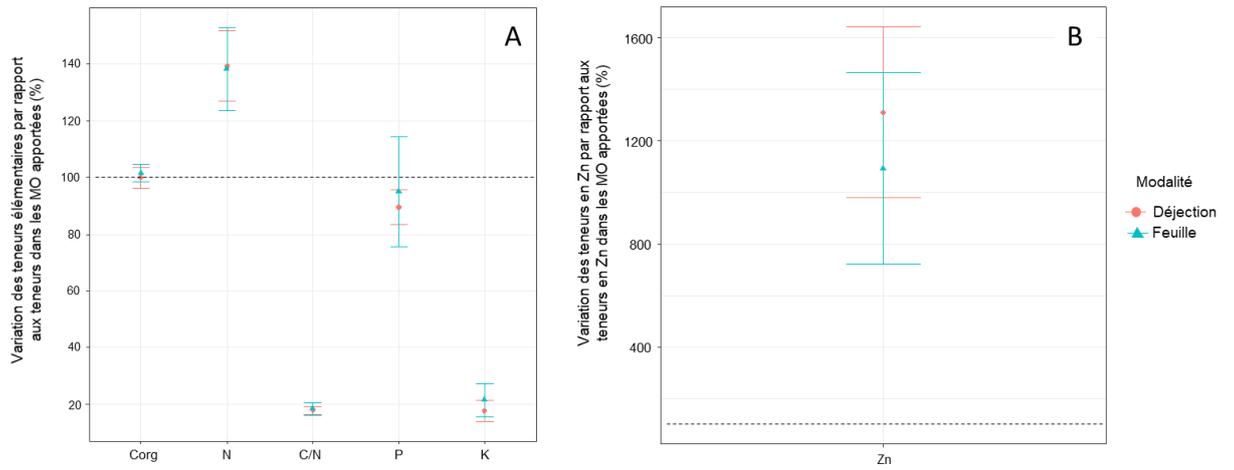
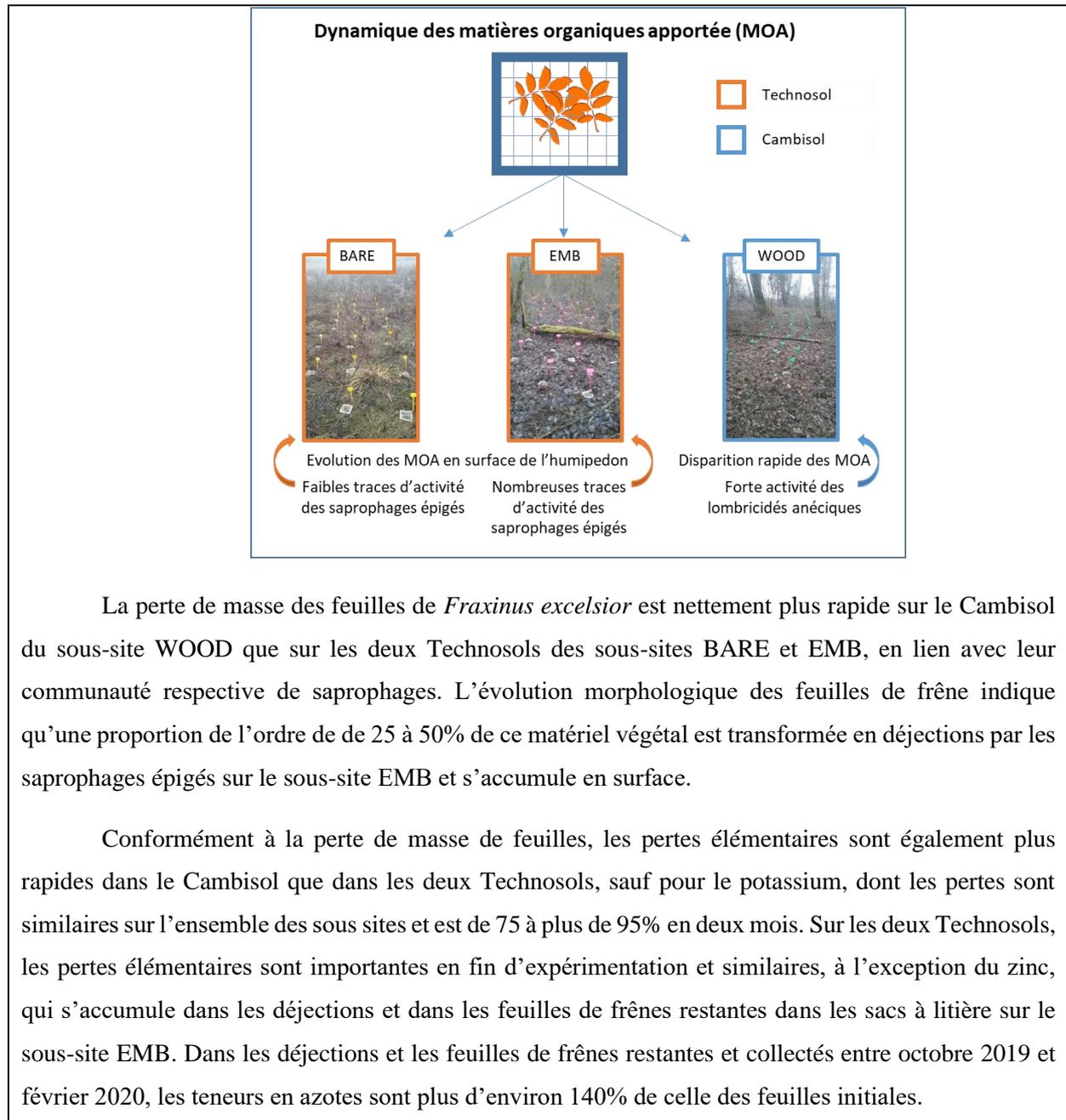


Figure 62 Variation du C/N et des teneurs moyennes en carbone organique, azote, phosphore et potassium (A) et en zinc (B) mesurées entre octobre 2019 et février 2020 dans les matières organiques et dans les déjections par rapport aux teneurs initiales des feuilles de frêne.

5 Synthèse des résultats de la partie 1



6 Discussion de la partie 1

L'objectif de cette expérience était de mettre en évidence les effets de la structure des communautés de saprophages sur les dynamiques morphologiques et élémentaires de matières organiques apportées.

La première hypothèse était que la présence de lombricidés anéciques sur le Cambisol du sous-site WOOD mis en évidence dans le chapitre 3, conduirait à une perte de masse plus rapide de la matière organique apportée sur ce sous-site que celle mesurée sur les Technosols étudiés.

6.1 Evolution des matières organiques apportées sur le Cambisol du sous-site WOOD

Conformément à cette hypothèse, la perte de masse des matières organiques apportées sur le Cambisol du sous-site WOOD a en effet été la plus rapide sur la friche industrielle d'Homécourt. La disparition du limbe et des nervures secondaires indique en effet l'action des lombricidés anéciques qui consomment préférentiellement ces tissus alors que les tissus ligneux tels que le pétiole est généralement retrouvé intact (Suárez et al., 2006). La perte de masse plus rapide observée sur ce sous-site résulte probablement en partie du « home field advantage » (HFA), qui définit une décomposition plus rapide des matières organiques dans l'environnement où elles sont produites (Vivanco and Austin, 2008), sous l'action conjointes des micro et des macro-organismes (Ayres et al., 2009). En ce qui concerne l'évolution élémentaire des matières organiques apportées sur le Cambisol du sous-site WOOD, la disparition du limbe observée est cohérente avec la diminution rapide et importante des nutriments tels que N, P et K. En effet, ces éléments se trouvent, pour l'essentiel dans le mésophylle, sous forme de substances hydrosolubles ou encore de polyphénols (Mangenot, 1980). A l'inverse, les nervures centrales et le pétiole sont des tissus structuraux, dont les cellules sont caractérisées par des parois ligneuses, épaisses (Rihani et al., 2001) et contenant essentiellement du carbone (Cabral Almada, 2016).

Malgré une abondance de saprophages épigés relativement élevée, notamment de macro-arthropodes, aucune déjection holorganique n'a été collectée dans les sacs à litière. Ainsi, rien ne permet de mettre en évidence une activité de ces organismes épigés sur le Cambisol du sous-site WOOD. Or macro-arthropodes et lombricidés coexistent largement dans les forêts tempérées (Petersen and Luxton, 1982a) et les lombricidés anéciques peuvent notamment incorporer dans le sol les déjections holorganiques produites par les saprophages (Bouché, 1972; Zimmer et al., 2005). Il est donc probable que les lombricidés anéciques aient également incorporé dans l'humipédon ces déjections.

6.2 Evolution des matières organiques apportées sur les Technosols des sous-sites BARE et EMB

La seconde hypothèse était que l'évolution des teneurs élémentaires des matières organiques apportées sur la friche industrielle d'Homécourt serait d'autant plus rapide que la densité de macro-arthropodes saprophages est importante.

Or les résultats de l'expérience ne permettent pas de valider cette hypothèse, puisque les pertes de masses des matières apportées sur les Technosols des sous-sites BARE et EMB ne diffèrent pas au bout d'un an. En revanche, l'évolution morphologique au cours du temps, des matières organiques apportées sur les deux Technosols, permet de mettre en évidence des différences dans la dynamique de transformation.

La troisième hypothèse de cette première partie du chapitre 4 était que la présence de saprophages épigés et l'absence de lombricidés anéciques sur les Technosols conduiraient à une accumulation de déjections holorganiques en surface. Cette hypothèse n'est que partiellement validée.

Sur le sous-site BARE, malgré la forte densité de mésofaune qui a été mise en évidence sur le Technosol, les matières organiques apportées ne montrent que peu d'évolution sous l'action de la mésofaune. En effet, la squelettisation des feuilles de frêne est faible, ce qui indique une faible consommation du limbe par la mésofaune (Bal, 1982, 1970). En revanche, le blanchiment indique plutôt un lessivage des contenus cellulaires du limbe des feuilles. Les organismes de la mésofaune, ne se nourrissent pas nécessairement directement des tissus foliaires mais peuvent consommer des microorganismes (champignon ou algues) (Caner et al., 2004; Ponge, 1991). Cette multiplicité des types trophiques au sein de la mésofaune et notamment des espèces de collembolles indique donc que la détermination de la classe, au niveau taxonomique, n'est pas suffisant pour représenter leur activité réelle. Une détermination plus précise au niveau de l'espèce aurait été nécessaire pour mieux mettre en évidence le rôle de ces organismes sur l'évolution des matières organiques apportées. En l'état, rien n'indique l'action de la faune saprophage sur la transformation des matières organiques apportées sur le Technosol du sous-site BARE.

A l'inverse, l'évolution morphologique des matières organiques apportées sur le Technosol du sous-site EMB traduit bien l'activité de la communauté de saprophages épigés, mise en évidence dans le chapitre précédent. La squelettisation des feuilles, c'est-à-dire la consommation du limbe, peut en effet être attribuée à certains collembolles, aux larves de diptères et aux enchytréides (Bal, 1982, 1970), ou encore à des macro-arthropodes saprophages juvéniles tels que les isopodes (observation personnelles en laboratoire). De plus, la morphologie caractéristique des déjections de macro-arthropodes collectées indique une activité des isopodes et des diplopodes (David, 2014).

La présence de déjections peut être liée à des mouvements de déplacement des organismes et pas obligatoirement à la consommation sur place des matières organiques apportées. Or, selon Ponge, (1984), le processus de transformation des matières organiques constituant la litière par l'action des saprophages est essentiellement verticale (Ponge, 1984). De plus, la forte similarité chimique observée entre les restes des matières organiques et les déjections semblent soutenir cette hypothèse. Cependant, il est également possible que cette homogénéité chimique entre les déjections et les restes de matières organiques apportées, récoltées dans les sacs à litière soit due à l'action locale des microorganismes. En effet, les résultats ont mis en évidence que sur le Technosol du sous-site EMB, présentant les plus fortes teneurs en Zn, il y avait une augmentation des quantités de Zn dans les sacs à litière. Cette augmentation traduit donc un apport de Zn initialement absent des sacs à litière au début de l'expérience. Ainsi, une contamination par des particules de sol sous-jacent pourrait expliquer une augmentation des quantités, bien que le matériel ait été trié sous la loupe binoculaire avant analyses. Il est également possible que cette augmentation du Zn soit due à un transfert actif, du milieu extérieur, vers les matières organiques contenues dans les sacs à litière. Ces transferts pourraient notamment être dûs à la colonisation des feuilles par les champignons, largement observés dès 4 mois, concomitants à l'augmentation des quantités de Zn. Les champignons sont des organismes pionniers dans la décomposition des litières (Ponge, 1990) et certains champignons, tels que *Verticillium bulbillosum*, (W. Gams, Malla), peuvent accumuler depuis le sol des concentrations en métaux de l'ordre de plusieurs milliers de ppm (Bengtsson et al., 1983). Le Zn ayant une forte affinité de complexation avec les matières organiques (Sarret et al., 1997), l'augmentation de ces quantités pourrait permettre d'expliquer la couleur noire des feuilles, résultant de l'humification des matières organiques (Tajovský et al., 1991). Une augmentation des teneurs en Zn en raison de l'activité biologique pourrait ainsi avoir des conséquences importantes sur la dynamique à plus long terme des matières organiques (Bouziri et al., 2007; Gillet and Ponge, 2006) et particulièrement celles des déjections des saprophages. Ce processus mérite d'ailleurs plus d'attention, en raison des nombreuses études indiquant la consommation des litières modérément concentrées en métaux par les saprophages (Godet et al., 2011; Huot et al., 2018; Udovic et al., 2009). Cela indique que la faune saprophage peut également jouer un rôle dans la dynamique des métaux sur les Technosols de friche industrielle.

Sur les deux Technosols, les nervures et les pétioles sont encore présents à la fin des 12 mois ce qui indique que les tissus ligneux sont peu transformés. Ces observations sont en accord avec l'évolution des matières organiques proposé par Cotrufo et al. (2015), qui mettent en évidence la faible évolution des tissus ligneux des litières avant d'être incorporées dans le sol (Cotrufo et al., 2015). Au bout d'un an sur les Technosols, les feuilles de frêne apportées se résument donc essentiellement à leurs tissus structuraux, ce qui peut permettre d'expliquer la similarité des profils d'évolution élémentaire observés. L'évolution des quantités d'azote et de phosphore observées dans les matières organiques apportées sur les deux Technosols correspond à celle observée par Jacob et al. (2009) pour les feuilles

de *Fraxinus excelsior*, dans une expérience similaire (Jacob et al., 2009). La diminution monotonique de l'azote observée est, selon eux, dû à une à une trop longue exposition *in situ* avant le premier prélèvement. Un prélèvement plus tôt aurait pu permettre de mettre en évidence une immobilisation initiale de l'azote en raison de la colonisation par les microorganismes (Berg and McClaugherty, 2014). La perte très rapide du potassium des matières organiques apportées est en accord avec les observations de Jacob et al. (2009) pour la même espèce de feuille utilisée dans les sacs à litière. Le potassium étant un élément très soluble, il est rapidement lessivé des matières organiques (Dincher et al., 2020; Preece and Dickinson, 1971).

Ainsi une même matière organique, apportée à la surface des humipédon de différents Technosols peut connaître sur un an, des évolutions morphologiques et élémentaires très variables à l'échelle d'une friche industrielle. Il est alors important de préciser ces évolutions à des pas de temps pluriannuels.

Pour cela, il est intéressant d'étudier le processus de développement de la forme d'humus, qui se traduit par l'organisation verticale des matières organiques dans l'humipédon. Les formes d'humus traduisent en effet l'évolution morphologique des matières organiques, non plus apportées mais néoformées, à des échelles de temps plus longues, sous l'action des communautés de saprophages. Sur la friche industrielle d'Homécourt, les apports de litière annuelle résultant de la présence d'une strate arbustive sur les Technosols des sous-site EMB et COAL et d'une strate arborée sur le sous-site WOOD peuvent donc permettre l'étude des formes d'humus qui se sont développées dans le temps. Ainsi dans la partie 2 de ce chapitre, les interactions entre la qualité des litières, la nature physico-chimique des sols et les communautés de saprophages seront précisées.

7 Partie 2 : Etude morphologique multi-échelle des formes d'humus de sols de friche industrielle

7.1 Rappel de la méthode d'étude des formes d'humus utilisée

En complément des sous-sites WOOD et EMB, la morphologie de l'humipédon du Technosol présent sur le sous-site COAL a été étudiée, en raison de la présence d'une strate arbustive donc d'apports annuels de litière sur Technosol. Un profil pédologique a d'abord été décrit sur chaque sous-site, puis dans un deuxième temps, une étude par microstratification de la surface de l'humipédon a été réalisée sur 11 lames minces (4 pour WOOD, 3 pour COAL et 4 pour EMB) afin de caractériser les différentes formes d'humus.

7.2 Description macromorphologique des profils pédologiques

Les 3 profils pédologiques des trois sous-sites WOOD, COAL et EMB sont présentés sur la Figure 63. A l'échelle de la friche industrielle, l'organisation verticale des profils pédologiques est fortement hétérogène.

L'humipédon du Cambisol du sous-site WOOD est constitué d'une strate OLn de litière de moins d'un centimètre d'épaisseur et composée essentiellement de feuilles de *Fraxinus excelsior* et d'*Acer campestre*. Le reste de l'humipédon est constitué d'un horizon A de 20 centimètres d'épaisseur. Sous l'humipédon se trouve un horizon B de 10 centimètres d'épaisseur, au-dessus d'une roche mère composée de marnes calcaires.

L'humipédon du Technosol du sous-site COAL est constitué d'une strate OLn et OLv de litière de 0,5 centimètre d'épaisseur, composée essentiellement de feuilles appartenant aux espèces *Robinia pseudoacacia* et *Salix caprea*. En dessous se trouve une strate OF de 2 à 5 centimètres d'épaisseur constituée de feuilles fragmentées de *R. pseudoacacia* ainsi que de gaines foliaires de Poacées et de quelques fragments ligneux d'origine non déterminée. Sous cette strate OF se trouve un horizon OH composé à la fois de déjections d'invertébrés saprophages et de fines particules noires. Enfin, sous-jacent l'horizon OH se trouve un horizon Spolic (Carbonic), de plus de 50 centimètres de profondeur, composé de remblais charbonneux, dont la granulométrie des constituants varie entre moins d'un millimètre et plusieurs dizaines de centimètres.

L'humipédon du Technosol du sous-site EMB est constitué d'une strate OLn et OLv d'un centimètre d'épaisseur, composée essentiellement de feuilles appartenant aux espèces *Populus tremula*, *Betula pendula* et *Salix caprea*. En dessous se trouve une strate OF d'un centimètre d'épaisseur, composée de fragments de feuilles des mêmes espèces qu'en OL, ainsi que de fragments ligneux et de morceaux d'écorces. En dessous, figure un horizon OH de 3 à 5 centimètres d'épaisseur, composé de

déjections humifiées, noires, d'invertébrés édaphiques. L'horizon sous-jacent est hétérogène à l'échelle du profil de sol (Figure 63). Sur la gauche du profil se trouve un horizon AB organo-minéral brun (code Munsell 7.5YR 4/4) tandis que sur la droite du profil, se trouve à la même profondeur un horizon technogénique noir (code Munsell 10YR 2/1), contenant 50 à 70% d'éléments grossiers, centimétriques. Cet horizon repose sur une dalle en béton de 10 centimètres d'épaisseur sous laquelle se trouve des remblais technogéniques, tels que des briques, graviers ou encore des matières organiques anthropiques tels que du coke et des sous-produits de cokerie, le tout sur plus d'un mètre de profondeur.

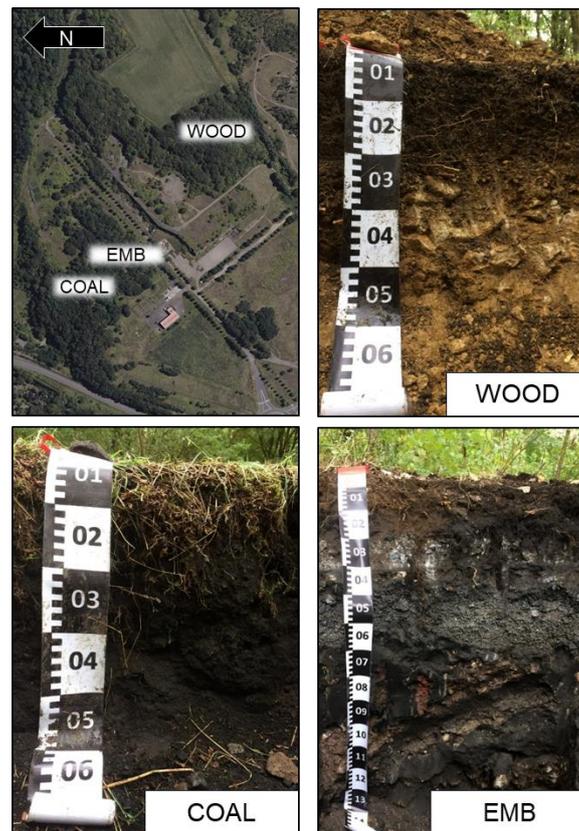


Figure 63 Vue aérienne de la localisation des trois sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt et photographies des trois profils de sol observés à chaque sous-site.

7.3 Microstructures des humipedons

Les résultats des microstructures qui sont présentés dans cette partie 2 ne concerneront que ceux obtenus à partir de la microstratification sur lame mince. En effet, la nature particulière, fine et très peu dense des artefacts qui composent les Technosols des sous-site COAL et EMB entraînait, dans le cas de la méthode d'étude des petits volumes, un dépôt par sédimentation sur le reste du matériel, rendant délicat la quantification des différentes catégories.

Afin de caractériser précisément l'organisation des constituants des humipedons, les profondeur, continuité et transition de chaque strate et les caractéristiques micromorphologiques principales ont été décrites. Il s'agit notamment de caractériser la microstructure générale, la porosité, la nature des matières organiques et minérales, la présence et l'origine des déjections de saprophages ainsi que la présence et la nature des artefacts technogéniques. Des images numérisées des lames minces ainsi que des exemples des principales microstructures en fonction de la profondeur pour chaque sous-site, sont présentés sur les Figure 64 à Figure 78.

Caractéristiques générales des microstructures de l'humipédon du sous-site WOOD : sur les 6,5 premiers cm, les lames minces présentent une microstructure continue, granuleuse, essentiellement composée d'agrégats, sous-arrondis, modérément séparés et partiellement complémentaires (Figure 64A, D). Les canaux représentent les vides principaux, alors que des vides composés au sein des macro-agrégats ainsi que quelques chambres sont également présents sur les lames minces (Figure 64B, C). Les matières organiques sont surtout présentes sous forme de matière organique fine (MOF) dans la micromasse inorganique (Figure 64C).

Des racines sont visibles à toutes les profondeurs sur les lames minces et au sein des agrégats se trouvent quelques restes de tissus végétaux contenant des substances de type phlobaphène et conférant une teinte orangée (Figure 64E).

Les déjections de lombricidés sont fréquentes dans les premiers centimètres en surface ; elles ont une composition similaire à celle de la matrice environnante, et sont donc composées de MOF dans la micromasse inorganique et également de charbons fins (Figure 64E) ; elles peuvent également être soudées entre elles. Dans les macroagrégats se trouvent également de nombreuses déjections provenant de la mésofaune édaphique, saprophage ou géophage, composées de MOF et pouvant parfois contenir des charbons fins (Figure 64F).

Les quartz compris entre 20 et 200 μm sont fréquents sur les lames ; ceux inférieurs à 20 μm ne sont pas observables à cette échelle et sont considérés comme liés à la matière organique fine, donc appartenant à la catégorie MOF. Les charbons fins sont contenus dans les agrégats de MOF et représentent environ 10% de la matrice environnante (Figure 64F).

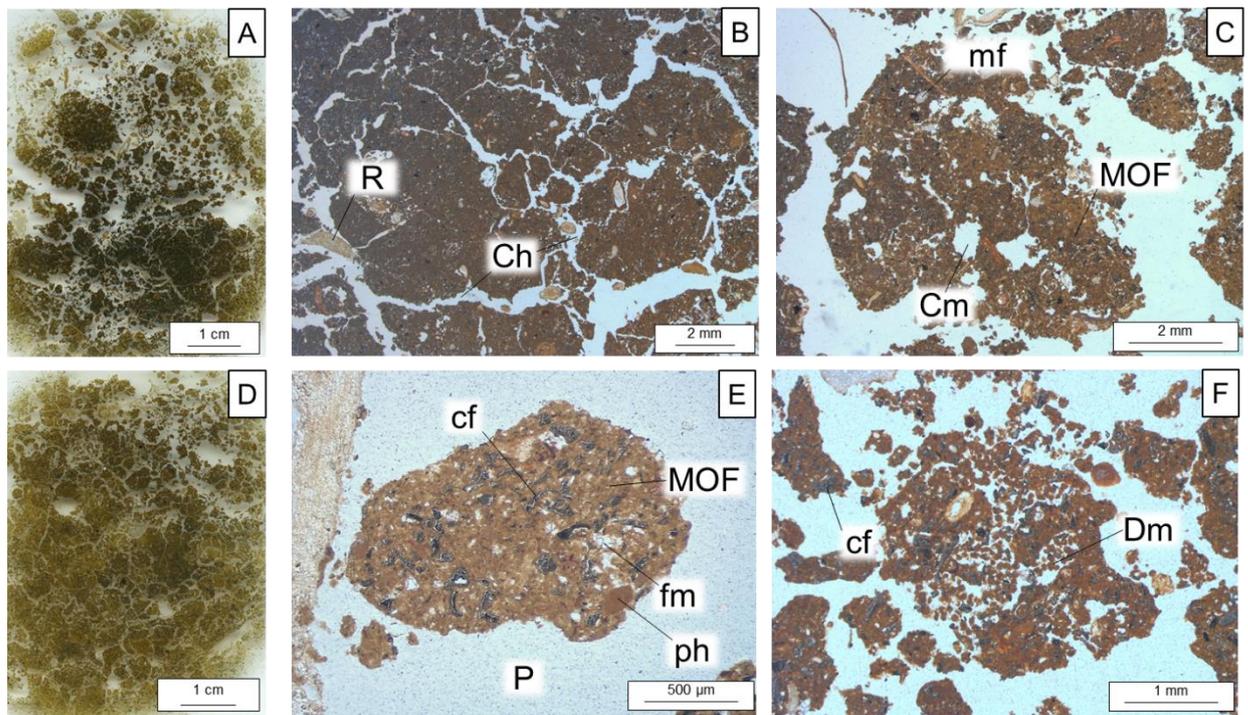


Figure 64 Principales microstructures de l'humipédon du sous-site WOOD. (a) et (d) : scan des lames WOOD-2 et WOOD-4. (b) Microstructures générales de la lame WOOD-2. (c) Désagrégation partielle d'une déjection de lombricidés. (e) déjections de lombricidés en surface du sol sur la lame WOOD-4. (f) Déjections de la mésofaune dans un macroagrégat sur la lame WOOD-4. cf : charbons fin, Ch : canaux, Cm : chambre, Dm : déjection de la mésofaune, fm : minéral fin, MOF : matière organique fine, P : pore, ph : substance de type phlobaphène, R : Racine.

Caractéristiques générales des microstructures de l'humipédon du sous-site COAL : entre 0 et 1 cm, la microstructure est laminée et discontinue et présente une transition nette avec la strate sous-jacente (Figure 65A, B). Il y a présence de fragments de feuilles et de tissus ligneux dont la structure cellulaire semble intacte (Figure 65B). Quelques déjections provenant de la mésofaune saprophage sont également observables entre les fragments de feuilles, ainsi que de rares déjections de macroarthropodes saprophages. Quelques particules de charbons fins sont également visibles (Figure 66).

Entre 1 et 2,5 cm de profondeur, la microstructure est grumeleuse, discontinue et présente une transition progressive vers la strate sous-jacente (Figure 66). Des vides sont observés entre des déjections d'arthropodes et des particules de charbon (Figure 65C). A cette profondeur, il reste quelques fragments de feuilles ainsi que des fragments de bois, dont les tissus sont remplis de o-plasma et dont la structure cellulaire est moins reconnaissable que dans la strate supérieure (Figure 67). Il y a également présence de graines intactes (Figure 68), pouvant provenir de *Robinia pseudoacacia*. Les déjections de la mésofaune saprophage représentent la plus grande partie des constituants de la surface de cette strate, mais s'y trouvent également des déjections de macroarthropodes, coalescentes et constituées de tissus végétaux humifiés et de quelques charbons fins (Figure 65C). Cette strate contient très peu de minéraux,

seuls quelques quartz de 200 à 2000 μm sont visibles (Figure 69). En revanche, les particules de charbons fins sont fréquentes entre les déjections de la mésofaune édaphique (Figure 69).

Entre 2,5 et 6,5 cm, la microstructure est continue et complexe, à la fois granulaire et simple grain, avec des vides simples (Figure 70). Il y a présence de racines, dont la structure des tissus indique une hétérogénéité dans le niveau de décomposition (Figure 65E, F). Il reste à cette profondeur quelques déjections coalescentes d'arthropodes composées d'un mix de tissus végétaux humifiés et de charbons fins (Figure 71). Cette fois, les quartz de 200 à 2000 μm sont fréquents ainsi que d'autres minéraux également supérieurs à 200 μm . La matrice environnante est composée en majorité de constituants d'origine anthropique (Figure 70). En effet, les particules de charbons, fines ou grossières, constituent plus de 50% de la surface solide de la lame mince.

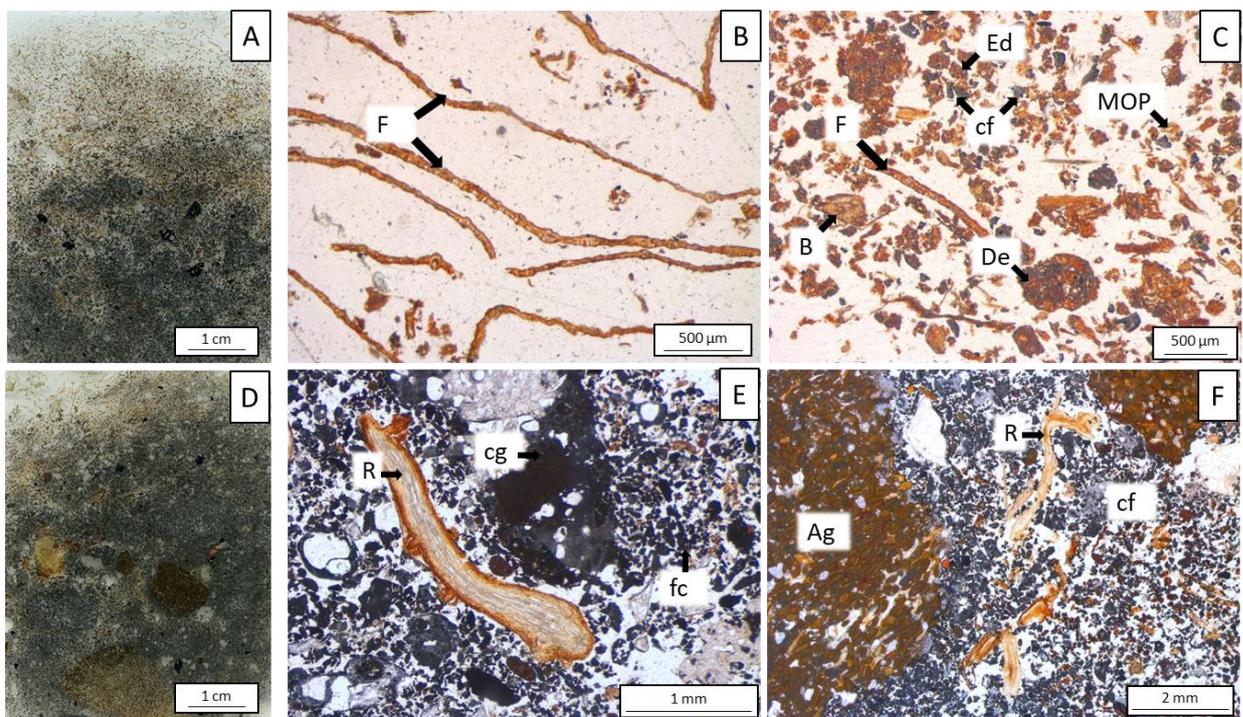


Figure 65 Principales microstructures de l'humipédon du sous-site COAL. (a) et (d) : scan des lames COAL-2 et COAL-3. (b) Microstructure laminée composée de fragments de feuilles (F). (c) Microstructure grumeleuse composée de déjections d'enchytréides (Ed) et de déjections de macrosaprophages (De) ainsi que de matières organiques néoformées : fragment ligneux (B), fragment de feuille (F), matière organique particulière (MOP), charbons fins (cf). (e) Racine (R) dans la matrice environnante composée de charbons fins (fc) et grossiers (cg). Racines vivantes ou en cours de décomposition dans la groundmasse (Ag : artefact technogénique).

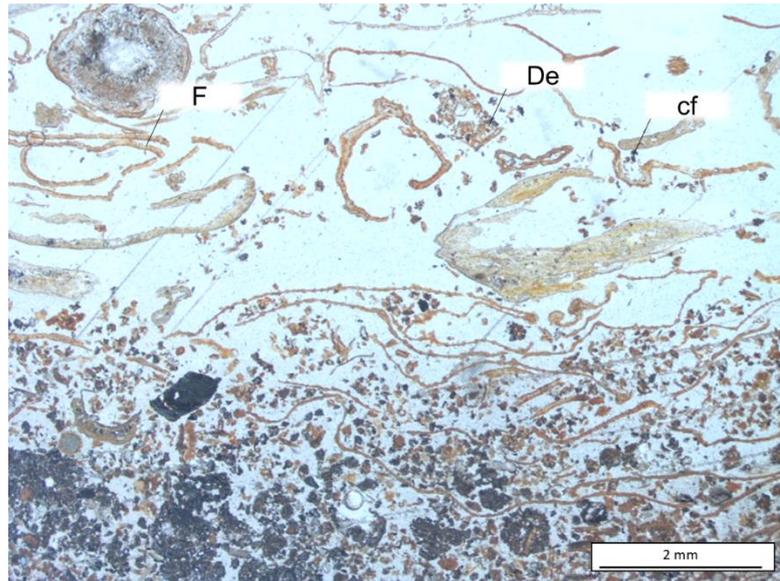


Figure 66 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site COAL. cf : charbon fin, De : déjection de macro-arthropodes saprophages, F : fragment de feuille.

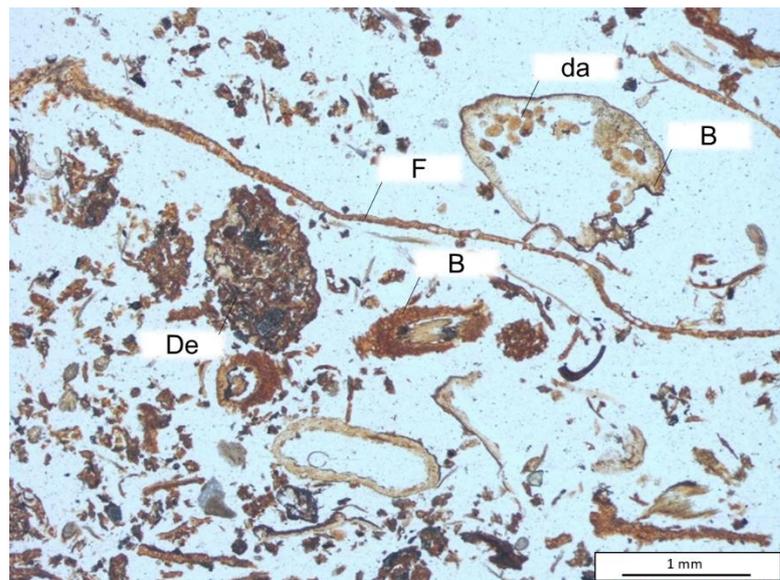


Figure 67 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site COAL. B : fragment de bois, da : déjection d'acarien, De : déjection de macro-arthropodes saprophages (ici d'un diplopode), F : fragment de feuille.

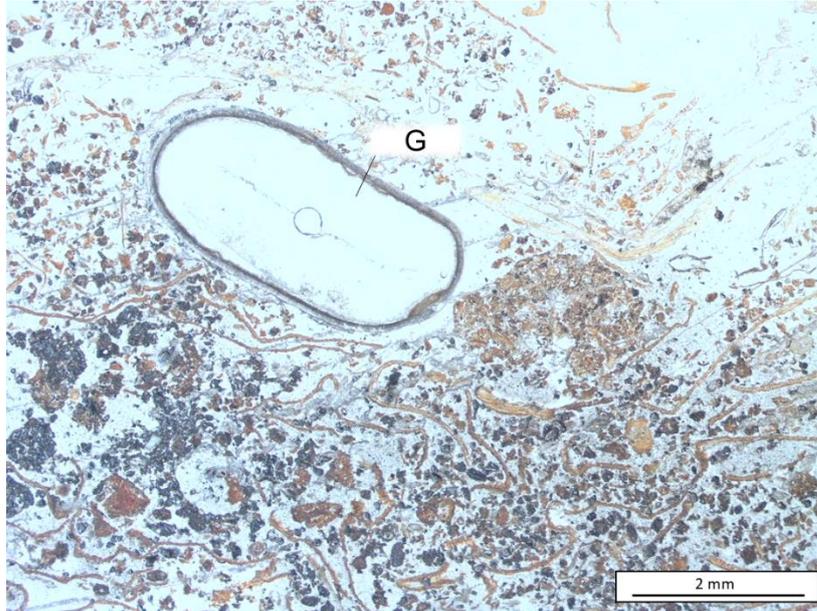


Figure 68 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site COAL. G : graine.

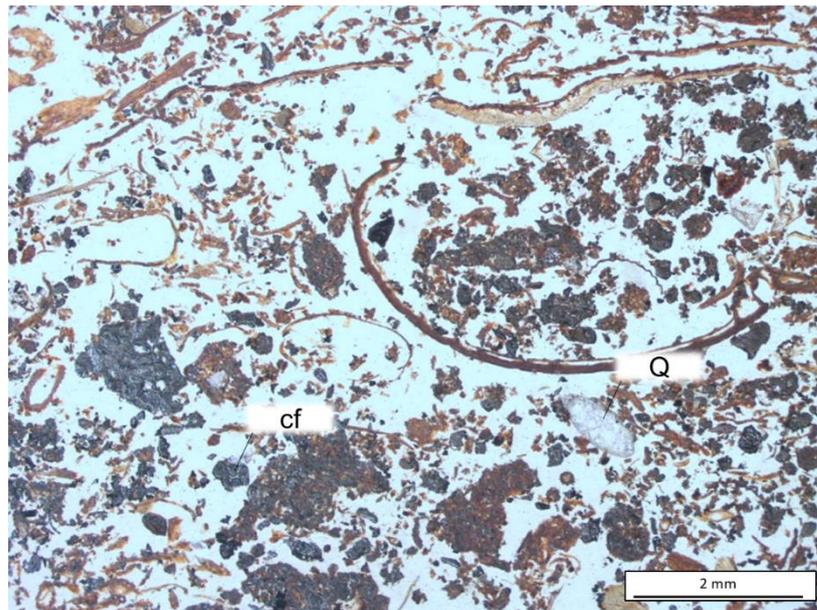


Figure 69 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site COAL. Cf : charbon fin, Q : quartz.

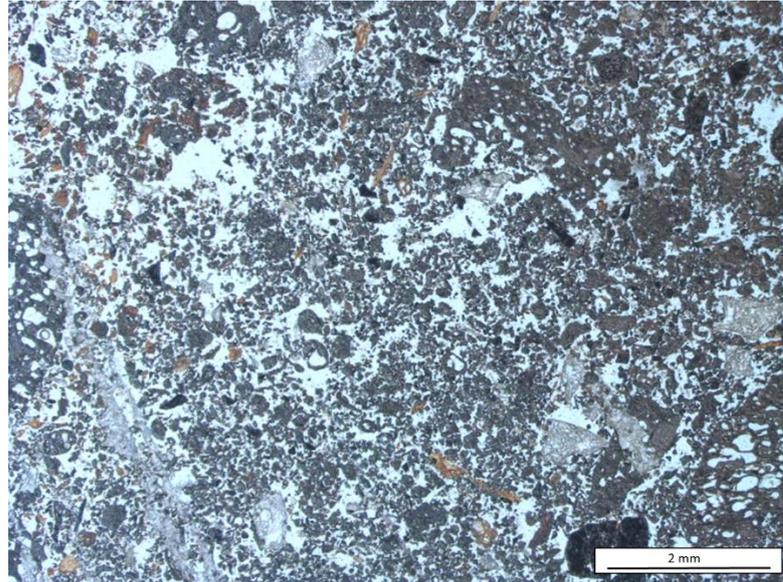


Figure 70 Matrice environnante de l'humipedon du sous-site COAL, essentiellement constituée de remblais de cokerie.

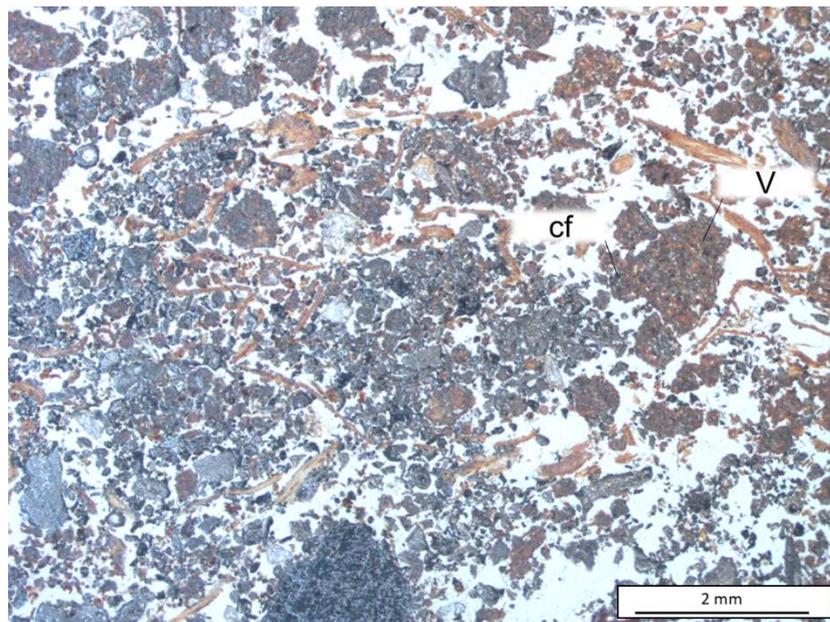


Figure 71 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site COAL. cf : charbon fin, V : tissus végétaux humifiés

Par rapport aux deux autres sous-sites étudiés précédemment, une plus forte hétérogénéité inter-profil a été observée au sein du sous-site EMB. Ainsi, afin d'illustrer l'hétérogénéité des humipedons qui se développent sur le Technosol EMB, deux exemples des microstructures de lames minces, représentatives des situations rencontrées, sont présentées.

Caractéristiques générales des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB-2 : entre 0 et 2 cm de profondeur, la microstructure est continue, grumeleuse et constituée de déjections d'arthropodes formant des vides composés (Figure 72A, B). Elle présente une transition progressive vers la strate sous-jacente. Les tissus végétaux, fragments de feuilles et morceaux de bois, présentent des traces de décomposition qui se traduisent par la présence de pigments dans les parois cellulaires ainsi que par la présence de o-plasma dans les tissus (Figure 73). Certains cependant, présentent une structure tissulaire bien préservée (Figure 72C). Des hyphes mycéliens sont observables entre et à l'intérieur des tissus végétaux et des déjections (Figure 72B). Les déjections de macro-arthropodes saprophages et de la mésofaune saprophage représentent la plus grande partie de la surface solide de la lame à cette profondeur. Elles sont constituées de tissus végétaux présentant des degrés de décomposition hétérogènes (Figure 73). Quelques déjections dont la taille est supérieure à 200 µm sont coalescentes.

Entre 2 et 6 cm, la microstructure est discontinue et complexe, soit massive, soit grumeleuse avec des vides composés. Des racines sont présentes à différents niveaux de décomposition comme le traduit la présence de pigments noirs dans certaines (Figure 72A, C). Ces pigments se retrouvent également dans les tissus des fragments de bois et indique une évolution de la matière organique. Seulement quelques restes de fragments de feuilles sont présents sur la lame mince et leur structure tissulaire est évoluée et contient des hyphes mycéliens (Figure 74). A cette profondeur, les déjections représentent environ 25 à 50% de la surface solide de la lame. La proportion semble diminuer avec la profondeur. Les déjections de macro-arthropodes saprophages et de la mésofaune saprophage sont composées de tissus végétaux présentant une hétérogénéité dans l'avancement de la décomposition (Figure 74). La désagrégation des déjections de macro-arthropodes est fréquente et à l'inverse, elles sont peu soudées. Plus de 50% de la surface solide à cette profondeur est constituée d'artefacts technogéniques grossiers, composés de granulats d'environ 200 µm à l'intérieur d'une matrice inorganique et dont la distribution est proche et porphyrique (Figure 15A, Figure 75). Ces blocs pourraient provenir de la déconstruction de bâtiments ou de ciment.

Caractéristiques générales des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB-4 : Entre 0 et 1 cm de profondeur, l'humipédon présente une microstructure laminée, discontinue et dont la transition avec la strate sous-jacente est nette (Figure 76). Les principaux constituants sont des morceaux de feuilles partiellement fragmentés et des fragments de bois dans la structure tissulaire est bien préservée (Figure 76). Quelques déjections de la mésofaune saprophage sont présentes entre les fragments de feuilles et des déjections d'acariens saprophages sont visibles dans fragments de bois. Il n'y a que de rares déjections de macro-arthropodes saprophages, composées elles-mêmes d'un assemblage de tissus végétaux. Les particules de charbons fins représentent moins de 1% de la surface solide de la strate.

Entre 1 et 6 cm de profondeur, la microstructure de l'humipédon est grumeleuse, discontinue, avec des vides composés entre des déjections d'arthropodes saprophages et des particules de charbons

(Figure 72E). Quelques fragments ligneux humifiés, comme le traduit la présence de composés de type phlobaphène, sont présents (Figure 77). De nombreuses matières organiques informes sont visibles avec (matière organique fine) ou sans (matière organique particulaire) présence de o-plasma et indique ainsi une hétérogénéité du stade de décomposition. Quelques hyphes mycéliens peuvent être observés dans la porosité. Les déjections d'enchytréides sont très fréquentes, principalement holorganiques et localisées dans la matrice environnante composée de fragments de charbons fins (Figure 72E). La structure des cellules végétales dans les déjections n'est pas préservée. La pigmentation brune indique que la matière organique est humifiée. Les déjections de macro-arthropodes saprophages sont rares et contiennent de la matière organique humifiée, des particules de charbons fins et peu de minéraux fins (Figure 78). La désagrégation des déjections individualise les constituants principaux de la matrice environnante qui sont les matières organiques (MOF et MOP) et les charbons fins. Les quartz dont la taille est comprise entre 200 et 2000 μm constituent environ 5% de la surface solide de la strate et seulement quelques minéraux grossiers sont observables (Figure 72F). En ce qui concerne les artefacts technogéniques, les particules de charbons fins constituent la plus grande partie des constituants solides et des blocs grossiers de charbons de plus de 2 mm sont également visibles (Figure 72F). La fraction technogénique grossière est essentiellement composée d'artefacts constitués de granulats environ 200 μm à l'intérieur d'une matrice inorganique et dont la distribution est proche et porphyrique, semblables à ceux rencontrés sur la lame précédente.

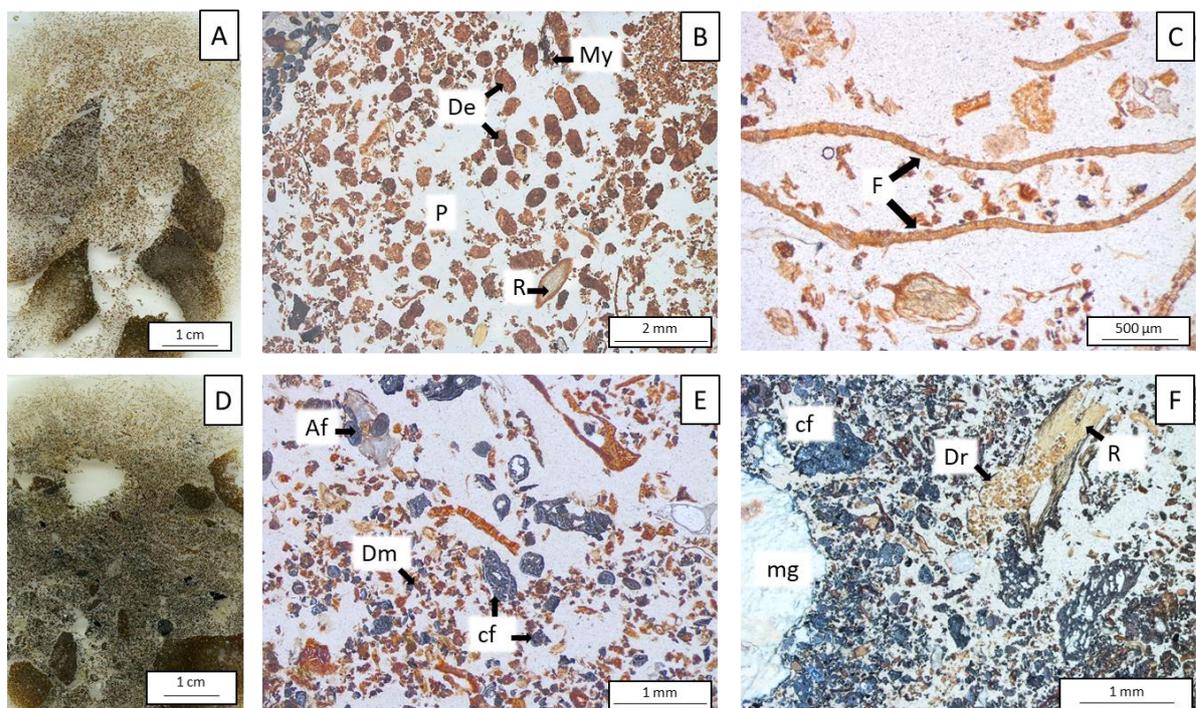


Figure 72 Principales microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. (a) et (d) : scan des lames EMB-2 et EMB-4. (b) Microstructure grumuleuse composée de déjections de macro-arthropodes saprophages (De), de mycélium (My) et de racine (R) dans la porosité (P).

(c) Microstructure laminée formée par les feuilles (F) en surface de la lame EMB-4. (e) Microstructure aléatoire à granuleuse composée de déjections de mésofaune saprophage (Dm) ainsi que de différents artefacts technogéniques (Af) et charbons fins (cf). (f) Accumulation de déjections (Dr) dans une racine (R) au sein de la matrice environnante composée de charbons fins (cf) (mg : minéral grossier).

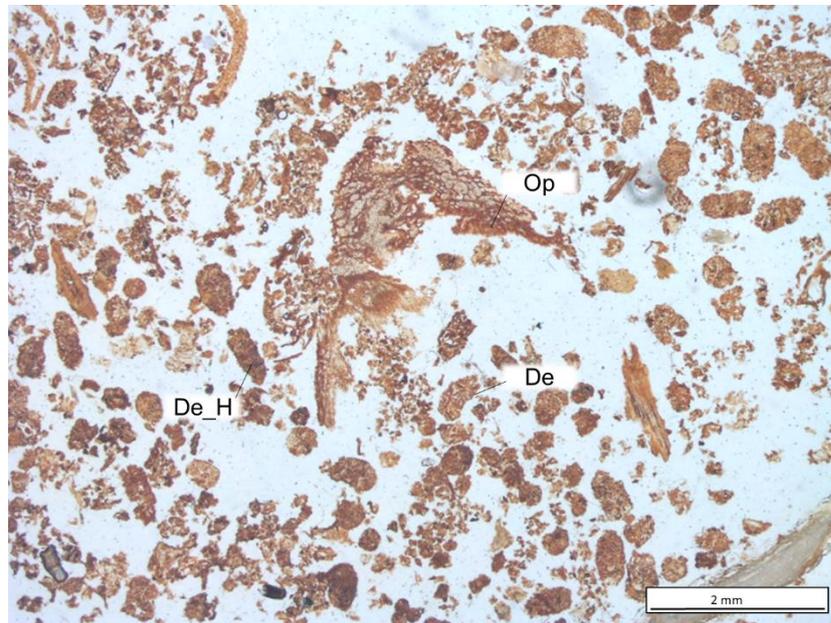


Figure 73 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. De : déjection de macro-arthropodes saprophages dont les fragments de tissus végétaux sont discernables, De_H : déjection de macrosaprophage humifiée, dont l'origine des tissus végétaux n'est pas reconnaissable, Op : o-plasma dans les tissus d'un fragment de feuille partiellement squelettisé.

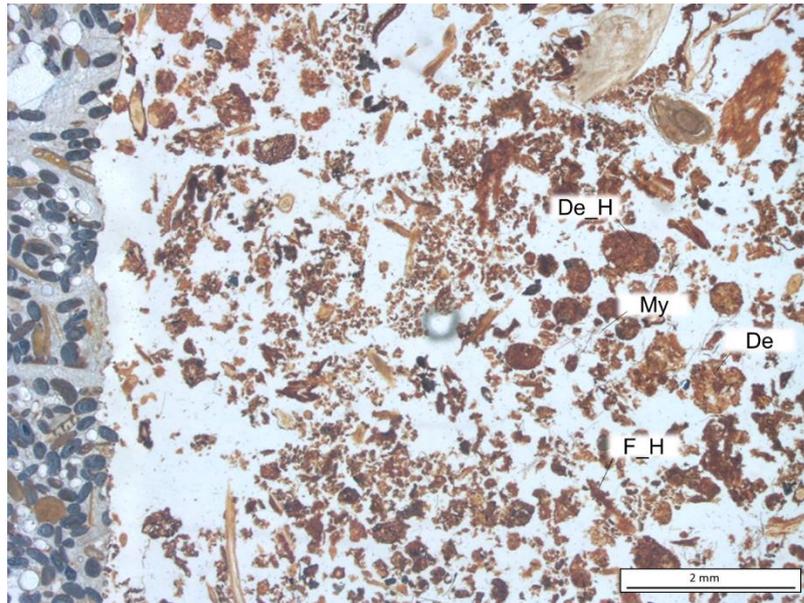


Figure 74 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. De : déjection de macro-arthropodes saprophages dont les fragments de tissus végétaux sont discernables, De_H : déjection de macrosaprophage humifiée, dont l'origine des tissus végétaux n'est pas reconnaissable, My : mycélium, F_H : fragment de feuille humifié.

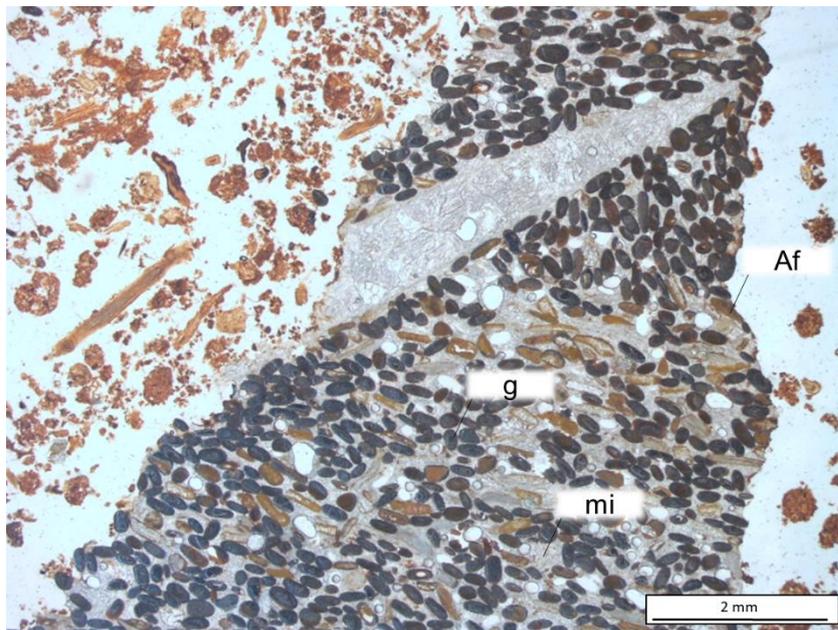


Figure 75 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. Af : artefact technogénique grossier, constitué de granulat (g) au sein d'une matrice inorganrique (mi).

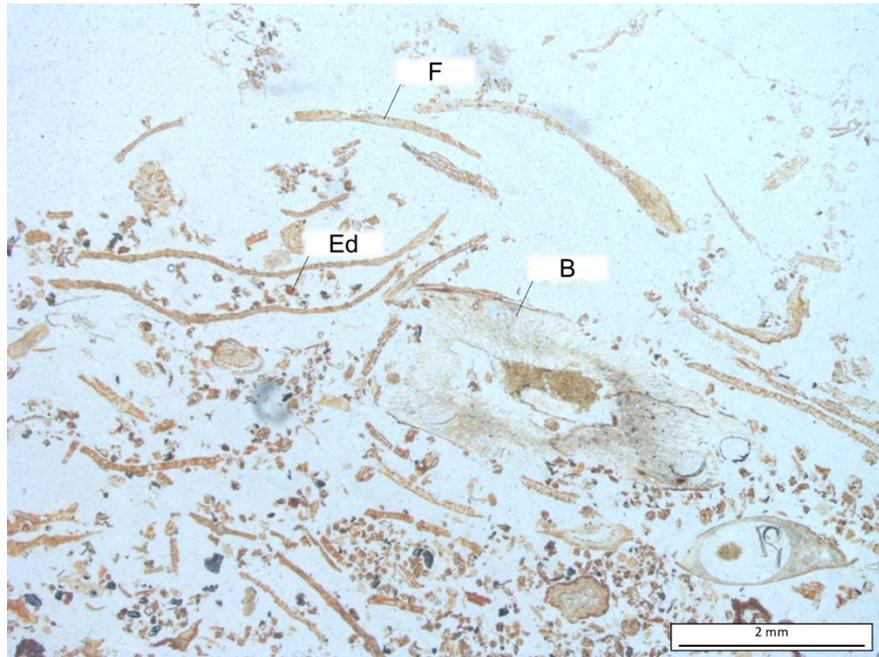


Figure 76 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. Microstructure laminée, constituée par des fragments de feuille (F) et de bois (B), ainsi que par de nombreuses déjections de mésofaune saprophage, notamment d'enchytréides (Ed).

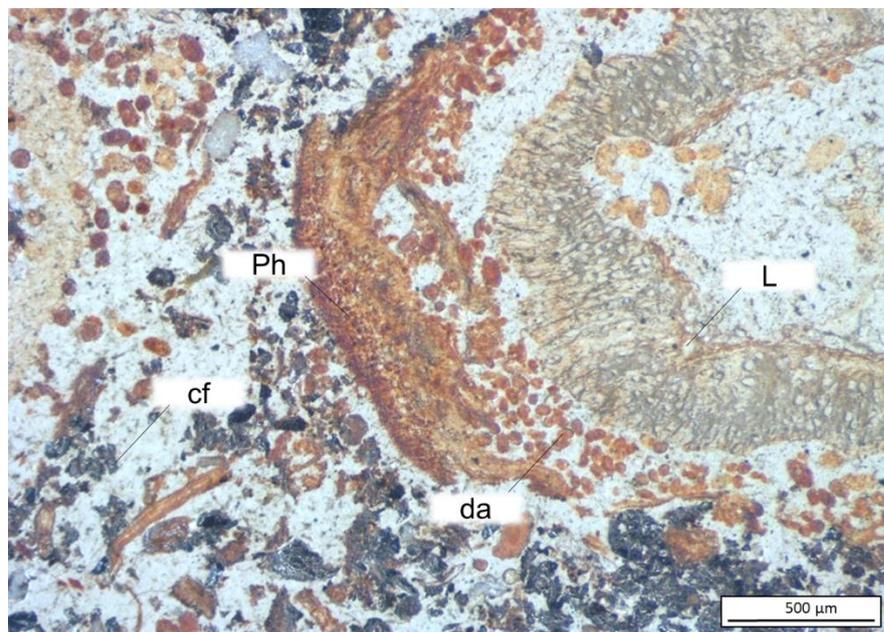


Figure 77 Exemple des microstructures de l'humipedon du sous-site EMB. Substance de de type phlobaphène (Ph) issue de l'évolution d'un tissu ligneux (L), partiellement consommé et transformée en déjection (da) par la mésofaune saprophage, notamment par des acariens oribates. cf : charbon fin.

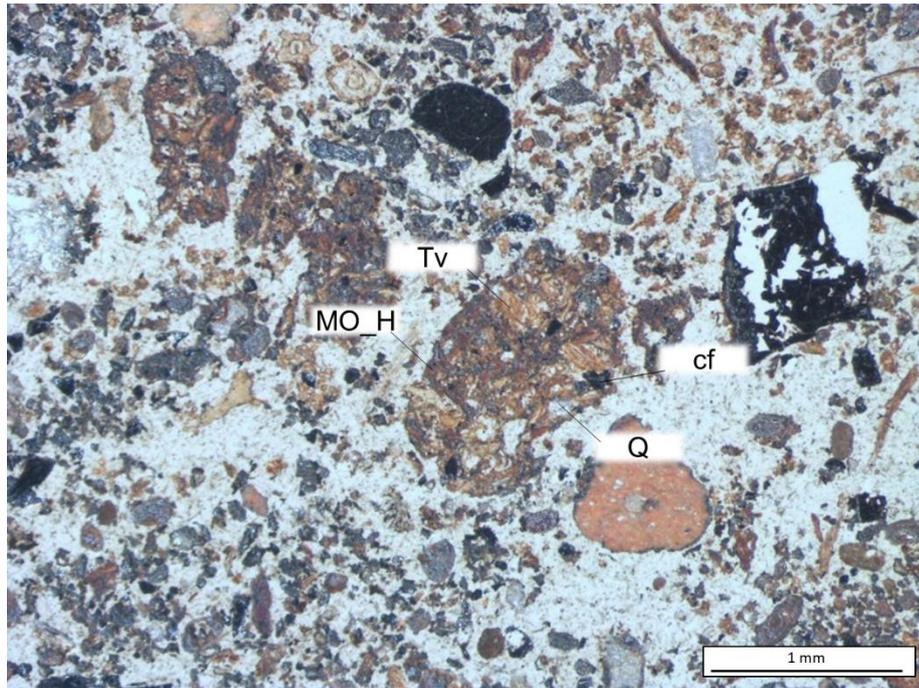


Figure 78 Exemple des microstructures de l'humipédon du sous-site EMB. Ici une déjection de macrosaprofage ayant consommé des minéraux, notamment des quartz (Q), et des particules de charbon (cf) et essentiellement composée de matière organiques humifiées (MO_H) et de tissus végétaux (Tv).

7.4 Microstratification de la surface des humipedons

Afin d'être en mesure d'attribuer un diagnostic à chacune des strates décrites ci-dessus et dans le but de préciser les formes d'humus qui forment l'humipédon, la caractérisation et la quantification des différentes catégories de microstructures ont été réalisées.

Ainsi, en utilisant la méthode de comptages par microstratification, un total de 13.841 identifications a été fait sur les 11 lames minces selon les 17 catégories choisies (cf. Matériels et Méthodes, 2.1.2). Des histogrammes ont été réalisés en fonction de la proportion de chaque catégorie (Figure 79 à Figure 81). La Figure 79 présente la proportion de chacune des 17 catégories dans les 11 lames minces.

Pour le deuxième histogramme (Figure 80), les catégories ont été groupées dans l'une des quatre catégories suivantes: composant minéral, composant anthropique, matière organique fine (MOF) ou autres matières organiques. Les quatre catégories combinées représentent 100% de la surface solide d'une lame mince donnée. La MOF a été séparée des autres matières organiques, car elle décrit généralement la matière organique agrégée avec la micromasse inorganique, autrement dit le complexe argilo-humique. A l'échelle d'observation utilisée, les minéraux inférieurs à 20 μm sont difficilement reconnaissables, donc la mise en commun de la MOF et des autres matières organiques aurait conduit à un déséquilibre entre les composants organiques et minéraux. Bien que les composants anthropiques puissent être soit organiques (charbon et sous-produits), soit minéraux (résidus de blocs de construction, ciments), l'ajout de la catégorie « composants anthropiques » peut être utile pour mettre en évidence les relations entre les composants anthropiques et la matière organique néoformée, c'est-à-dire issues de la mort des végétaux ou des animaux de l'humipédon.

Le troisième histogramme (Figure 81) représente la proportion de chaque catégorie de matière organique néoformée par rapport à la proportion de matière organique totale.

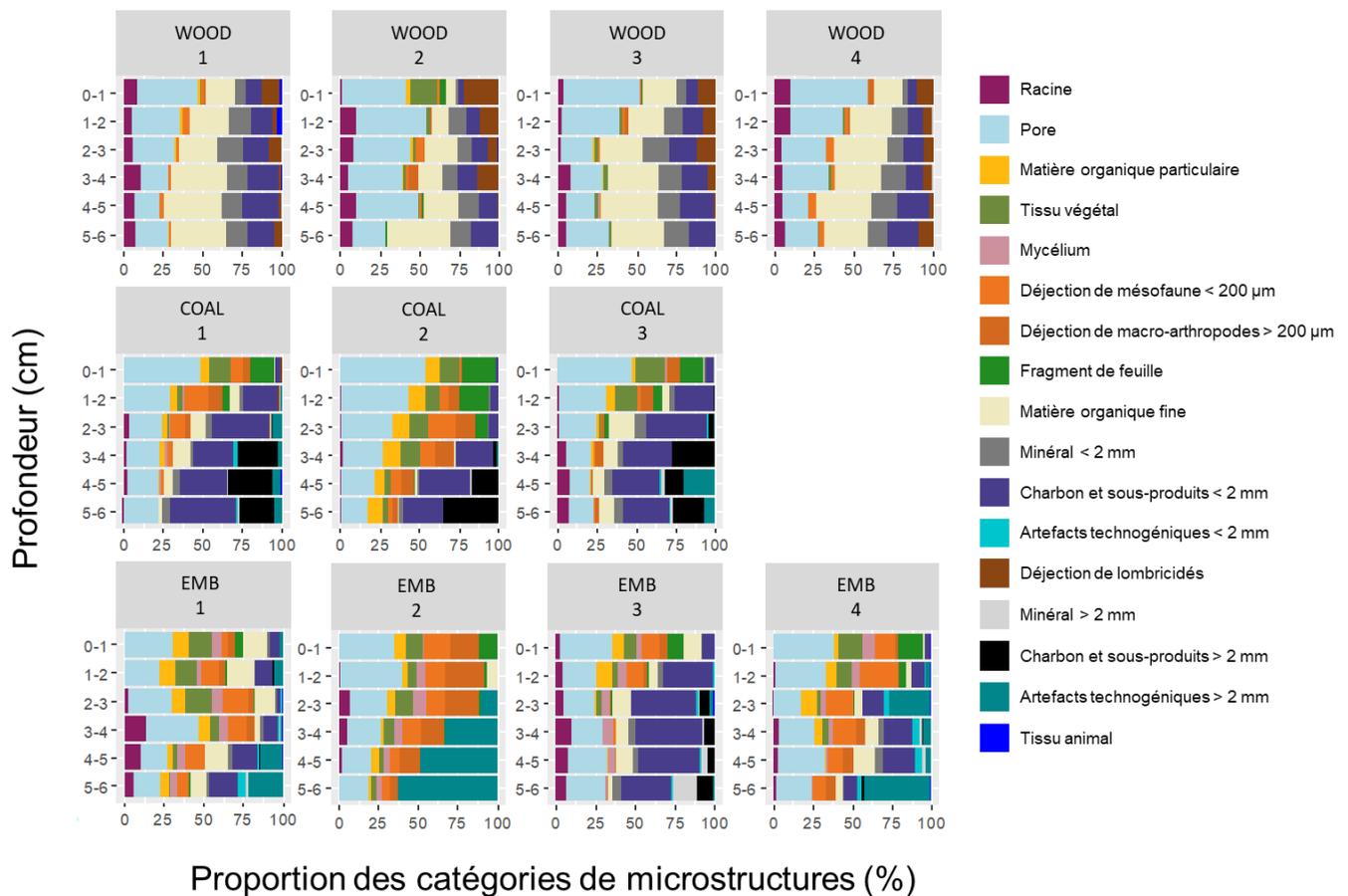


Figure 79 Proportions relatives de chaque catégorie de microstructures composant les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipedons des sous sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d’Homécourt.

7.4.1 Microstratification de l’humipedon du Cambisol du sous-site WOOD

Alors qu’une vue d’ensemble a été présentée précédemment, il s’agit désormais de décrire sous site par sous site la composition des humipedons.

Les 4 lames minces du sous-site WOOD sont étudiées selon un total de 24 strates de 1 cm (Figure 79). Les principaux constituants de la fraction solide du sous-site WOOD sont la MOF, les minéraux fins, les charbons fins et les déjections de lombricidés. Ils constituent 50 à 75% du volume global. Ces constituants sont agrégés et forme une microstructure grumeleuse (Figure 64).

La catégorie de microstructure la plus abondante dans l’humipedon du sous-site WOOD est la MOF. Cette dernière représente plus de 30% du volume solide dans 21 des 24 strates (Figure 79) et plus de 55% de la matière organique non anthropique dans 19 des 24 strates (Figure 81) des 4 lames minces et atteint 83% sur la lame mince WOOD-3. Les déjections de lombricidés varient de 0 à 11,8% du volume global de la surface de l’humipedon et la coalescence des déjections est visible sur les lames.

Les déjections sont principalement composées de MOF et de minéraux fins, ainsi que de fines particules de charbon incrustées dans la micromasse inorganique (Figure 64E).

Les minéraux grossiers n'excèdent pas 0,9% du volume global, tandis que les minéraux fins peuvent atteindre 16,7%. Des racines sont présentes dans chaque strate des 4 lames minces étudiées. Des microstructures résultantes de l'activité de la mésofaune sont visibles, comme la présence de déjections inférieures à 200 µm et localisées dans les macro-agrégats. Seuls quelques tissus animaux, notamment des exosquelettes d'escargots, sont visibles sur les lames minces, et représentent au maximum 1,0% du volume global de la strate entre 2 à 3 cm de la lame mince WOOD-2. Les minéraux fins sont principalement composés de quartz fins. Aucun charbon grossier n'est trouvé dans les 4 lames minces de ce sous-site. Pourtant, des particules fines de charbon sont présentes dans chacune des 24 strates des humipedons. Leur proportion atteint 22,8% de la strate comprise entre 5 et 6 cm de profondeur, sur la lame mince WOOD-1 et est supérieure à 10,0% dans 19 des 24 strates des humipedons.

7.4.2 Microstratification des humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB

Entre 0 et 1 cm, les fragments de feuilles représentent 14,1 à 21,1% du volume global de l'humipédon échantillonné sur sous-site COAL et 10,3 à 16,3% pour celui du sous-site EMB. Au sein de la première strate de ces humipedons, les fragments de feuilles ne présentent que peu de traces de décomposition, sans pigments noirs et avec une structure tissulaire bien conservée, et dont l'ensemble forme une structure laminée (Figure 65B, C). Les autres tissus végétaux à cette profondeur sont majoritairement ligneux, constitués de fragments de bois ou d'écorces, et représentent 12,2 à 18,9% du volume global de la première strate des humipedons du sous-site COAL et 7,5 à 14,9% des humipedons du sous-site EMB. Ces observations permettent de confirmer le diagnostic des strates OLn et OLV, proposé dans la description macromorphologique des profils de sol.

Sous cette première strate, une microstructure grumeleuse a été observée avec des vides composés, présents entre les déjections de la mésofaune et les particules de charbons fins. Les déjections de la mésofaune peuvent représenter jusqu'à 17% et 24% du volume de l'humipédon à des profondeurs comprises entre 1 cm et 3 cm tandis qu'à cette même profondeur, les déjections des macro-arthropodes épi-saprophages représentent respectivement 24% et 8% du volume global des sous-sites COAL et EMB. Les particules de charbons fins représentent jusqu'à 42% du volume global des fractions sur les deux sous-sites. A cette profondeur, les matières organiques présentent de nombreuses morphologies différentes dans l'humipédon des Technosols. Elles peuvent être anthropiques, comme le traduit la présence de nombreuses particules de charbons fins. Elles sont également néoformées, comme l'indique la présence de déjections de la mésofaune et de macro-arthropodes épi-saprophages, ainsi que des tissus végétaux fragmentés. Pourtant, peu ou pas d'agrégation entre ces différentes catégories de matières organiques n'est observée (Figure 72E, F). L'agrégation de ces matières organiques anthropiques et

néoformées n'est observable que dans les déjections de macro-arthropodes épi-saprophages, tels que celles des diplopedes.

Entre les humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB, la proportion de mycélium différaient fortement. En effet, la présence de mycélium a été observée dans les 24 strates du sous-site EMB, alors qu'elle n'est mise en évidence que dans 5 des 24 strates du sous-site COAL. Quantitativement, le mycélium représente jusqu'à 8,1% du volume global de la strate de 2 à 3 cm de la lame mince EMB-2, mais ne dépasse pas 1,5% du volume de l'humipedon du sous-site COAL, toutes lames minces considérées.

La forte proportion de déjections de mésofaune et de macro-arthropodes épi-saprophages en surface de l'humipedon, ainsi que le mycélium de champignons et la diminution rapide de la proportion de fragments de feuilles sont tous des critères morphologiques des horizons OF et OH. La mise en évidence de la nature zoologique et de la genèse des horizons OF et OH, via les déjections des épi-saprophages, permet donc de spécifier la présence des horizons « zOF » et « zOH ».

La porosité inter-agrégat tend à diminuer avec la profondeur sur les lames minces, 2,7 fois en moyenne entre la première et la strate la plus profonde du sous-site COAL et 1,7 fois en moyenne dans l'humipedon du sous-site EMB (Figure 79). A l'inverse, la proportion de composants anthropiques augmente avec la profondeur et atteint 75% du volume solide entre 5 et 6 cm (Figure 80). La plupart des composants anthropiques à cette profondeur sont des fragments de charbon fins ou grossiers.

Une situation particulière peut être observée sur la mince EMB-2, dans laquelle les seuls composants anthropiques sont des remblais grossiers et centimétriques, probablement des résidus de blocs de construction, et sur laquelle aucune particule de charbon n'est visible. C'est également cette lame mince qui présente la couche de matière organique néoformée la plus épaisse et dont la plupart est composée de déjections de mésofaune et de macro-arthropodes épi-saprophages. En effet, dans les 4 premiers centimètres de cette lame mince de sol, 28 à 35% du volume global est constitué de déjections, ce qui représente plus de 50% de la matière organique néoformée (Figure 79 et Figure 81).

La proportion de minéraux dans le volume solide des humipedons de Technosols est inférieure à 10% dans 38 des 42 strates étudiées pour les deux sous-sites COAL et EMB, (Figure 79), sans considérer les minéraux liés à la matière organique dans les MOF. Les racines semblent être en mesure de se développer au sein de la matrice de constituants anthropiques comme l'atteste leur présence dans les strates les plus profondes des lames minces (Figure 65E, F) ; ces racines peuvent être décomposées par la faune saprophage, comme le montre l'accumulation de déjections dans certaines racines en décomposition (Figure 72F).

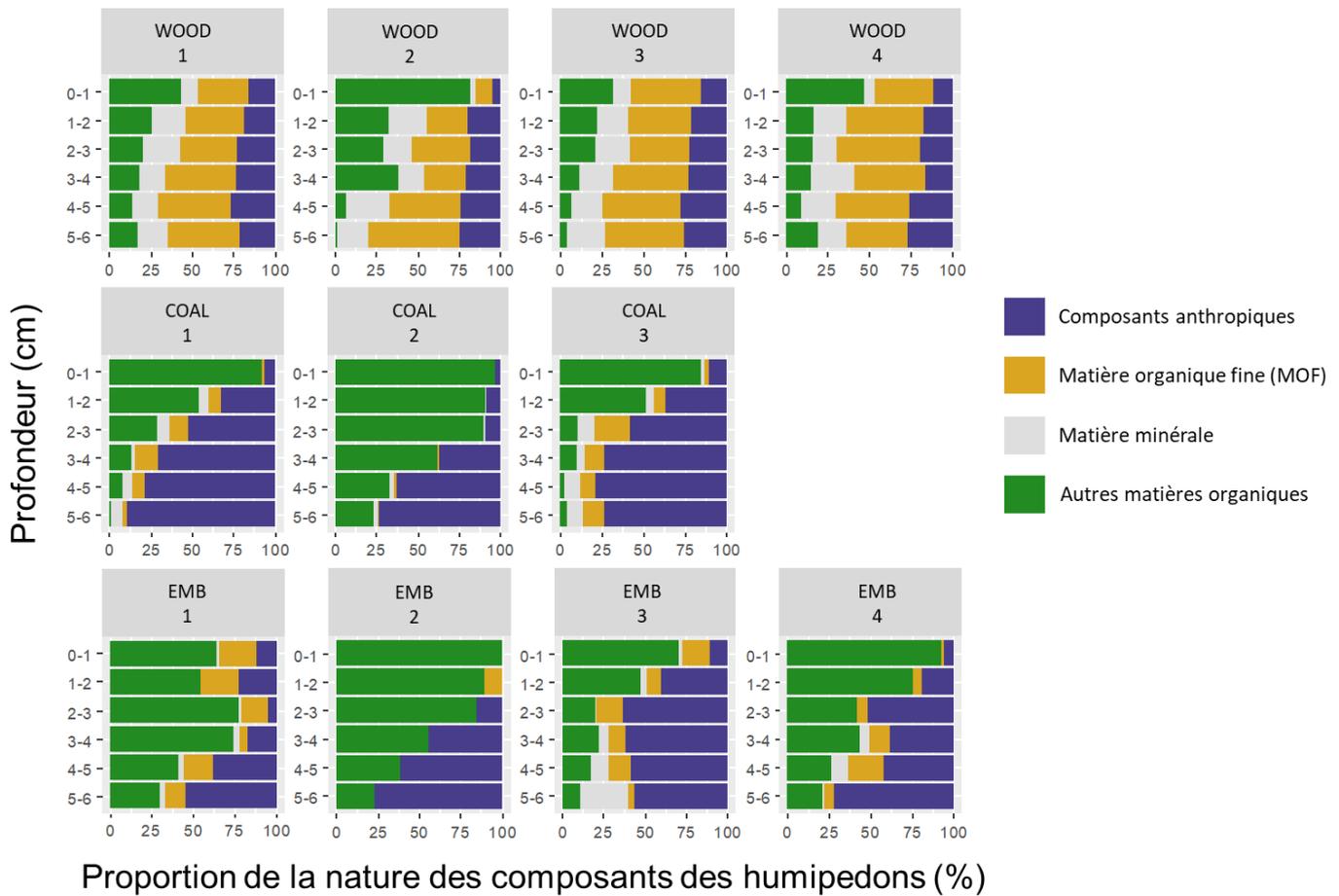


Figure 80 Proportions relatives de composant anthropiques, minéraux, ou de matière organiques néoformées, soit sous forme de matière organique fine (MOF) ou d'autres formes de matières organiques, dans les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipedons des sous-sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.

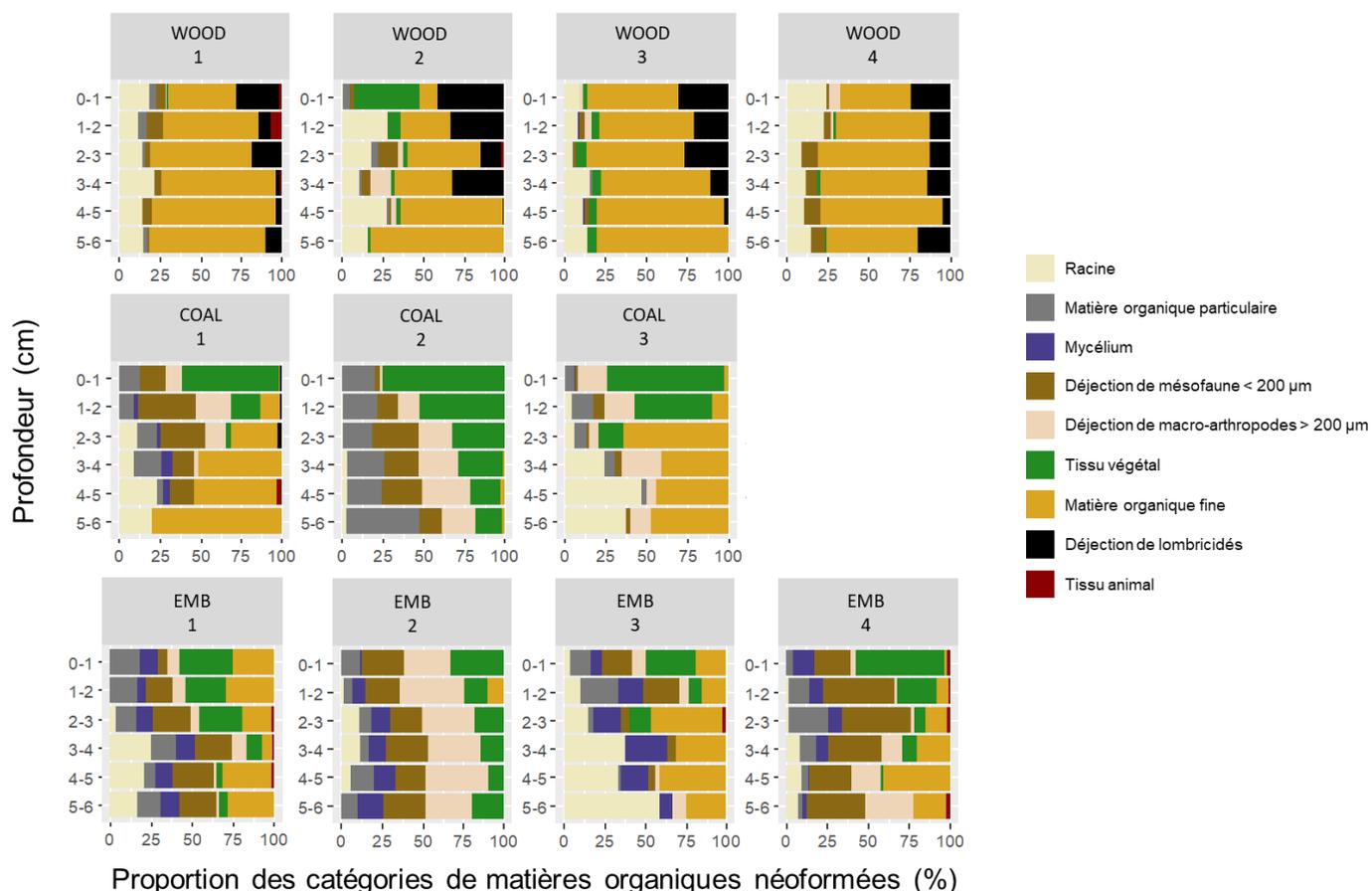


Figure 81 Proportions relatives des différentes formes de matières organiques néoformées composant les 6 premiers centimètres de la surface de 11 humipedons des sous-sites WOOD, COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt.

7.4.3 Analyse multivariée des constituants des humipedons

Afin de comparer l'évolution morphologique des humipedons des sous sites WOOD, COAL et EMB, une ACP a été réalisée à partir des proportions de chaque catégorie de microstructures, au sein de chaque strate. L'ACP réalisée avec la proportion de chaque catégorie de microstructures dans les 66 strates est représentée sur la Figure 82a. Les 2 premiers axes de l'ACP expliquent 47,1% de l'inertie totale. Les corrélations statistiquement significatives entre chaque variable et les deux premières dimensions de l'ACP sont présentées dans le Tableau 20.

À droite du premier axe, il y a co-variation entre des variables telles que le pourcentage de matière organique particulaire, les déjections de mésofaune et de macro-arthropodes saprophages, les fragments de feuilles et les tissus végétaux, ainsi que la proportion de mycélium présents dans les humipedons des sous-sites COAL et EMB. Ces dernières sont également négativement corrélées à la proportion de déjections de lombricidés, de matière organique fine et de minéraux fins dans l'humipedon. Les constituants de surface tels que les déjections de lombricidés, les fragments de feuilles

et les tissus végétaux ainsi que la proportion élevée de porosité dans un humipédon donné sont positivement corrélés avec le deuxième axe de l'ACP.

Les variables négativement corrélées au deuxième axe de l'ACP sont les 4 catégories de constituants anthropiques, retrouvés dans l'humipédon des Technosols (COAL et EMB), comme les particules de charbon et les artefacts technogéniques. L'humipédon du sous-site WOOD montre peu d'évolution de la morphologie de ses composants avec la profondeur (Figure 82b), à l'exception d'une diminution de la porosité et de la quantité de déjections de lombricidés. En revanche, les sous-sites COAL et EMB partagent une tendance similaire dans l'évolution des caractéristiques morphologiques de leurs humipédons qui sont caractérisés par des ensembles spécifiques de variables à chaque strate (Figure 82B). Les premiers centimètres des humipédons sont caractérisés par des strates poreuses, composées majoritairement de matières organiques provenant des parties aériennes des plantes se développant sur les Technosols, telles que des fragments de feuilles ou des tissus végétaux ligneux. Puis, de 1 à 4 cm, la strate est composée de matières organiques néoformées, transformées par la faune du sol, comme l'indique la corrélation positive entre les déjections de mésofaune et de macro-arthropodes saprophage épigés, ainsi que le mycélium et la matière organique particulaire. Les strates les plus profondes sont principalement composées d'éléments technogéniques tels que des artefacts fins et grossiers, et des particules de charbons fins et des blocs de charbons grossiers.

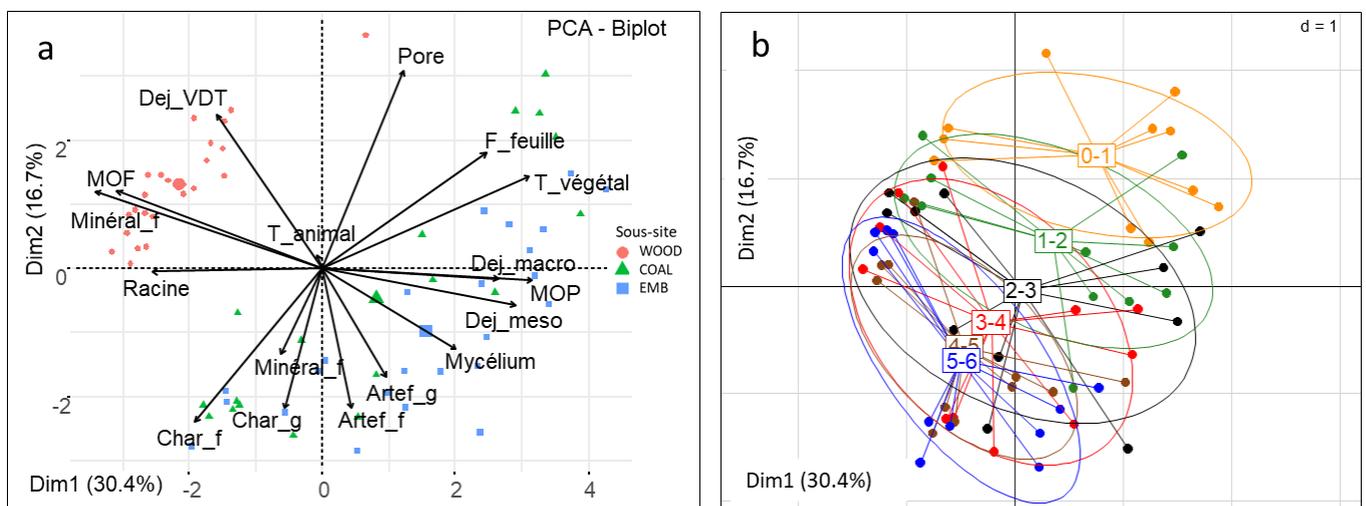


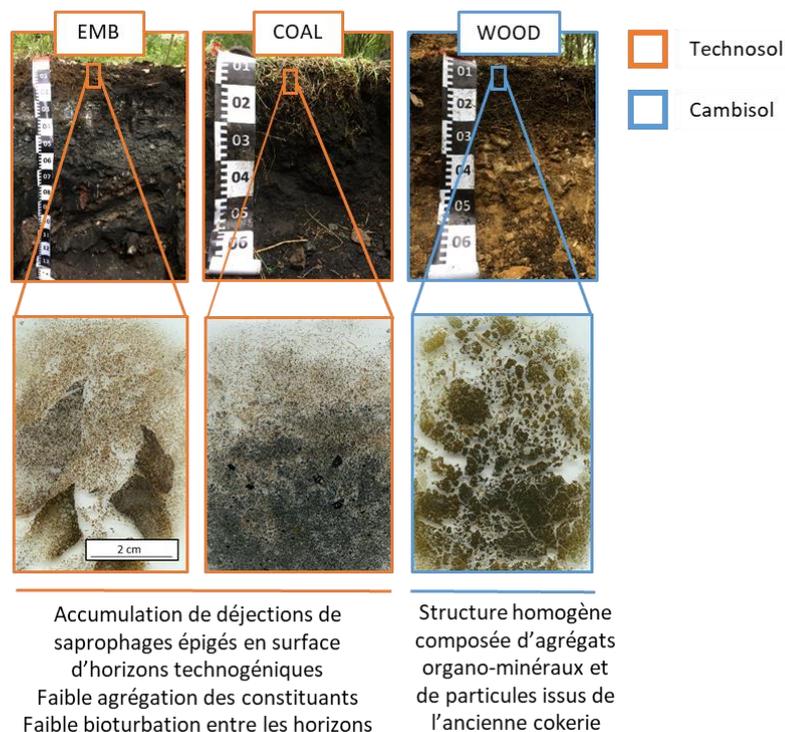
Figure 82 ACP réalisée sur les proportions de chaque catégorie de microstructures dans les 6 premiers centimètres des humipédons des 11 lames minces étudiées (sous-sites WOOD, COAL et EMB). Artef : artefacts technogéniques, Char : charbons, Dej : déjections, F : fragments, f : fins, g : grossiers, T : tissu, VDT : lombricidés. Les intervalles sur la figure (b) représentent les strates (0-1 cm, 1-2 cm, 2-3 cm, 3-4 cm, 4-5 cm, 5-6 cm).

Tableau 20 Coefficients de corrélation entre les différentes proportions de chaque catégorie de microstructures dans les 6 premiers centimètres des humipedons des 11 lames minces étudiées (sous-sites WOOD, COAL et EMB) et les deux premiers axes de l'ACP. Seules les variables statistiquement corrélées aux deux premiers axes sont présentées (p-value < 0,05).

Variable	Axe 1		Variable	Axe 2	
	Correlation	p.value		Correlation	p.value
MOP	0,79	< 0,001	Pore	0,773	< 0,001
T_végétal	0,778	< 0,001	Dej_VDT	0,6	< 0,001
Dej_meso	0,726	< 0,001	F_feuille	0,451	< 0,001
Dej_macro	0,663	< 0,001	T_végétal	0,358	0,003
F_feuille	0,617	< 0,001	MOF	0,302	0,014
Mycélium	0,504	< 0,001	Minéral_f	0,3	0,014
Pore	0,305	0,012	Mycélium	-0,315	0,01
Dej_VDT	-0,399	< 0,001	Minéral_g	-0,335	< 0,001
Char_f	-0,48	< 0,001	Artef_g	-0,424	< 0,001
Racine	-0,64	< 0,001	Artef_f	-0,544	< 0,001
MOF	-0,773	< 0,001	Char_g	-0,546	< 0,001
Minéral_f	-0,853	< 0,001	Char_f	-0,597	< 0,001

8 Synthèse des résultats de la partie 2

Caractérisation des différentes formes d'humus des sols de friche industrielle



L'évolution des matières organiques au sein de l'humipédon est différente entre le sol de référence (WOOD) et les Technosols (EMB et COAL) sur la friche industrielle d'Homécourt. Sur les Technosols, l'humipédon se développe par la formation d'horizons zOF et zOH au-dessus d'horizons largement constitués de composants technogéniques.

L'horizon zOH naît de l'action de la consommation des MO néoformées résultant des apports des végétaux et le relargage de déjections par la faune épi-saprophage sur les Technosols. Sur le Cambisol de référence, la consommation par les lombricidés des matières organiques néoformées entraîne une homogénéisation de la structure du sol et une agrégation des matières organiques fines avec les constituants de l'horizon sous-jacent.

Représentant initialement la plus grande proportion de l'humipédon en surface, les proportions de MO néoformées diminuent avec la profondeur quand les proportions de composants anthropiques augmentent. De plus, l'absence presque totale de matière organique fine dans les humipédons des Technosols, se traduit par une microstructure faiblement agrégée entre les constituants des remblais et les matières organiques néoformées. Au sein des Technosols il peut être mis en évidence une hétérogénéité de la nature des remblais (taille et composition), avec la présence de charbons fins ou de blocs grossiers de remblais de bâtiments.

9 Discussion de la partie 2

Dans cette deuxième partie du chapitre, il s'agit de répondre à la question : « est-il possible de prévoir l'évolution morphologique des matières organiques néoformées sur les Technosols, à des pas de temps pluriannuels ? »

La première hypothèse de cette deuxième partie de chapitre (H5.1) était que, dans l'humipédon des du Cambisol du sous-site WOOD de référence, le processus de bioturbation serait important sous l'action des lombricidés anéciques. La seconde hypothèse (H5.2) était que, dans l'humipédon des Technosols étudiés, le processus de bioturbation avec les horizons technogéniques serait faible en raison de l'absence de lombricidés anéciques mais existant en raison de la communauté de saprophages épigés. La présence de nombreuses déjections en surface de l'humipédon du Technosols du sous-site EMB qui a été décrit dans la première partie du chapitre permet en effet de supposer une forme de bioturbation en surface.

9.1 Processus de bioturbation dans l'humipédon du sous-site WOOD de référence.

Les résultats de la microstratification sur lame mince permettent en effet de mettre en évidence le rôle prépondérant des lombricidés dans la formation de la structure du Cambisol du sous-site WOOD.

Tout d'abord, au vu des observations sur les lames minces, la disparition rapide des matières organiques issues des parties aériennes de la végétation, notamment des feuilles qui composent la litière, peut être attribuée aux lombricidés anéciques (Bernier, 1998; Bouché, 1972; Jégou et al., 2000; Lavelle et al., 1997). Ces matières organiques consommées en surface sont ensuite intimement mélangées au complexe argilo-humique dans le tube digestif des lombricidés et rejetées sous forme de déjections organo-minérales (Bouché, 1974). Les observations des lames minces ont en effet montré que les déjections des lombricidés ne contenaient que peu de fragments de matières organiques, issus de la litière, encore reconnaissables. Les contractions péristaltiques de l'intestin des lombricidés et la présence de minéraux fins dans le tube digestif permettent ainsi le broyage des matières organiques issues de la litière et la formation d'un complexe argilo-humique (Bernier, 2018; Darwin, 1881; Schulmann and Tiunov, 1999). Cette action de broyage couplée à la consommation de sol, peut permettre d'expliquer pourquoi, dans le Cambisol du sous-site WOOD, l'essentiel de la matière organique est présente sous forme de matières organiques fines (MOF), et liées aux argiles (Stoops, 2003). La structure grumeleuse et la forme arrondie des agrégats, observées sur les 4 lames minces des humipédons, pourraient donc être à la fois créées directement par la formation de déjections de lombricidés et par le lissage des structures au contact du corps des lombricidés pendant leur déplacement (Barois et al., 1993; Bernier, 2018; Blanchart et al., 1993; Raw, 1962). Ces déplacements sont à l'origine de la création de galeries, entraînant une forte macroporosité dans les sols (Francis and Fraser, 1998), ce qui est en accord avec la forte proportion de porosité inter-agrégats observée sur les lames minces des humipédons du Cambisol.

Les lombricidés sont considérés comme des ingénieurs de l'écosystème (Lavelle et al., 1997). Ils créent les structures (agrégats et pores) responsables des conditions de vie du milieu, telles que la répartition et l'accessibilité des sources de carbone ou encore la perméabilité du sol à l'air et à l'eau (Bouché and Al-Addan, 1997; Coq et al., 2007; Curry and Schmidt, 2007; Vidal et al., 2019). Or, il est possible d'observer sur les lames minces des actions de bioturbation réalisées par la mésofaune saprophage et qui se traduisent notamment par la présence de déjections de quelques dizaines de microns dans les macroagrégats et dans les déjections de lombricidés. La production de déjections de lombricidés peut en effet servir de source de nourriture à divers organismes, tels que les collemboles, enchytréides ou les isopodes (Brown, 1995). Il a été mis en évidence que la consommation de déjections « fraîches » (10 à 15 jours) de lombricidés constituait une meilleure source de nourriture pour les collemboles de l'espèce *Heteromorus nitidus* que les restes des agrégats, probablement en raison de la présence de composés labiles facilement assimilables (Salmon, 2004; Scheu, 1991). Les actions de bioturbation de la mésofaune tendent donc à diminuer la taille des structures dans l'humipédon, notamment des agrégats. Ce processus est contrebalancé par l'action d'organismes de plus grande taille, tels que les lombricidés, dont les déjections permettent au sol de conserver sa structure macro-agrégée (Zanella et al., 2017b).

La microstratification sur lames minces permet de mettre en avant une conséquence particulière de l'action de bioturbation réalisée par les lombricidés. Les agrégats formant la structure de l'humipédon du Cambisol ainsi que les déjections des lombricidés contenaient de nombreuses particules fines de charbons ou sous-produit de cokerie. Ces particules sont probablement issues des cendres de charbon, connues pour être générées par les cokeries (González et al., 2009). Le Cambisol étant situé immédiatement en périphérie de l'ancienne cokerie, l'hypothèse des apports éoliens ayant eu lieu pendant les années d'activités de la cokerie semble être la plus probable pour expliquer la présence de ces particules. Les particules de charbon observées sur les lames minces étaient inférieures à 200 µm, ce qui correspond à la gamme de tailles décrite par Ghosal et Self (1995), pour les cendres résultant de la combustion de différents charbons. Ces particules auraient donc été déposées en surface de l'humipédon, mais les résultats de la microstratification indiquent que en profondeur que l'on retrouve les plus fortes proportions de particules. Il est probable que cet enfouissement soit dû à l'action de bioturbation des lombricidés, puisque ces particules sont trouvées dans leurs déjections, ce qui traduit leur consommation par ces organismes. De plus, la consommation de fines particules de charbon par les lombricidés a été décrite dans d'autres écosystèmes, notamment au sein de cultures en forêt amazonienne, dans lesquelles l'espèce *Pontoscolex corethrurus* intégrait dans le sol les cendres des brûlis (Ponge et al., 2010; Topoliantz and Ponge, 2003, 2005). Il est également décrit que certaines espèces de lombricidés peuvent coloniser des sols contenant de telles cendres, mais la mortalité a tendance à augmenter pour des concentrations en cendres croissantes (Eijsackers, 2010; Ma and Eijsackers, 1989).

La présence d'une communauté de lombricidés mise en évidence dans le chapitre précédent et la trace son activité de bioturbation mis en évidence dans celui-ci, permettent d'affirmer que les activités de la cokerie d'Homécourt n'ont pas été totalement délétères pour les populations de lombricidés. Ces derniers sont encore aujourd'hui les principaux acteurs de la structuration de l'humipédon du Cambisol du sous-site WOOD, bien que la présence de biostructures produites par la mésofaune indique que le processus soit dynamique.

9.2 Conséquence sur la forme d'humus du Cambisol du sous-site WOOD.

Les descriptions macro- et micromorphologique permettent de classer l'humipédon du Cambisol du sous-site WOOD comme un Eumull, d'après la classification de Zanella et al. (2011). En effet, les macroagrégats composés d'un mélange de matières organiques fines et de minéraux fins sont une caractéristique clé du mull et peuvent être diagnostiqués comme un horizon A biomacrostructuré (maA), formé de macroagrégats supérieurs à 4 mm de diamètre (Zanella et al., 2017b). De plus, l'humipédon du Cambisol ne présente pas d'horizon vOL, ni d'horizon OF ou OH Enfin, le pH de l'horizon maA au-dessus du seuil de 5 confirme le diagnostic de l'horizon proposé par Zanella et al. (2017b). L'étude micromorphologique des humipédons du Cambisol du sous-site WOOD a également permis, comme montré précédemment, de mettre en évidence la présence de constituants d'origine anthropique dans les agrégats. Ainsi, selon la classification proposée par Jabiol et al. (2013), cette forme d'humus est un Haplic Eumull (technic) sur Cambisol. Le préfixe « Haplic » indique qu'aucun autre préfixe proposé dans la classification ne correspond à la forme humus, tandis que le suffixe « technic » indique que l'horizon diagnostique A contenait au moins 10% d'artefacts anthropiques. Même si les microprofils du sous-site WOOD semblaient homogènes, l'analyse micromorphologique des humipédons par les lames minces a permis de préciser la classification et ainsi de révéler la présence de traces d'anthropisations, qui n'étaient pas discernables lors de la description macroscopique du profil.

9.3 Processus de bioturbation dans l'humipédon des Technosols des sous-sites COAL et EMB.

La structure morphologique des humipédons des Technosols des sous-sites COAL et EMB a permis de révéler un processus de bioturbation très différent de celui qui s'opère au sein du sous-site WOOD. En effet, à l'inverse de ce qui a été observé dans le Cambisol, la structure des humipédons des Technosols des sous-sites COAL et EMB change très rapidement avec la profondeur. La morphologie des déjections observées sur les lames minces permet de mettre en évidence les rôles prépondérants de la mésofaune et des macro-arthropodes saprophages dans la transformation de la matière organique néoformée. Des observations similaires de l'action des saprophages épigés ont déjà été réalisées sur des Technosols résultant de la sédimentation de bassin de décantation d'une usine sidérurgique en Meurthe-et-Moselle (Huot et al., 2018). Le développement des strates holorganiques qui ont été décrites par la

microstratification révèle donc bien une faible bioturbation des matières organiques néoformées avec les constituants de l'horizon sous-jacent, ce qui confirme l'hypothèse de départ. De plus, ces observations confortent également la première hypothèse de chapitre, selon laquelle l'abondance de saprophages épigés sur les Technosols des sous-sites COAL et EMB conduit à une transformation morphologique de la matière organique en surface.

D'après les observations réalisées sur les lames minces, la faible bioturbation pourrait s'expliquer de plusieurs façons. Les lombricidés étant les principaux organismes à l'origine du processus de bioturbation (Bouché and Al-Addan, 1997; S. Scheu, 1987), leur absence, mise en évidence dans le chapitre précédent et confirmée par l'absence de leurs déjections sur les lames minces, pourrait en effet expliquer la faible bioturbation observée. La seconde concerne le développement de l'horizon ectorganique sur les remblais constituées de décombres (Figure 75). Dans ce cas, la bioturbation ne peut pas être réalisée en raison de l'absence d'éléments fins, consommables, de l'horizon sous-jacent du Technosol. Il en résulte une accumulation de déjections holorganiques, formant à la surface une strate de plusieurs centimètres. La présence de quelques déjections de macro-arthropodes saprophages contenant à la fois des matières organiques néoformées et quelques particules fines de charbon, indique que certaines espèces présentes sur le site sont capables de mixer la matière organique néoformée avec les constituants de l'horizon sous-jacent des Technosols. En l'absence de lombricidés, certaines espèces de diplopodes peuvent notamment être à l'origine du processus de bioturbation sur des sols faiblement anthropisés (Romell, 1935). Mais la faible occurrence de ce type de déjections dans les humipédon des Technosols des sous-sites COAL et EMB peut indiquer que ce phénomène se produit peu sur la friche industrielle d'Homécourt. Cette faible occurrence pourrait également se traduire par une faible stabilité des déjections agrégeant les MO néoformées et les particules fines de charbon. La taille grossière ($> 50 \mu\text{m}$) des constituants élémentaires de ces déjections pourrait expliquer une faible stabilité (Glausser et al., 1988) en raison d'un manque de liant entre les différentes matières organiques qui les composent (Amezket, 1999). La faible stabilité de ces agrégats pourrait alors être à l'origine de la structure complexe, formée d'une part d'une structure simple grain résultant de la présence de particules de charbon et d'autre part de matière organique particulaire ou de déjections de la mésofaune saprophage. Cette structure complexe pourrait également résulter de facteurs physiques si les déjections formées dans les horizons ectorganiques du dessus sont entraînées en profondeur par la gravité ou encore par lessivage sous l'action de l'eau (Bal, 1970; Jarvis et al., 1999; Stoops, 2003). Des tests de désagrégation de faible ont été réalisés au laboratoire mais non présentés dans la thèse et semble en effet indiquer une très faible stabilité de ces structures. Les études de stabilité physiques des déjections d'arthropodes saprophages épigés mériteraient plus d'attention afin de préciser leur dynamique et leur rôle dans l'humipédon.

9.4 Conséquence sur la forme d'humus des Technosols des sous-sites COAL et EMB.

L'étude des lames minces a permis de mettre en évidence une série d'horizons OL, zOF et zOH en surface des humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB.

L'évolution de la morphologie des matières organiques sur ces Technosols semble être analogue à celle de la forme d'humus Moder. En effet, d'après la classification de Zanella et al. (2011), le Moder est composé d'une série d'horizons OL, OF et OH, dont les deux derniers sont de nature zoologique (Zanella et al., 2011). Contrairement au postulat de l'hypothèse H5.3, l'évolution morphologique des matières organiques en surface de l'humipidon de Technosols connaît donc un analogue naturel.

En surface des Moder, les matières organiques sont fragmentées et transformées en déjections par les saprophages tels que les diplopodes, les isopodes, les collembolés, les enchytréides ou les acariens oribates (Bal, 1970). Ces déjections s'accumulent à la surface de l'humipidon et forment l'horizon zOH en l'absence de lombricidés anéciques (Salmon et al., 2006; Toutain, 1987). Dans les sols faiblement anthropisés, d'autres facteurs ont été proposés pour expliquer cette accumulation de MO en surface, tels qu'une augmentation de la production de litière couplée à une diminution de sa décomposition (Lebret et al., 2001). La communauté de saprophages mise en évidence dans le chapitre précédent semble donc remplir le même rôle de transformation des matières organiques en surface des Technosols que sur des sols faiblement anthropisés.

Alors que le Moder *stricto sensu* est composé des mêmes horizons ectorganiques OL, zOF et zOH que ceux décrits dans cette étude, il est également caractérisé par son horizon sous-jacent, qui est un horizon A organo-minéral, généralement méso- ou micro- structuré (Zanella et al., 2017f). La structure de l'horizon A peut résulter d'une bioturbation résultant du brassage des MO formant les horizons ectorganiques avec l'horizon A sous-jacent, et cette fonction est réalisée essentiellement par les enchytréides dans les Moder (Ponge, 2003; Zanella et al., 2017d). Dans les Technosols des sous-sites COAL et EMB, les enchytréides jouent un rôle important dans la transformation de la litière comme l'atteste la présence de leurs déjections, toutefois comme mis en évidence précédemment, la bioturbation entre l'horizon OH et l'horizon sous-jacent n'est que peu visible. Or sur les Technosols des sous-sites COAL et EMB, la nature des horizons sous-jacents aux horizons ectorganiques est différente des horizons A classiquement décrits dans les Moder. Ici, ils sont essentiellement composés de fins remblais de cokerie tels (charbon et sous-produits) ou d'artefacts technogéniques de plusieurs centimètres et composent presque exclusivement l'humipidon en profondeur. Ils diffèrent également par leurs caractéristiques chimiques, puisque les horizons A des Moder ont un pH inférieur à 5 (Cassagne et al., 2004; Ponge et al., 2014; Toutain, 1987; Zanella et al., 2011). Or ici, le pH est élevé dans les Technosols des sous-sites COAL et EMB (7,5 et 7,6 respectivement) en raison des conditions alcalines créées par les matériaux dérivés des roches sédimentaires carbonées, telles que la lignite, la houille ou les sous-produits de cokerie tels que le coke (H. Huot et al., 2013; Huot et al., 2015; Zikeli et al., 2005).

De ce fait, et, bien que les humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB présentent en surface une évolution morphologique analogue à celle de formes d'humus existantes, la classification européenne ne permet pas de classer cette forme d'humus en raison de la nature physique et chimique de l'horizon sous-jacent. Ce qui confirme l'hypothèse H5.4 de la thèse, selon laquelle une telle forme d'humus, développée spontanément, n'est pas encore décrite.

A partir de la série d'horizons qui a été décrite sur les Technosols des sous-sites COAL et EMB, je propose d'utiliser le terme « Techno-moder » pour caractériser cette nouvelle forme d'humus (Colombini et al., 2020). Ainsi les formes d'humus des Technosols des sous-sites COAL et EMB seraient des Techno-dismoder, puisque l'horizon zOH est toujours supérieur à 1 cm d'épaisseur (Zanella et al., 2011) (à l'exception de la lame COAL-3). Conserver le terme “moder” dans la définition de cette nouvelle classification me semble être important car il provient du terme « vermoderung », introduit par Kubiena en 1953 pour décrire la consommation de la litière par la faune saprophage, sans qu'elle soit mixée à la matière minérale (Kubiëna, 1953). Comme mis en évidence précédemment, ce processus est le principal facteur de l'évolution morphologique des matières organiques à la surface des humipedons de Technosols étudiés dans cette partie du chapitre. Le préfix « Techno » serait utilisé pour indiquer que l'évolution caractéristique de la matière organique en horizons OL, zOF et zOH s'est produite sur un horizon technogénique, en l'absence d'un horizon A. Dans la version publiée de l'article, nous avons proposé d'ajouter la forme « Techno-moder » au sous-système des « Techno humus » proposé par Zanella et al. (2018), notamment en raison de la cause prédominante des actions anthropiques sur le développement de la forme d'humus (Colombini et al., 2020). Or il s'avère que le sous-système “Techno humus” se réfère à un système dans lequel les nutriments ou la source de carbone sont apportés par les activités anthropiques (paillis, compost, système hydroponique, boue d'épuration) (Zanella et al., 2018). Dans le cas du Techno-moder décrit ici, ce sont bien les végétaux, développés spontanément sur le site, qui fournissent la source de carbone et de nutriments contenus dans les horizons ectorganiques. La formation des horizons ectorganiques est ensuite réalisée par la faune saprophage ayant colonisé les Technosols des sous-sites COAL et EMB. Il apparaît donc que le Techno-moder devrait plutôt appartenir au sous-système « Agro humus », défini comme un système dans lequel un (ou plusieurs) horizon connaît un analogue naturel, modifiée par ou sous l'influence de l'Homme (adapté de Zanella et al., 2018). Il est cependant à noter que cette définition ne fait pas apparaître explicitement des horizons technogéniques comme support du développement des horizons analogues aux formes naturelles.

Les observations micromorphologiques réalisées sur les humipedons des Technosols des sous-sites COAL et EMB peuvent également permettre de préciser la classification de ces sols dans la WRB, en utilisant la classification des formes d'humus proposé par Jabiol et al. (2013). D'après cette classification, les trois profils du sous-site COAL et trois des quatre profils du sous-site EMB sont des Hyperspolic Techno-moder sur Technosol. Le préfixe « Hyperspolic » indique que les horizons diagnostics contiennent au moins 75% d'artefacts, dont 35% proviennent de déchets industriels. La seule

exception étant l'humipédon décrit sur la lame EMB-2 du sous-site EMB, qui est un Haplic Techno-moder (urbic) sur Technosol. Le suffixe « urbic » indique que l'horizon diagnostique contient au moins 25% d'artefacts dont 35% sont des décombres ou des débris de bâtiments (Jabiol et al., 2013).

Dans ce cas, l'addition du préfixe « techno » à la forme « moder » est nécessaire pour deux raisons. La première est que, comme mis en évidence précédemment, l'horizon A diagnostique du Moder est absent de l'humipédon des Technosols des sous-sites COAL et EMB. Il aurait été possible d'utiliser la forme « parahumus » défini par Jabiol et al. (2013) comme une forme d'humus dans laquelle l'activité de la faune édaphique est masquée ou inhibée par la végétation ou le matériaux parent et qui se traduit par l'absence d'horizons ectorganiques ou organo-minéraux (Jabiol et al., 2013). Or l'étude micromorphologique qui a été conduite sur l'humipédon des Technosols des sous-sites COAL et EMB met bien en évidence la forte activité de la faune saprophage et son rôle prépondérant dans la transformation des matières organiques néoformées. L'utilisation du système « parahumus » conduirait donc à une perte d'information quant au processus de formation des horizons ectorganiques qui se déroulent sur ces Technosols. La forme d'humus se voulant descriptive de la morphologie et du fonctionnement de l'humipédon (Zanella et al., 2011), l'utilisation du terme « Techno-moder » semble donc être à privilégier.

10 Conclusion schématique de la partie 2

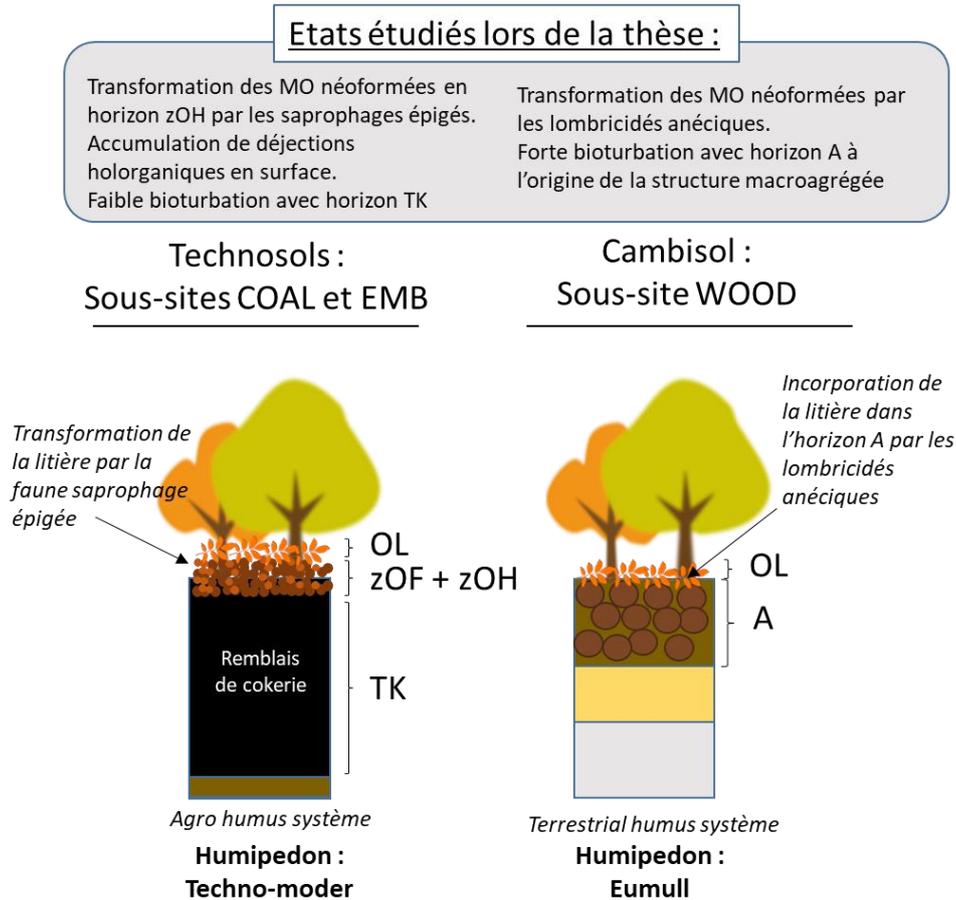


Figure 83 Schématisation des humipédons et des principales conséquences des actions de la faune saprophage sur les caractéristiques morphologiques des matières organiques sur les sous-sites étudiés. La classification des formes d'humus des Technosols des sous-sites COAL et EMB et du Cambisol du sous-site WOOD est donnée (TK : horizon technogénique).

11 Partie 3 : Etude des facteurs abiotiques influençant la chimie et la morphologie des horizons ectorganiques des Technosols

Sur les Technosols COAL et EMB de la friche industrielle d'Homécourt, l'évolution morphologique des matières organiques néoformées se traduit donc par la présence d'un horizon zOH résultant de l'action des organismes épi-saprophages. Il convient maintenant de préciser les relations horizons ectorganiques–horizons sous-jacents des humipedons de Technosols de friche industrielle. Il est notamment intéressant de tester dans un premier temps l'existence d'une relation entre la nature du substrat composant l'horizon sous-jacent, c'est-à-dire des remblais utilisés dans la réhabilitation initiale de la friche industrielle, sur le développement des formes d'humus. Et, dans un second temps, il s'agira de mettre en évidence les conséquences du développement de l'horizon zOH sur les caractéristiques chimiques des humipedons de Technosols.

Pour ce faire, 24 profils d'humipedons ont été étudiés. La zone d'étude englobe les sous-sites COAL et EMB précédemment décrits (Figure 84A). Elle correspond à une zone précédemment étudiée lors de recherche de fondation sur la friche (LECES, 2001) et dont les points de prélèvement sont référencés sur la Figure 84B. Les horizons de surfaces ont été décrits et nommés en se basant sur la classification morpho-fonctionnelle européenne des formes d'humus (Zanella et al., 2017f, 2011). Des échantillons de chaque horizon ont été prélevés (horizons ectorganiques inclus) selon le protocole adapté de Ponge (1984), afin de conduire des analyses chimiques et d'en déterminer les compositions élémentaires. De plus, la composition morphologique de chaque horizon prélevé dans chaque profil a été décrite en utilisant un stéréomicroscope (MZ FLIII, Leica), en se basant sur la méthode de Ponge (1984). La localisation des 24 points sur la friche industrielle d'Homécourt et notamment par rapport aux sous-sites COAL et EMB est donnée sur la Figure 84.

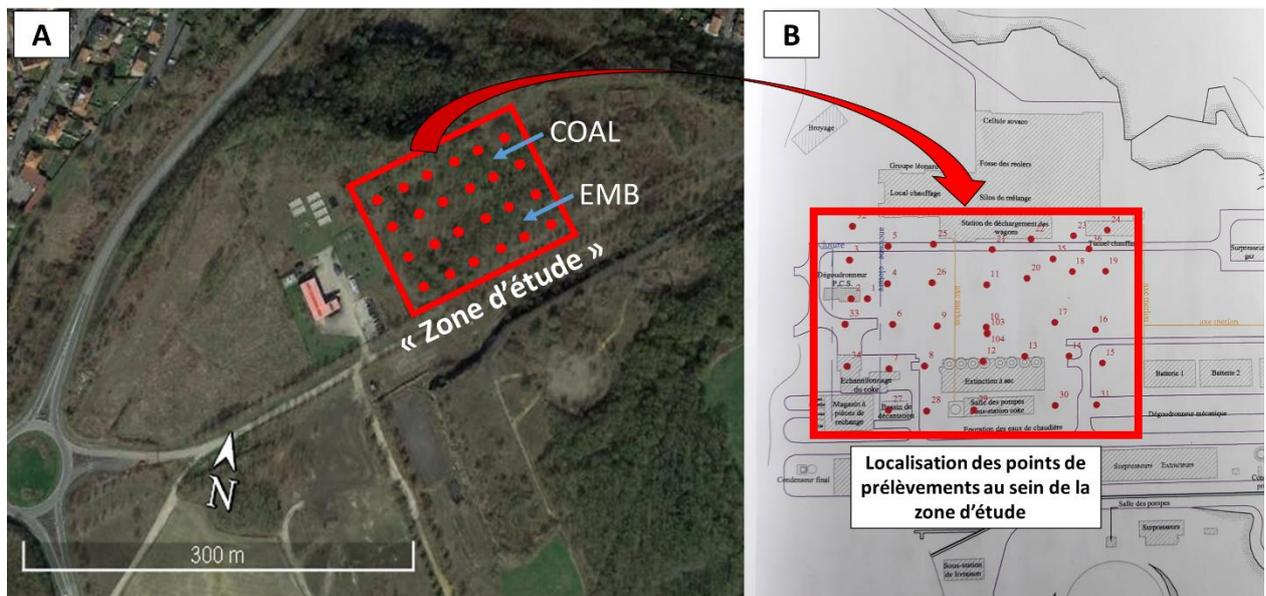


Figure 84 Localisation des points de prélèvements des 24 profils de Technosols étudiés pour préciser les causes et les conséquences du développement des formes d’humus sur les caractéristiques chimiques de l’humipédon. Les coordonnées GPS des points de prélèvements sont données dans la section 2.3.1 du chapitre 2.

11.1 Description des horizons de surface des humipédons

11.1.1 Horizons ectorganiques

Parmi les 24 profils étudiés, 23 présentent un horizon OL, 19 présentent un horizon OF et 17 présente un horizon OH, dont 1 n’est pas sous un horizon OF.

Les principales litières constituant les horizons OL appartiennent aux genres *Populus*, *Robinia*, *Acer* et *Salix* pour les litières majoritairement composées de feuilles sénescentes ou à la famille des *Poaceae*, dont les gaines foliaires sénescentes peuvent constituer une structure laminée à la surface de l’humipédon. Pour chaque taxon, le nombre de profils pour lesquels il constitue la litière principale est donné sur la Figure 85.

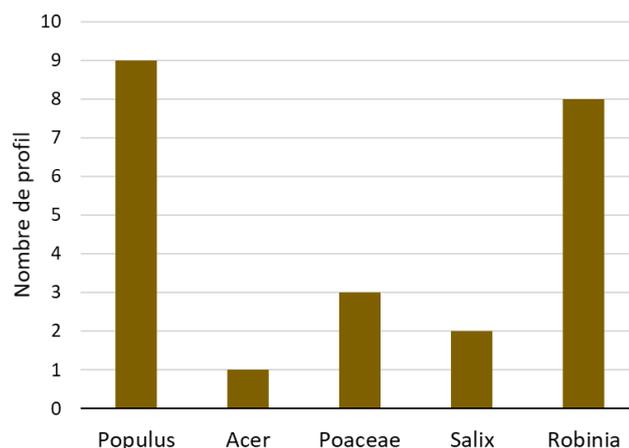


Figure 85 Principaux taxons constituant l'horizon OL de la zone d'étude

Les horizons OF échantillonnés sont essentiellement constitués de fragments de feuilles des mêmes genres taxonomiques que dans l'horizon OL, mais également de déjections de saprophages, de radicelles, de fragments ligneux pouvant provenir du pétiole des feuilles ou de petites branches, de restes de tissus animaux tels que des exosquelettes d'escargots, de mycélium ou encore de quelques particules de charbon ou sous-produits de cokerie (Figure 86). Ce sont donc des horizons zOF.



Figure 86 Fraction tamisée à 2 mm d'un horizon OF échantillonné dans la zone d'étude (profil 21) sous une litière principalement composée de *Robinia pseudoacacia*. D : déjection de diplopode, F : fragment de feuille de *Robinia*, c : particule de charbon ou sous-produit de cokerie, E : exosquelette d'escargot, R : radicelle, L : fragment ligneux.

Enfin, les horizons OH échantillonnés sont de nature zoologique (zOH), comme le traduit la proportion importante de déjections dans ces horizons. Au sein des horizons zOH, les matières organiques néoformées provenant des horizons OL et OF sont fortement transformées, soit en déjections, soit en MO humifiées dont la provenance n'est plus reconnaissable. Quelques fragments de feuilles sont parfois reconnaissables dans l'horizon OH (Figure 87). Certains macro-saprophages tels que les diplopodes se nourrissent directement dans l'horizon OH et participent ainsi au maintien de sa structure grumeleuse telle que définie dans la partie précédente (Figure 88). Les déjections produites par les saprophages sont stabilisées dans l'horizon OH à la fois par les racines et par le mycélium (Figure 89).

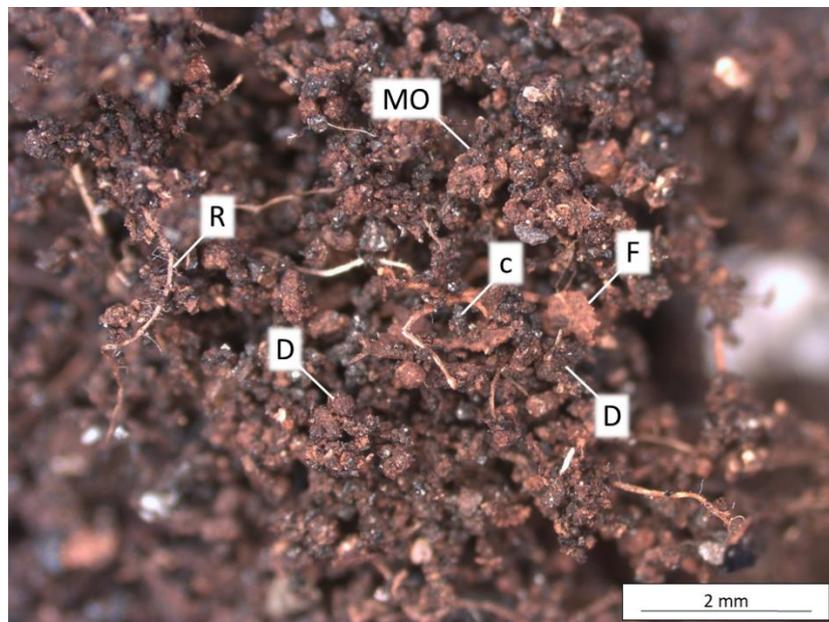


Figure 87 Exemple d'horizon zOH sous une litière principalement composée de *Populus tremula* échantillonné dans la zone d'étude (profil 22). D : déjection de saprophages épigés, F : fragment de feuille, c : particule de charbon ou sous-produit de cokerie, R : radicelle, MO : matière organique humifiée.

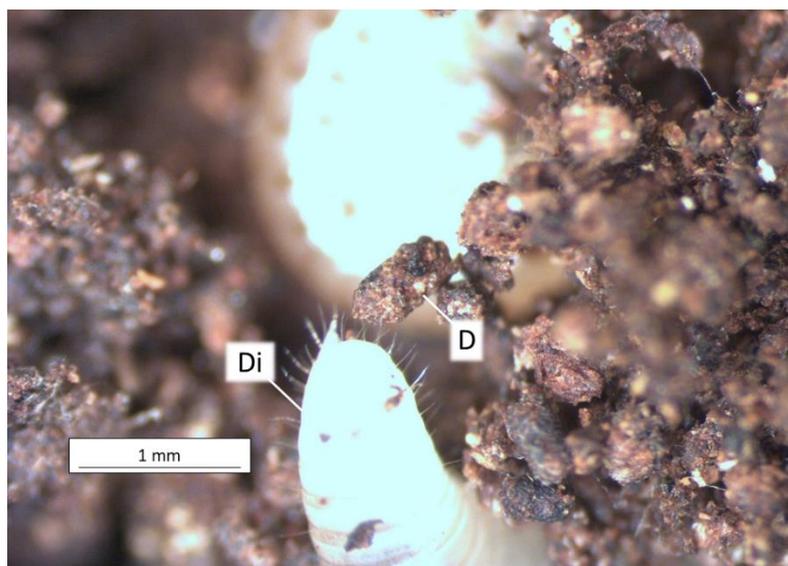


Figure 88 Production de déjection (D) holorganique par un diplopode (Di) dans l'horizon OH de l'humipédon d'un Technosol de friche industrielle échantillonné dans la zone d'étude (profil 14).

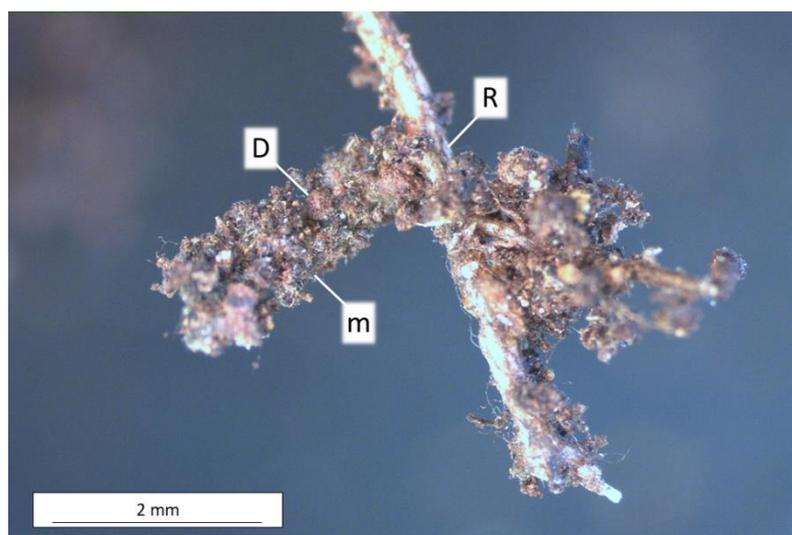


Figure 89 Agrégation des MO néoformées dans l'horizon zOH d'un Technosol de friche industrielle échantillonné dans la zone d'étude (profil 14). D : déjections, R : racine, m : mycélium.

11.1.2 Horizons sous-jacents

La nature des horizons sous-jacents aux horizons ectorganiques (appelés par la suite « horizons sous-jacents », c'est-à-dire l'horizon rencontré le plus en surface du profil, a été décrite en fonction de sa composition morphologique pour l'ensemble des profils. Les observations morphologiques des horizons sous-jacents sur les profils échantillonnés ont permis de les classer en deux catégories principales : la terre industrielle et les sous-produits de cokerie.

Parmi les 24 profils, 8 horizons sous-jacents sont composés de terre industrielle, dont 3 exemples sont présentés sur la Figure 90. Au sein de ces horizons, les agrégats sont constitués par de la matière organique fine (MOF) telle que décrite dans la partie précédente. Cette MOF, agrège des minéraux ou des artefacts technogéniques (Figure 90D, E, F). Ces horizons sont donc des horizons A, au sein desquels se retrouvent des artefacts anthropiques, notamment des granulats (Figure 90F) initialement inclus dans les blocs de matrice inorganique, présentés précédemment (Figure 65A, F).

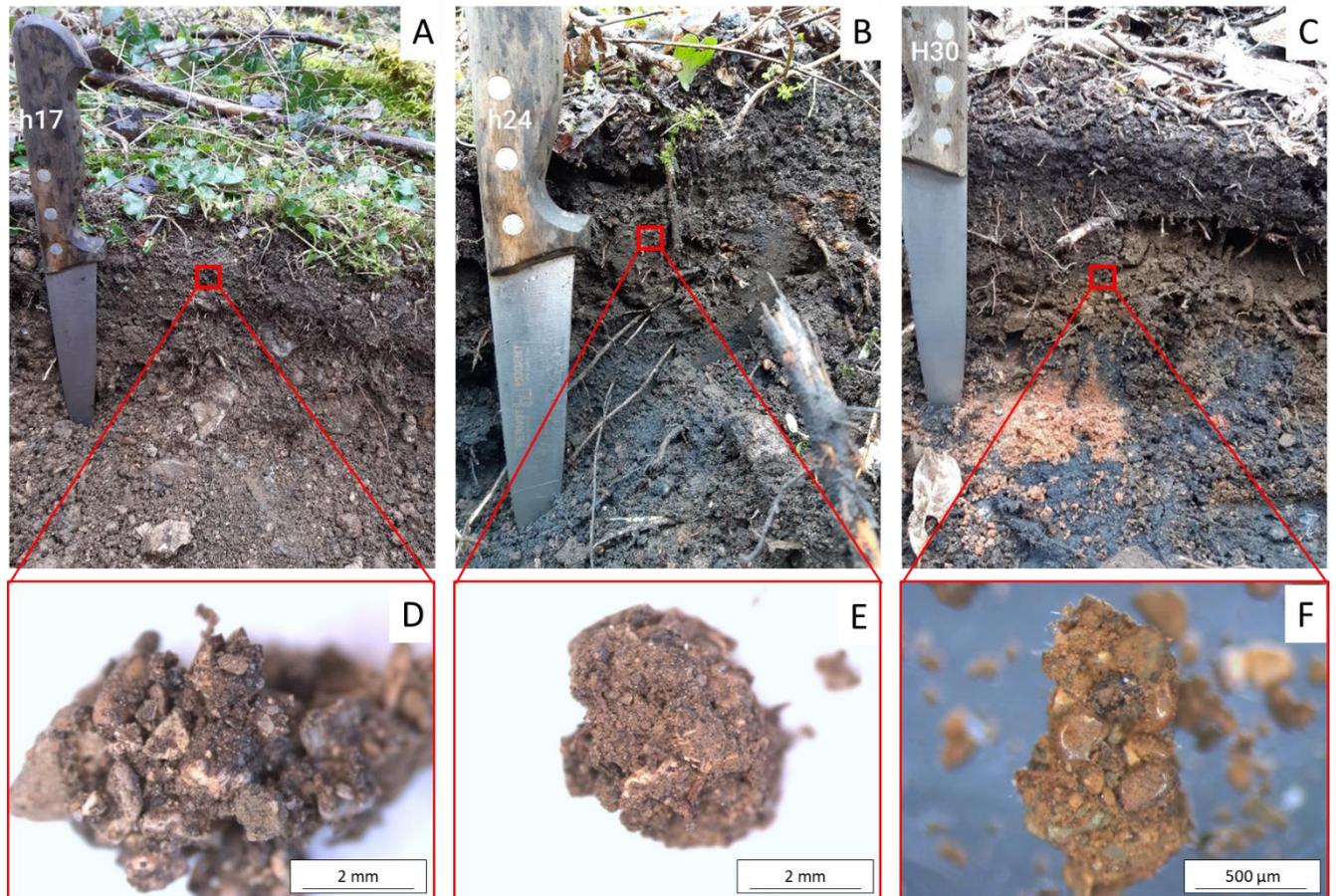


Figure 90 Exemples d'horizons sous-jacents constitués de terre industrielle et exemples de la composition des agrégats des Technosols de friche industrielle échantillonnés dans la zone d'étude. A et D : profil 11, B et E : profil 20, C et F : profil 1.

Les 16 autres horizons sous-jacents sont composés de remblais de charbons fins et de sous-produits de cokerie. Des exemples de ces horizons sont donnés sur la Figure 91. Ici la MOF ne fait pas partie des constituants des agrégats, qui sont composés presque exclusivement de particules de charbons fins, ainsi que de quelques minéraux et de racines. Ces horizons sont donc constitués d'au moins 75% de matériaux issus des activités de la cokerie (charbon et sous-produits) et seront désignés par le terme « horizons technogéniques (TK) » dans la suite de ce manuscrit.

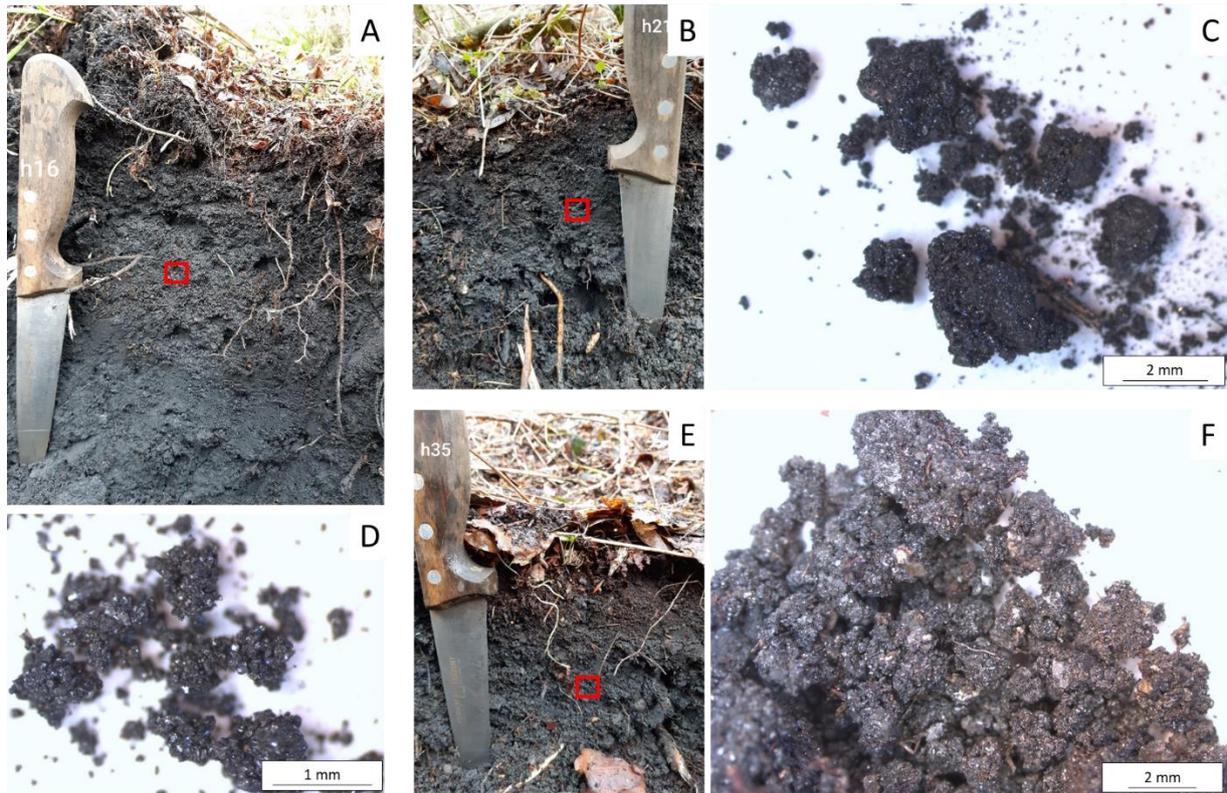


Figure 91 Exemples d'horizons sous-jacents et détails d'agrégats constitués de charbons et sous-produits de cokerie des Technosols de friche industrielle échantillonnés dans la zone d'étude. A et D : profil 10, B et C : profil 22, E et F : profil 19.

A partir des éléments diagnostics présentés ci-dessus, une série d'horizons ainsi qu'une forme d'humus correspondante ont été attribuées à chacun des 24 profils étudiés. Les caractéristiques des humus des 24 profils sont données dans le Tableau 21. Ainsi, parmi les 24 profils, se trouvent : 7 Mull, 1 Moder et 16 Techno-moder, tels que définis dans la partie précédente de ce chapitre.

Tableau 21 Synthèse des principales caractéristiques des 24 humipedons échantillonnés dans la zone d'étude, notamment de la nature des remblais, des séries d'horizons diagnostics et des formes d'humus. meA : horizon A biomésostrucuré (diamètre moyen des agrégats $1 < \varnothing \leq 4$ mm)

Profil	Emplacement	Remblais	Litière Principale	Série d'horizons	Epaisseur zOF + zOH (cm)	Forme d'humus
1	H30	Terre industrielle	Populus	OL / zOF / zOH / meA / TK	3,5	Moder
2	H31	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK	2	Techno-moder
3	H29	Terre industrielle	Acer	OL / meA / TK	0	Mull
4	H28	Terre industrielle	Poacés	OL / meA / TK	0	Mull
5	H8	Terre industrielle	Salix	OL / zOF / meA / Tk / meA	1	Mull
6	H12	Coke / sous-produits	Salix	OL / zOF / zOH / TK	4	Techno-moder
7	H13	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK / meA	3	Techno-moder
8	H14	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK / meA	4	Techno-moder
9	H15	Terre industrielle	Populus	OL / zOF / meA / TK	1	Mull
10	H16	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK	1	Techno-moder
11	H17	Terre industrielle	Aucune	meA	0	Mull
12	H10	Coke / sous-produits	Poacés	OL / zOF / zOH / TK	2	Techno-moder
13	H9	Coke / sous-produits	Poacés	OL / zOF / zOH / TK	3	Techno-moder
14	H26	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOH / TK	5	Techno-moder
15	H11	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK	2	Techno-moder
16	H20	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	4	Techno-moder
17	H18	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	4	Techno-moder
18	H19	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	5	Techno-moder
19	H35	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	3	Techno-moder
20	H24	Terre industrielle	Robinia	OL / meA / TK	0	Mull
21	H25	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	5	Techno-moder
22	H21	Coke / sous-produits	Populus	OL / zOF / zOH / TK	2	Techno-moder
23	H22	Terre industrielle	Robinia	OL / meA	0	Mull
24	H36	Coke / sous-produits	Robinia	OL / zOF / zOH / TK	6	Techno-moder

11.1.3 Analyses chimiques des humipedons de Technosols

Les principales caractéristiques chimiques des horizons constituant les Mull, Moder et Techno-moder de la zone d'étude sont présentées dans le Tableau 22. Le pH de l'ensemble des horizons de la zone d'étude est neutre et certains horizons sont légèrement alcalins. La valeur de pH la plus élevée a été mesurée dans l'horizon A du seul Moder de la zone d'étude.

En fonction des formes d'humus, l'évolution des teneurs élémentaires diffère avec les changements d'horizons des humipedons. Par exemple, les horizons ectorganiques du Moder contiennent des teneurs nettement plus élevées en carbone organique et en azote que l'horizon sous-jacent. A l'inverse, dans les Techno-moder, la concentration de carbone organique augmente avec le passage des horizons ectorganiques aux horizons technogéniques, mais la tendance pour l'azote est la même que dans le Moder.

Les horizons sous-jacents ont tendance à contenir de plus fortes teneurs en cations tels que le potassium, le calcium, le fer et le zinc que les horizons ectorganiques. Les concentrations de zinc sont les plus élevées au sein des horizons A et TK des Technosols étudiés. Elles sont également 3 à 4 fois plus élevées dans les horizons OH que dans les horizons OL. Les teneurs maximales en calcium sont mesurées dans les horizons A des Mull tandis que la plus forte teneur en fer est mesurée dans l'horizon A du Moder.

Tableau 22 Caractéristiques chimiques des différents horizons des trois formes d'humus rencontrés dans les 24 profils de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt

Forme d'humus	Horizon	Corg (g kg ⁻¹)	N (g kg ⁻¹)	C/N	P (mg kg ⁻¹)	K (mg kg ⁻¹)	Ca (mg kg ⁻¹)	Fe (mg kg ⁻¹)	Zn (mg kg ⁻¹)	pH H ₂ O
Mull	OL	406 ± 18	15 ± 3	28 ± 6	955 ± 156	1104 ± 201	32004 ± 7327	2369 ± 2564	119 ± 81	
	A	259 ± 148	7 ± 2	36 ± 18	1200 ± 435	2445 ± 472	131494 ± 94973	61893 ± 25149	489 ± 425	7,1 ± 0,3
Moder	OL	437	15	29	1075	1217	27947	643	176	
	OH	298	17	18	2221	973	40263	96149	442	7,3
	A	81	5	16	4958	1147	65910	352400	280	7,4
Techno-moder	OL	422 ± 14	19 ± 4	24 ± 6	949 ± 191	1100 ± 163	24897 ± 3317	702 ± 1136	102 ± 84	
	OH	436 ± 97	19 ± 2	23 ± 5	1062 ± 288	1458 ± 682	44259 ± 24337	28964 ± 16833	370 ± 540	7,2 ± 0,2
	TK	476 ± 128	9 ± 2	29 ± 60	874 ± 580	1644 ± 845	54863 ± 39661	51606 ± 46598	656 ± 1684	7,2 ± 0,2

11.2 Facteurs expliquant la présence d'horizons OH

Il convient maintenant de préciser le rôle de la faune saprophage dans le fonctionnement des humipedons de Technosols. Pour cela, après avoir décrit les 24 formes d'humus des humipedons de Technosols de la zone d'étude, seront mis en évidence (i) les facteurs abiotiques expliquant la présence des horizons zOH, c'est-à-dire des horizons formés par l'action des saprophages épigés et (ii) les conséquences de la présence de ces horizons sur la qualité chimique des humipedons de Technosols.

La dépendance de la présence des horizons OH avec les facteurs abiotiques locaux tels que la nature de l'horizon sous-jacent et l'identité de la litière principale au-dessus de l'horizon OH ont donc été testés. La Figure 92 présente, pour ces deux tests, les résultats exprimés en nombre de profils présentant ou non un horizon OH. La p-value du test d'indépendance du Khi² réalisé entre la présence de l'horizon OH et la nature de l'horizon sous-jacent est inférieure à 0,01. Ainsi la présence de l'horizon OH sur la zone d'étude est bien dépendant de la nature de l'horizon sous-jacent. En revanche, la p-value du test d'indépendance du Khi² réalisé entre la présence de l'horizon OH et la litière principale dans l'horizon OL est de 0,64. L'hypothèse d'indépendance entre ces deux variables ne peut donc pas être rejetée, ce qui signifie que rien n'indique que la présence de l'horizon OH dépend de l'identité de litière principale constituant l'horizon OL sur la zone d'étude.

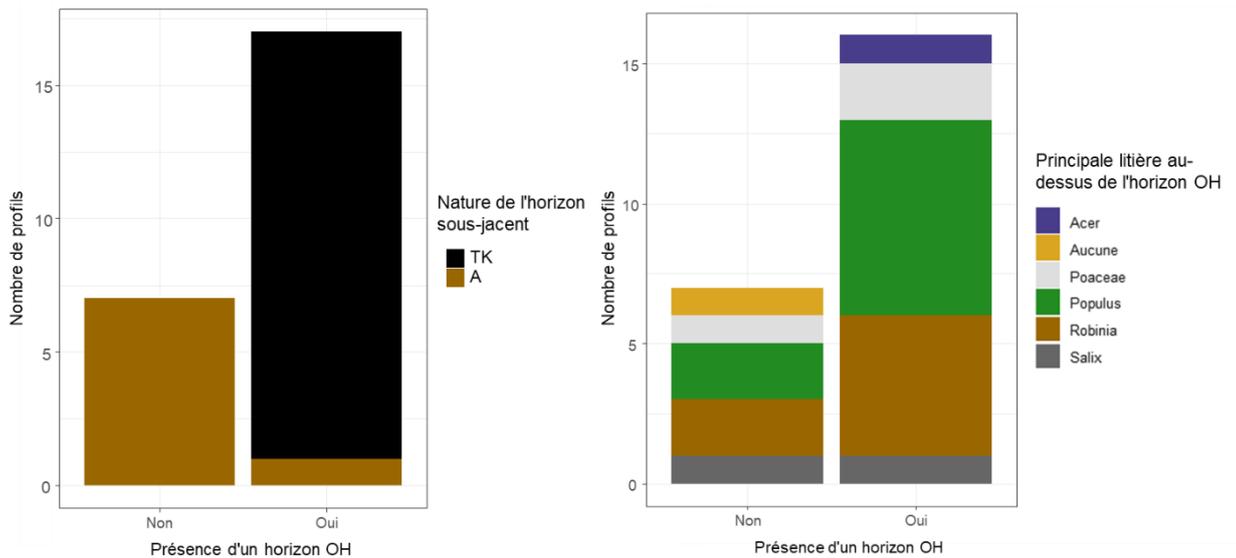


Figure 92 Présence et absence d'un horizon OH en fonction de la nature de l'horizon sous-jacent et de l'identité de la litière principale composant l'horizon OL.

D'après les résultats des compositions chimiques de chaque horizon, présentées dans le Tableau 22, la présence des horizons OH ne peut s'expliquer directement par la composition chimique des horizons sous-jacents. Dans l'hypothèse de départ, les horizons OH sont présents sur les horizons sous-jacents contenant de faibles teneurs en nutriments et de fortes teneurs en métaux. Or, comme le montre la Figure 93, la présence des horizons OH ne dépend pas des teneurs en Zn, Fe ou P. A l'inverse, les horizons OH se rencontrent sur des horizons présentant de fortes teneurs en Corg, mais peu sur des sols présentant de fortes teneurs en K et en Ca. De même, la localisation des barycentres des variables chimiques caractérisant les horizons OL, présentés sur la Figure 94, indique que les teneurs en nutriments et en métaux des litières de la zone d'étude n'expliquent que peu la présence des horizons OH observés. Il semble que les horizons OH soient rencontrés sous les litières ayant les plus fortes teneurs en nutriments et les plus faibles teneurs en métaux et cations. La variabilité des résultats se traduisant par la dispersion des points le long des deux axes de l'ACP rend délicate l'interprétation de ce résultat.

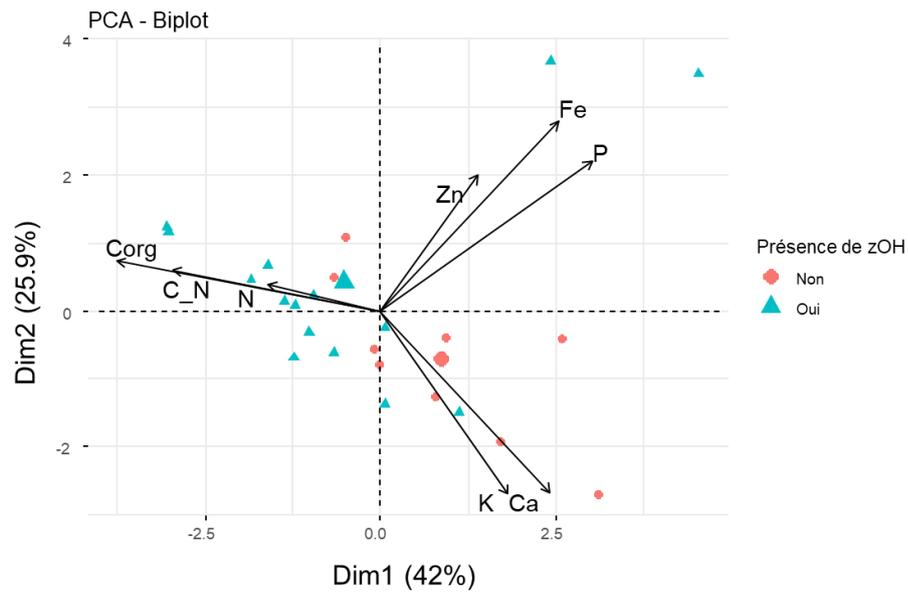


Figure 93 ACP sur les variables chimiques des 24 horizons sous-jacents de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.

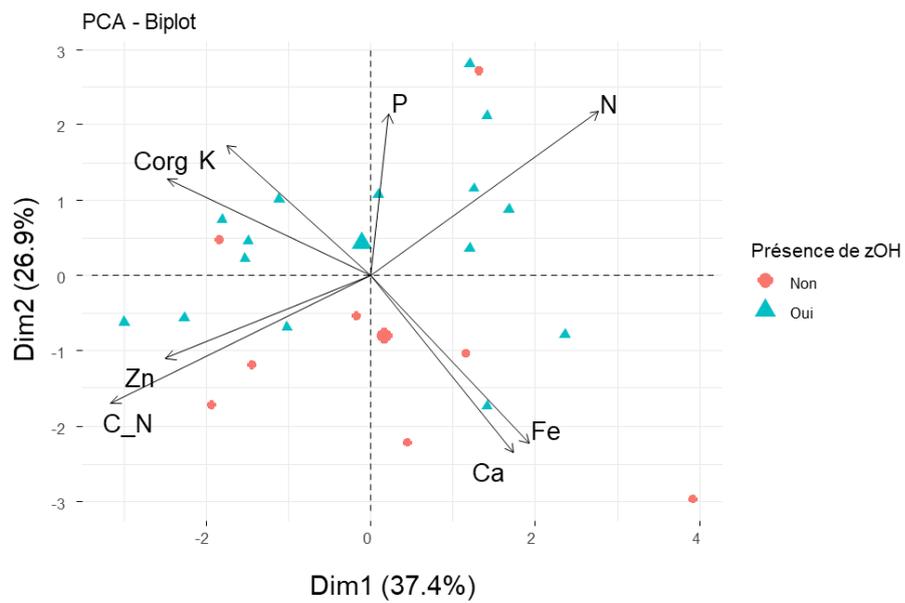


Figure 94 ACP sur les variables chimiques des 23 horizons OL de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.

11.3 Conséquences de l'horizon OH des Techno-moder sur différents paramètres de l'humipédon

11.3.1 Conséquences sur la chimie de l'humipédon

Les teneurs élémentaires mesurées dans les horizons OH des Techno-moder ont été exprimées en pourcentage des teneurs mesurées dans l'horizon sous-jacent afin de déterminer les conséquences de la formation de l'horizon OH de l'humipédon des Technosols. Les résultats sont présentés Figure 95. Parmi les éléments testés, les teneurs en azote mesurées dans l'horizon OH sont statistiquement supérieures de 134 ± 66 % en moyenne à celles mesurées dans l'horizon TK sous-jacent (ANOVA, p-value < 0,01). Conjointement, le C/N est divisé par deux dans l'horizon OH par rapport à celui de l'horizon sous-jacent. Si les différences de teneurs observées entre les deux horizons pour les autres éléments ne sont pas statistiquement significatives, il reste intéressant de noter que les teneurs en P sont 69% plus élevées dans les horizons OH que dans les horizons sous-jacents (p-value = 0,19).

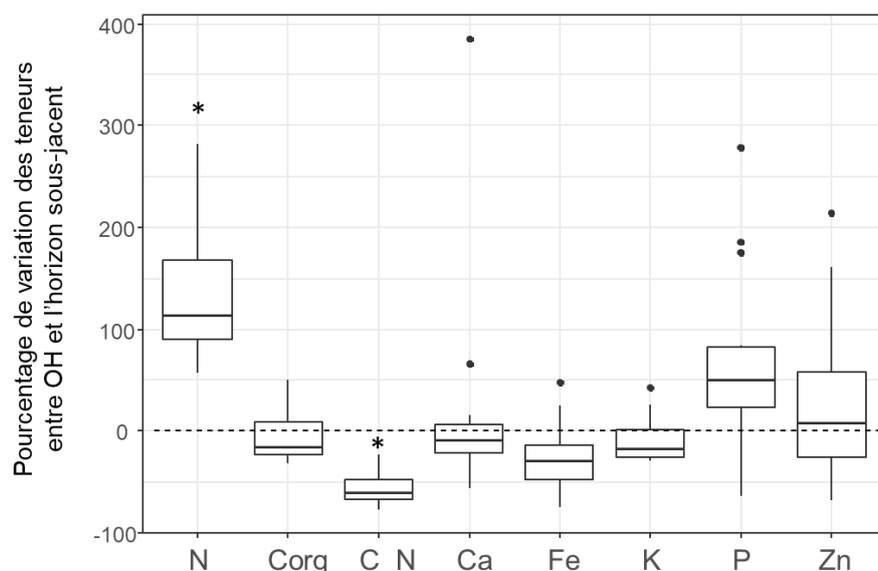


Figure 95 Expression des teneurs élémentaires moyennes des horizons OH des Techno-moder en fonction des teneurs élémentaires moyennes de l'horizon TK sous-jacent. L'astérisque signifie que les teneurs moyennes sont statistiquement différentes entre les deux horizons (n = 14).

11.3.2 Conséquences sur l'ultrastructure des matières organiques néoformées

L'étude de l'ultrastructure des matières organiques néoformées dans les horizons ectorganiques des Technosols du site d'Homécourt a été conduite sur les horizons ectorganiques du profil 14, afin de comparer l'évolution des structures tissulaires et des communautés microbiennes. Ainsi, les structures des feuilles de *Populus*, collectées dans l'horizon OL ont été étudiées ainsi que des déjections de

diplopoïdes, échantillonnées soit dans l'horizon OL, soit dans l'horizon OF ou encore dans l'horizon OH. Enfin, de l'humus, c'est-à-dire des matières organiques humifiées, dont la structure végétale d'origine n'est plus reconnaissable et provenant probablement de déjections d'enchytréïdes et qui forment une grande partie de l'horizon OH, a été étudié. Au sein de ces échantillons (à l'exception du dernier), une analyse élémentaire semi-quantitative a été réalisée par spectroscopie de rayon X à dispersion d'énergie (EDX) pour déterminer les structures porteuses des éléments chimiques d'intérêt, notamment le zinc et le phosphore. Les quantifications sont présentées sur les Annexes 1 à Annexe 9.

Dans les feuilles de *Populus* qui composent la majorité de l'horizon OL du profil 14, les tissus cellulaires sont partiellement biodégradés, comme l'attestent les variations de l'épaisseur des tissus ligneux (Figure 96A, B, C, D) et la présence de champignons vivants (Figure 96C, D). Les contenus cellulaires sont peu humifiés et ne sont pas associés à Zn (Figure 97B), mais présentent une évolution en cours, notamment des réactions de condensation des contenus cellulaires (Figure 96B), qui forment à terme des polyphénols condensés (Figure 96A, D), encore peu présents à ce stade. Ces derniers en revanche sont associés à du Zn et à du P (Figure 98). Dans les échantillons étudiés, l'activité bactérienne est relativement faible d'après le peu de colonies bactériennes observées ; l'activité microbienne est donc surtout dominée par les champignons.

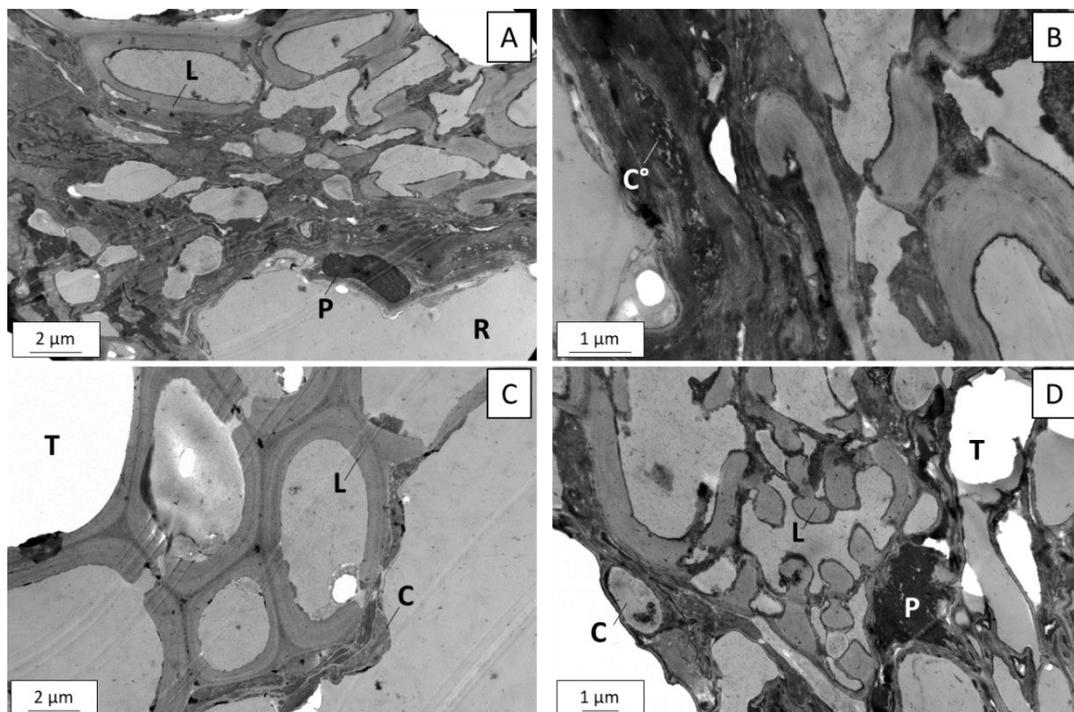


Figure 96 Ultrastructures des constituants des feuilles de *Populus* constituant l'horizon OL de la litière du profil 14. C : champignon, C° : condensations du contenu cellulaire L : tissu ligneux, P : polyphénol condensé, R : résine, T : trou dans la résine.

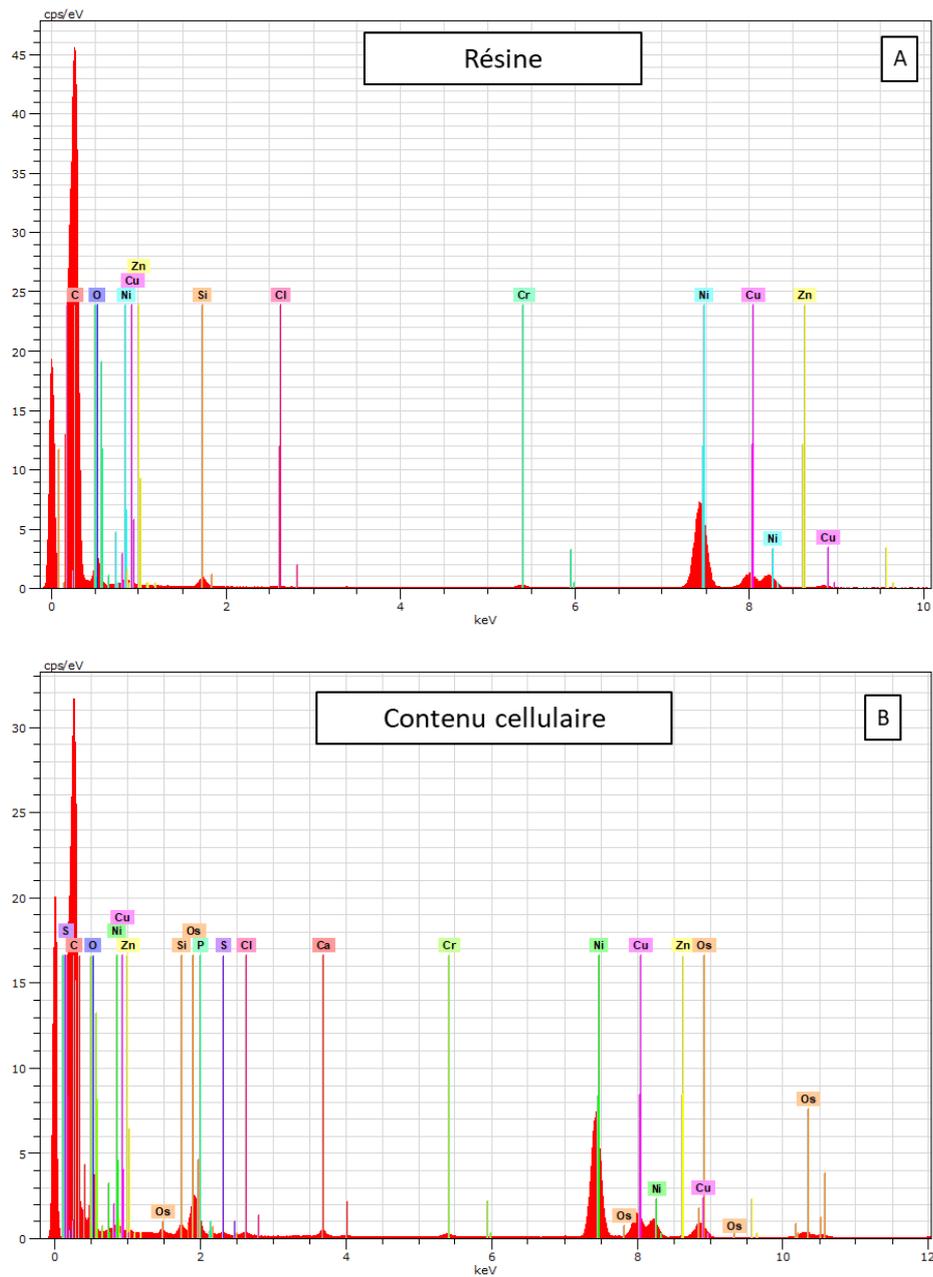


Figure 97 Spectres EDX de la résine (A) et d'un contenu cellulaire (B) au sein d'un échantillon de feuille de *Populus tremula* échantillonné à la surface du profil 14.

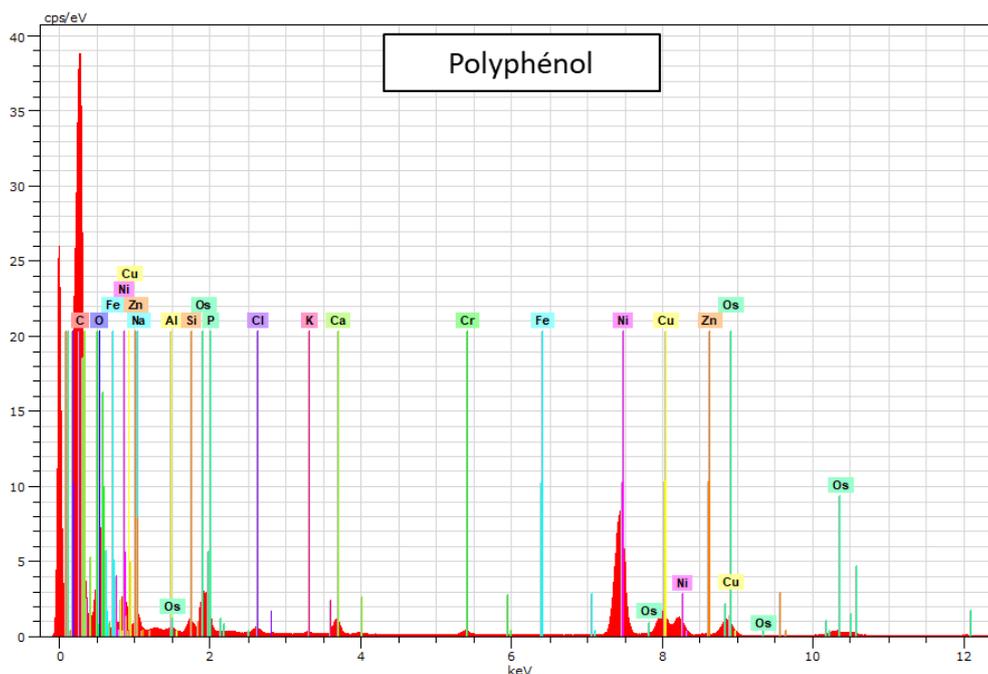


Figure 98 Spectre EDX d'un polyphénol condensé au sein d'un échantillon de feuille de *Populus tremula* échantillonné à la surface du profil 14.

Dans ce même horizon, des déjections de macro-arthropodes saprophages sont produites suite à la consommation des feuilles sénescents qui composent la litière. La structure tissulaire y est plus tassée que dans le matériel initial comme le traduisent les circonvolutions des parois végétales (Figure 99A), dont les amalgames sont associés à du Zn (Figure 101). De nombreuses colonies bactériennes et de champignons se trouvent dans les déjections, soit directement au contact du matériel végétal, soit entourées des exopolysaccharides qu'elles produisent (Figure 99C, D). Les tissus végétaux se montrent plus denses aux électrons, notamment en raison de la présence de nombreux polyphénols condensés, traduisant ainsi un niveau d'humification plus élevé que dans les feuilles non consommées. Cette humification des matières organiques est également mise en avant par la présence de parois mélanisées de champignons, témoins d'une présence fongique passée. La présence de petits minéraux associés à du Zn est également mise en évidence (Figure 100B).

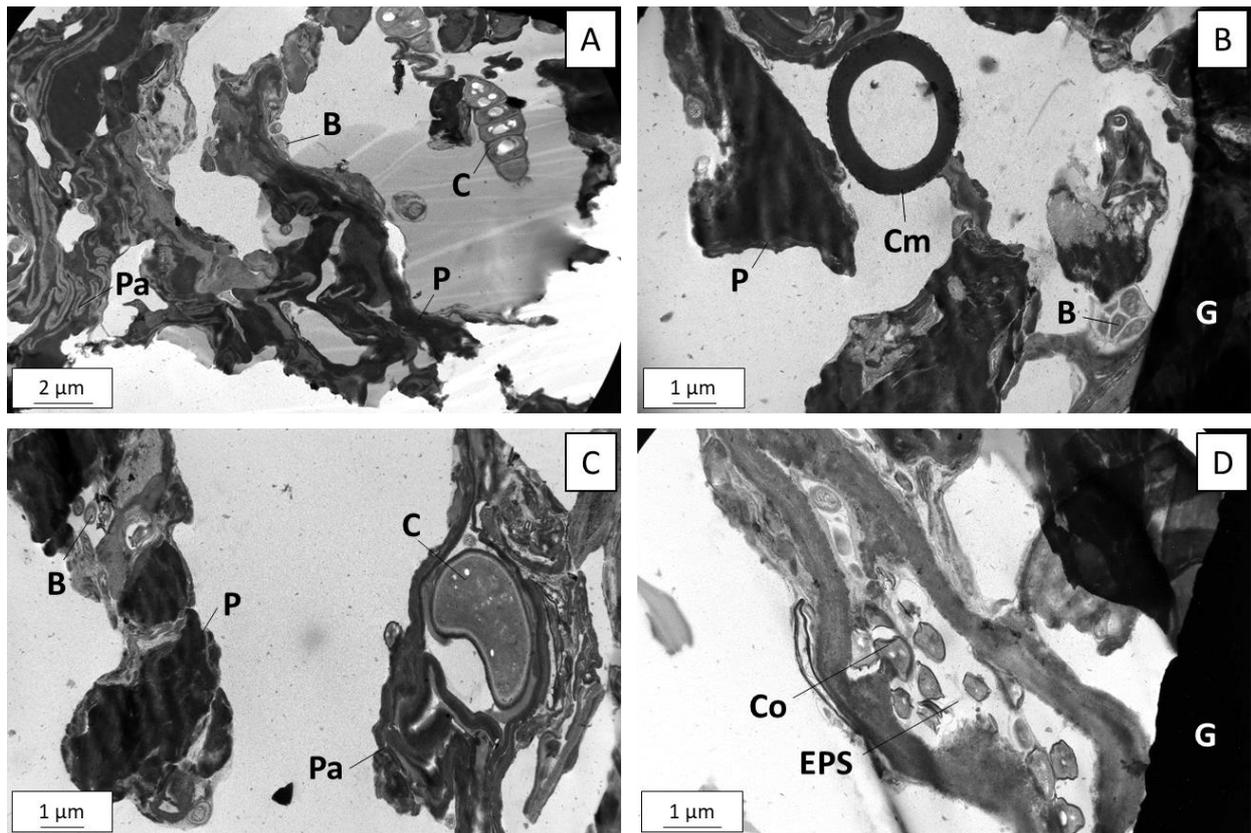


Figure 99 Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OL de la litière du profil 14. B : bactérie, C : champignon, Cm : parois de champignon mélanisée, Co : colonie bactérienne, EPS : exopolysaccharides, P : polyphénol condensés, Pa : parois végétale (G : grille de support de l'échantillon).

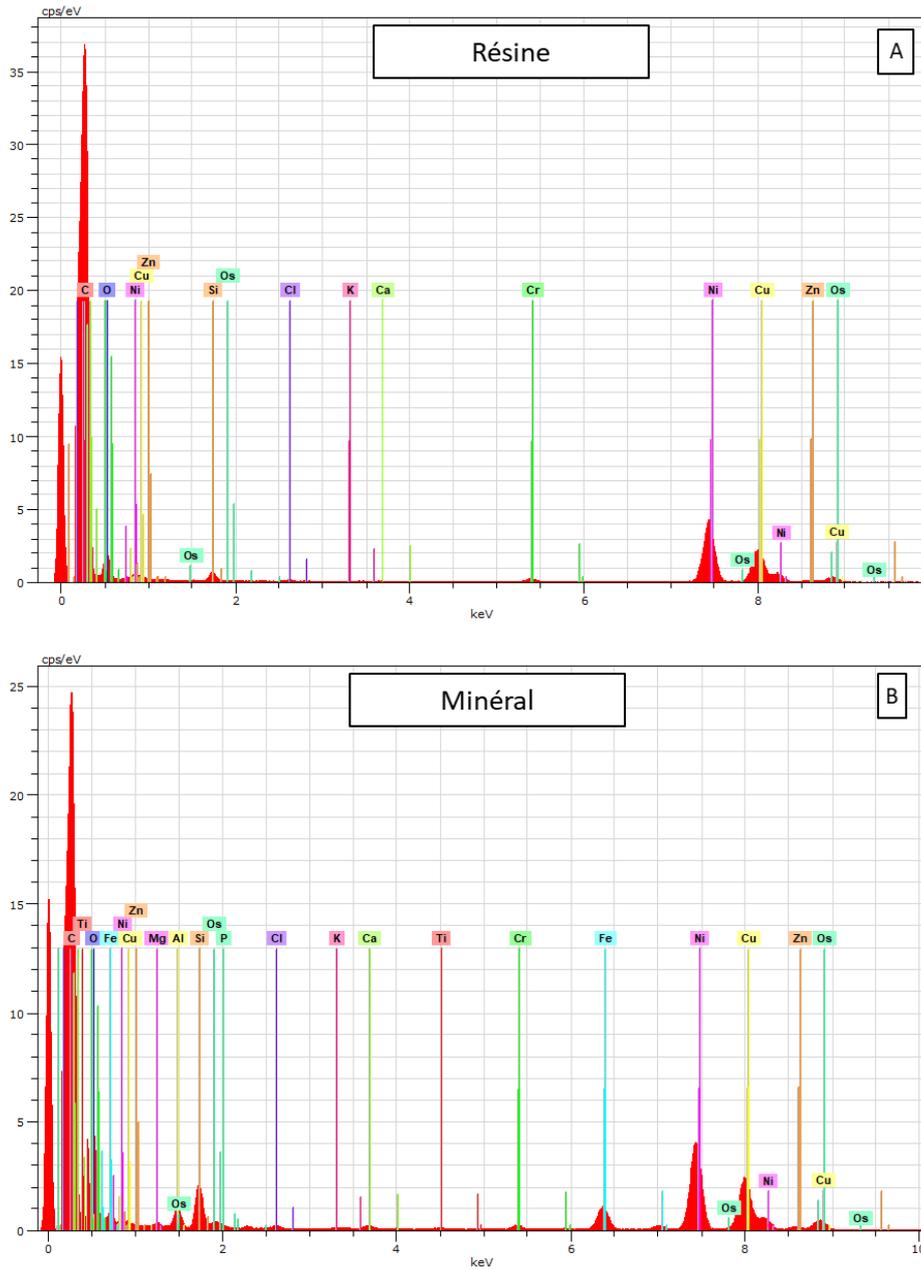


Figure 100 Spectres EDX de la résine (A) et d'un minéral (B) au sein d'une déjection de diplopede prélevée dans l'horizon OL du profil 14.

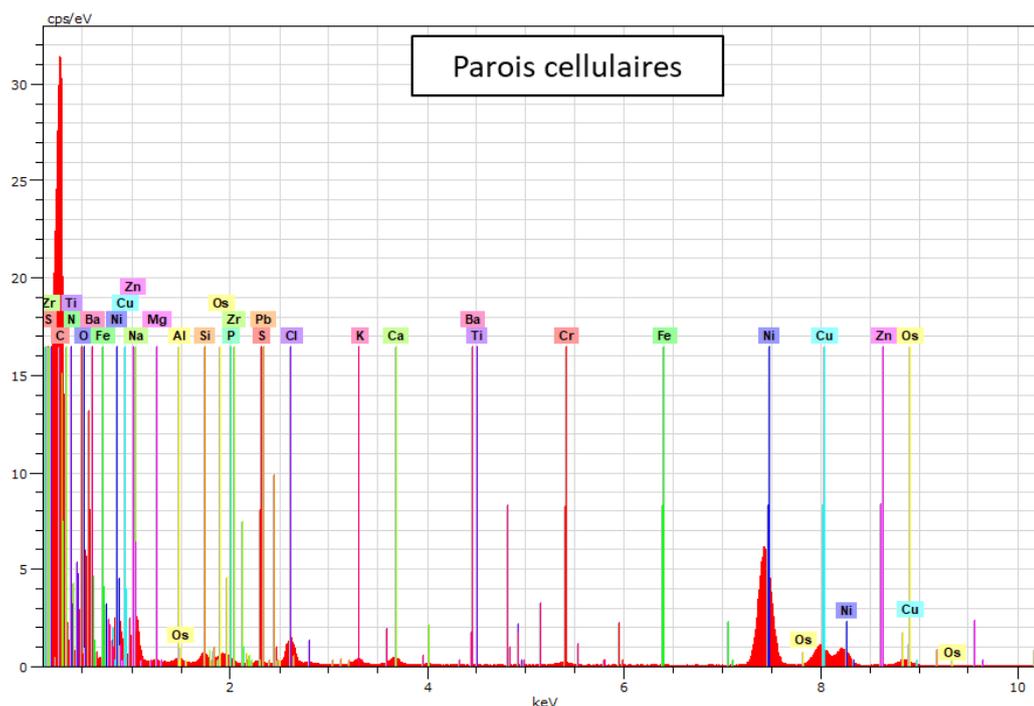


Figure 101 Spectre EDX de parois cellulaires au sein d’une déjection de diplopode prélevée dans l’horizon OL du profil 14.

L’ultrastructure des matières organiques constituant les déjections prélevées dans l’horizon OF sont similaires à celles observées dans les déjections de l’horizon OL. Les déjections sont formées à la fois par un amalgame de tissus végétaux tassés et humifiés, à l’intérieur desquels se trouvent de nombreuses colonies microbiennes. La diversité morphologique des microorganismes témoigne une fois encore des successions d’activités qui ont eu lieu dans les déjections. Les parois mélanisées indiquent l’activité passée de certains champignons, tandis que d’autres sont encore en activité dans les amalgames tissulaires (Figure 102A, C) ou dans les tissus ligneux (Figure 102D). Certains tissus végétaux ne sont pas tassés mais entièrement remplis de polyphénols condensés, très contrastés aux électrons (Figure 102B). Enfin le matériel végétal peut également être associé à des exopolysaccharides d’origine bactérienne.

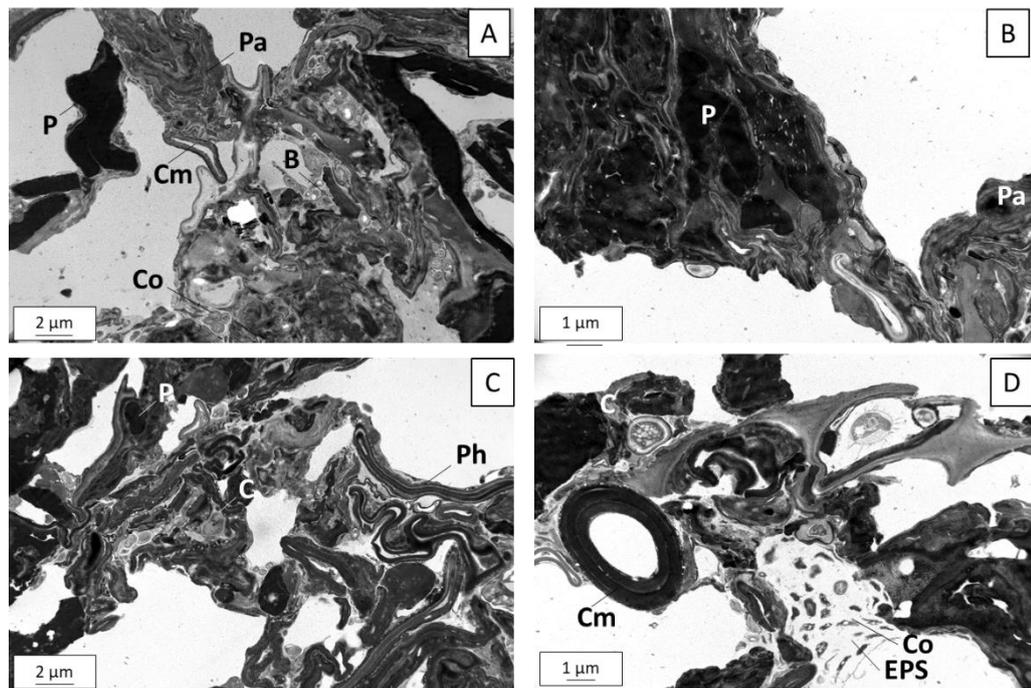


Figure 102 Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OF du profil 14. B : bactérie, C : champignon, Cm : parois de champignon mélanisée, Co : colonie bactérienne, P : polyphénol condensés, Pa : parois végétale, Ph : paroi humifiée.

Dans les déjections de diplopodes prélevée dans l'horizon OH du profil 14, une forte hétérogénéité a été observée en ce qui concerne la présence des microorganismes. Au sein des déjections étudiées, de grands restes tissulaires partiellement biodégradés sont présents. Leurs structures indiquent une humification biochimique par rapport aux feuilles de *Populus* en OL, se traduisant par la présence de nombreux polyphénols condensés dans des amalgames composés de parois végétales (Figure 103A, B). Les polyphénols condensés sont une fois encore associés à du Zn (Figure 104B). La structure des matières organiques indique également une récalcitrance constitutive, comme l'atteste la conservation de la structure des tissus ligneux (Figure 103C). A l'inverse, certains fragments végétaux sont très largement colonisés par les microorganismes, bactéries comme champignons et sont ainsi également associés à des exopolymères, des parois de champignons mélanisées associées à du Zn (Figure 105), des parois végétales ainsi que des polyphénols condensés.

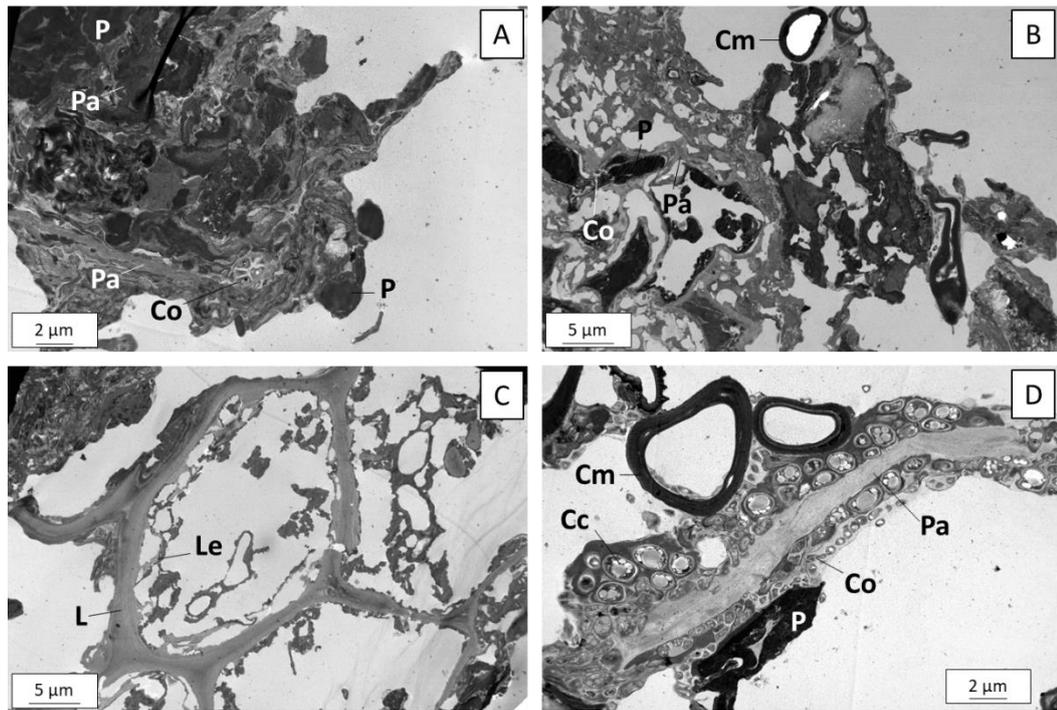


Figure 103 Ultrastructures des constituants d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14. Cm : parois de champignon mélanisée, Cc : colonie de champignon, Co : colonie bactérienne, L : tissu ligneux, Le : figure d'évolution de la lignine, P : polyphénol condensé, Pa : paroi végétale.

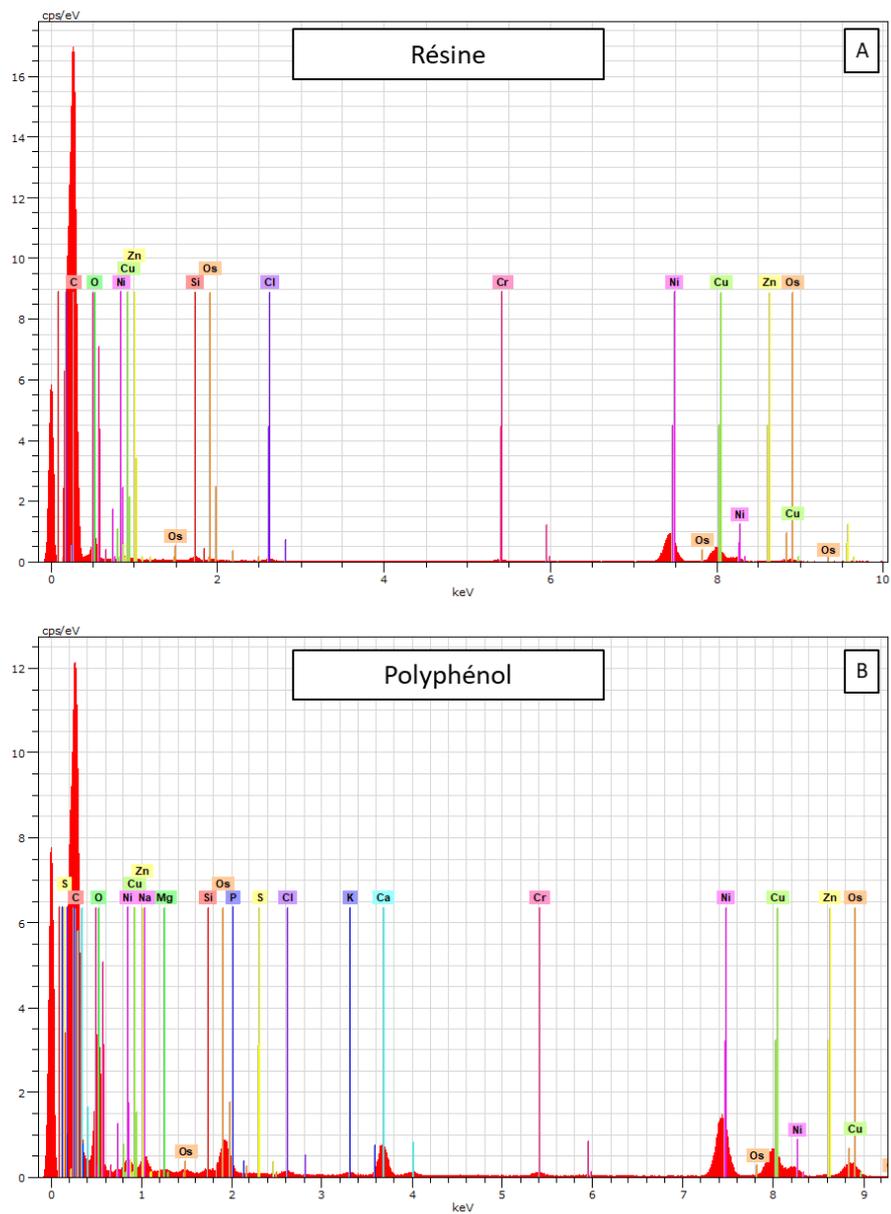


Figure 104 Spectres EDX de la résine (A) et d'un polyphénol condensé (B) au sein d'un échantillon déjection de diploïde prélevée dans l'horizon OH du profil 14.

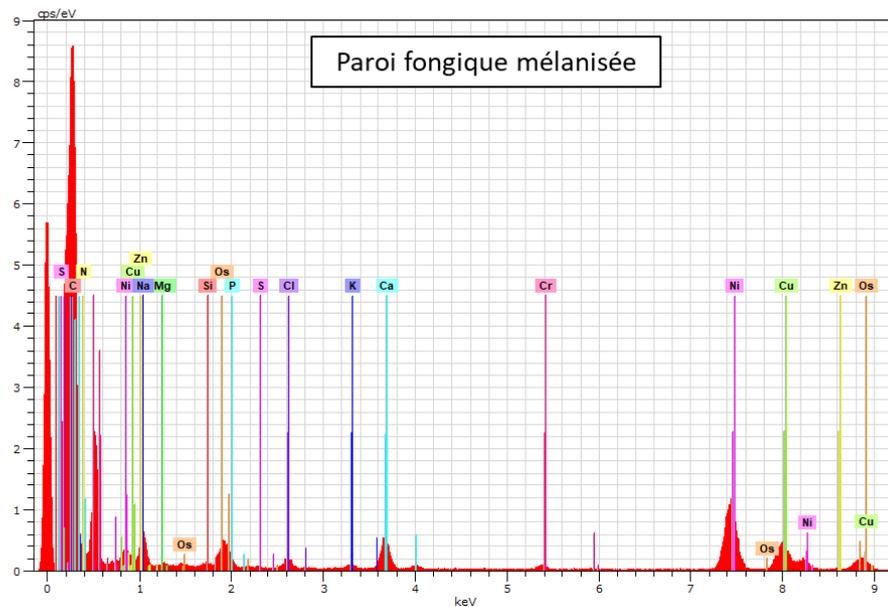


Figure 105 Spectre EDX de paroi fongique mélanisée au sein d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14.

Dans de nombreux constituants de l'humus, assimilés à des déjections d'enchytréides, les structures tissulaires sont semblables à celle décrites dans les déjections de diplopedes. Les tissus des feuilles ingérées sont fragmentés et modérément à fortement tassés (Figure 106). L'humification biochimique y est forte en comparant avec les feuilles de *Populus* en OL, comme le traduisent les polyphénols condensés largement présents (Figure 106D). Les amalgames de tissus végétaux peu denses aux électrons contiennent de nombreuses colonies bactériennes, tandis que les structures les plus humifiées ne présentent que peu d'activité microbienne. Une fois encore, de nombreuses parois mélanisées de champignons sont présentes dans le matériel étudié.

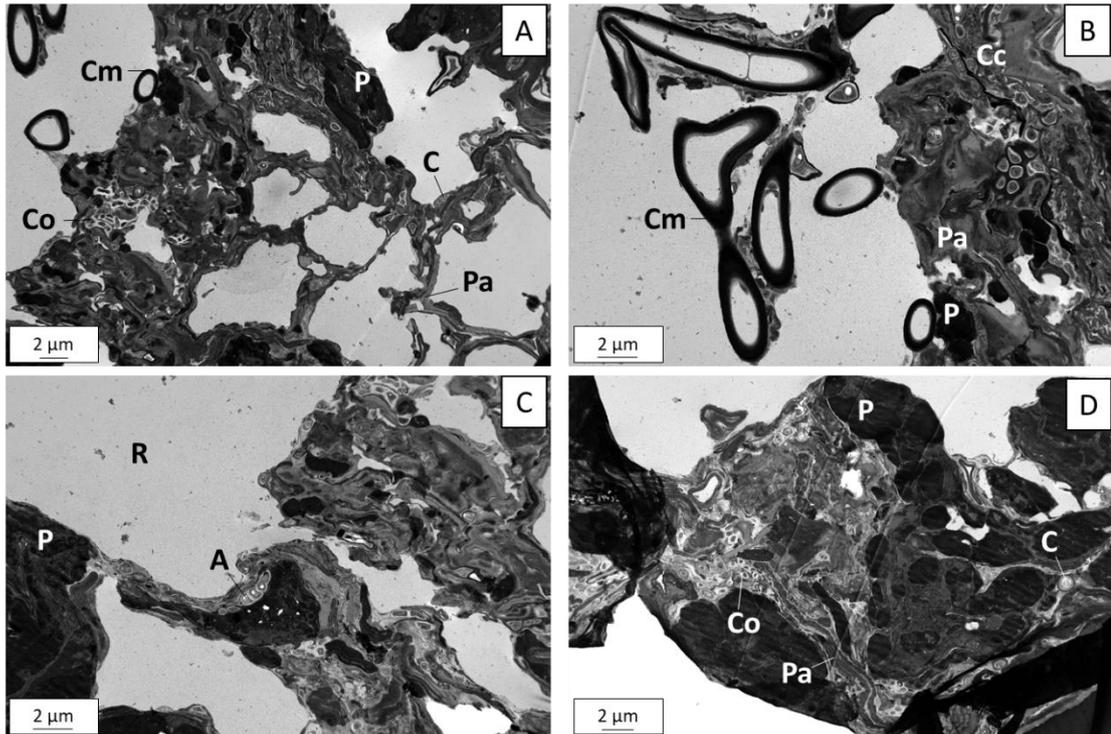
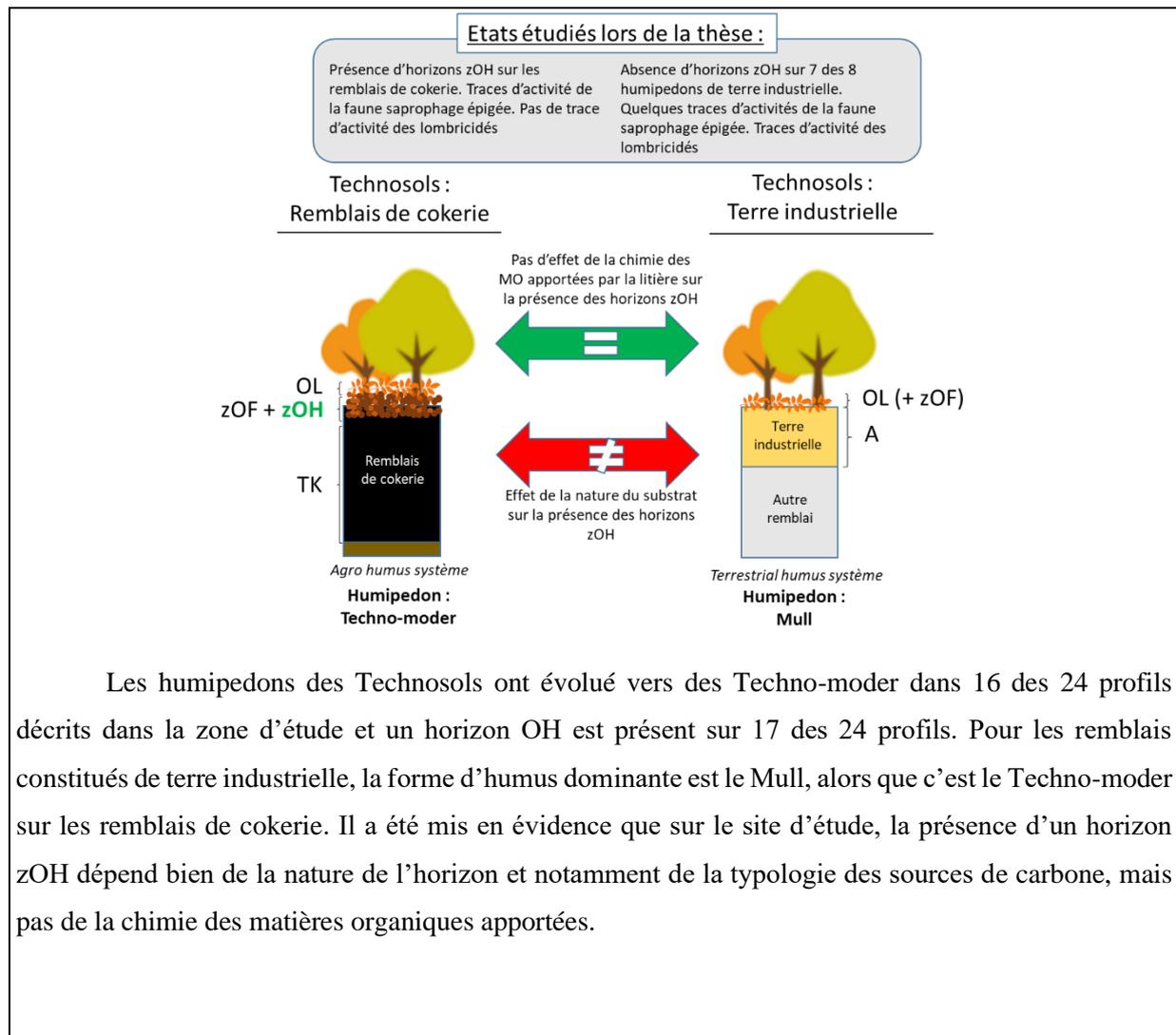
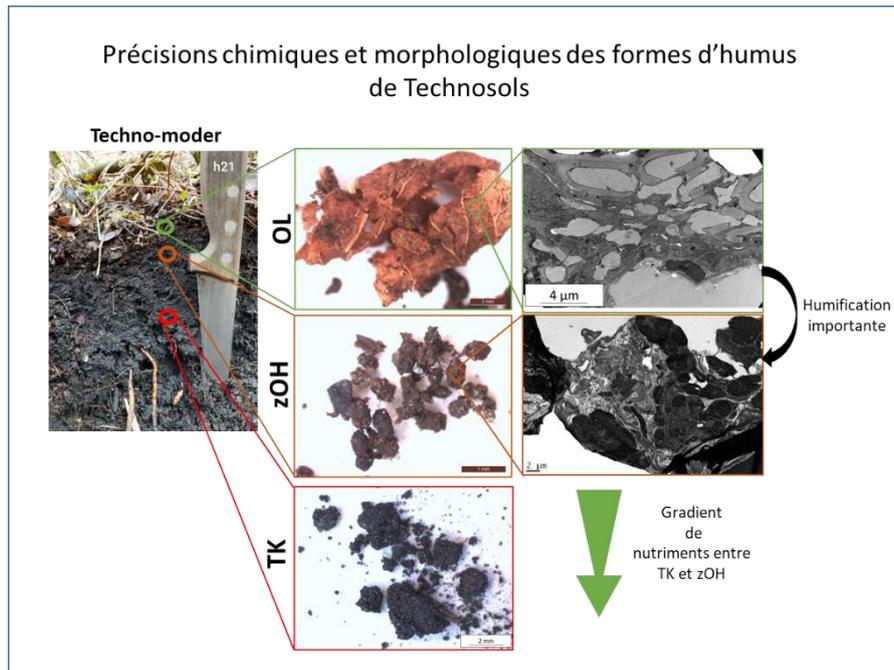


Figure 106 Ultrastructures des constituants de l'humus prélevé dans l'horizon OH du profil 14. A : actinomycète, C : champignon, Cc : colonie de champignon, Cm : paroi de champignon mélanisée, Co : colonie bactérienne, P : polyphénol condensé, Pa : paroi végétale, R : résine.

12 Synthèse des résultats de la partie 3





Le développement de cet horizon zOH sur les Technosols a pour conséquence d'augmenter de 130% en moyenne les teneurs en azote dans l'humipédon ainsi que de 69% les teneurs en phosphore. Les matières organiques néoformées qui s'accumulent sous forme de déjections, sont stabilisées biochimiquement notamment en raison de la nature de leurs constituants (polyphénols condensés, accumulation de matières organiques résultant des activités des microorganismes i.e. mélanine, EPS). De plus, l'action de la faune entraîne également une transformation de l'organisation physique des tissus qui se traduit par une fragmentation et un tassement. Le développement de l'horizon zOH permet l'amélioration de la qualité chimique de l'humipédon des Technosols de friche industrielle.

13 Discussion de la partie 3

13.1 Facteurs abiotiques expliquant le développement des horizons zOH

L'objectif de cette partie était, dans un premier temps de déterminer quels facteurs abiotiques expliquent le développement des horizons zOH sur les Technosols de la friche industrielle d'Homécourt étudiés.

Sur la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt, trois formes différentes sont rencontrées sur une surface d'1,5 ha, au sein d'un même microclimat et en absence de pente. 7 Mull, 1 Moder et 16 Techno-moder ont pu être décrits sur la zone d'étude. 17 horizons zOH formés par l'action des organismes saprophytes ont ainsi été mis en évidence. Les humipedons étaient caractérisés par 5 litières principales, dont 4 provenaient d'arbres feuillus et 1 de la strate herbacée. Les 24 humipedons étaient des Technosols, dont les remblais mis en place à la suite du démantèlement de la cokerie étaient soit constituée de terre industrielle, soit de coke et d'autres sous-produits des activités de la cokerie.

La première hypothèse de cette troisième partie du chapitre (H6.1) était que la présence des horizons zOH dépendrait de la qualité chimique de la litière.

En effet, il existe une relation entre la composition chimique des apports de matières organiques néoformées qui composent les litières des sols forestiers et les formes d'humus. Les Mull, sont généralement présents dans des milieux forestiers dont la litière est riche en azote, a un C/N bas et est pauvre en composés polyphénoliques (Mangenot, 1980; Ponge, 2013, 2003). Les essences présentes sur les Mull ont une croissance rapide, ainsi qu'une faible efficacité de l'utilisation des nutriments (Ponge, 2003). Pour ces raisons, les Mull sont retrouvés en milieux tempérés dans les forêts de feuillus présentant une abondante strate herbacée, ainsi que dans les prairies tempérées (Ponge, 2013). A l'inverse, les Moder sont présents dans des milieux forestiers dont la litière est riche en polyphénols, ou dont le C/N est élevé (Mangenot, 1980). Ainsi les Moder sont généralement retrouvés sous les forêts de conifères tels que l'épicéa (Ponge, 1984), le sapin de Douglas (Bal, 1970) ou de feuillus tels que le chêne rouge (Bal, 1970). Mais la complexité des Moder réside dans le fait que cette forme peut être transitoire et ainsi être présente sous les mêmes espèces de plantes que le Mull. De telles observations ont été réalisées pendant les stades de régénération d'une forêt d'épicéa (Bernier and Ponge, 1994). Ces auteurs ont montré comment, sous une même essence végétale, les communautés de faune saprophyte et les formes d'humus pouvaient évoluer en fonction des stades sylvigénétiques. Une compétition pour les nutriments et l'acidification du sol seraient les principales causes de l'exclusion des lombricidés et ainsi du passage du Mull au Moder (Bernier and Ponge, 1994; Salmon et al., 2006; Trap et al., 2011). A la fin de la phase de croissance des épicéas, l'augmentation de la quantité de nutriments disponibles pour les lombricidés permettrait de nouveau leur installation et le passage du Moder au Mull.

Sur la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt, l'ensemble des litières composant les 24 profils provenait de feuillus et aucune ne provenait de conifères. Les litières provenaient essentiellement d'essences telles que *Robinia pseudoacacia* ou encore *Populus tremula*, connues pour être des espèces pionnières. Ces espèces ont de forts besoins en luminosité (Cierjacks et al., 2013) et sont capables de se développer sur des sols présentant de très larges gammes de pH et de texture (Huntley, 1990). Ces espèces sont également caractéristiques des sols dégradés, industriels ou contaminés par des métaux lourds (Cierjacks et al., 2013; Hermle et al., 2007; Lucisine, 2015). Les résultats des analyses chimiques ont permis de mettre en évidence la variabilité chimique existante entre les litières des différentes espèces de plantes de la zone étudiée. Les teneurs en azote les plus importantes, mesurées dans les litières de *R. pseudoacacia*, peuvent s'expliquer par la capacité de cette espèce à fixer l'azote atmosphérique grâce à une association symbiotique avec des bactéries fixatrices d'azote dans ses nodules racinaires (Boring and Swank, 1984). A l'inverse, les fortes teneurs en métaux à l'échelle de la zone d'étude tels que le zinc et le cadmium, mesurées dans les genres *Salix* et *Populus* peuvent s'expliquer par la capacité de ces essences à accumuler les métaux (Durand et al., 2010; Hermle et al., 2007). Malgré cette variabilité chimique des litières de la zone d'étude, les résultats de cette partie du chapitre ne permettent pas de mettre en évidence une relation entre la présence des horizons zOH et la qualité chimique de la litière. Si la litière de *R. pseudoacacia* présente à la fois les plus importantes teneurs en azote et les plus faibles teneurs en métaux tels que le zinc et le cadmium, un horizon zOH se trouve sous 6 des 8 horizons OL dans lesquels cette litière est la principale. A l'inverse, 3 des 7 litières retrouvées sur les Mull de la zone d'étude étaient principalement constituées de *Salix* et de *Populus*, dont les qualités chimiques peuvent être considérées comme les moins bonnes, en raison de leurs teneurs en métaux lourds. L'hypothèse selon laquelle la présence des horizons zOH sur l'humipédon des Technosols de la zone étudiée dépend de la qualité de la litière ne peut donc pas être validée.

Les secondes et troisièmes hypothèses (H6.2 et H6.3) étaient que la présence d'un horizon zOH dépendrait de la nature et de la chimie de l'horizon sous-jacent.

En effet, il a été mis en évidence que les caractéristiques physico-chimiques des horizons de surface peuvent, à travers différents mécanismes, conduire au développement d'une forme d'humus plutôt qu'une autre. Comme montré précédemment, l'acidification des sols, causée par la décomposition des matières organiques de la litière par les champignons, peut conduire à la transition du Mull vers le Moder en créant des conditions abiotiques délétères pour les lombricidés anéciques (Bernier and Ponge, 1994; Trap et al., 2011). Sur les 24 profils étudiés, les horizons sous-jacents des horizons ectorganiques des humipédons de Technosols avaient tous un pH neutre. Pourtant, 17 humipédons présentaient un horizon zOH. Le pH des substrats utilisés dans la mise en place des Technosols ne semble donc pas être un facteur déterminant dans l'évolution des formes d'humus. Il est d'ailleurs intéressant de noter que le

seul Moder présent sur la zone étudiée avait également un pH supérieur à 7 dans l'horizon A sous-jacent. C'est bien la morphologie des constituants des horizons ectorganiques qui permettent de classer cet humus comme Moder.

Un manque de nutriments dans les sols peut également expliquer la présence d'un Moder. En effet, une transition d'un Moder vers un Mull a été observée 10 ans après l'apport d'éléments fertilisants dans une parcelle de forêt de hêtre en milieux acide, avec une colonisation concomitante du sol par les lombricidés et de champignons de pourriture blanche (Toutain, 1987). Un manque de minéraux, notamment de certains cations dans l'horizon sous-jacent peut également expliquer la présence soit d'un Mull, soit d'un Moder et ce sous une litière donnée (Toutain, 1987). Le mécanisme sous-jacent réside dans l'insolubilisation de la matière organique soluble au contact des minéraux, notamment phylliteux, dans les Mull, tandis que dans les Moder, les matières organiques solubles percolent en complexant le fer et l'aluminium (Toutain, 1987). Or, sur les 24 profils d'humipédons de Technosols de la zone étudiée, la teneur en fer dans les horizons sous-jacents était la plus élevée dans l'horizon sous-jacent du Moder. Les teneurs en fer dans les horizons A des Mull et TK des Techno-moder étaient très proches et ne permettent pas d'affirmer que cet élément est responsable du développement de l'une ou l'autre des formes observées. D'un point de vue fonctionnel, sur les Technosols étudiés, la mise en évidence des fines particules de charbons dans les horizons zOH peut participer, notamment en raison de leur forte capacité de sorption, à retenir les cations dans au sein de la matière organique anthropique dans cet horizon (Yan et al., 2007).

D'autres études ont permis de montrer que les teneurs en métaux dans l'horizon sous-jacent pouvaient également être le principal facteur entraînant la présence des Mull ou d'un Mor en surface de l'humipédon de Technosols. Gillet et Ponge (2002) ont montré qu'il existait un seuil de teneur en zinc dans l'horizon sous-jacent de la litière, à partir duquel on observait le développement d'horizons ectorganiques, dont l'épaisseur pouvait atteindre plus de 17 cm (Gillet and Ponge, 2002). Ils ont estimé à 20000 mg.kg⁻¹ la teneur en zinc entraînant la transition abrupte entre le Mull et le Mor. Les teneurs extrêmes en métaux, qui s'accumulent dans les matières organiques en surface de l'humipédon peuvent conduire certains organismes, comme les collemboles, à chercher d'autres sources de nourriture dans les horizons sous-jacents ou bien encore être délétères à certains comme les lombricidés (Gillet and Ponge, 2002). Sur la zone étudiée de la friche industrielle d'Homécourt, les teneurs en zinc dans les horizons sous-jacents ne sont pas un bon prédicteur de la présence des horizons zOH mis en évidence. Bien que les teneurs en zinc dans les horizons sous-jacents, qu'ils soient issus des terres industrielles ou des remblais de cokeries, sont supérieures au fond géochimique de la région (Darmendrail et al., 2000), elle restent relativement faibles au regard des teneurs existantes dans certains Technosols (Gillet and Ponge, 2002; Huot et al., 2014). Entre le Moder et les Techno-moder étudiés sur cette zone les teneurs en zinc sont de l'ordre de 400 mg.kg⁻¹ dans les horizons zOH, mais les teneurs en zinc sont 2,5 fois plus importantes dans les horizons sous-jacents des Techno-moder que dans celui du Moder. Il faut noter que

la variabilité des teneurs en zinc dans les horizons sous-jacents des Techno-moder était très élevée et qu'un seul Moder a été trouvé parmi les 24 profils, rendant cette comparaison peu robuste. Les conséquences des teneurs en zinc dans les horizons ectorganiques de la zone étudiée seront discutées dans la section 13.2.

Ainsi, sur la zone étudiée de la friche industrielle d'Homécourt, la présence de l'horizon zOH est liée à la nature du substrat utilisé lors de la réhabilitation, mais les caractéristiques chimiques ne permettent pas de mettre en évidence les éléments spécifiques qui pourraient être à l'origine des formes observées. Les conditions physiques au sein du substrat jouent probablement un rôle prépondérant sur l'évolution des formes d'humus sur les Technosols et mériteraient plus d'attention. De même, il est probable que les matières organiques anthropiques de l'horizon zOH soit un facteur important de son évolution.

13.2 Conséquences du développement de l'horizon zOH sur le fonctionnement de l'humipédon des Technosols de friche industrielle

Dans un second temps, l'objectif était de déterminer quelles étaient les conséquences du développement de l'horizon zOH, donc des produits de l'activité de la faune saprophyte, sur la structure morphologique et la chimie élémentaire des matières organiques néoformées de l'humipédon des Technosols de la friche industrielle d'Homécourt.

Les résultats de cette troisième partie indiquent que dans les Technosols, dont l'horizon sous-jacent est constitué de remblais de cokerie, la teneur en carbone organique est similaire dans l'horizon sous-jacent et dans l'horizon zOH. En revanche il a été mis en évidence les différentes typologies de ces MO (cf. partie 2 de ce chapitre) Les deux typologies de matières organiques superposées dans l'humipédon des Technosols de la zone étudiée, pourraient conduire à des dynamiques différentes du carbone, notamment en raison de leurs structures chimiques (Laird et al., 2008). Si les remblais de cokerie n'ont pas été étudiés à l'échelle ultrastructurale dans la thèse, leur structure microscopique a largement été décrite dans la littérature (Field et al., 2018; Kurosaki et al., 2003; Xing et al., 2015). Ces matières organiques sont très stables dans le sol, en raison d'une minéralisation lente (Bamminger et al., 2014; Biache et al., 2013; Lindemann et al., 1989; Wang et al., 2016). De plus, la forte porosité qui caractérise les matières organiques anthropiques peut également participer à la rétention des cations et des métaux dans l'humipédon.

Concernant les MO néoformées en surface, leur évolution morphologique traduit également d'une stabilisation, à la fois par l'augmentation de l'occurrence des polyphénols condensés, peu biodégradables (Toutain, 1987) et par la présence de nombreux exopolymères bactériens qui constituent une des formes les plus stables de matières organiques dans les sols (Cotrufo et al., 2015). Leur évolution chimique peut également permettre de mettre en évidence cette stabilisation. En effet, l'étude

ultrastructurale des matières organiques néoformées sur les Technosols indique à la fois l'action de biodégradation, réalisée par les champignons dans l'horizon OL, mais également une évolution de leur activité et plus précisément une diminution de cette dernière avec le passage de l'horizon OL à l'horizon zOH. La forte occurrence de parois de champignons mélanisées dans les déjections indique une activité passée, pouvant résulter de l'épuisement des ressources accessibles dans un microsite donné pour les taxons présents (Watteau et al., 2002).

De plus, dans les Techno-moder de la zone étudiée, les teneurs en Zn tendent à augmenter entre l'horizon OL et l'horizon zOH, puis entre l'horizon zOH et l'horizon sous-jacent. Les espèces végétales présentes sur la zone étudiée, telle que *P. tremula* ou encore le genre *Salix* peuvent accumuler le Zn (Durand et al., 2010; Hermle et al., 2007; Todeschini et al., 2011) et ainsi expliquer les teneurs observées dans l'horizon OL. Les résultats des analyses EDX ont ensuite permis de mettre en évidence la présence de Zn à la fois associé aux polyphénols condensés et aux parois mélanisées des champignons dans les déjections constituant l'horizon zOH. L'association du Zn avec les parois mélanisées des champignons pourrait traduire d'un transport de cet élément par le mycélium, qui pourrait ainsi conforter cette hypothèse, précédemment discutée dans la première partie de ce chapitre. Mais il pourrait également s'agir d'une complexation similaire à celle des polyphénols. Dans les deux cas, la fixation du zinc sur ces complexes organiques peut participer à la stabilisation biochimique des matières organiques néoformée sur les Technosols (Gillet and Ponge, 2006). Le Zn est également associé à des minéraux d'après les résultats de l'EDX. Ainsi les teneurs en Zn dans l'horizon zOH dépendent également des sources de Zn de l'horizon sous-jacent.

Le développement de l'horizon zOH en surface de l'humipédon des Technosols étudiés a également conduit à un enrichissement en nutriments, notamment en azote et en phosphore en surface de l'humipédon. L'azote et le phosphore étant deux éléments majeurs dans la nutrition des plantes (Hawkesford et al., 2014), la formation de l'horizon zOH améliore donc la fertilité minérale potentielle des humipédons de Technosols. En effet, cette amélioration est dite potentielle, car, si les teneurs élémentaires augmentent, la disponibilité pour les plantes reste à préciser. Les teneurs en azote élevées dans l'horizon zOH sont dues, d'une part, à la présence de nombreuses substances polyphénoliques condensées, mises en évidence par les observations ultrastructurales des matières organiques néoformées et qui résultent de la condensation des polyphénols et des protéines présents lors de la sénescence (Toutain, 1981). Ces composés sont ainsi constitués d'une part importante d'azote, toutefois stabilisé par les composés phénoliques (Mangenot, 1980) donc peu biodisponibles. Ces fortes teneurs en azote sont caractéristiques des horizons zOH des Moder étudiés dans les humipédons peu anthropisés. En effet, les principaux acteurs de leurs dégradations, donc de la minéralisation de l'azote, sont les lombricidés anéciques et les champignons de pourriture blanche (Toutain, 1987), qui caractérisent les Mull. Les organismes, notamment saprophages, à l'origine de la formation des Moder (enchytréides, isopodes, diplopodes, oribates) ne métabolisent pas les polyphénols condensés. Certains de ces

organismes saprophages participent néanmoins à l'évolution de ces composés phénoliques, soit en métabolisant les tannins contenus dans les litières (Coulis et al., 2009) soit en les déstabilisant partiellement lors du transit en raison des variations du pH intestinal (Frouz et al., 2015b). Les résultats de ce chapitre montrent néanmoins que les polyphénols condensés constituent une part importante de la MO néoformée dans l'horizon zOH d'un humipedon de Technosol. La forte occurrence de microorganismes, notamment de bactéries dans les MO constituant les horizons zOH participent également à la l'augmentation des teneurs en azote, puisque l'azote constitue une part importante de la biomasse microbienne (Heuck et al., 2015; Makino et al., 2003). La production d'enzyme extracellulaire par les microorganismes peut également expliquer les teneurs en azote élevées dans les horizons zOH.

En ce qui concerne le phosphore, les analyses en EDX ont permis de mettre en évidence que le P contenu dans l'horizon zOH était à la fois associé aux minéraux et aux polyphénols et pourrait donc provenir à la fois de la litière et des remblais. Andreetta et al. (2016), ont mis en évidence que les teneurs en P contenu dans les horizons ectorganiques étaient plus fortement corrélées aux teneurs en P dans l'horizon sous-jacent, qu'aux teneurs en P de la litière (Andreetta et al., 2016). Mais cette corrélation serait plus faible dans les Moder que dans les autres formes d'humus. Le mécanisme proposé est que dans les Moder, le lessivage en profondeur des ions Fe^{3+} et Al^{3+} par les matières organiques solubles résultant de l'activité des champignons, diminue la capacité de complexation vis-à-vis du P qui est donc solubilisé. Ainsi le mécanisme sous-jacent est une nouvelle fois lié au pH du Moder dans les sols peu anthropisés. En raison du pH élevé mesuré dans les Techno-moder, les dynamiques élémentaires ne sont vraisemblablement pas analogues à celles du Moder. Les observations de P associé aux matières organiques sont également en accord avec les résultats de Nommik (1978), qui a montré que le P apporté peut être insolubilisé en se liant aux matières organiques constituant les horizons ectorganiques des humipedons. Bien que cela n'ait pas été testé durant la thèse, il est possible que les matières organiques anthropiques présentent dans l'horizons zOH participent également à la stabilisation du P (Yan et al., 2007)

Un schéma récapitulatif des différences chimiques observées entre l'horizon zOH et l'horizon sous-jacent pour les trois éléments mentionnés ci-dessus, ainsi que les mécanismes sous-jacent est proposé sur la Figure 107.

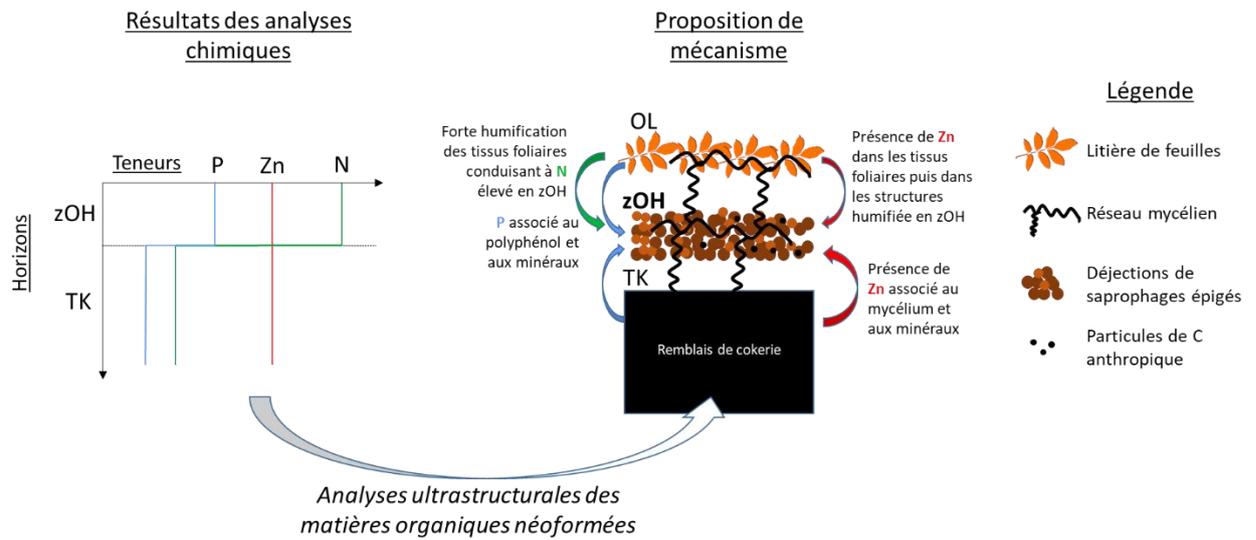


Figure 107 Principales conséquences du développement de zOH sur la chimie de l'humipédon des Technosols

14 Conclusion du chapitre 4

Les résultats de ce chapitre permettent donc de proposer un modèle expliquant la formation de l'humipédon des Technosols mis en place à partir du substrat de reblais de cokerie, définissant ainsi les différentes étapes du processus de « Moderisation » (Figure 108). La moderisation d'un humipédon de Technosol pourrait alors être définie comme le développement d'un horizon zOH en surface de l'humipédon sous l'action des communautés de saprophages épigés.

Ce processus traduit ici l'évolution du système d'humus qui caractérise le Technosol. Dans un premier temps, un humipédon constitué de reblais de cokerie peut être défini comme un Techno humus (Zanella et al., 2018), dont les caractéristiques physico-chimiques dépendent de la nature du substrat utilisé (cf. chapitre 3). Dans un deuxième temps, une végétation spontanée, constituée d'espèces pionnières se développe et conduit à la production de matières organiques néoformées (cf. ce chapitre, partie 2). La capacité des plantes à coloniser et à se développer sur les Technosols dépend également de la qualité physico-chimique (nutriments, contamination), donc de la nature, du substrat initialement utilisé (Krzaklewski et al., 2012; Lebrun et al., 2017). La MO néoformée par la litière et les racines constitue la principale source de nourriture d'une communauté de faune saprophage épigée, tels que les diplopodes, collemboles, acariens oribates (chapitre 3), mais également les enchytréides (ce chapitre, partie 2). L'action de transformation des MO néoformées réalisée par la faune saprophage épigée conduit à une forte production de déjections holorganiques en surface. Ces déjections s'accumulent alors en surface par deux mécanismes. Le premier est l'exclusion des lombricidés anéciques en raison du filtre abiotique que représente les caractéristiques physico-chimiques des reblais utilisés initialement (chapitre 3). Le second résulte de la stabilisation et de l'humification des matières organiques constituant les déjections, sous formes de substances polyphénoliques condensées associées à l'azote, d'hyphes mycéliens mélanisés ou encore d'exopolymères bactériens. Le développement d'horizons ectorganiques analogues à ceux décrits dans les Moder qui en résulte permet maintenant de classer cet humipédon en « Agro humus système » (Colombini et al., 2020; Zanella et al., 2018).

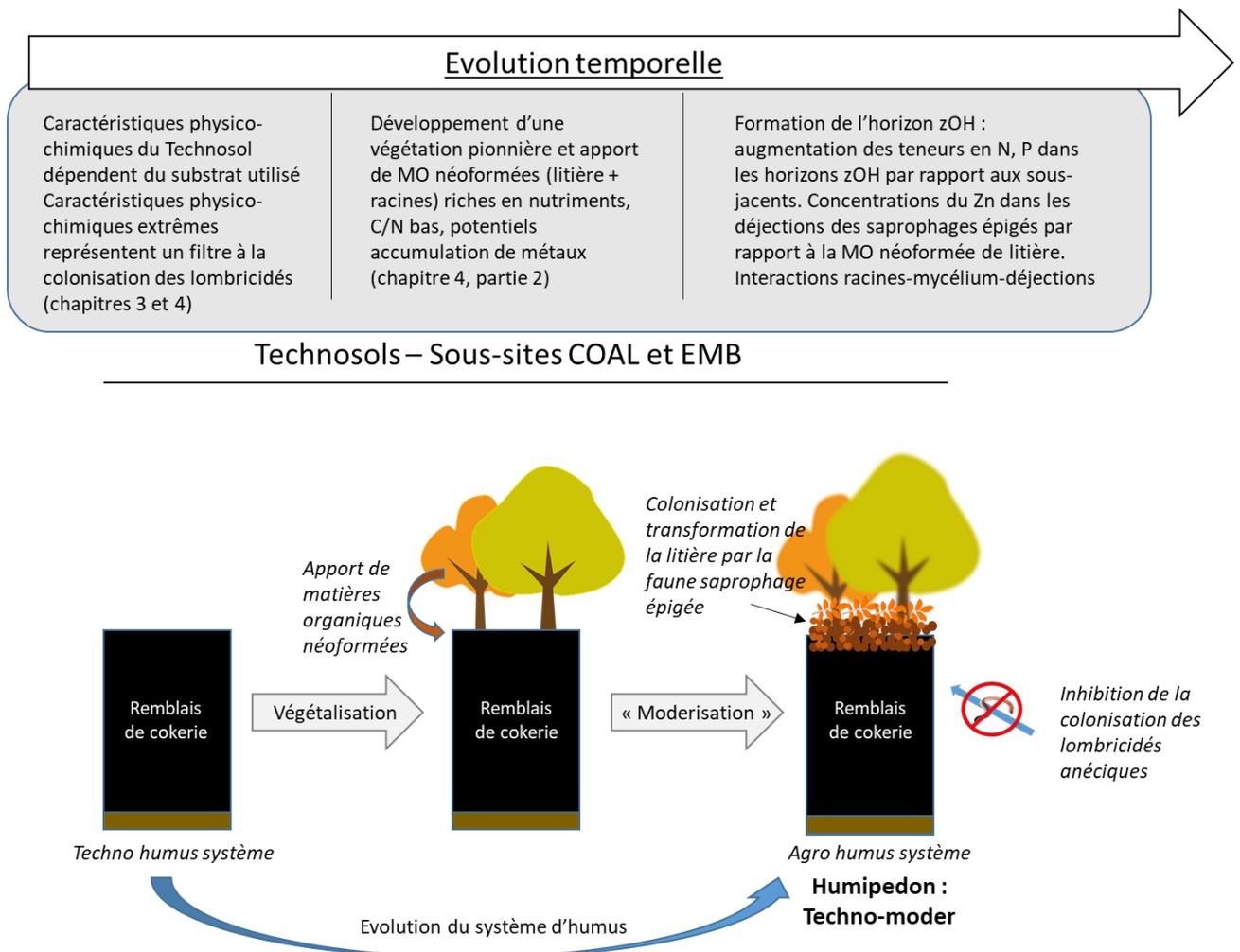


Figure 108 Schéma représentant le développement d'un humipédon de Technosols constitués de remblais de cokerie.

A l'aide de ce schéma il est donc possible de répondre partiellement à la question « peut-on prévoir l'évolution morphologique de l'humipédon d'un Technosol de friche industrielle ? ». Il semble en effet possible de prévoir une modérisation de l'humipédon des Technosols, si le substrat utilisé ne permet pas l'installation d'une communauté de lombricidés anéciques mais qu'il permet le développement d'une strate arbustive ou arborée. Cependant, certaines hypothèses doivent encore être vérifiées afin de conforter le processus de modérisation proposé ici. Il s'agit notamment de vérifier la présence effective de lombricidés anéciques dans les Mull de la zone étudiée. En effet, si lors de l'échantillonnage des sols, des lombricidés ont été observés (Cf. Annexe 10), un échantillonnage similaire à celui réalisé dans le chapitre 3 est nécessaire pour valider cette hypothèse. Dans les sols faiblement anthropisés, les champignons de pourritures blanches peuvent notamment être les acteurs principaux de la transformation de la litière et de la disparition des horizons zOH, même en l'absence de lombricidés (Toutain, 1987). Le nombre élevé d'espèces de lombricidés et la large gamme de milieux, mêmes fortement anthropisés qu'ils sont capables de coloniser (Eijsackers, 2010), rend également

délicat d'estimer si un substrat sera réellement incompatible avec une colonisation. Les processus pédogénétiques pourraient également permettre une évolution des caractéristiques physico-chimiques du substrat vers un état propice à l'installation d'une communauté de lombricidés, mais à des échelles de temps longues. Ces travaux ainsi que ceux d'autres auteurs ayant mis en évidence des milieux inadéquats à la colonisation des lombricidés anéciques (Gillet and Ponge, 2002; Huot et al., 2018) pourraient cependant contribuer à préciser les seuils des paramètres physico-chimiques entraînant leur exclusion.

Ainsi la friche industrielle d'Homécourt offre des exemples d'humipédons dont le développement résulte largement de l'action de la faune saprophage. Il convient maintenant d'essayer de préciser les résultats obtenus, en augmentant le contrôle des conditions d'analyses. En effet, la réalisation des précédents objectifs s'est appuyée sur des études *in situ*, dans lesquels les processus évolutifs des matières organiques résultent de l'ensemble de la communauté d'organismes saprophages, en interactions avec son milieu. L'étude en laboratoire des biostructures produites par une seule espèce de détritivores peut donc s'avérer pertinente dans l'explicitation fine et la validation des mécanismes soulignés ici.

Chapitre 5 : Approches en laboratoire du trio sol-matière organique- organisme saprophage.

1 Rappel des objectifs du chapitre et du dispositif expérimental

La friche industrielle d'Homécourt offre des exemples d'humipédons dont le développement résulte largement de l'action de la faune saprophage. Il convient maintenant d'essayer de préciser les processus révélés précédemment, en augmentant le contrôle des conditions d'analyses. En effet, la réalisation des précédents objectifs s'est appuyée sur des études *in situ*, dans lesquelles les processus évolutifs des matières organiques résultent de l'ensemble de la communauté de d'organismes saprophages, en interaction avec son milieu. L'étude en laboratoire des déjections produites par une seule espèce de détritivore peut donc permettre de préciser les actions spécifiques de taxon particulier.

L'objectif de ce chapitre est de préciser les facteurs à l'origine des traits, c'est-à-dire des caractéristiques physico-chimiques des déjections, donc des biostructures produites par un macroarthropode saprophage épigé modèle, l'isopode *P. scaber*. Cet organisme a été choisi à la fois en raison de sa tolérance aux milieux modérément contaminés, notamment aux métaux (Godet et al., 2011; Hopkin, 1990) ainsi qu'en raison de son caractère ubiquiste sur le territoire français, faisant de lui un bon candidat pour la mise en place de stratégie d'ingénierie écologique. Dans un premier temps, les effets de l'isopode sur la transformation morphologique et élémentaire de deux matières organiques seront étudiés. Puis, dans un second temps, l'effet de facteurs abiotiques tels que les caractéristiques physico-chimiques du substrat des Technosols et de la chimie élémentaire des matières organiques sur les traits des biostructures seront étudiés. En perspective, les conséquences potentielles de l'apport d'un duo saprophage-matière organique sur le fonctionnement des Technosols seront discutées dans un contexte de réhabilitation écologique.

Le dispositif expérimental utilisé est rappelé dans la Figure 109. Dans ce chapitre, l'ensemble des cosmes partageant un même support d'expérience (terre provenant des sous-site TDT et CONS et du sable de Fontainebleau) seront définis comme une « modalité ». Afin de répondre au premier objectif, la première partie de ce chapitre sera focalisée sur la modalité « Sable ». La deuxième partie du chapitre sera focalisée sur les déjections produites sur les trois modalités.

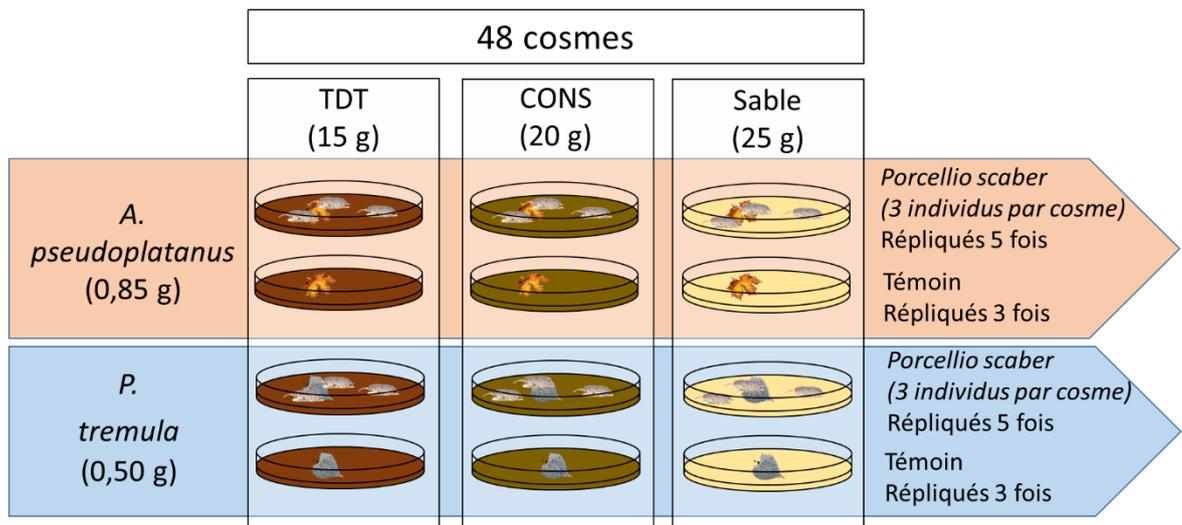


Figure 109 Rappel du dispositif de l'expérimentation

2 Matériel et Méthodes

2.1 Matériel biologique et expérimental utilisé

2.1.1 Les macro-invertébrés

Afin de disposer d'un nombre suffisant d'organismes pour mener des expériences en conditions contrôlées, des élevages de quatre taxons de macro-invertébrés saprophages ont été réalisés. Il s'agit de *Porcellio scaber* (Latreille.), *Lumbricus terrestris* (L.) et *Eisenia fetida* (Savigny) et *Julidae sp.* Le choix de ces espèces est motivé par le fait d'avoir à disposition un taxon représentatif des principaux groupes fonctionnels de macro-saprophages : un isopode, un diplopode, un lombricide épigé ainsi qu'un lombricide anécique. Les trois premiers sont décrits dans la littérature comme épi-saprophages, ils consomment les matières organiques qui compose la litière en surface du sol (feuilles sénescents, morceaux de bois en décomposition...) (David, 2014). Les lombricides anéciques se nourrissent également directement de la matière organique qui constitue la litière, mais également des particules de sols et des fragments créés par les épi-saprophages et de leurs déjections. Dans ce manuscrit ne sera présenté que l'expérience ayant fait intervenir l'isopode *Porcellio scaber* mais les conditions d'élevages de l'ensembles des organismes seront présentées par la suite, afin de d'offrir une base empirique pouvant permettre à d'autres d'élever ces organismes en laboratoire.

2.1.1.1 Provenance des organismes :

Eisenia fetida et *Porcellio scaber* provenaient d'un composteur personnel de jardin avant d'être mis en élevage. Une partie du compost a été directement prélevée et transposée dans un bac « mère ». Les *Lumbricus terrestris* ont été achetés dans le commerce. Les diplopodes (*Julidae*) ont été collectés manuellement dans les couches ectorganiques du site EMB à Homécourt.

2.1.1.2 Les conditions d'élevage :

L'ensemble des bacs d'élevage a été disposé dans une pièce prévue à cette effet, dont la température était maintenue à 18°C. *Eisenia fetida* et *Porcellio scaber* ont été élevés dans les mêmes bacs « mères ». Ces derniers étaient constitués initialement d'un compost de déchets verts et de déchets organiques ménagers. Ont ensuite été effectués des apports hebdomadaires de diverses litières de feuilles sénescents, tel que du noisetier (*Corylus avellana*) en majorité, mais également du hêtre (*Fagus sylvatica*) ainsi que ponctuellement de restes organiques (fanés de carottes, pied de choux fleur, brocolis). De l'eau distillée était pulvérisée dès que nécessaire afin d'assurer une humidité suffisante dans les bacs. Cette dernière était appréciée visuellement grâce à la condensation de l'eau contre les parois. Les *Lumbricus terrestris* ont été élevées dans deux pots de 30 cm de hauteur et 30 cm de diamètre, remplis à 80% par l'horizon A d'un sol développé sur roche calcaire et prélevé dans la hêtraie de la forêt de Haye à Vandœuvre-lès-Nancy en décembre 2017. Le sol a été initialement humidifié empiriquement puis, comme pour le premier élevage, des ajouts d'eau était réalisés par vaporisation d'eau distillée. La

source de nourriture pour les bacs à *L. terrestris* était composée uniquement de litière de feuilles, essentiellement de noisetier et de hêtre (provenant respectivement d'un jardin de particulier en Essonne et de la forêt de Haye à Vandœuvre-lès-Nancy). Les diplopodes ont été élevés dans des bacs contenant l'horizon OH de l'humus prélevé sur le sous-site EMB d'Homécourt. Des apports de feuilles de litière de peuplier tremble (*Populus tremula*) provenant également de la friche industrielle d'Homécourt, récoltées selon la méthode décrites dans la section 2.1.1 de ce chapitre, ont été faits régulièrement et les apports en eau étaient similaires à ceux décrits ci-dessus.

2.2 Etude des propriétés physico-chimiques des biostructures produites par *Porcellio scaber* sur différents Technosols

Afin de tester l'effet des différents compartiments écosystémiques (qualité des sols et de la source de nourriture) sur les propriétés physico-chimiques des déjections de l'isopode *Porcellio scaber*, expérience en microcosmes a été réalisée. L'expérience a consisté à tester trois substrats (minéraux ou organo-minéraux) comme support d'expérience et deux sources de nourritures, constituées de feuilles sénescents appartenant à deux espèces : *Acer pseudoplatanus* et *Populus tremula*.

2.2.1 Les substrats

Afin d'étudier les propriétés des déjections produites l'isopode *P. scaber*, différents substrats ont été utilisés dans l'expérience en laboratoire. Suite aux prélèvements des sols décrits dans la section.2.4.1 de ce chapitre, les terres provenant des sites TDT et CONS ont été utilisés comme supports pour l'expérience décrite ci-après, ainsi que du sable de Fontainebleau. Ces différents support d'expérience ont été choisis en raison de leur granulométrie et de leur qualité chimique, qui seront détaillées dans la chapitre 3.

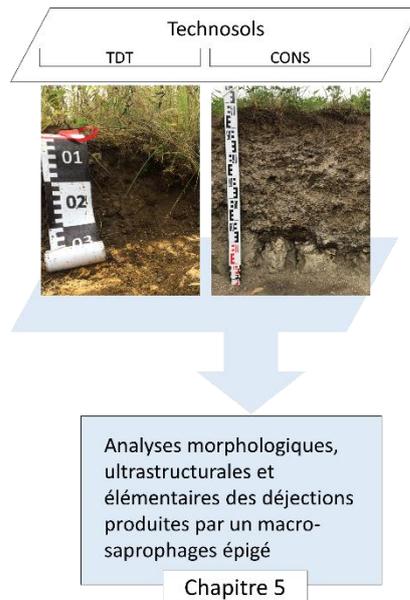


Figure 110 Terres des Technosols utilisés dans l'expérience conduite en laboratoire dont les résultats constituent le chapitre 5 et analyses conduites sur les déjections produites en mésocosmes.

2.2.2 Les matières organiques apportées et source de nourriture

Dans l'expérience de consommation de litières, les macro-invertébrés ont été nourris avec des feuilles sénescents provenant de la friche industrielle d'Homécourt. Des feuilles d'érable (*Acer pseudoplatanus*) et de peuplier (*Populus tremula*) provenant de filets posés sur les sous-sites WOOD et EMB (cf. section 2.1.1 de ce chapitre) ont été utilisées. Ces espèces ont été choisies en raison de leur provenance sur les sous-sites de la friche, avec une espèce provenant du sous-site de référence (WOOD) et une espèce provenant du sous-site composé de remblais de cokerie (EMB) et également en raison du fait qu'elles sont issues d'arbres à feuilles caducs. Après séchage à l'air, les feuilles d'érable de peuplier ont été triées manuellement.

2.2.3 Dispositifs et modalités de l'expérience

Les dispositifs expérimentaux sont présentés sur la Figure 111. Ces dispositifs expérimentaux ont été réalisés sur mesure pour permettre la récolte des déjections de *P. scaber* dans les cosmes. En effet, dans les expériences de consommation de litières, un tamisage à sec est généralement utilisé afin de séparer les déjections du reste des feuilles (Joly et al., 2018), mais cette étape n'est possible que si l'expérience se fait en absence de sol comme support. Le cas échéant, un tamisage à sec ne permet pas de séparer les déjections des particules de sol, ou des agrégats dont les dimensions seraient similaires aux déjections. La collecte manuelle des déjections en utilisant des pinces fines a donc été retenue pour obtenir des échantillons représentatifs.

Le socle des microcosmes était donc constitué par le fond d'une boîte de pétri, dans lequel avait été coulée une épaisseur de 0,5 cm de plâtre, afin de maintenir l'humidité (1 volume d'eau pour 2 volumes de poudre). Le plâtre a ensuite été recouvert par environ 1 cm soit de sol provenant de la parcelle TDT, soit de sol provenant de la parcelle CONS, soit de sable (soit respectivement 15, 20 et 25 g), préalablement humidifiés à 80% de leur capacité de rétention en eau. Respectivement 0,5 et 0,8 g de litière de tremble et d'érable ont été fragmentés en morceaux d'environ 2 cm² et disposés sur les différents substrats dans les boîtes de pétri afin de représenter approximativement la même surface au sol. Puis dans chaque boîte, 3 cloportes ont été déposés sur les feuilles à l'aide d'une spatule. Le nombre de cloportes a été choisi à partir de travaux réalisés sur la consommation de litière par des macroarthropodes (Anderson and Ineson, 1983) et correspond à une densité de population d'environ 475 individus par m², soit une densité moyenne pour une forêt de feuillus en milieu tempéré (Petersen and Luxton, 1982a). Afin de confiner les cloportes dans les dispositifs expérimentaux, une grille en nylon dont la largeur des mailles était de 1 mm, a été placée tout autour des boîtes de pétri. Enfin un couvercle plastique cylindrique de diamètre 11,5 cm et de 9,5 cm de hauteur a été placé au-dessus de l'ensemble afin de fermer les cosmes et de maintenir l'humidité dans ces derniers. L'expérience s'est déroulée pendant 4 semaines. Les dispositifs ont été maintenus dans des conditions d'humidité jugées optimales pour les isopodes en pulvérisant quotidiennement un volume d'environ 1,5 mL d'eau déminéralisée à la surface des fragments de feuilles et dans le couvercle. L'expérience a été conduite pendant 4 semaines dans une salle éclairée avec une photopériode de 16h et à température ambiante de 18 à 20°C en moyenne. Les cosmes contenant des cloportes ont été répliqués 5 fois et les cosmes témoins ont été répliqués 3 fois pour chaque espèce de feuille et chaque substrat. L'expérience était donc composée d'un total de 48 mésocosmes (Figure 112). Lors de l'humectation de cosmes, leur répartition sur les deux étagères était randomisée afin de prendre en compte l'éventualité de l'existence d'un gradient de température et d'éclairage dans la pièce.



Figure 111 Mésocosmes utilisés lors de l'expérimentation de consommation de litière par l'isopode *Porcellio scaber*, vu du dessus sans le couvercle (gauche) et vu de côté (droite).

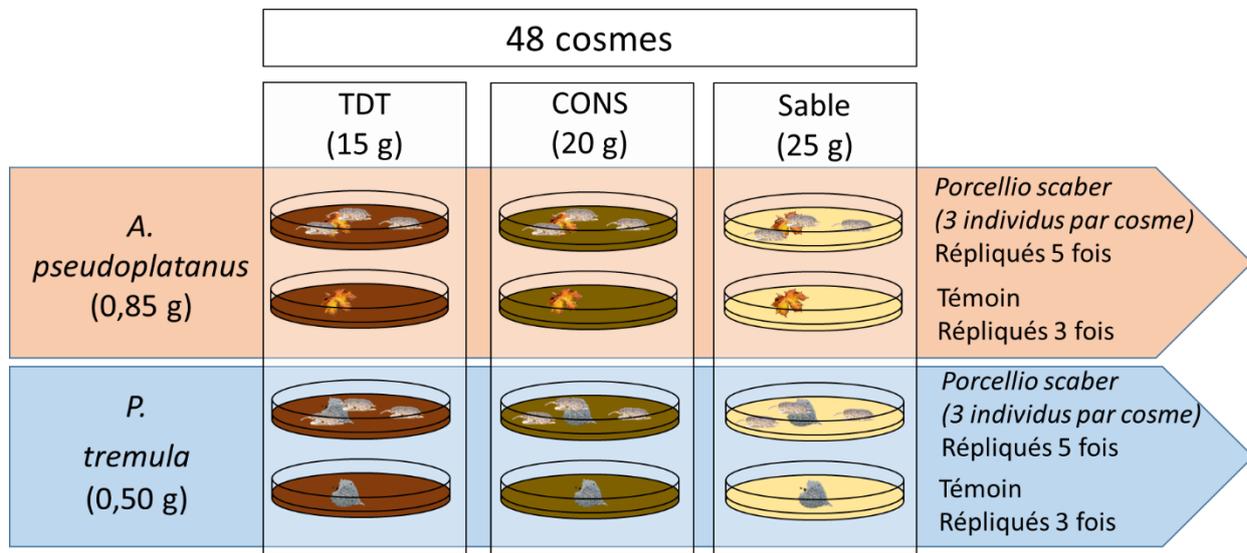


Figure 112 Modalités de l'expérimentation de consommation de litières par l'isopode *Porcellio scaber*.

2.2.4 Récolte des biostructures de *P. scaber*

Les déjections produites sur la modalité « sable » ont été récoltées une fois par semaine pendant toute la durée de l'expérience afin de tester si des modifications chimiques étaient mesurables sur les déjections en fonction du temps. A la fin des 4 semaines, l'ensemble des déjections de tous les cosmes a été récolté manuellement à l'aide de pinces fines et conservé dans des tubes Eppendorf de 1,5 mL à 4°C en vue des analyses chimiques. Les fragments de feuilles restants dans les cosmes (témoins et en présence de *P. scaber*) ont été collectés de la même façon. Les échantillons ont également été stockés à 4°C avant les analyses chimiques.

2.3 Analyses des déjections et des fragments de feuilles

Les analyses chimiques et ultrastructurales des matières organiques (déjections et fragments de feuilles) composant l'expérience ont été réalisées selon les mêmes protocoles que ceux décrits précédemment.

Les analyses ultrastructurales ont été conduites sur les matières organiques initiales, c'est à dire sur les feuilles de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* avant le début de l'expérience ainsi que sur les déjections produites lors de l'expérience, dans les cosmes à partir des 3 substrats et des 2 espèces de feuilles. Ainsi, selon la méthodologie décrite dans la section 2.3.3.1, 5 échantillons de déjections et de fragments de feuilles ont été préparés pour des observations au MET selon le protocole décrit dans la section 2.3.3.2 et analysés selon la méthode méthodologie que décrite dans la section 2.3.3.3. Les compositions élémentaires de l'ensemble du matériel récolté a été analysé à l'aide du protocole décrit dans la section 2.1.3.

En plus de ces mesures, deux traits physiques : la masse volumique et l'humidité pondérale ont été mesurées sur les déjections produites dans l'expérience.

Dans un premier temps, une sélection de 20 déjections parmi une centaine a été réalisée à l'aide d'un stéréomicroscope pour chaque modalité de l'expérience, c'est-à-dire pour les 6 couples substrats-espèce de feuille. Ces 120 déjections ont ensuite été séchées à 70°C pendant 24 h.

Pour le calcul de la masse volumique apparente (M_v), le volume des déjections de *P. scaber* a d'abord été calculé en approximant la forme des déjections à un pavé. Ainsi, à partir de photographies réalisées au stéréomicroscope (caméra Leica DCF300) selon trois angles différents, la longueur (L), largeur (l) et hauteur (h) de chaque déjection a été mesurée à l'aide d'un logiciel d'analyse d'image (Leica Application Suite LAS). Le volume (V) de chaque déjection a ensuite été calculé à l'aide de la formule $L \times l \times h$ et exprimé en mm^3 .

Dans un second temps, les masses (m_0) des déjections ont obtenues en les pesant une à une à l'aide d'une balance de précision. La masse volumique apparente a ensuite été calculée à partir de la formule $mV = \frac{m_0}{V}$ et exprimée en $\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$.

Sur ces mêmes 120 déjections ont ensuite été réalisées les mesures d'humidité pondérale. Pour cela, chaque déjection a été dans un premier temps plongée dans un tube Eppendorf de 1,5 mL rempli d'eau distillée. A l'aide d'une spatule, une agitation manuelle légère a ensuite été réalisée afin de permettre l'élimination de bulle éventuelle dans le tube, sans pour autant altérer l'intégrité de la déjection. A l'aide d'une spatule la déjection a ensuite été placée sur une membrane poreuse afin d'éliminer l'excès d'eau puis la masse (m_1) a été immédiatement mesurée à l'aide de la même balance

que pour la masse volumique. L'opération a été conduite sur chacune des déjections et l'humidité pondérale (H_p) a été exprimée à partir de la formule : $H_p = \frac{m_1}{m_0} \times 100$.

3 Partie 1 : Effets de l'isopode *P. scaber* sur la composition élémentaire et morphologique des litières de *Populus tremula* et *Acer pseudoplatanus*

3.1 Rappels des objectifs de partie 1

Dans un premier temps, l'objectif est de caractériser l'influence de *Porcellio scaber* sur la dynamique morphologique et élémentaire de deux matières organiques, provenant soit du sous-site du Cambisol WOOD (feuille de *A. pseudoplatanus*), soit du Technosol du sous-site EMB (feuille de *P. tremula*), de la friche industrielle d'Homécourt. Les feuilles ont été collectées au moment de la senescence à l'aide de filet à litière (voir section 2.1.1 du chapitre 2). Afin de répondre au premier objectif, la première partie de ce chapitre est focalisée sur la modalité « sable ». En effet, étant dépourvu de matière organique et de granulométrie trop importante pour être consommé par les cloportes, le sable constitue un support inerte (Frouz et al., 2015b) qui permet de comparer des matières « holoorganiques » entres-elles. En utilisant deux matières organiques initiales, les feuilles de peuplier tremble (*P. tremula*) et d'érable (*A. pseudoplatanus*), 8 typologies de matières organiques seront étudiées : les matières organiques (MO) « initiales », les MO « contrôles » obtenues au bout de 4 semaines en absence des isopodes mais dans les mêmes conditions expérimentales, les « déjections » et enfin les MO « restantes », qui correspond aux feuilles non consommées par les isopodes. La Figure 113 illustre ces différents éléments.

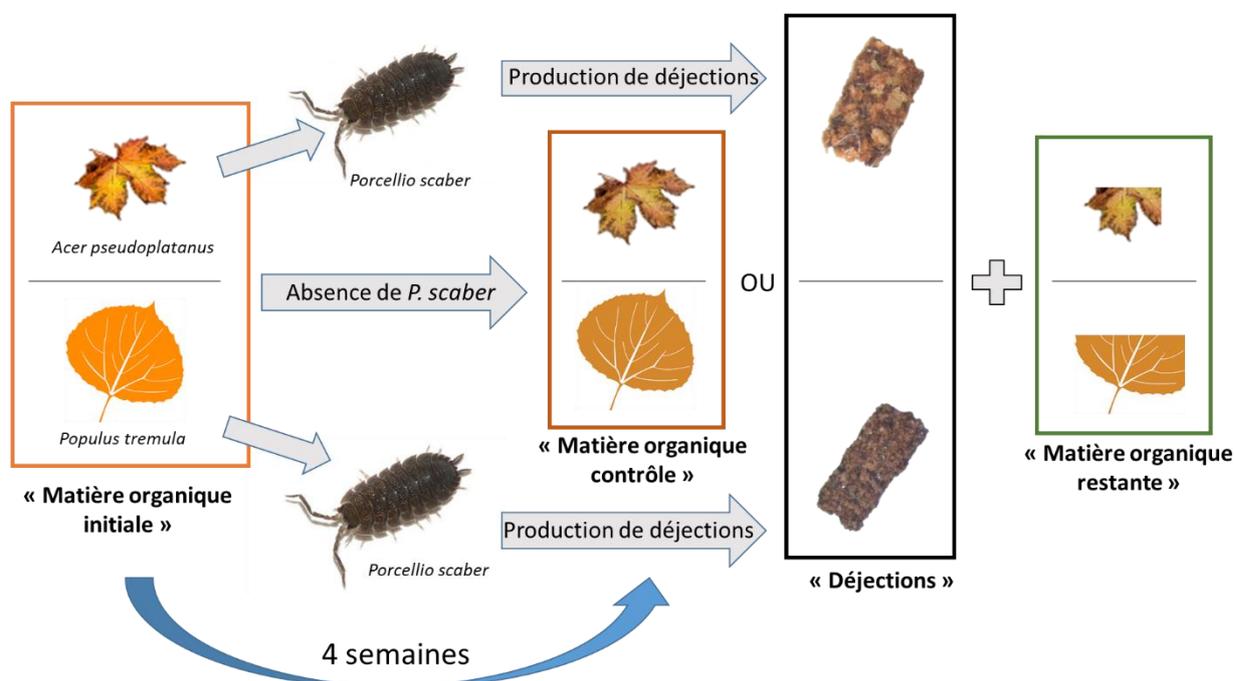


Figure 113 Représentation schématique des quatre catégories des matières organiques des deux espèces de feuilles, soit des 8 typologies de matières organiques étudiées dans l'expérience.

3.2 Caractérisation chimique des matières organiques de l'expérience

Les matières organiques initiales provenaient de deux sous-sites de la friche industrielle d'Homécourt (WOOD et EMB) dont les caractéristiques physico-chimiques des humipédon et notamment les teneurs en métaux différaient. Afin de caractériser les différences chimiques entre les deux types de MO initiales (feuilles de *P. tremula* et de *A. pseudoplatanus*), une première ACP a été réalisée sur les teneurs élémentaires de ces MO et est présentée sur la Figure 114A. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 86,8% de la variabilité. Comparativement à *A. pseudoplatanus*, les feuilles de *P. tremula* sont caractérisées par de plus fortes teneurs en carbone organique, en nutriments tels que le phosphore et le potassium, ainsi que par de plus fortes teneurs en métaux tels que le zinc, le cadmium, le cuivre ou le manganèse. A l'inverse, les feuilles constituant la litière d'*A. pseudoplatanus*, sont caractérisées par de fortes teneurs en calcium et en azote total. Les valeurs des teneurs élémentaires utilisées dans l'ACP sont données dans le Tableau 23.

La Figure 114B représente l'ACP des mêmes variables chimiques mais prenant en compte les 8 typologies de matières organiques de l'expérience présentées dans la Figure 113. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 70,2% de la variabilité des données chimiques. Le premier axe, expliquant

41,9% de la variabilité, est caractérisé par de fortes teneurs en métaux tels que le zinc, le cadmium, le manganèse ou encore le cobalt, ainsi que par de fortes teneurs en carbone organique, phosphore et potassium. Cet axe permet de discriminer les matières organiques issues de *P. tremula* à droite de l'axe et celles résultant de *A. pseudoplatanus* à gauche de l'axe. Le deuxième axe, expliquant 28,3% de la variabilité, est caractérisé par des fortes teneurs en azote total, en sodium, en soufre et en fer, et par de faible C/N. Cet axe permet essentiellement de discriminer les litières initiales des deux espèces, corrélées négativement avec l'axe, des déjections produites par *P. scaber* à partir des deux espèces de litières et qui sont corrélées positivement avec l'axe.

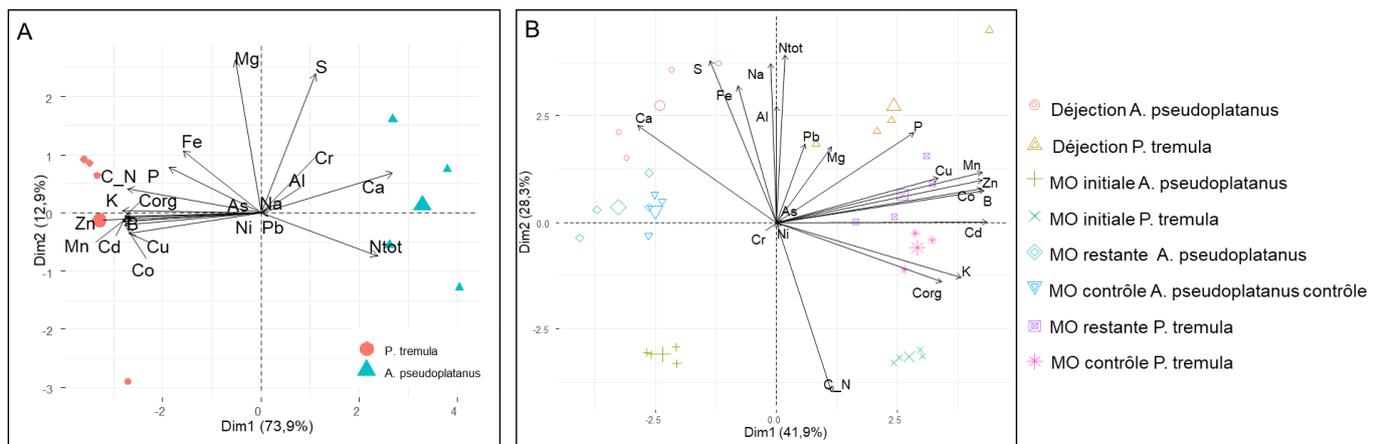


Figure 114 Projection des deux premiers axes de l'ACP sur les variables chimiques des deux espèces de litières de feuilles (A) et des variables chimiques des déjections, litière non consommée par *P. scaber*, litière initiale et litière contrôle pour *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* (B). Al : aluminium, As : arsenic, B : bohr, Ca : calcium, Cd : cadmium, Co : cobalt, Corg : carbone organique, Cr : chrome, Cu : cuivre, C_N : ratio carbone organique sur azote total, Fe : fer, K : potassium, Mg : magnésium, Mn : manganèse, Na : sodium, Ni : nickel, Ntot : azote total, P : phosphore, Pb : plomb, S : soufre, Zn : zinc.

Les compositions en éléments d'intérêts (constituants de la matière organique : C, N, P et cations d'intérêts agronomiques : K, Ca, ou métaux : Mn, Zn, Cd, Pb, Al, Fe) au sein des 8 typologies de matières organiques sont présentées dans le Tableau 23. Au bout des 4 semaines d'expérimentation, parmi les teneurs des 12 éléments testés, les moyennes de 8, ou 10, éléments présentent des différences significatives entre au moins deux types de MO respectivement pour la litière de *P. tremula* ou pour la litière de *A. pseudoplatanus*.

Pour la MO issues de de *P. tremula*, les teneurs moyennes en azote sont statistiquement plus élevées (p -value < 0,01) dans les déjections que dans les trois typologies de MO, avec les plus faibles teneurs moyennes mesurées dans la MO initiale. Parallèlement, le C/N est en moyenne statistiquement plus faible dans les déjections que dans les trois autres typologies, avec la valeur moyenne la plus élevée

mesurée dans la litière initiale. Pour le phosphore et le zinc, les teneurs moyennes sont statistiquement plus élevées (p-value = 0,02 et < 0,01 respectivement) dans les déjections que dans la MO initiale et que dans MO restante. En revanche pour ces deux éléments, si les teneurs restent plus élevées dans les déjections, les teneurs moyennes ne diffèrent pas entre la MO contrôle et les déjections. Les teneurs en calcium sont statistiquement plus élevées (p-value < 0,01) dans la MO contrôle et dans la MO restante que dans la MO initiale. Les teneurs en Ca dans les déjections ne diffèrent en revanche pas des teneurs dans les trois autres typologies de MO. Enfin pour le fer, les teneurs moyennes sont statistiquement supérieures (p-value < 0,01) dans les déjections à celles des trois autres typologies de MO.

Pour la litière de *A. pseudoplatanus*, les teneurs en carbone organique sont statistiquement plus élevées (p-value = 0,02) dans la MO initiale que dans la MO restante et que dans les déjections. Les teneurs en azote sont statistiquement supérieures (p-value < 0,01) dans les trois typologies de fin d'expérience, c'est à dire les déjections, la MO contrôle et la MO restante à celle de la MO initiale. Concomitamment, le C/N est statistiquement plus bas (p-value < 0,01) dans ces trois mêmes modalités que dans la MO initiale. Les teneurs en phosphore les plus élevées sont mesurées dans la MO contrôle et sont significativement différentes des teneurs les plus faibles, mesurées dans la MO restante (p-value = 0,03). Les teneurs en calcium les plus élevées sont mesurées dans les modalités MO contrôle, MO restantes et déjections et sont statistiquement supérieures à la teneur moyenne dans la MO initiale (p-value < 0,01). Enfin le zinc et le fer présentent des différences de teneurs similaires entre les typologies avec des valeurs statistiquement plus élevées (p-value < 0,01 pour les deux éléments) dans les déjections que dans les trois autres typologies de matières organiques.

Tableau 23 Analyses chimiques des différentes typologies de matières organiques obtenues sur la modalité « Sable ». Les valeurs correspondent aux moyennes \pm écart-types (n = 4 sauf « MO contrôles » n= 3). La p-value correspondante est celle de l'ANOVA à 1 facteur réalisée pour chaque élément et sur chacune des deux espèces de feuilles utilisées. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux typologies de matières organiques (p-value < 0.05, alpha = 5%).

Support d'expérience		Sable				
Modalité		MO initiales	MO contrôles	MO restantes	Déjections	p-value
A. pseudoplatanus	Corg (g.kg ⁻¹)	418,2 \pm 6,5 a	410,3 \pm 6,9 ab	395,6 \pm 13,9 b	399,1 \pm 4,7 b	0,02
	N (g.kg ⁻¹)	12,4 \pm 0,4 b	16,4 \pm 0,7 a	16,5 \pm 0,8 a	17 \pm 1,4 a	< 0,01
	C/N	33,7 \pm 1,5 a	25,1 \pm 1,2 b	24,1 \pm 1 b	23,6 \pm 1,9 b	< 0,01
	P (mg.kg ⁻¹)	1000,4 \pm 121,5 ab	1177,6 \pm 62,6 a	838 \pm 91,5 b	1074,9 \pm 180,1 ab	0,03
	K (mg.kg ⁻¹)	4673,3 \pm 141	2700,9 \pm 78	2864,6 \pm 716	2355 \pm 440,6	0,04
	Ca (mg.kg ⁻¹)	34275,6 \pm 1809,9 b	48567,1 \pm 1992,9 a	46692,5 \pm 1627,5 ab	51575 \pm 10341,9 a	< 0,01
	Mn (mg.kg ⁻¹)	39 \pm 2,4 b	49 \pm 2,8 ab	50,3 \pm 6,5 ab	67,2 \pm 15 a	0,05
	Zn (mg.kg ⁻¹)	24,3 \pm 1,5 b	34,7 \pm 4,8 b	40,8 \pm 11,9 b	66,6 \pm 13,1 a	< 0,01
	Pb (mg.kg ⁻¹)	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	1,8 \pm 1,6	NT
	Cd (mg.kg ⁻¹)	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0,69
	Fe (mg.kg ⁻¹)	127,1 \pm 9,2 b	225,3 \pm 5,2 b	189,6 \pm 30,1 b	621,2 \pm 208,1 a	< 0,01
Al (mg.kg ⁻¹)	0 \pm 0 b	0 \pm 0 b	0 \pm 0 b	214,3 \pm 49,2 a	NT	
P. tremula	Corg (g.kg ⁻¹)	450,1 \pm 1,8	449,2 \pm 15,8	432,8 \pm 16,5	424,1 \pm 39,1	0,38
	N (g.kg ⁻¹)	11,6 \pm 0,4 c	14 \pm 1 bc	16 \pm 0,4 b	21,2 \pm 1,9 a	< 0,01
	C/N	39 \pm 1 a	32 \pm 1 b	27 \pm 1 c	20 \pm 1 d	< 0,01
	P (mg.kg ⁻¹)	1117,6 \pm 14,2 b	1233,2 \pm 146,1 ab	1178,7 \pm 58,6 b	1609,3 \pm 356,4 a	0,02
	K (mg.kg ⁻¹)	9532,3 \pm 486,8	6338,5 \pm 1567,5	6847,2 \pm 1883,2	6396,5 \pm 1775	0,04
	Ca (mg.kg ⁻¹)	26868,6 \pm 1230,5 b	35232 \pm 3178 a	34923,2 \pm 1402,9 a	31376,6 \pm 3719,1 ab	< 0,01
	Mn (mg.kg ⁻¹)	111,3 \pm 3	137 \pm 12,9	138,2 \pm 12,9	137,4 \pm 19,4	0,04
	Zn (mg.kg ⁻¹)	266,9 \pm 13,6 b	310,9 \pm 23,8 ab	309,5 \pm 18,2 b	367,5 \pm 42,9 a	< 0,01
	Pb (mg.kg ⁻¹)	0 \pm 0	0 \pm 0	1,6 \pm 1,9	0,8 \pm 1,4	0,26
	Cd (mg.kg ⁻¹)	1 \pm 0,1	1,1 \pm 0,2	1 \pm 0,1	1 \pm 0,1	0,69
	Fe (mg.kg ⁻¹)	152,1 \pm 32,8 b	177,6 \pm 20,1 b	183,4 \pm 24,6 b	349,6 \pm 67,7 a	< 0,01
Al (mg.kg ⁻¹)	0 \pm 0	0 \pm 0	34,8 \pm 69,6	132,4 \pm 126,1	0,1	

Les variations élémentaires, exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport à la MO initiale, mesurées dans les trois typologies « déjections », « MO contrôles » et « MO restantes » présentées sur la Figure 115. Les valeurs moyennes \pm écart-types, correspondant ainsi que les résultats des ANOVA à 1 facteur sont donnés dans le Tableau 24.

Parmi les 10 éléments, trois présentent des variations de moyenne statistiquement différentes entre les trois typologies pour *A. pseudoplatanus* et pour *P. tremula*. Pour les deux espèces de feuilles, les variations des teneurs élémentaires sont dans le même sens, c'est-à-dire augmentent ou diminuent, pour les 3 typologies de MO de la fin de l'expérience. La seule exception est mise en évidence dans le cas de *A. pseudoplatanus*, avec des teneurs en phosphore dans la MO contrôle ayant augmenté par rapport aux teneurs mesurées dans la MO initiale, alors qu'elles ont diminué dans la MO restante, et les différences observées entre ces deux sont statistiquement significatives (p-value = 0,02). L'amplitude de la variation entre la MO initiale et les MO de fin d'expérience dépendent en revanche des éléments et de l'espèce de feuille. L'augmentation des teneurs en fer sont statistiquement supérieures dans les déjections à celles des MO contrôles et restantes, et ce pour les deux espèces de feuilles. En revanche,

la plus forte augmentation des teneurs en zinc n'est mesurée dans les déjections que pour les feuilles de *A. pseudoplatanus* (p-value = 0,02). A l'inverse, l'augmentation des teneurs en azote par rapport aux MO initiales est la plus importante dans les déjections, uniquement dans les feuilles de *P. tremula* (p-value < 0,01). Les teneurs en carbone organique ont très peu évolué par rapport à celles des MO initiales et ce pour les trois typologies de MO étudiés à la fin de l'expérience.

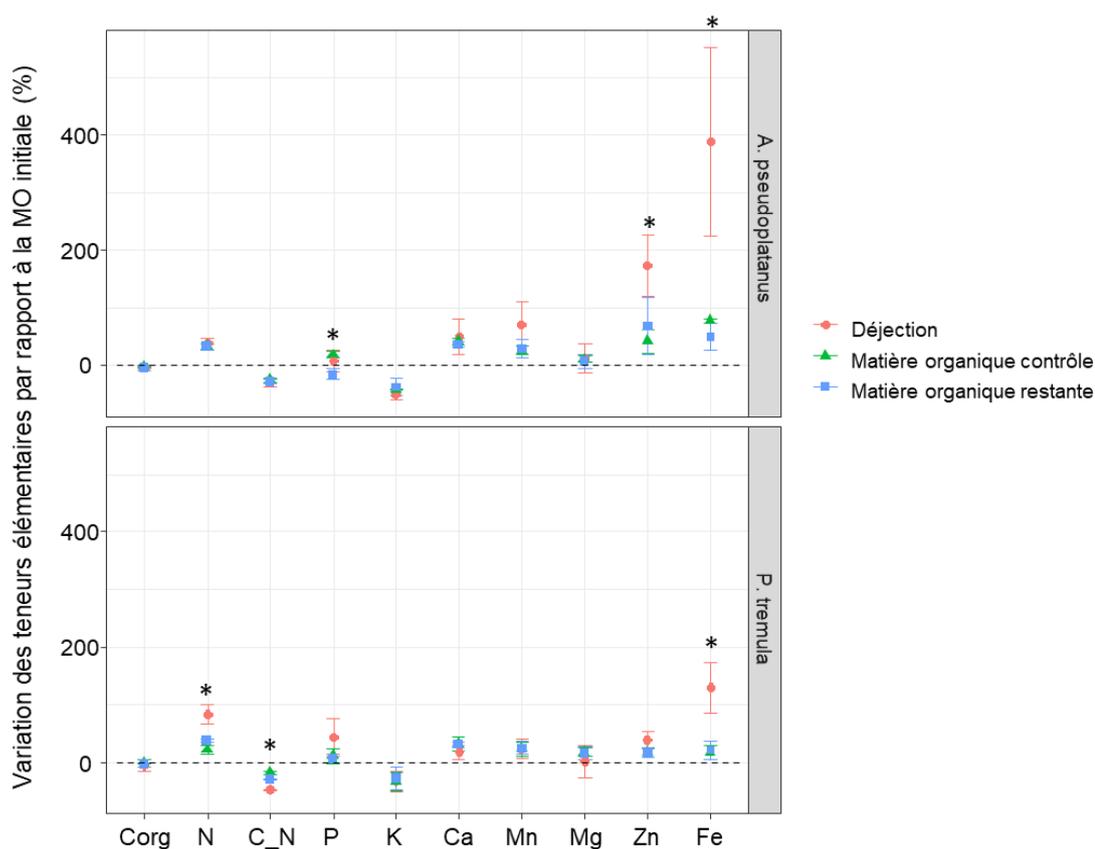


Figure 115 Variation des teneurs élémentaires dans les modalités « déjection », « MO contrôle » et « MO restantes » par rapport aux teneurs des MO initiales d'*A. pseudoplatanus* et *P. tremula*. Les points représentent les valeurs moyennes (n = 4 sauf « MO contrôles » n= 3) et les barres d'erreurs représentent l'écart-type. Le symbole « * » au-dessus d'un élément signifie qu'au moins deux moyennes différent pour cet élément.

Tableau 24 Variations des teneurs élémentaires dans les modalités « déjection », « litière contrôle » et « litière non consommée » par rapport aux litières initiales d'*A. pseudoplatanus* et *P. tremula*. Les valeurs données sont les moyennes \pm écart-types (n = 4 sauf « Feuilles finales contrôles » n= 3). La p-value correspondante est celle de l'ANOVA à 1 facteur réalisée pour chaque élément et sur chacune des deux litières. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux modalités (p-value < 0.05, alpha = 5%).

Espèce	Variable	MO contrôles	MO restantes	Déjections	p-value
<i>A. pseudoplatanus</i>	Δ Corg (%)	-1,9 \pm 1,7	-5,4 \pm 3,3	-4,6 \pm 1,1	0,185
	Δ N (%)	32,1 \pm 5,7	32,6 \pm 6,8	37,2 \pm 11,5	0,688
	Δ C/N	-26 \pm 4	-29 \pm 3	-30 \pm 5	0,445
	Δ P (%)	17,7 \pm 6,3 a	-16,2 \pm 9,1 b	7,4 \pm 18,0 ab	0,02
	Δ K (%)	-42,2 \pm 1,7	-38,7 \pm 15,3	-49,9 \pm 9,4	0,48
	Δ Ca (%)	41,7 \pm 5,8	36,2 \pm 4,7	50,4 \pm 30,2	0,585
	Δ Mn (%)	25,6 \pm 7,1	28,8 \pm 16,7	72,1 \pm 38,3	0,07
	Δ Mg (%)	10,8 \pm 5,5	13,6 \pm 6,9	12,1 \pm 26,1	0,919
	Δ Zn (%)	42,8 \pm 19,8 b	67,9 \pm 48,9 b	174,1 \pm 53,9 a	0,02
	Δ Fe (%)	77,3 \pm 4,1 b	49,2 \pm 23,7 c	388,8 \pm 163,7 a	<0,1
<i>P. tremula</i>	Δ Corg (%)	-0,2 \pm 3,5	-3,8 \pm 3,7	-5,8 \pm 8,7	0,508
	Δ N (%)	20,9 \pm 8,7 b	38,1 \pm 3,8 b	82,9 \pm 16,7 a	<0,01
	Δ C/N	-17 \pm 4 c	-30 \pm 2 b	-48 \pm 2 a	<0,01
	Δ P (%)	10,3 \pm 13,1	5,5 \pm 5,2	44 \pm 31,9	0,07
	Δ K (%)	-33,5 \pm 16,4	-28,2 \pm 19,8	-32,9 \pm 18,6	0,912
	Δ Ca (%)	31,1 \pm 11,8	30 \pm 5,2	16,8 \pm 13,8	0,191
	Δ Mn (%)	23,1 \pm 11,6	24,1 \pm 11,6	23,5 \pm 17,5	0,995
	Δ Mg (%)	17,9 \pm 6,8	15 \pm 11,7	1,9 \pm 27,8	0,49
	Δ Zn (%)	16,5 \pm 8,9	15,9 \pm 6,8	37,7 \pm 16,1	0,051
	Δ Fe (%)	16,7 \pm 13,2 b	20,5 \pm 16,1 b	129,8 \pm 44,5 a	<0,01

3.3 Comparaison de l'ultrastructure des matières organiques initiales et des déjections

Afin de caractériser la structure et l'état de dégradation des matières organiques et les microorganismes responsables de leur décomposition, l'étude des matières organiques initiales et des déjections ont été conduites en microscopie électronique à transmission.

3.3.1 Caractérisation des matières organiques initiales

La Figure 116 présente les différentes structures des feuilles de *A. pseudoplatanus* observées au MET. A l'état initial, avant le début de l'expérience, les tissus structuraux des feuilles de *A. pseudoplatanus* sont peu dégradés. Les parois pectocellulosiques et ligneuses sont peu tassées et les tissus sont bien discernables (Figure 116A, B, C, D). A l'état initial, certains tissus présentent des figures de décomposition comme la lignine, dont la dégradation de l'épaississement des parois se traduit par la présence de produits de dégradation, plus denses aux électrons (Figure 116D). Les contenus cellulaires peuvent également être humifiés sous la forme de polyphénols condensés (Figure 116A, D). Dans les feuilles de *A. pseudoplatanus*, des champignons vivants sont visibles, parfois au sein d'exopolysaccharides à l'intérieur des cellules (Figure 116E). L'épiderme des feuilles est également discernable des autres tissus et présente une structure laminée caractéristique (Figure 116F). L'ultrastructure des feuilles de *A. pseudoplatanus* indique donc un début de colonisation par les champignons, alors que très peu de bactéries sont observées dans les tissus.

La Figure 117 présente les différentes structures des feuilles de *P. tremula* observées au MET. En ce qui concerne les feuilles initiales de *P. tremula*, les tissus structuraux présentent des états de dégradation faibles et similaires aux précédents. Les cellules aux parois pectocellulosiques forment des tissus non tassés, dont certains contiennent des polyphénols condensés (Figure 117A). Les tissus ligneux présentent des débuts de biodégradations, qui se traduisent par l'amincissement de la paroi, mais la lamelle moyenne est toujours intacte (Figure 117B). La colonisation par les champignons est importante, et s'observe à la fois en surface et dans l'épiderme (Figure 117C, D), ainsi que dans les cellules des tissus parenchymateux (Figure 117E). Des petits minéraux sont adsorbés à l'épiderme (Figure 117). Une fois encore, les feuilles initiales utilisées dans l'expérience indiquent une activité des champignons et une faible occurrence des bactéries dans les tissus.

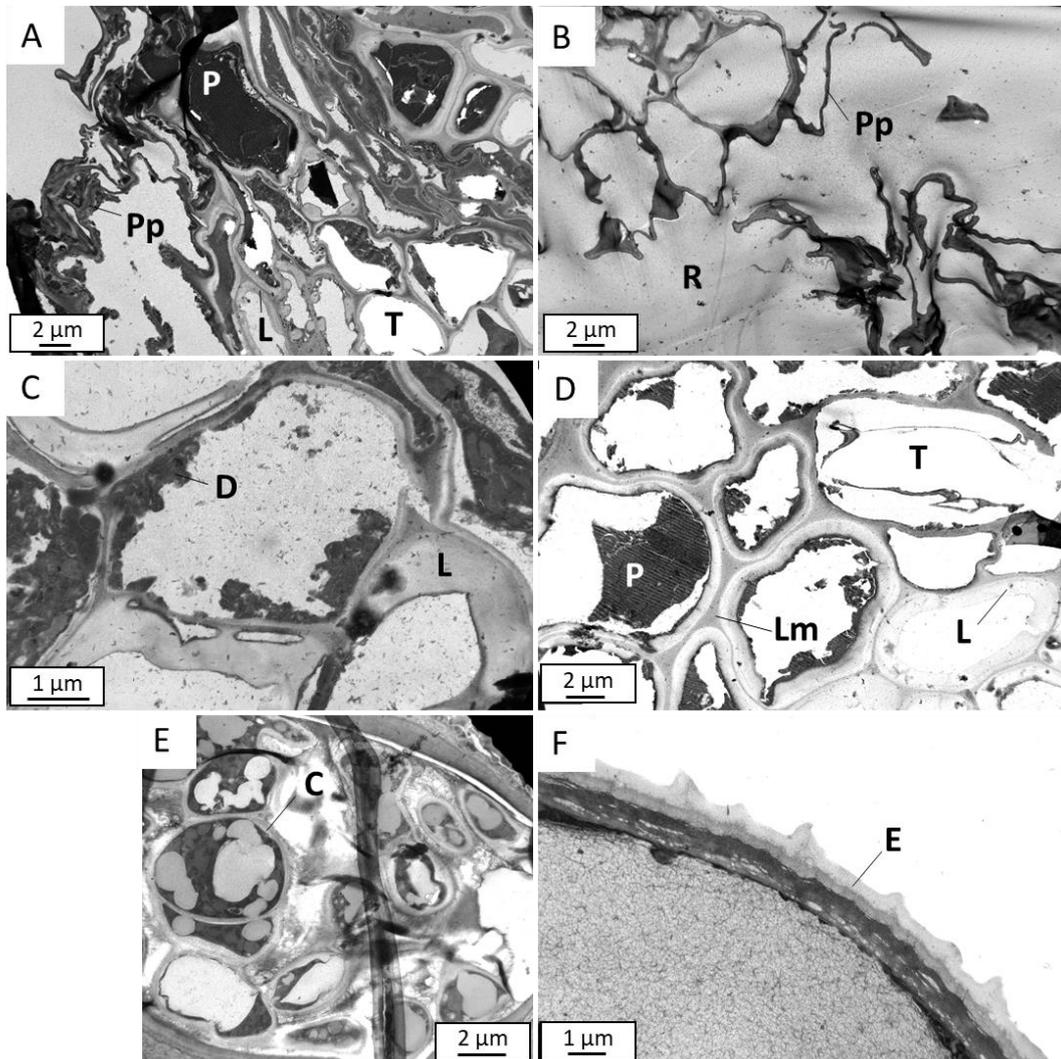


Figure 116 Ultrastructures des matières organiques initiales de *A. pseudoplatanus*. C : champignon, D : produits de dégradation, E : épiderme, L : tissus ligneux, Lm : lamelle moyenne, P : polyphénol condensé, Pp : paroi pectocellulosique, R : résine, T : trou dans la résine.

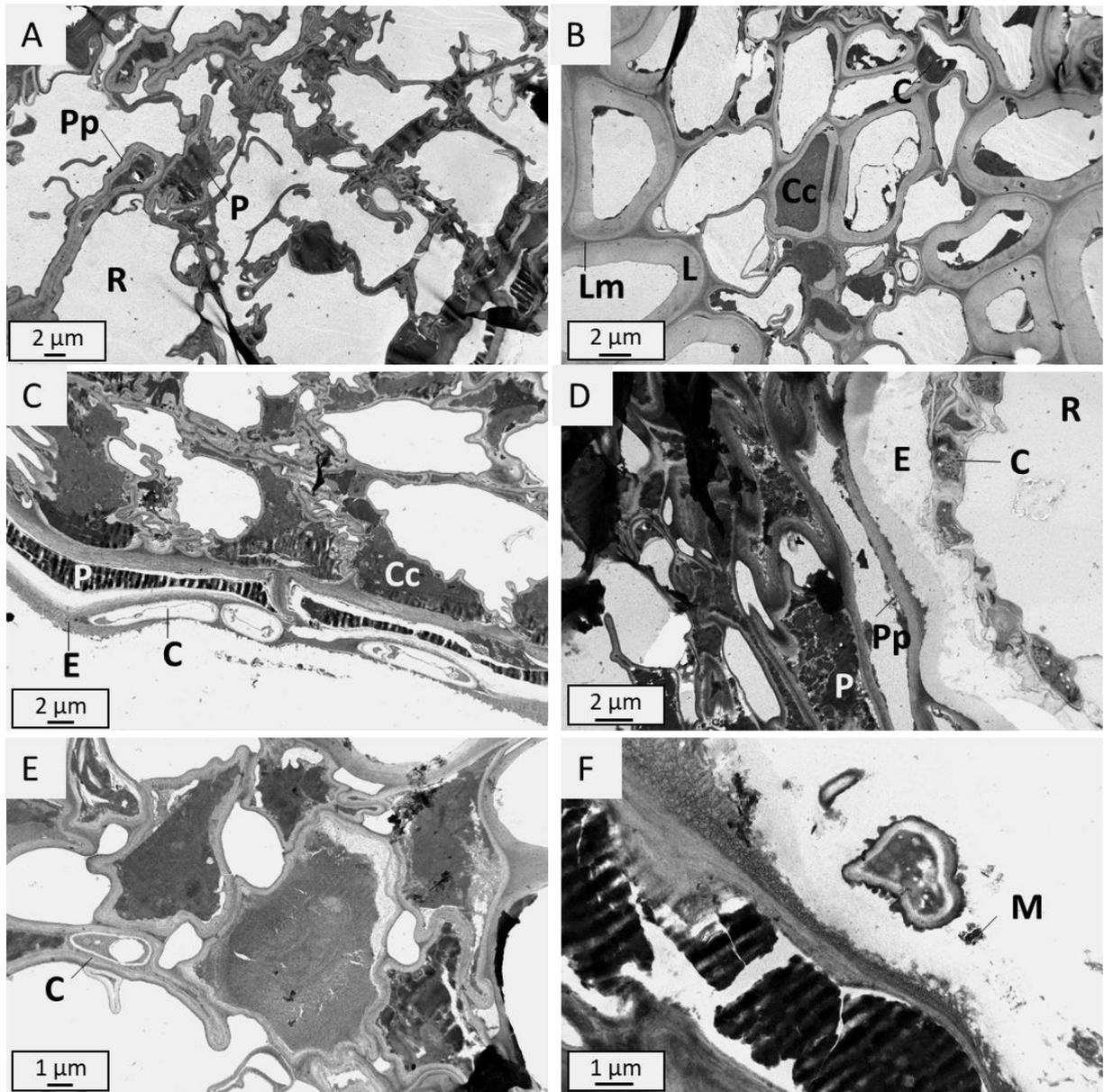


Figure 117 Ultrastructures des matières organiques initiales de *P. tremula*. C : champignon, Cc : contenu cellulaire, E : épiderme, L : tissu ligneux, Lm : lamelle moyenne, M : minéral, P : polyphénol condensé, Pp : paroi pectocellulosique, R : résine.

3.3.2 Ultrastructure des déjections produites sur la modalité « Sable »

Suite à la consommation de MO initiales provenant des feuilles de *A. pseudoplatanus*, les déjections produites sur la modalité « Sable » par *P. scaber* présentent une structure tissulaire fortement conservée, notamment en ce qui concerne les tissus ligneux, abondants dans ces déjections (Figure 118A, C, D). Toutefois en fonction du stade de dégradation, l'épaississement des vaisseaux peut être variable (Figure 118C, D), avec, dans certains cas, la persistance uniquement de la lamelle moyenne (Figure 118C). Les parois pectocellulosiques des tissus parenchymateux sont partiellement tassées et peuvent présenter des circonvolutions (Figure 118E) ou avoir conservé la structure initiale des tissus

(Figure 118A, B). Le contenu cellulaire y est fortement humifié, notamment sous forme de polyphénols condensés (Figure 118B). La présence de quelques parois mélanisées indique de champignons morts, tandis que d'autres champignons encore vivants au moment du prélèvement de la déjection présentent une activité polyphénoloxidasique, qui se traduit par une zone de lyse en périphérie de l'hyphe (Figure 118E). Les colonies bactériennes sont essentiellement retrouvées dans l'espace intercellulaire, au contact du matériel humifié (Figure 118F).

Dans le cas de la consommation des MO initiales provenant des feuilles de *P. tremula*, les déjections produites sur la modalité « Sable » présentent également une structure tissulaire fortement conservée et peu tassée (Figure 119A, B). Les tissus ligneux sont partiellement biodégradés et peuvent être entourés de polyphénols condensés (Figure 119A). Les tissus sont assez fortement humifiés et présentent notamment de très nombreuses colonies bactériennes, entourées d'exopolysaccharides (Figure 119C, D, E). L'épiderme mis en évidence dans la MO initiale présente la même structure mais est fragmenté et des colonies bactériennes peuvent y être adsorbées (Figure 119C, D, E). Les tissus parenchymateux présentent quelques traces de fragmentation qui se traduisent par des ruptures dans la continuité de la lamelle moyenne (Figure 119F) mais dans l'ensemble les tissus ont gardé leur structure initiale.

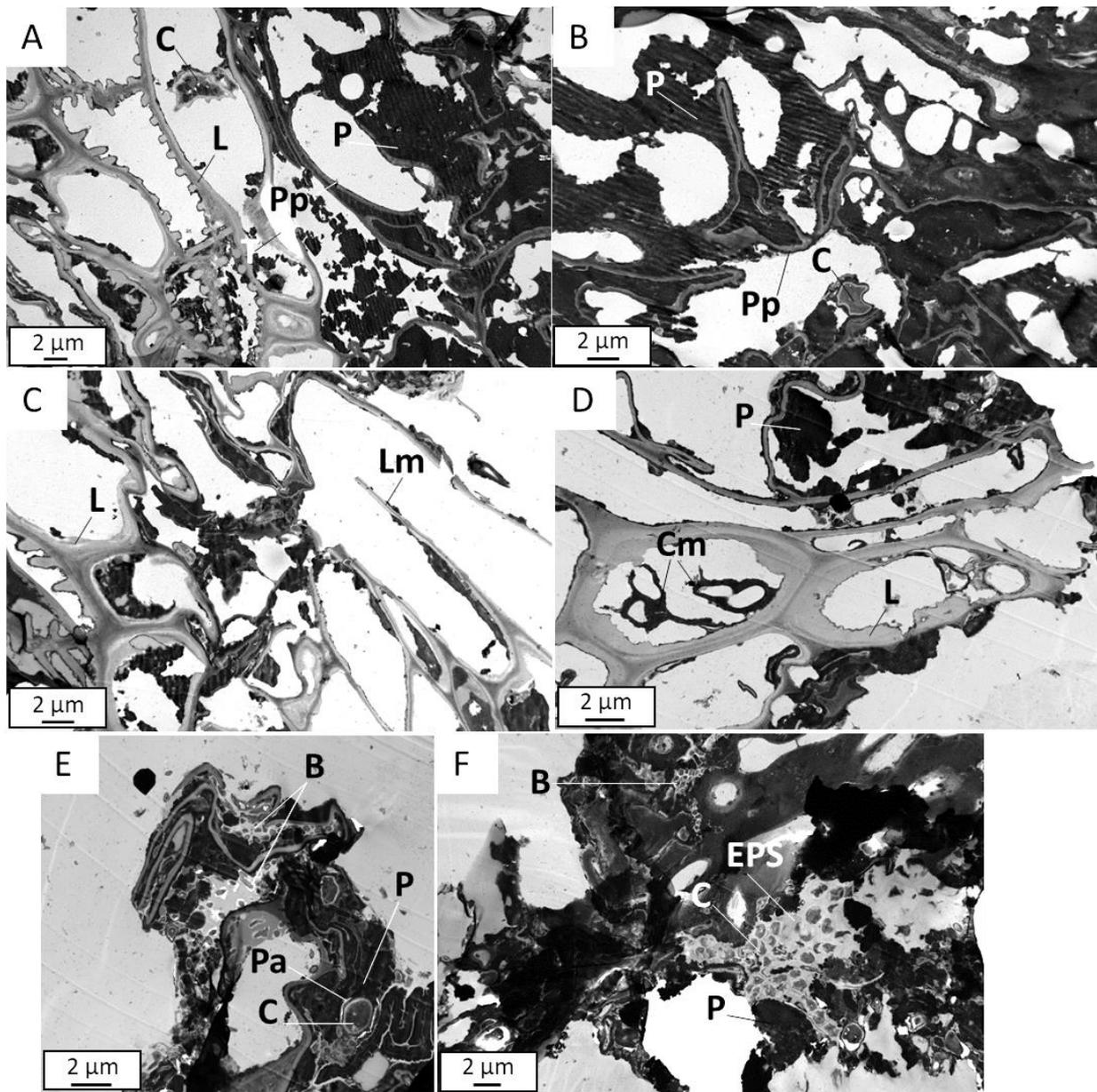


Figure 118 Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « Sable ». B : bactérie, C : champignon, Cm : parois mélanisées de champignon, EPS : exopolysaccharides, L : tissus ligneux, Lm : lamelle moyenne, P : polyphénol condensé, Pa : halo de lyse résultant d'une activité polyphénoloxydasique, Pp : paroi pectocellulosique.

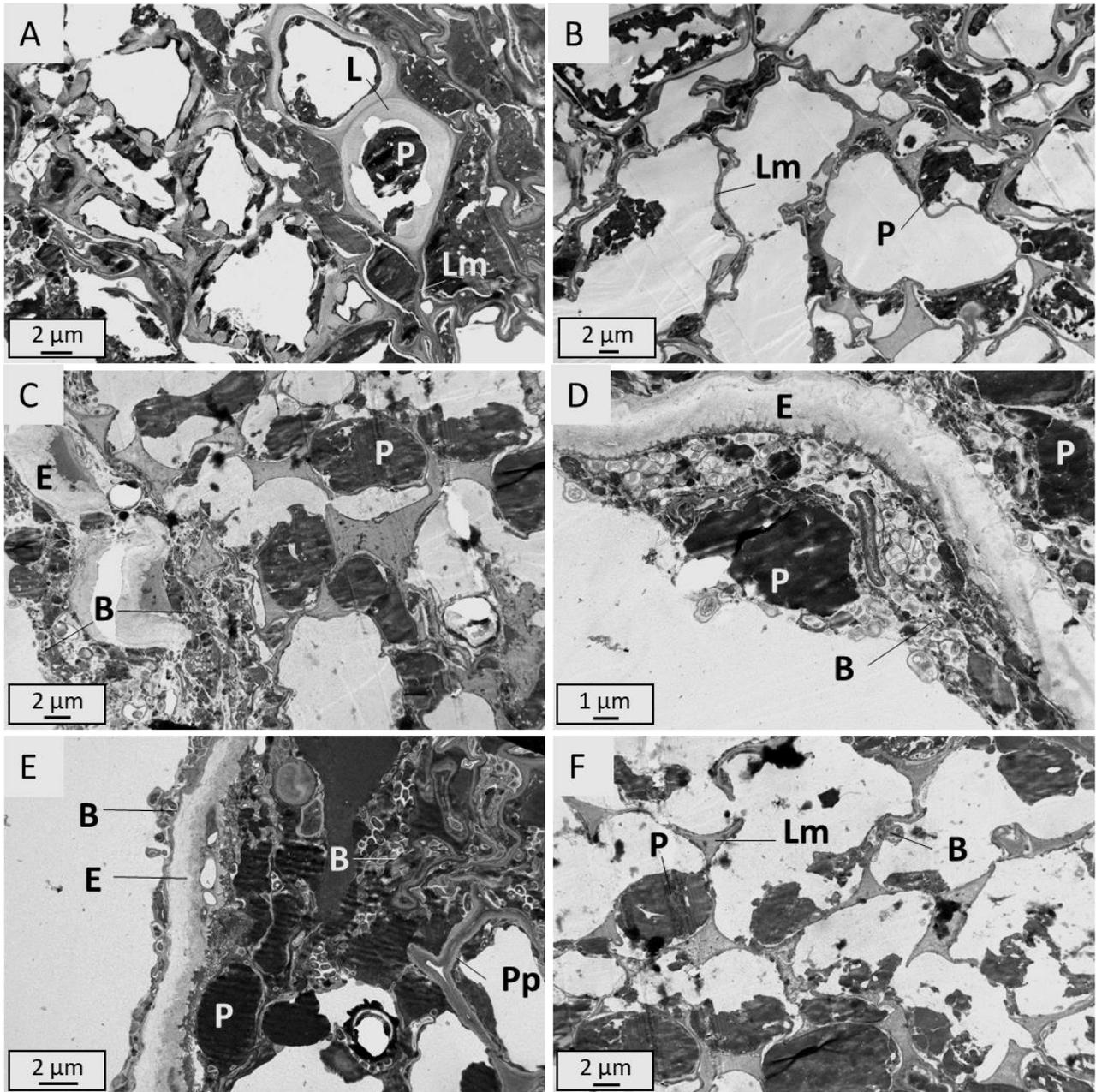
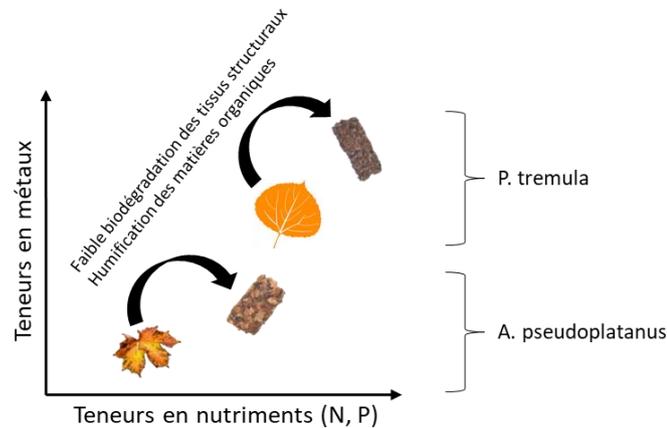


Figure 119 Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode *P. scaber* à partir de *P. tremula* sur la modalité « Sable ». B : bactérie, E : épiderme, L : tissus ligneux, Lm : lamelle moyenne, P : polyphénol condensé, Pp : paroi pectocellulosique.

4 Synthèse des résultats de la partie 1



De la matière organique initiale à la matière organique contrôlée, il y a eu des évolutions des teneurs élémentaires pour les deux espèces de feuilles mais dont les amplitudes varient en fonction des éléments. En ce qui concerne la matière organique restante, elle était chimiquement similaire à la matière organique contrôlée, indiquant un faible effet indirect des isopodes sur l'évolution chimique des MO sur 4 semaines. L'effet direct des isopodes, résultant de la transformation des MO initiales en déjections a conduit à une modification chimique plus importante des matières organiques, notamment à un fort enrichissement en azote, une diminution du ratio C/N, mais également à une augmentation des teneurs en Fe. La qualité chimique des déjections holorganiques produites par l'isopode semble donc dépendre de la qualité initiale de la litière. Les résultats de l'étude ultrastructurale des matières organiques initiales et des déjections permettent de mettre en évidence la faible transformation structurale des MO initiales par les isopodes. En effet, une conservation des composés récalcitrants, tels que les tissus structuraux et les polyphénols condensés, est observée malgré une dégradation partielle de certains tissus, ainsi qu'un changement des communautés microbiennes actives, des champignons vers les bactéries.

5 Discussion de la partie 1

L'objectif de cette première partie était de mettre en évidence les effets de l'isopode *P. scaber* sur la transformation des matières organiques. Les premières hypothèses étaient que (H8.1) la transformation des matières organiques initiales serait similaire entre les deux espèces de feuilles testées et que (H8.2) sa transformation en déjections entraînerait une évolution chimique plus importante que celle des matières organiques contrôles et restantes et qu'en conséquence (H8.3) la matière organique constituant les déjections serait fortement biodégradée.

Les résultats des analyses chimiques des MO initiales permettent de mettre en évidence des teneurs en métaux et en nutriments supérieures dans les feuilles de *P. tremula* que dans celles de *A. pseudoplatanus*. Ces dernières ayant été collectés sur le Technosol du sous-site EMB, les fortes teneurs en zinc observées sont cohérentes avec les fortes teneurs mesurées dans cet humipédon dans le chapitre 3. De fortes teneurs en métaux et notamment en zinc avait été mises en évidence pour cette même espèce sur des Technosols de friche industrielle (Lucisine, 2015). Au début de l'expérience, la microscopie électronique à transmission révèle des MO initiales faiblement biodégradées et présentant une activité biologique faible, dominée par les champignons. Ces microorganismes sont classiquement décrits comme les premiers à coloniser les litières (Hudson, 1968) et leur production d'exo-enzymes leur permet de pénétrer les tissus végétaux (Bernier, 2018). La forte colonisation de l'épiderme de *P. tremula* ainsi que la présence de champignons vivants dans les tissus du parenchyme des feuilles confirment également ces observations. De plus, la faible dégradation des tissus ligneux indique que les feuilles sont au premier stade de dégradation proposé par Garrett (1963) et que la présence de contenus cellulaires favorise les saprophytes primaires (Visser et al., 1975).

Au bout des 4 semaines, les résultats de l'expérience indiquent que les tendances évolutives des matières organiques, en terme de compositions élémentaires, sont les mêmes entre les deux espèces de feuilles testées, comme supposé dans l'hypothèse H8.1.

Lors de l'expérience, les teneurs en carbone organique ont très peu varié. Cette faible évolution peut traduire une faible minéralisation des matières organiques (Harris and Riha, 1991). Les études ultrastructurales ont permis de mettre en évidence que les litières initiales étaient essentiellement constituées de tissus structuraux et de polyphénols condensés. Ces deux typologies de matières organiques sont reconnues comme récalcitrantes (Karroum et al., 2011; Rihani et al., 2001; Toutain, 1981; Watteau et al., 2002) et peuvent donc expliquer la faible évolution des teneurs en Corg. Les isopodes ont n'ont donc eu que très peu d'effet sur la biodégradation des tissus végétaux structuraux. Cependant ce résultat pourrait être directement lié à un biais existant dans les études de consommation de feuille par les saprophages en laboratoire et qui concerne notamment les isopodes. Le cloporte rugueux *Porcellio scaber* peut en effet acquérir des activités enzymatiques, nécessaire à la dégradation des tissus végétaux, en consommant des microorganismes possédant ces activités (Ihnen and Zimmer,

2008). Ainsi les capacités digestives de ces organismes pourraient être très différentes si les individus sont prélevés *in situ* ou s'ils sont issus d'élevage et donc en présence d'autres sources de nourritures. Il est donc possible qu'à des pas de temps plus long et *in situ*, l'efficacité de *P. scaber* dans la transformation des MO soit plus importante, tel que proposé dans d'autres études (David, 2014; Špaldoňová and Frouz, 2014).

A l'inverse, les teneurs en azote ont nettement augmenté dans les matières organiques en 4 semaines et significativement plus dans les déjections produites à partir de *P. tremula* que dans les matières organiques restantes et les contrôles. Les MO initiales utilisées dans l'expérience présentaient des teneurs en azote en accord avec ce qui est classiquement trouvé dans les feuilles sénescents issus de différentes espèces de feuillus (Jacob et al., 2009). L'augmentation des teneurs en azote dans les matières organiques résulte généralement de la colonisation par les microorganismes et notamment par les bactéries ainsi que de l'accumulation des produits humifiés (Berg and Staaf, 1981). Les colonies bactériennes, abondantes dans les déjections observées, permettent en partie d'expliquer l'augmentation des teneurs en azote mesurées, puisque leur C/N est beaucoup plus bas que celui des tissus d'une feuille sénescence (Aerts, 1997; Makino et al., 2003). Mais les produits d'humification, tels que les polyphénols condensés présentent également de fortes occurrences dans les déjections de *P. scaber*. Selon Coulis et al. (2009), certaines espèces de saprophages sont capables de réduire à presque 0 les concentrations en tanins lors du passage dans le tube digestif (Coulis et al., 2009). Les auteurs proposent deux mécanismes expliquant ce résultat, qui sont soit la digestion enzymatique des tanins par les microorganismes intestinaux, soit l'insolubilisation des tanins au sein de structures à haut poids moléculaire. Dans l'expérience de ce chapitre de la thèse, les tanins n'ont pas été dosés par méthode chimique mais la structure des composés des MO au MET permet de mettre en évidence la présence des polyphénols condensés. La complexité des interactions entre les substances polyphénoliques et les protéines en tannins (Hagerman, 2012), les rend très difficiles à biodégrader (Reisinger et al., 1978). La forte occurrence de ces composés mise en évidence dans les déjections de l'isopode *P. scaber* semble confirmer l'hypothèse proposée par Frouz, (2017), selon laquelle la diminution des tannins mesurée par Coulis et al. (2009) résulterait du réarrangement biochimique de ces composés plutôt que de leur solubilisation.

Il est possible que les apports en protéines que représentent les exo-enzymes des bactéries du tube digestif des macro-saprophages et des microorganismes présents dans les MO initiales puissent également favoriser la formation des complexes polyphénols-protéines. En effet, ces deux types de molécules se décomplexent en milieu basique (Frouz, 2017) et peuvent permettre une assimilation de l'azote protéique par les saprophages avant de se re-complexer en milieu acide, dans la deuxième partie du tube digestif. Ces réarrangements moléculaires expliqueraient ainsi la présence de ces substances complexes dans les déjections. Or les conditions physico-chimiques du tube digestif des saprophages ne sont pas les mêmes en fonction des espèces. Les conditions chimiques du tube digestif des isopodes tels

que *P. scaber*, *O. asellus*, *T. pusillus* ou encore *T. rathkii* sont acides, avec un pH moyen de 6,3 et ne présentent pas de conditions alcalines (Zimmer and Brune, 2005). Ainsi l'environnement chimique du tube digestif de *P. scaber* n'est pas propice à la « décomplexation » des polyphénols condensés. A l'inverse, si les microorganismes fournissent une source importante d'azote pour les saprophages (Caner et al., 2004) le passage des matières organiques dans le tube digestif peut entraîner la complexation des substances polyphénoliques contenus dans les MO avec les exo-enzymes que produisent les bactéries (Sinsabaugh et al., 2014; Sinsabaugh and Moorhead, 1994) et pourrait entraîner une augmentation des polyphénols condensés. Un couplage de méthode chimique et d'observation en microscopie électronique à transmission pourrait ainsi permettre de tester cette hypothèse, en comparant notamment plusieurs espèces de saprophages, aux conditions physico-chimiques du tube digestif différentes. Une telle expérience pourrait permettre d'appuyer le mécanisme proposé par Frouz (2017), pour expliquer les observations de diminution de la vitesse de minéralisation des déjections de saprophages épigés par rapport aux MO non transformées.

En conséquence, l'augmentation des teneurs en azote et la diminution du ratio C/N observée dans ce chapitre de la thèse traduisent une modification de la biochimie des constituants des matières organiques vers des composés fortement azotés.

En ce qui concerne l'augmentation des teneurs en Fe, mise en évidence dans les déjections, il est possible qu'elle résulte de l'ingestion de minéraux tels que des oxydes de fer, qui étaient initialement adsorbés à l'épiderme des feuilles. Il peut donc s'agir d'une concentration qui résulte d'un apport extérieur.

Dans cette expérience, la qualité chimique des déjections en terme de teneurs élémentaires dépend largement de la qualité chimique de la MO initiale, notamment pour les teneurs en nutriments et en métaux, ce qui confirme l'hypothèse H8.1. Du point de vue des teneurs élémentaires, les isopodes ont eu un faible effet sur les matières organiques initiales lors de ces quatre semaines d'expérience à travers la production de déjections. Autrement dit, les isopodes ne modifient que peu la dynamique élémentaire des composants des matières organiques, à l'échelle de 4 semaines, contrairement à ce qui était proposé dans l'hypothèse H8.2. Le stade de biodégradation est plus avancé au bout de 4 semaines dans les déjections, mais les tissus sont encore reconnaissables et peu tassés, les isopodes semblent donc avoir une action de compaction faible lors du processus de formation de déjections holorganiques. David (2014) proposait que le tassement des matières organiques réalisé par les isopodes est plus faible que celui réalisé par la plupart des diplopodes. Certains tissus tels que l'épiderme des feuilles des deux espèces sont peu biodégradés et simplement fragmentés. Cela met en évidence la résistance de ce tissu à la décomposition lors du passage dans le tube digestif de l'isopode, probablement en raison de sa composition biochimique (Heredia, 2003). En revanche les MO sont plus humifiées dans les déjections, notamment sous forme de polyphénols condensés, ce qui traduit une augmentation de la stabilisation

biochimique, contrairement à ce qui était proposé dans l'hypothèse H8.3. L'isopode semble peu modifier la chimie des MO et le tassement des tissus végétaux, mais influe sur la biochimie et la fragmentation des tissus.

6 Partie 2 : Influence des constituants de l'humipédon sur la qualité physico-chimique des déjections de l'isopode *P. scaber*.

6.1 Rappel des objectifs

Dans cette deuxième partie du chapitre, l'objectif est de préciser la relation entre la qualité physico-chimique des déjections produites par l'isopodes *P. scaber* en fonction de la qualité physico-chimique du substrat, c'est-à-dire du support de l'expérience et de la qualité de la MO initiale. Ainsi dans cette seconde partie, seules les déjections seront considérées. Pour caractériser ces relations, la notion de traits des déjections sera utilisée. Les traits utilisés seront les traits chimiques et élémentaires, ainsi que les traits physiques, tels que la masse volumique et la capacité d'eau et les traits ultrastructuraux, liés à la caractérisation morphologique des déjections. Les 6 typologies de déjections, obtenues à partir des trois modalités « Sable », « TDT » et « CONS » sont présentées sur la Figure 120. Ces substrats ont été choisis en raison de leur gradient de fertilité agronomique (TDT < CONS), mis en évidence dans le chapitre 3. De plus, les trois substrats choisis sont également caractérisés par un gradient granulométrique, que l'on peut exprimer en terme de teneurs en sable (50-2000 μ m) : CONS < TDT < Sable. Un rappel des principales caractéristiques physico-chimiques de ces substrats est donné dans le Tableau 25. En ce qui concerne les matières organiques initiales, la partie 1 de ce chapitre a permis de mettre en évidence que la qualité chimique des feuilles de *P. tremula* était supérieure en terme de teneurs en nutriments, notamment des teneurs en potassium, mais que les feuilles de *A. pseudoplatanus* contenaient moins de métaux et notamment de zinc.

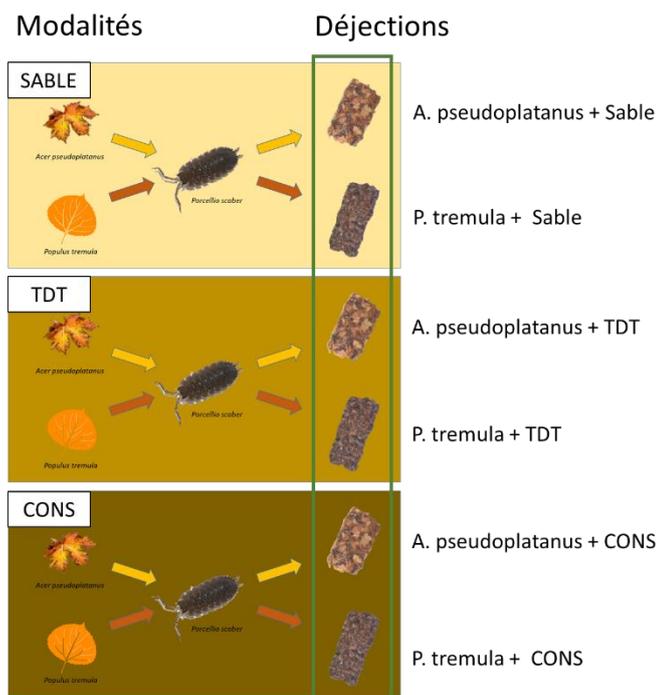


Figure 120 Typologies des déjections obtenues à partir des espèces de feuilles de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur les trois modalités de support d'expérience : le sable de Fontainebleau : « Sable », la terre issue du sous-site TDT : « TDT » et la terre issue du sous-site CONS : « CONS ».

Tableau 25 Principales caractéristiques physico-chimiques des substrats de l'expérience

	TDT	CONS	Sable
pH	8.4 ± 0.1	8.2 ± 0.1	ND
C _{org} (g kg ⁻¹)	46.49 ± 11.72	122.38 ± 71.7	< 1
N _{tot} (g kg ⁻¹)	1.28 ± 0.23	3.63 ± 1.17	< 0,1
C/N	37.95 ± 14.79	32.28 ± 7.72	ND
Ca _{tot} (g kg ⁻¹)	245,0 ± 16,2	135,8 ± 68,3	< 1
Fe _{tot} (g kg ⁻¹)	44,4 ± 3,9	75,3 ± 17,3	< 1
Al _{tot} (g kg ⁻¹)	22,1 ± 1,8	21,0 ± 5,1	< 1
Cd _{tot} (mg kg ⁻¹)	3,0 ± 1,5	1,7 ± 0,5	< 1
Pb _{tot} (mg kg ⁻¹)	67 ± 13	93 ± 20	< 1
Zn _{tot} (mg kg ⁻¹)	224 ± 36	383 ± 134	< 1
K _{tot} (mg kg ⁻¹)	2463 ± 269	3128 ± 1415	< 40
Argile (g kg ⁻¹)	120 ± 19	64 ± 9	ND
Limon (g kg ⁻¹)	303 ± 26	180 ± 23	ND
Sable (g kg ⁻¹)	577 ± 39	756 ± 21	> 950

6.2 Traits chimiques des déjections

L'hétérogénéité des compositions élémentaires des déjections produites par *P. scaber* est représentée sur la Figure 121 et les valeurs élémentaires moyennes pour les 6 typologies de déjections sont données dans le Tableau 26 et permettent de mettre en évidence les effets du substrat et des matières organiques initiales sur la chimie des déjections de *P. scaber*.

Afin de caractériser les différences chimiques entre les deux typologies des déjections, une ACP a été réalisée. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 78,5% de la variabilité des teneurs élémentaires dans les déjections. Le premier axe de l'ACP explique 57,1% de la variabilité et est caractérisé par des fortes teneurs en Cr, Pb, Mg, Mn, Al et As, ainsi que par de faibles teneurs en carbone organique. Il permet de discriminer, à gauche de l'axe, les déjections produites sur sable à partir des deux espèces de feuilles, des déjections produites dans les modalités CONS et TDT produites à partir des deux espèces de feuilles, à droite de l'axe. Le substrat a donc essentiellement un effet sur les teneurs en C organique et en métaux tels que les teneurs en As, Cr, Cu, ou Ni. Ainsi, pour les deux espèces de feuilles, les teneurs en C organique sont significativement supérieures, d'environ 150%, dans les déjections produites sur la modalité « Sable » à celles produites sur les modalités « TDT » et « CONS » (p -value < 0,01). En ce qui concerne les métaux mentionnés, les teneurs restent faibles dans les déjections. Les teneurs en plomb dans les déjections sont de plus en plus fortes entre les modalités « Sable », « TDT » puis « CONS » avec des teneurs supérieures à 100 mg.kg⁻¹ dans cette dernière.

Le deuxième axe de l'ACP explique 21,4% de la variabilité et est caractérisé par de fortes teneurs en potassium ou encore en azote total et en zinc et par de faibles teneurs en soufre et de bas C/N. Il permet de discriminer les déjections produites dans les cosmes ayant le sol « CONS » comme support d'expérience (à droite, au-dessus de l'axe), des déjections produites dans les cosmes ayant le sol « TDT » comme support d'expérience (à droite, en dessous de l'axe) ainsi que les déjections produites sur sable à partir de *P. tremula* (à gauche, en haut de l'axe), des déjections produites sur sable à partir de *A. pseudoplatanus* (à gauche, en bas de l'axe).

Enfin un effet additif du support d'expérience et des espèces de feuilles sur les déjections des isopodes est mis en évidence pour les teneurs en N, Ca, Zn et K ainsi que pour le C/N. Les déjections produites à partir des feuilles de *P. tremula* sur la modalité « Sable » présentent des teneurs en N statistiquement supérieures à celles produites sur les modalités « TDT » et « CONS », indépendamment de l'espèce de feuille consommée (ANOVA à 2 facteurs, p -value = 0,02). A l'inverse, le C/N le plus élevé est mesuré dans les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* produites sur la modalité « Sable ». En ce qui concerne les teneurs en Zn, un gradient croissant est observé entre les déjections produites sur les modalités « Sable », « TDT » et « CONS » et les teneurs sont plus importantes dans les déjections produites à partir de *P. tremula* que dans celles produites à partir de *A. pseudoplatanus* (ANOVA à 2 facteurs, p -value < 0,01). Pour les teneurs en Ca, le gradient est cette fois croissant entre

les modalités « Sable », « CONS » puis « TDT » et à l'inverse du Zn, les teneurs sont supérieures dans les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* (ANOVA à 2 facteurs, p-value = 0,01). Finalement pour le K, les teneurs mesurées dans les déjections produites à partir de *P. tremula* sur la modalité « Sable » sont statistiquement supérieures aux teneurs mesurées dans les 5 autres typologies de déjections (ANOVA à 2 facteurs, p-value = 0,02).

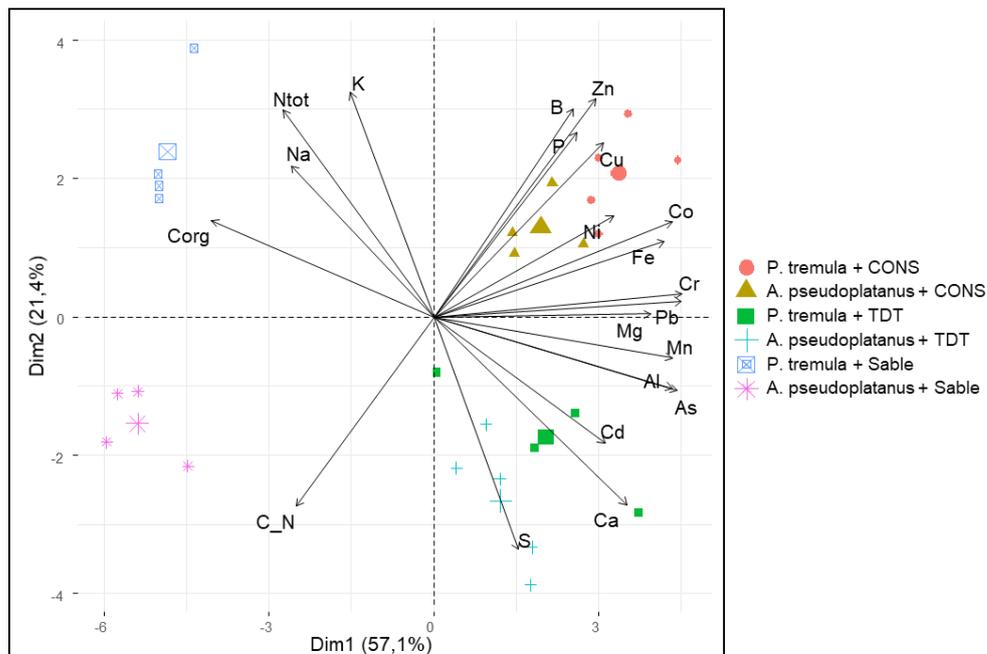


Figure 121 Projection des deux premiers axes de l'ACP des variables chimiques des déjections produites par *P. scaber* à partir des deux litières de feuilles *P. tremula* et *A. pseudoplatanus* sur les trois sols utilisés comme support d'expérience : CONS, TDT et sable.

Tableau 26 Analyses chimiques des déjections obtenues à partir des deux espèces de litières de feuilles (*A. pseudoplatanus* et *P. tremula*) et sur les trois sols-supports d'expérience (Sable, CONS, TDT). Les valeurs correspondent aux moyennes \pm écart-types (n = 5 sauf « Sable » n= 4). La p-value correspondante est celle de l'ANOVA à 2 facteurs réalisée pour chaque élément et testant l'effet du sol et de la litière ainsi que l'interaction des deux facteurs. En cas d'interaction significative (p-value < 0.05, alpha = 5%), deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux types de déjections. En cas d'interaction non significative (p-value > 0.05, alpha = 5%), les effets des facteurs sont testés indépendamment en moyennant les valeurs des deux litières (lettre minuscule) ou des trois sols pour une même litière (lettre majuscule), si les effets sont statistiquement significatifs (p-value < 0.05, alpha = 5%)

Element	A. pseudoplatanus			P. tremula			P-value du test statistique		
	Sable	CONS	TDT	Sable	CONS	TDT	Sol	Litière	Interaction
Corg (g/kg)	399 \pm 5 a	290 \pm 10 b	271 \pm 34 b	424 \pm 39 a	281 \pm 36 b	272 \pm 46 b	< 0,01		
N (g/kg)	17 \pm 1 ab	17 \pm 1 b	13 \pm 2 b	21 \pm 2 a	15 \pm 3 b	13 \pm 2 b			0,02
C_N	24 \pm 2 a	17 \pm 1 c	21 \pm 1 b	20 \pm 1 bc	19 \pm 2 bc	21 \pm 1 ab			< 0,01
As (mg/kg)	0 \pm 0 c	34 \pm 2 b	41 \pm 6 a	0 \pm 0 c	39 \pm 3 b	43 \pm 8 a	< 0,01		
B (mg/kg)	108 \pm 33 b	212 \pm 15 a	160 \pm 15 a	B 232 \pm 36 b	288 \pm 22 a	219 \pm 43 a	A < 0,01	< 0,01	
Cd (mg/kg)	0 \pm 0 c	2 \pm 0 b	4 \pm 0 a	B 1 \pm 0 c	3 \pm 0 b	4 \pm 1 a	A < 0,01	< 0,01	
Co (mg/kg)	0 \pm 1 c	8 \pm 1 a	6 \pm 1 b	B 3 \pm 0 c	10 \pm 1 a	7 \pm 1 b	A < 0,01	< 0,01	
Cr (mg/kg)	0 \pm 0 c	79 \pm 7 a	61 \pm 7 b	0 \pm 0 c	88 \pm 9 a	63 \pm 10 b	< 0,01	0,16	
Cu (mg/kg)	5 \pm 0 c	30 \pm 2 a	19 \pm 5 b	9 \pm 1 c	32 \pm 3 a	17 \pm 4 b	< 0,01	0,29	
Ni (mg/kg)	0 \pm 0 c	20 \pm 2 a	13 \pm 1 b	0 \pm 0 c	23 \pm 2 a	12 \pm 1 b	< 0,01	0,36	
Pb (mg/kg)	2 \pm 2 c	105 \pm 7 a	86 \pm 11 b	1 \pm 1 c	119 \pm 9 a	80 \pm 21 b	< 0,01	0,49	
Zn (mg/kg)	67 \pm 13 d	395 \pm 26 b	223 \pm 23 c	368 \pm 43 b	579 \pm 38 a	331 \pm 78 c			< 0,01
Al (mg/kg)	214 \pm 49 b	9268 \pm 1544 a	10955 \pm 1547 a	132 \pm 126 b	11340 \pm 1487 a	13295 \pm 3047 a	< 0,01	0,08	
Ca (mg/kg)	51575 \pm 10342 c	84704 \pm 5157 b	140905 \pm 10384 a	31377 \pm 3719 c	95051 \pm 7205 b	124866 \pm 22230 a			0,01
Fe (mg/kg)	621 \pm 208 c	47408 \pm 8661 a	28195 \pm 5413 b	350 \pm 68 c	54089 \pm 9869 a	27538 \pm 3204 b	< 0,01	0,38	
K (mg/kg)	2555 \pm 441 b	2181 \pm 184 b	1973 \pm 241 b	6396 \pm 1775 a	3447 \pm 1029 b	3283 \pm 703 b			0,02
Mg (mg/kg)	2479 \pm 578 b	3513 \pm 393 a	3390 \pm 212 a	2277 \pm 621 b	4117 \pm 183 a	3935 \pm 869 a	< 0,01	0,1	
Mn (mg/kg)	67 \pm 15 b	1084 \pm 227 a	1077 \pm 131 a	B 137 \pm 19 b	1304 \pm 104 a	1526 \pm 446 a	A < 0,01	< 0,01	
Na (mg/kg)	669 \pm 125 a	414 \pm 54 b	337 \pm 13 b	754 \pm 112 a	392 \pm 72 b	374 \pm 110 b	< 0,01	0,39	
P (mg/kg)	1075 \pm 180 b	1906 \pm 126 a	1456 \pm 494 b	1609 \pm 356 b	2105 \pm 187 a	1553 \pm 400 b	< 0,01	0,14	
S (mg/kg)	5915 \pm 1246 b	5881 \pm 447 b	8287 \pm 582 a	4819 \pm 779 b	5298 \pm 1240 b	7745 \pm 1660 a	< 0,01	0,08	

6.3 Traits physiques des déjections

Les traits physiques des déjections ont été mesurés ou appréciés sur un total de 120 échantillons.

La Figure 122 présente les résultats obtenus pour les deux traits physiques mesurés sur les déjections produites à partir des deux matières organiques initiales et sur les trois modalités de support d'expérience. La masse volumique des déjections produites lors de l'expérience varie en moyenne entre 0,4 et 0,8 $\text{mg}\cdot\text{mm}^{-3}$. La masse volumique des déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « Sable » est statistiquement inférieure aux masses volumiques mesurées dans les 5 autres typologies de déjections (p -value $< 0,01$). L'humidité pondérale des déjections présente un effet statistiquement significatif du support d'expérience (ANOVA 1 facteur, p -value $< 0,01$). Les déjections produites sur la modalité « Sable » ont une humidité pondérale moyenne de $328 \pm 206\%$ qui est statistiquement plus élevée que l'humidité pondérale des déjections produites sur CONS ($162 \pm 201\%$) et sur TDT (147 ± 83).

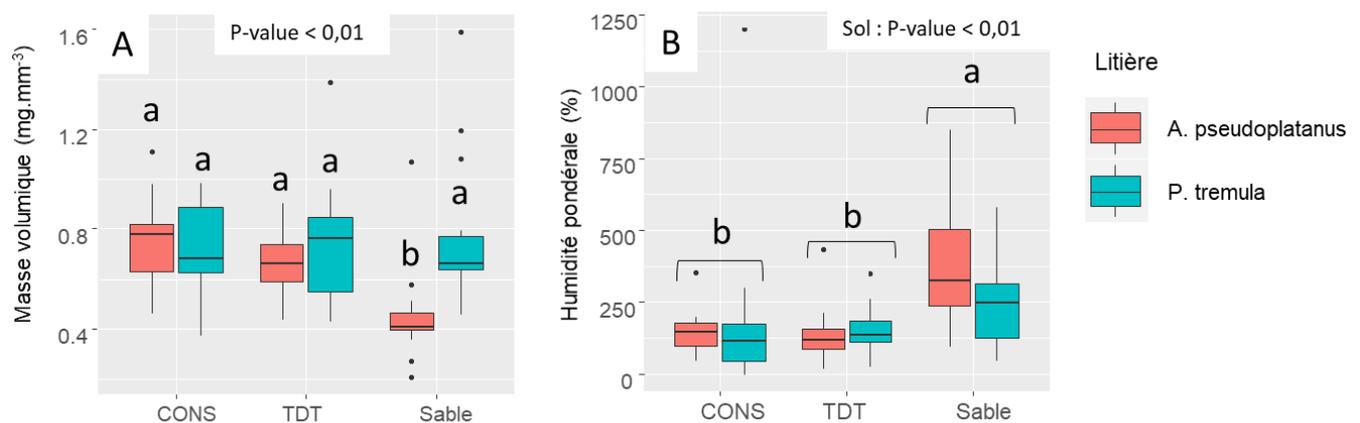


Figure 122 Diagramme en boîte à moustache des masses volumiques (A) et de l'humidité pondérale (B) des déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur les trois sols Sable, CONS et TDT ($n = 20$). La significativité des ANOVA à 2 facteurs (p -value $< 0,05$, $\alpha = 5\%$) est donnée soit pour l'interaction de la litière et du sol (A) soit uniquement pour le sol quand l'interaction des deux facteurs ne sont pas significatifs (B).

Les Figure 123 à Figure 125 présentent des exemples de morphologies des 6 typologies de déjections produites lors de l'expérience. Les déjections illustrées ici se veulent représentatives de leur population respective (20 déjections par typologie). L'étude morphologique des déjections au stéréomicroscope permet de mettre en évidence la différence de nature qui existe entre les déjections produites sur la modalité « Sable » d'une part (Figure 123) et sur les modalités « TDT » et « CONS » d'autre part (Figure 124 et Figure 125).

Les déjections produites sur la modalité « Sable » sont holoorganiques, composées exclusivement de fragments de feuilles, de rares minéraux de quelques microns étant observables en surface des déjections. Des fragments de nervures de plusieurs centaines de microns sont visibles pour les deux espèces de feuilles, ainsi qu'une fine matrice (Figure 123). Cette matrice organique représente une surface plus importante dans les déjections produites à partir de *P. tremula* que dans celles produites à partir de *A. pseudoplatanus*, ce qui confère aux premières une teinte plus foncée (Figure 123).

Les déjections produites sur les modalités « TDT » et « CONS » sont des agrégats organo-minéraux. Les déjections produites sur la modalité « TDT » sont composées d'une matrice organique fine ainsi que de fragments de nervures et de limbes et sont également constituées de différents matériaux constitutifs des terres du sous-site TDT, tels que de fines particules de charbons et des minéraux de quelques microns à une centaine de microns. Morphologiquement, les déjections produites sur cette modalité à partir des deux litières de feuilles sont relativement similaires (Figure 124).

Les déjections produites sur la modalité « CONS » présentent une morphologie proche des précédentes, avec quelques fragments de nervures et de limbes dans une matrice organique et sont également constituées d'éléments constitutifs des terres du sous-site CONS, tels que des particules de charbons et des minéraux de tailles variables et pouvant atteindre les 250 µm. Les déjections produites sur la modalité « CONS » à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sont morphologiquement similaires (Figure 125).

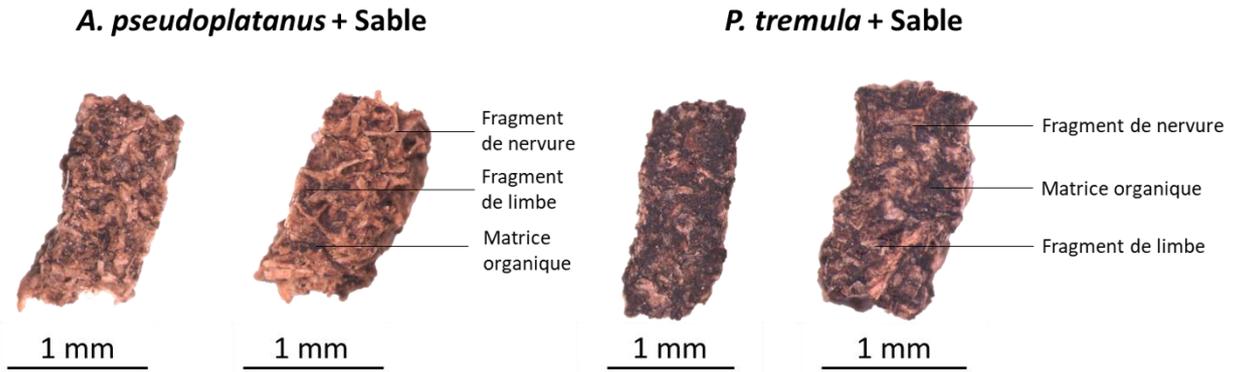


Figure 123 Exemples de déjections produites par *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur la modalité Sable.

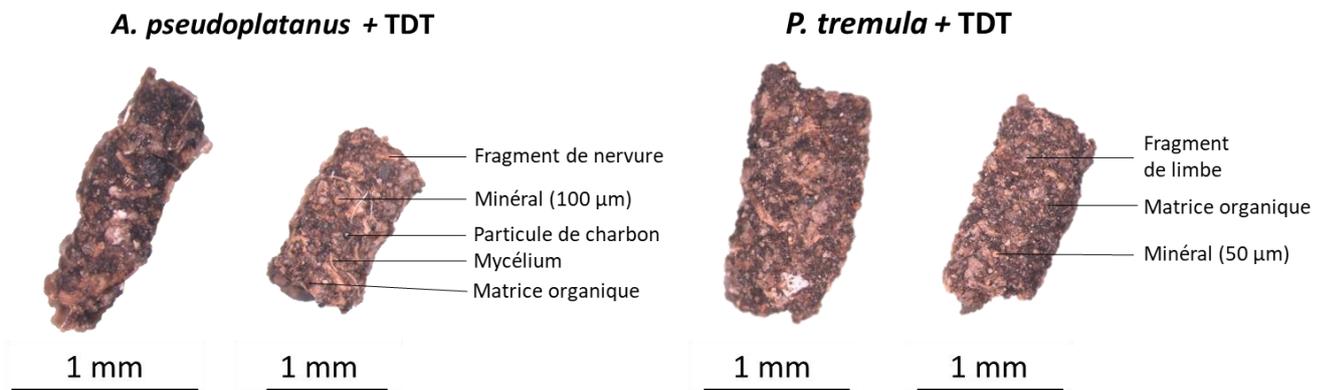


Figure 124 Exemples de déjections produites par *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur la modalité TDT.



Figure 125 Exemples de déjections produites par *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur la modalité CONS.

6.4 Ultrastructures des déjections

Afin de caractériser la structure et l'état de dégradation des matières organiques et les microorganismes responsables de leur décomposition, l'étude des déjections produites par *P. scaber* suite à la consommation des feuilles de *A. pseudoplatanus* ou de *P. tremula* sur modalités « TDT » et « CONS » ont été conduites en microscopie électronique à transmission.

Les déjections produites sur la modalité « TDT » suite à la consommation de feuilles de *A. pseudoplatanus*, présentent des structures tissulaires peu tassées, comme en témoigne l'aspect des épidermes et des tissus ligneux (Figure 126A, C). Au sein de ces déjections, le contenu cellulaire est fortement humifié et de nombreux polyphénols condensés sont présents (Figure 126A, B, D, E). Les contenus cellulaires sont également associés à de nombreuses colonies bactériennes, essentiellement localisées entre les polyphénols (Figure 126E). Ces colonies sont également présentes dans les tissus ligneux et semblent présenter une activité ligninolytique (Figure 126F). En effet, les épaissements des tissus ligneux sont dégradés et/ou fragmentés mais la lamelle moyenne est intacte. Dans cette modalité également, les micro-quartz sont associés à des polyphénols condensés au sein de la matrice organique humifiée (Figure 126E).

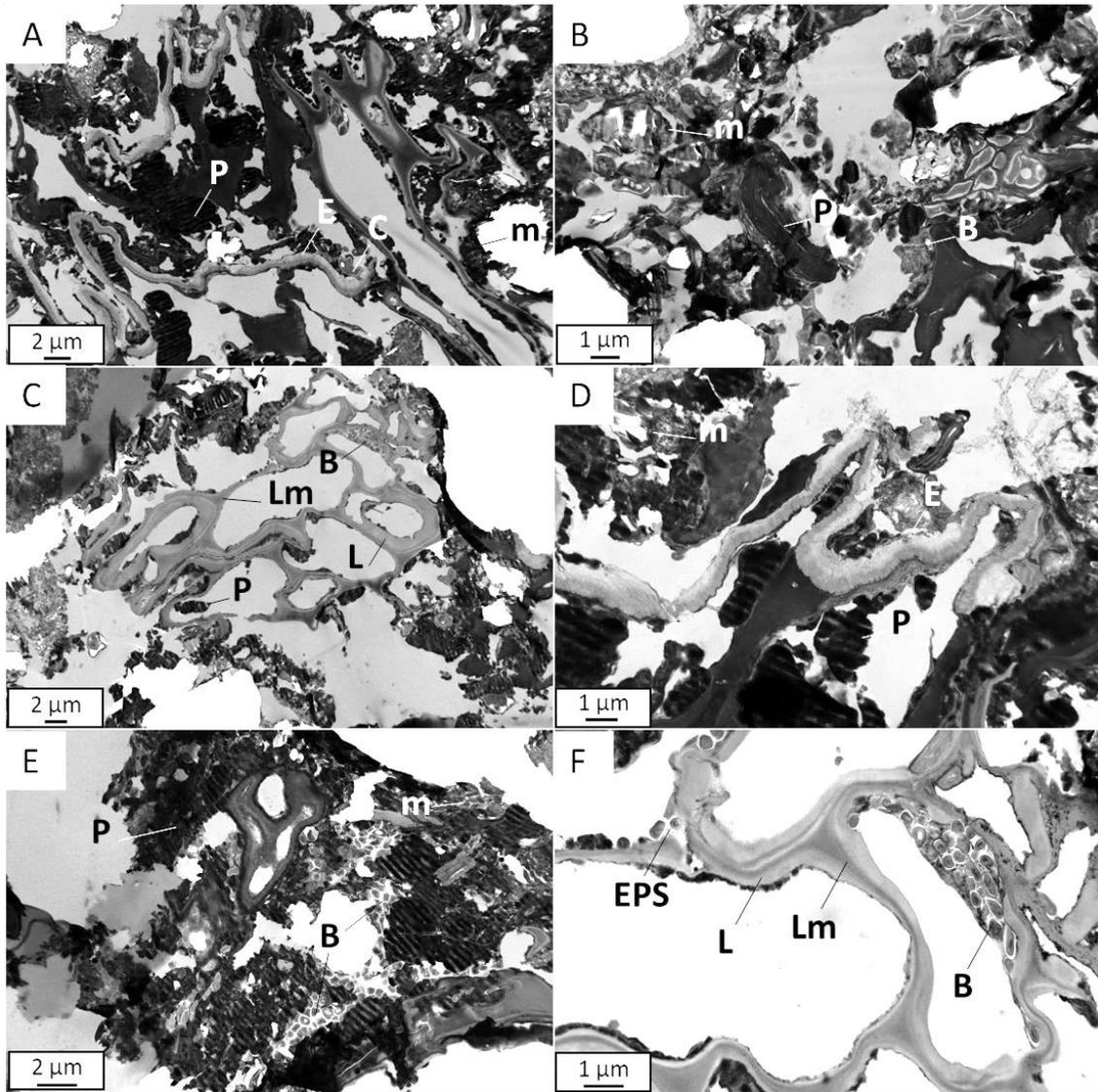


Figure 126 Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « TDT ». B : bactérie, C : champignon, E : épiderme, EPS : exopolymères, m : minéral, L : tissus ligneux, Lm : lamelle moyenne, P : polyphénol condensé.

Les déjections produites sur la modalité « CONS » suite à la consommation de feuilles de *A. pseudoplatanus*, présentent des tissus ligneux dégradés (Figure 127A, B) ainsi que de nombreux amalgames de parois pectocellulosiques et de contenus cellulaires fortement tassés (Figure 127A). L'épiderme des feuilles de *A. pseudoplatanus* (Figure 127B) est présent et peu dégradé. Les contenus cellulaires sont très humifiés, essentiellement sous forme de polyphénols condensés et peuvent être observés sur des zones de plus de 30 μm , au sein desquelles se trouve une forte activité polyphénoloxydasique des champignons (Figure 127C). Des colonies bactériennes produisant des exopolymères sont fréquemment observées (Figure 127D). Des micro-quartz sont associés à la matrice organique (Figure 127D).

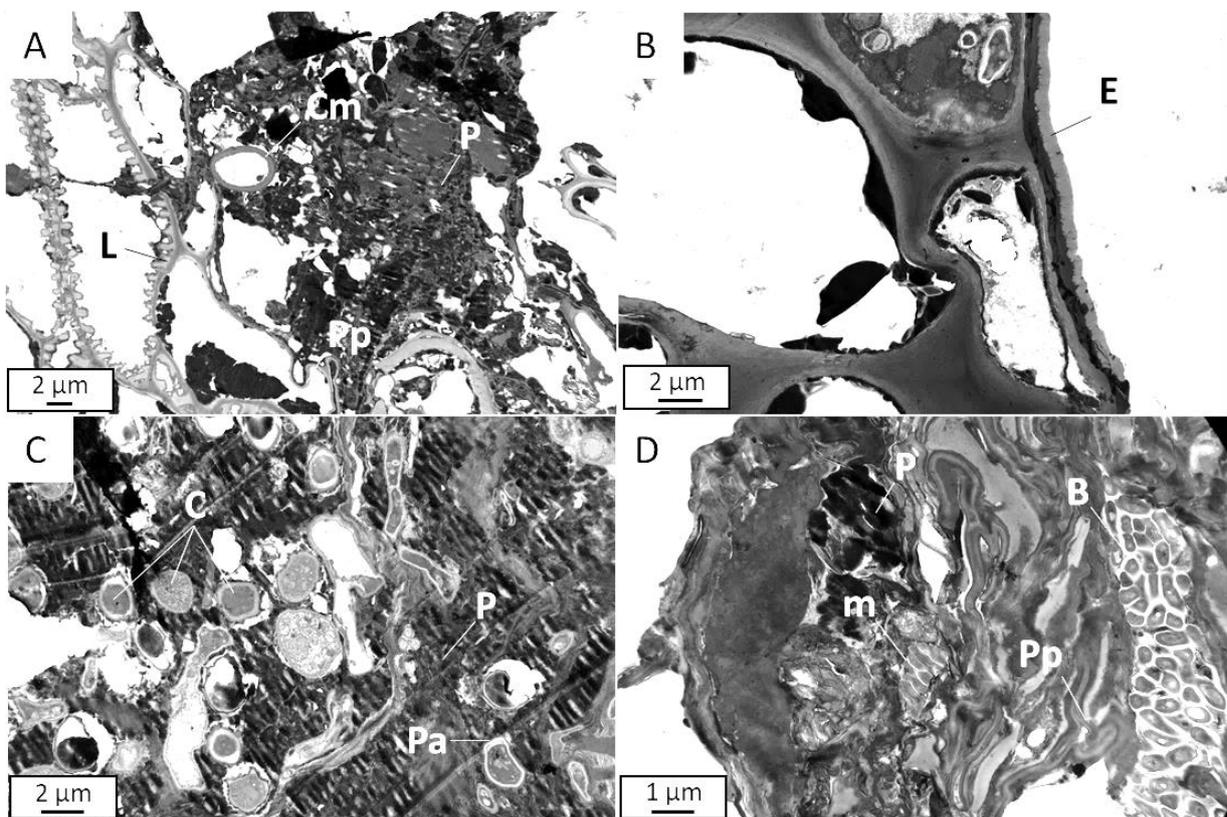


Figure 127 Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode *P. scaber* à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « CONS ». B : bactérie, C : champignon, Cm : parois mélanisée de champignon, m : minéral, L : tissus ligneux, P : polyphénol condensé, Pa : halo de lyse résultant d'une activité polyphénoloxydasique, Pp : paroi pectocellulosique.

Les déjections produites sur la modalité « TDT » suite à la consommation de feuilles de *P. tremula* ont une structure tissulaire tassée, comme l'indiquent les circonvolutions des parois pectocellulosiques (Figure 128A). Entre ces parois se trouvent à la fois des champignons et des bactéries dans les contenus cellulaires (Figure 128A, B). Des polyphénols de grandes tailles sont également observés à côté de ou associés à des minéraux (Figure 128E). Au sein de ces déjections, des champignons présentent des activités polyphénoloxydasiques, comme l'indiquent les halos de lyse à la surface des champignons présents dans les polyphénols condensés (Figure 128E). Les minéraux, nombreux dans ces déjections peuvent être liée à l'épiderme des feuilles, qui est peu biodégradé (Figure 128D). Des exopolysaccharides de colonies bactériennes peuvent également être agrégés aux minéraux présents dans les déjections (Figure 128F).

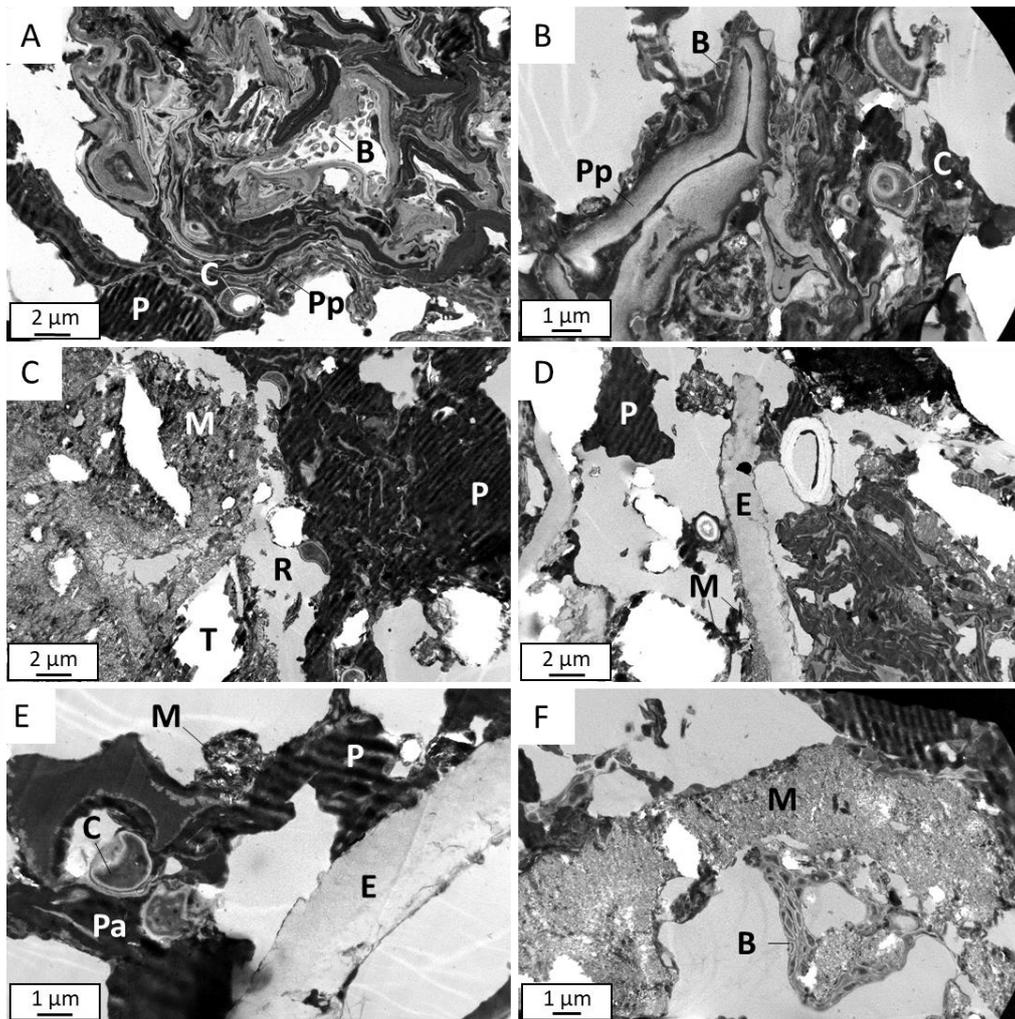


Figure 128 Ultrastructures de différentes déjections produites par l'isopode *P. scaber* à partir de *P. tremula* sur la modalité « TDT ». B : bactérie, C : champignon, Cm : parois mélanisée de champignon, E : épiderme, M : minéral, P : polyphénol condensé, Pa : halo de lyse résultant d'une activité polyphénoloxydasique, Pp : paroi pectocellulosique, R : résine, T : trou dans la résine.

Les déjections de *P. scaber* produites sur la modalité « CONS » suite à la consommation de feuilles de *P. tremula* n'ont pu à ce jour être suffisamment analysées (Figure 129). En effet, la forte proportion de minéraux de ces déjections rend techniquement difficile l'obtention de coupes ultra-fines observables.

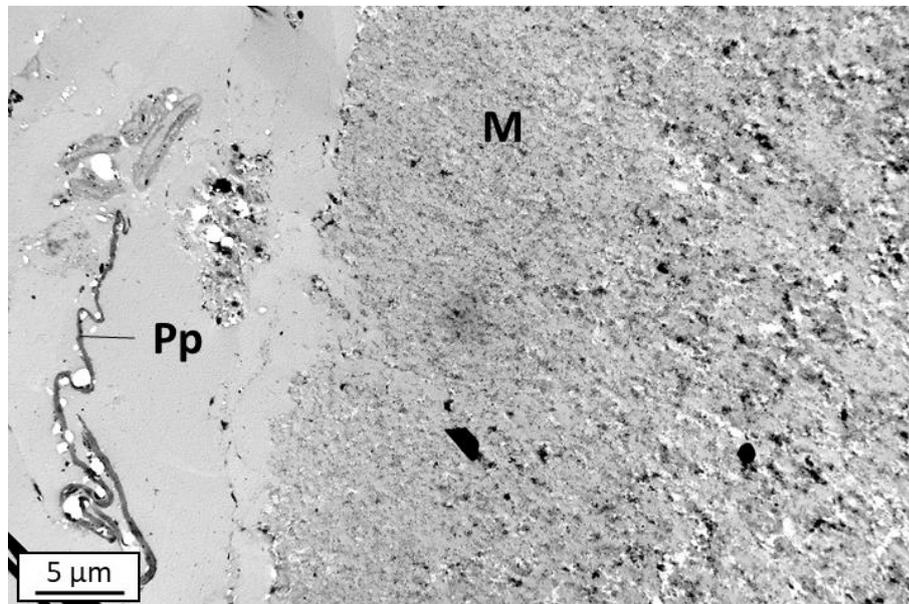


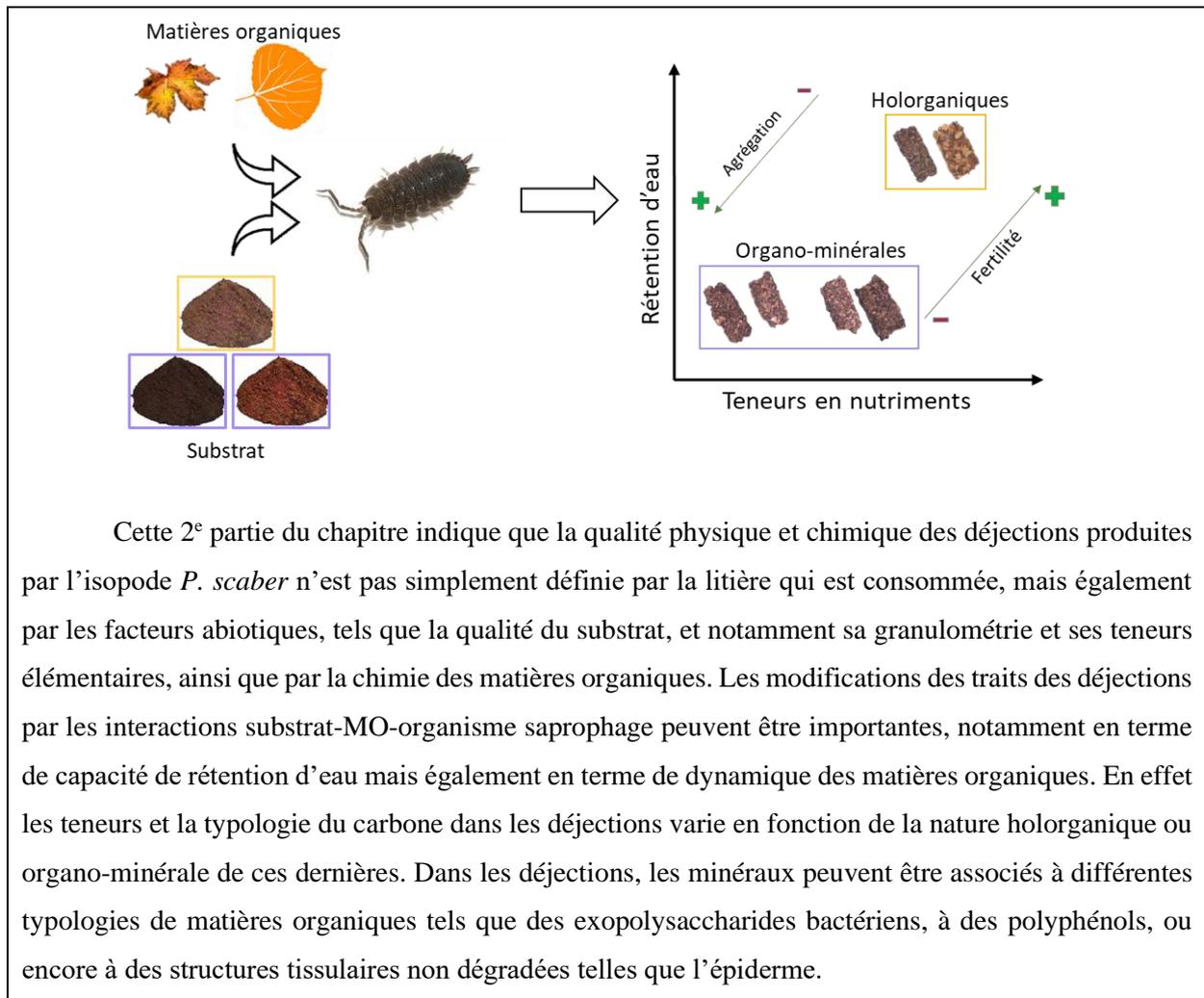
Figure 129 Ultrastructures d'une déjection produite par l'isopode *P. scaber* à partir de *P. tremula* sur la modalité « CONS ». M : minéral, Pp : paroi pectocellulosique. M : minéral, Pp : paroi pectocellulosique.

Une synthèse des principales caractéristiques ultrastructurales de l'ensemble des échantillons analysés lors de ce chapitre est présentée dans le Tableau 27.

Tableau 27 Récapitulatif des caractéristiques ultrastructurales des MO initiales et des déjections produites par *P. scaber* suite à la consommation de litière de *A. pseudoplatanus* ou de *P. tremula* sur les modalités « Sable », « TDT » et « CONS ».

Echantillon	Tissus végétaux et contenus cellulaires	Présence et activité des microorganismes	Minéraux	
A. pseudoplatanus	MO initiale A. pseudoplatanus	Tissus relativement intacts (parois pecto-cellulosiques et tissus ligneux) Présence de produit de dégradation de la lignine Contenus cellulaires peu humifiés avec quelques polyphénols condensés Présence d'épiderme non dégradé	Très rare bactéries Présence fréquente de champignons vivants Présence d'exopolysaccharides de champignons	Pas de minéraux observés
	Déjection A. pseudoplatanus + Sable	Parois ligneuses dont la structure tissulaire est encore en place Parois ligneuses partiellement dégradées Parois pecto-cellulosiques faiblement tassées à fortement compactée localement Présence de parenchyme palissadique dont la structure est en place Les contenus cellulaires sont fortement humifiés, avec des polyphénols condensés dans les cellules ligneuses et dans le parenchyme Présence d'épiderme peu dégradé	Peu de bactéries, quelques colonies Présence de champignons vivants dans des polyphénols Présence de résidus de champignons (parois mélanisées)	Pas de minéraux observés
	Déjection A. pseudoplatanus + CONS	Tissus parenchymateux fortement tassés Tissus ligneux partiellement dégradés mais dont la structure est encore bien en place Les contenus cellulaires sont abondants et fortement humifiés	Très nombreux champignons vivants Présence de résidus de champignons (parois mélanisées) Activité polyphénoloxydasique des champignons Présence de colonies bactériennes dans des amalgames humifiés	Présence de nombreux minéraux, quartz dans les amalgames humifiés
	Déjection A. pseudoplatanus + TDT	Présence d'épiderme peu dégradé Tissus ligneux biodégradés par endroit avec une perte de la structure tissulaire Présence également de cellules ligneuses présentant de forts épaissements Parois pecto-cellulosiques fortement humifiées Contenus cellulaires humifiés avec présence de grands polyphénols condensés Présence de quelques cellules contenant des chloroplastes	Présence de colonies bactériennes dans les polyphénols condensés avec activité polyphénoloxydasique Présence de colonies bactériennes dans des tissus ligneux avec activité ligninolytique Peu de champignons vivants et de résidus de champignons (parois mélanisées)	Présence de minéraux, quartz associées à des polyphénols
	MO initiale P. tremula	Parois ligneuses dont la structure tissulaire est encore en place Parois ligneuses partiellement dégradées Contenus cellulaires en cours d'humification avec des polyphénols condensés fréquents Présence d'épiderme dégradé par les champignons	Pas de bactéries vivantes observées Nombreux champignons vivant en périphérie de l'épiderme et dans les contenus cellulaires Présence d'exopolysaccharides de champignons	Présence de minéraux rares adsorbés à l'extérieur de l'épiderme
P. tremula	Déjection P. tremula + Sable	Tissus ligneux présents à différents niveaux de dégradation Tissus aux parois pecto-cellulosiques partiellement biodégradés et fragmentés, peu tassés Les contenus cellulaires sont fortement humifiés, avec des polyphénols condensés dans les cellules ligneuses et dans le parenchyme Epiderme présent, fragmenté et non biodégradé	Colonies bactériennes très fréquentes dans des exopolysaccharides et en périphérie de l'épiderme Champignons fréquents, vivants ou résidus de champignons (parois mélanisées)	Pas de minéraux observés
	Déjection P. tremula + CONS	Présence de parois pecto-cellulosiques fragmentées (Echantillon insuffisant)	Absence de microorganismes (Echantillon insuffisant)	Présence fréquente de minéraux
	Déjection P. tremula + TDT	Rares tissus ligneux Parois pecto-cellulosiques fortement tassées, parois dégradées Contenus cellulaires très fortement humifiées, présence de grand polyphénols Présence d'épiderme fragmenté et non biodégradé	Présence de colonies bactériennes et d'exopolysaccharides Présence de champignon fréquente, présentant une activité polyphénol-oxydasiques Présence de résidus de champignons (parois mélanisées)	Minéraux très fréquents (quartz et autres) pouvant être adsorbés à l'épiderme, à des polyphénols ou encore à des exopolysaccharides bactériens

7 Synthèse des résultats de la partie 2



8 Discussion de la partie 2

L'objectif de la partie 2 du chapitre était de tester si les constituants des humipedons allaient moduler les traits physiques et chimiques des déjections produites par l'isopode *P. scaber*. L'hypothèse initiale était que les traits des déjections dépendraient à la fois des caractéristiques physico-chimiques du substrat de l'humipedon et de la MO initiale et que la présence de minéraux dépendrait de la granulométrie du substrat utilisé.

Tout d'abord les résultats ont permis de montrer que les isopodes produisaient des déjections pouvant être soit holorganiques, dans le cas de la modalité « Sable », soit des déjections organo-minérales sur les deux autres modalités de support d'expérience « TDT » et « CONS ».

Les observations au stéréomicroscope ont en effet permis de mettre en évidence l'absence de minéraux dans les déjections produites par les isopodes placés sur la modalité « Sable ». Ces observations sont en accord avec ce qui avait été proposé par Frouz et al. (2015) indiquant que le sable constituait bien un milieu inerte pour ces organismes (Frouz et al., 2015b). Il est en revanche à noter qu'un éventuel tri des particules minérales aurait pu être réalisé plus facilement par les isopodes dans le cas où, dans la modalité « Sable », ces dernières sont de taille plus importante. Les isopodes sont en effet capables de choisir leur nourriture entre différentes sources, notamment en fonction de la colonisation microbienne (ABear et al., 2013; Maraun et al., 2003). Le tri éventuel des constituants ingérés par les cloportes n'a pas été testé dans l'expérience et aurait pu être réalisé en bloquant partiellement l'accès au support de l'expérience. Mais qu'il s'agisse ou non d'un choix, la résultante est la production de déjections holorganiques dont les traits chimiques dépendent des teneurs élémentaires des MO initiales, comme mis en évidence dans la partie 1 du chapitre.

A l'inverse, les déjections produites sur les deux modalités de support d'expérience dont la proportion de minéraux inférieures à 50 µm était fortement supérieure à celle de la modalité « Sable » étaient organo-minérales. Comme précédemment, l'objectif n'est pas d'étudier l'éthologie de *P. scaber* afin de déterminer si la présence de minéraux dans les déjections résulte de l'adsorption de certaines particules sur l'épiderme ou du « choix » de la consommation de sol et des MO initiales. Dans le cas de l'expérience, les fragments de feuilles étaient en effet déposés directement sur le substrat et l'adsorption de minéraux sur l'épiderme est probable, certains ont d'ailleurs été observés dans les déjections au MET. Mais que ce comportement alimentaire soit intentionnel ou non, la résultante est la production de déjections organo-minérales par les isopodes. De plus, de telles déjections ont déjà été observées sur des lames minces de sol (Davidson et al., 2002) indiquant que cette situation n'est pas exclusive aux expériences en mésocosmes. En conséquence, comme l'indiquent les résultats de l'expérience de cette partie du chapitre, les traits chimiques de ces déjections vont alors dépendre des caractéristiques chimiques des constituants du substrat et des compositions élémentaires des matières organiques. La granulométrie influe donc sur les traits chimiques des déjections en fonction de la fraction consommable des substrats, tels que cela avait déjà été observé pour d'autres macro-arthropodes (Paulusse and Jeanson, 1977). Or les résultats des mesures de traits physiques ont également permis de mettre en

évidence des différences importantes entre les déjections holorganiques et les déjections organo-minérales.

Les résultats mettent en évidence une masse volumique significativement plus faible dans les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « Sable » que les 5 autres typologies de déjections. La présence de minéraux, plus denses que les matières organiques, dans les déjections produites sur les modalités « TDT » et « CONS » suffit probablement à expliquer cette différence de masse volumique entre déjections produites à partir d'une même MO initiale. En revanche, plusieurs hypothèses peuvent expliquer la différence de masse volumique observée entre les déjections produites sur la modalité « Sable » à partir des deux MO initiales. La masse volumique de *A. pseudoplatanus* peut être inférieure à celle de *P. tremula*, ce qui expliquerait pourquoi la même surface de fragments de feuilles déposés dans les cosmes résulte d'une masse plus importante de *A. pseudoplatanus* (Figure 109). Une autre hypothèse pourrait être la constitution et l'organisation du volume des déjections. En effet, les observations au stéréomicroscope indiquent une forte proportion de tissus ligneux dans les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* alors que celles produites à partir de *P. tremula* contiennent une proportion de matrice organique plus importante.

De plus, le passage de l'échelle photonique à l'échelle de la microscopie électronique a permis de préciser que cette fine matrice organique est constituée à la fois de polyphénols condensés mais également de restes pariétaux tassés et de colonies microbiennes. Il a également permis de mettre en évidence que, dans les déjections, les tissus ligneux sont partiellement biodégradés et présente donc une forte porosité, qui n'est pas appréciable à l'échelle photonique. Les constituants des déjections produites à partir de *P. tremula* sont donc plus tassés et peuvent ainsi contribuer à l'augmentation de la densité des déjections. Une telle corrélation entre la structure physique des constituants des déjections de macroarthropode saprophages et leur densité avait été mise en évidence à l'échelle photonique par Joly et al. (2018). Les déjections organo-minérales semblent également plus humifiées, comme l'indique à la fois les faibles C/N mesurés ainsi que les grandes plages de polyphénols condensés qui ont été mis en évidence au MET. D'après le mécanisme proposé dans la discussion de la partie 1 de ce chapitre, la présence de minéraux dans le tube digestif pourrait améliorer l'efficacité de digestion, notamment en agissant comme une meule, de façon similaire à ce qui est observé chez d'autres saprophages (Bouché, 1974) et ainsi favoriser la mise en contact des protéines et des tanins. L'activité des microorganismes dans les déjections organo-minérales semble être dominée par les champignons, dont de nombreuses figures d'activités polyphénoloxydasiqes ont été observées. Ces observations sont également en accord avec l'évolution des communautés microbiennes proposée par (Frouz, 2017). L'observation au MET de la typologie des déjections manquantes (déjections produites sur la modalité « CONS » suite à la consommation de *P. tremula*) pourraient confirmer également ces résultats, le facteur important étant que le substrat provenant du sous-site CONS présente la granulométrie la plus fine, et de ce fait la proportion de minéraux dans les déjections y est la plus importante.

Le substrat de l'expérience est également le seul facteur ayant eu un effet sur la capacité de rétention d'eau des 6 typologiques de déjections. Globalement, les déjections holorganiques sont capables de retenir en moyenne deux fois plus d'eau que les déjections organo-minérales. Les valeurs trouvées dans cette expérience sont en accord avec les valeurs de capacité de rétention d'eau des déjections produites par une autre espèce de macro-arthropode saprophage, dans le cas de la consommation de *A. pseudoplatanus* (Joly et al., 2018). Les gammes de valeurs de capacité de rétention d'eau mesurées dans cette étude sont également en accord avec les valeurs de profils hydriques mesurées suite à une saturation en eau de l'horizon zOH d'un Moder, correspondant ici aux déjections holorganiques et de l'horizon A organo-minéral, correspondant ici aux déjections produites sur les modalités « TDT » et « CONS » (Toutain et al., 1983).

Ainsi, pour une même espèce de saprophage, les paramètres physico-chimiques peuvent fortement modifier les traits initiaux des déjections produites. Or une récente étude a justement mis en évidence l'importance des traits initiaux des déjections des macro-arthropodes saprophages dans la dynamique du carbone et de l'azote (Joly et al., 2018). Les résultats obtenus dans ce chapitre de la thèse indiquent que les traits des déjections ne peuvent pas être simplement prédits par la connaissance de l'espèce de saprophage. Les interactions avec l'environnement physico-chimique, semblent être à prendre en compte afin de mieux comprendre le rôle de ces biostructures dans le développement et le fonctionnement de l'humipédon. Ces résultats permettent également de confirmer le lien qui a été observé dans le chapitre précédent à l'échelle de l'humipédon et qui intégrait l'ensemble de la communauté des saprophages *in situ*. Les résultats indiquent en effet l'importance à la fois du substrat du Technosol et de la qualité chimique des matières organiques, dans la qualité des biostructures qui seront produites par les saprophages.

9 Partie 3 : Comparaison de la qualité chimique des déjections produites à partir des deux litières dans le cadre de l'amélioration de la qualité chimique d'un Technosol

9.1 Rappels des objectifs de la partie 3

Dans le chapitre 3 de la thèse, il a été mis en évidence que l'humipédon du Technosol du sous-site TDT était le moins fertile au regard de ses caractéristiques physico-chimiques et notamment de ses faibles teneurs en nutriments et de sa faible capacité de rétention d'eau. En revanche, l'humipédon de ce Technosol présentait une faible contamination aux métaux. L'objectif de cette troisième partie du chapitre est d'étudier, à partir des éléments des deux parties précédentes de ce chapitre, quels seraient les effets d'une inoculation couplée de *P. scaber* et de l'une ou l'autre des deux MO initiales testées dans ce chapitre, sur les caractéristiques chimiques de l'humipédon du sous-site TDT. La question sous-jacente étant « quel couple serait le plus intéressant pour améliorer la fertilité chimique potentielle de l'humipédon du Technosol TDT ? ». Pour répondre à cette question, les teneurs élémentaires des déjections produites en laboratoire sur les modalités « Sable » et « TDT », à partir des deux MO initiales, ont été comparées avec les teneurs élémentaires du substrat de l'humipédon, mesurées dans le chapitre 3. Ces 4 typologies de déjections ont été choisies car elles correspondent à celles pouvant être produites *in situ*, c'est-à-dire soit des déjections holorganiques résultant d'une consommation exclusive de feuilles, soit des déjections organo-minérales résultant de la consommation conjointe de feuilles et de substrat, comme mise en évidence dans la partie 2 de ce chapitre.

9.2 Potentialités des déjections dans l'amélioration de la qualité chimique d'un humipédon de Technosol

Les variations des teneurs élémentaires mesurées dans les déjections produites à partir des deux MO initiales et sur les modalités « Sable » et « TDT », exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport au sol TDT, sont présentées sur la Figure 130. Les valeurs moyennes \pm écart-types correspondant ainsi que les résultats des ANOVA à 1 facteur sont données dans le Figure 130.

Les 4 typologies de déjections permettent une augmentation des teneurs en carbone organique en azote et en phosphore comparativement aux teneurs de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT et les déjections produites sur la modalité « Sable » sont celles qui augmentent le plus significativement (p -value $< 0,01$). La plus forte augmentation en azote est mesurée dans les déjections produites à partir des feuilles de *P. tremula* sur la modalité « Sable », qui contiennent en moyenne 15,6 fois plus d'azote que le reste de l'humipédon. Cette augmentation est statistiquement supérieure aux augmentations des teneurs en azote mesurées dans les déjections produites à partir des deux espèces de litières sur la modalité « TDT » (p -value $< 0,01$). Les augmentations de phosphore mesurées dans les déjections des

4 modalités ne diffèrent pas statistiquement entre elles (p -value = 0,25) et varient de 13 ± 19 à $69 \pm 37\%$ entre les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* et *P. tremula* sur la modalité « Sable ».

Les 4 typologies de déjections présentent également une diminution du C/N et des teneurs en calcium, fer et en aluminium comparativement au reste de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT. La plus faible variation du C/N est mesurée dans les déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* sur la modalité « Sable » (p -value < 0,05).

Par rapport au reste de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT, les teneurs en fer, en calcium et en aluminium sont plus faibles dans les déjections et présente une diminution statistiquement supérieure dans celles produites à partir des deux matières organiques initiales sur la modalité « Sable » (p -value < 0,01).

Pour le potassium, le zinc, le cadmium et le plomb, le sens et l'intensité de la variation des teneurs dans les déjections en comparaison avec le reste de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT dépend de la typologie des déjections. Les teneurs en potassium des déjections produites à partir de *P. tremula* sur la modalité « Sable », sont supérieures à celles du reste de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT d'un facteur 1,6 et cette augmentation est statistiquement supérieure à celles mesurée dans les 3 autres typologies de déjections (p -value < 0,01). En revanche, les déjections produites à partir de *P. tremula* sont également celles qui augmentent le plus les teneurs en zinc de l'humipédon du Technosols. A l'inverse, les teneurs en zinc des déjections produites à partir de *A. pseudoplatanus* sont en moyenne $70 \pm 6\%$ moins élevées que dans le reste de l'humipédon du Technosol du sous-site TDT.

En ce qui concerne le cadmium et le plomb, les mêmes variations sont observées. Les 4 typologies de déjections contiennent moins de Cd et de Pb que le reste de l'humipédon et les valeurs les plus faibles sont mesurées dans les déjections produites sur la modalité « Sable ».

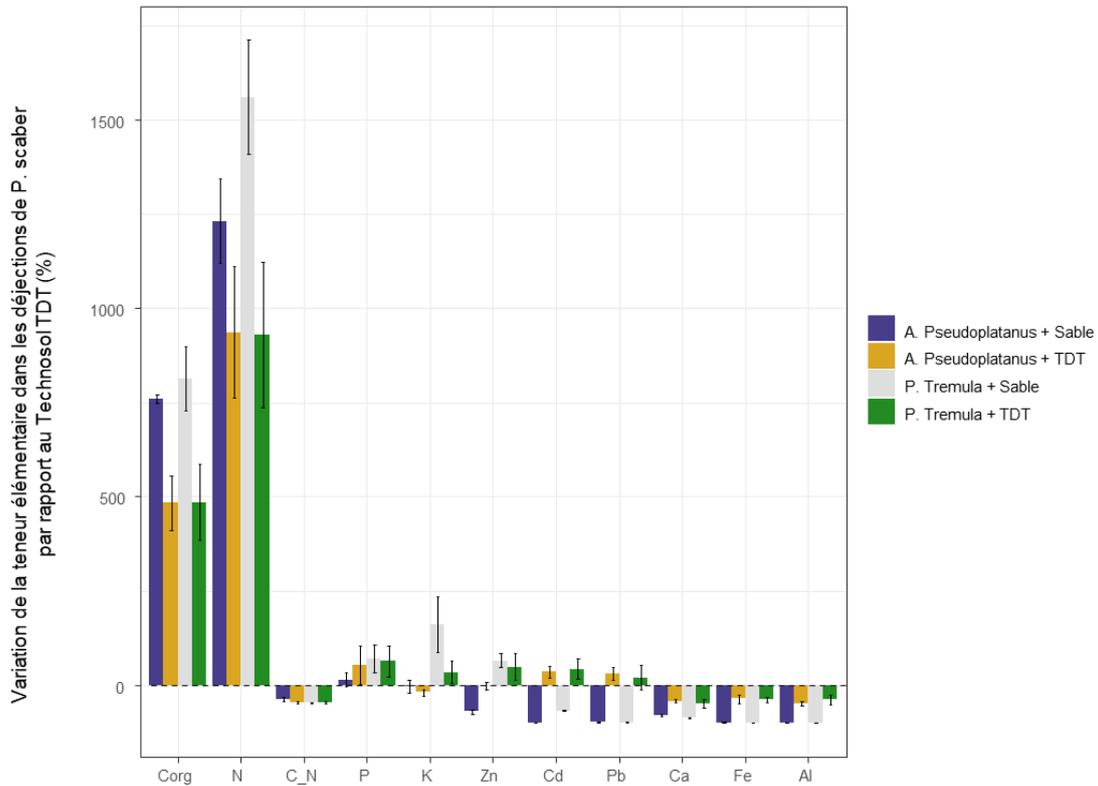
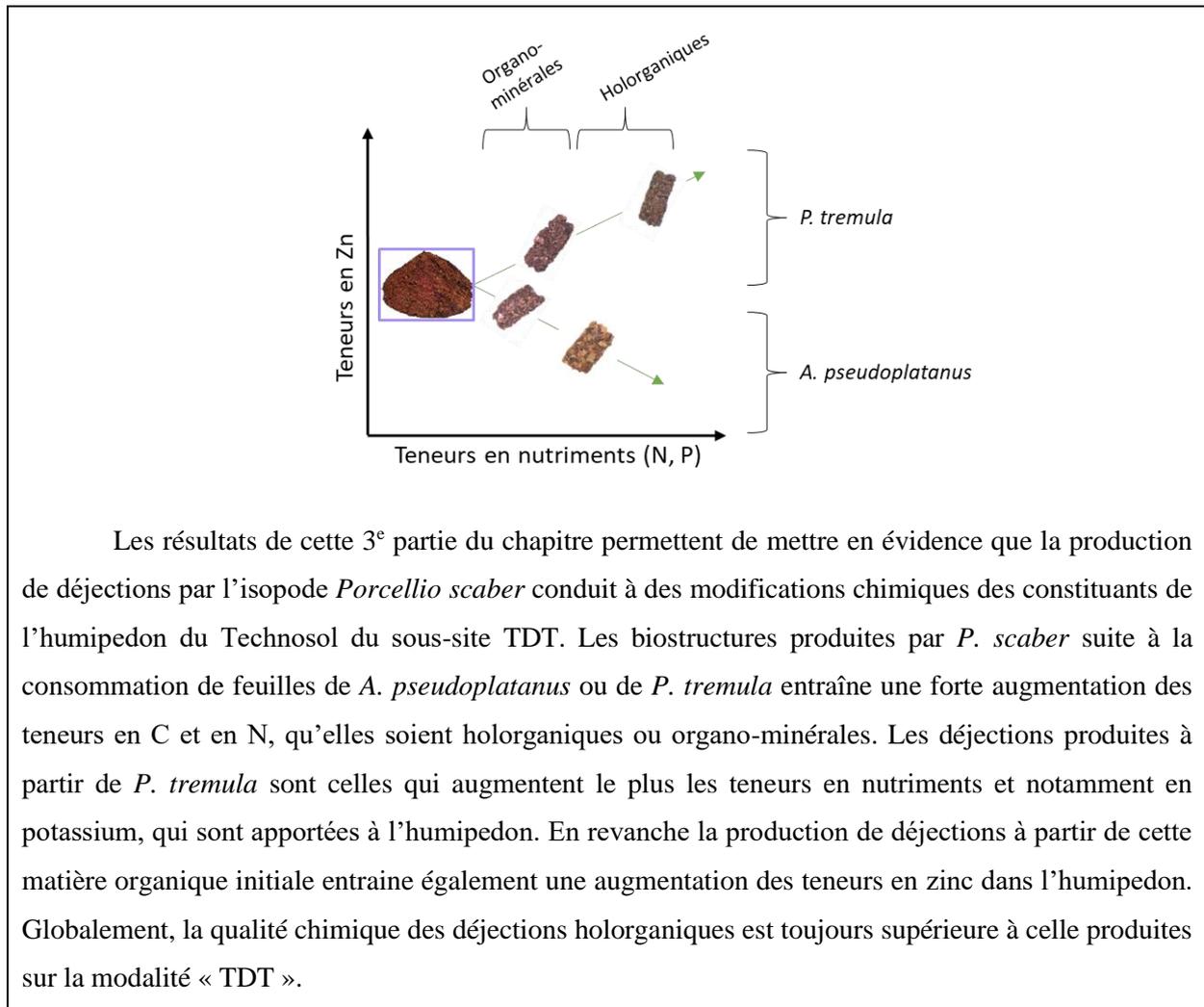


Figure 130 Variations des teneurs élémentaires mesurées dans les déjections produites à partir des deux litières et dans les modalités Sable et TDT, exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport au sol TDT

Tableau 28 Variations des teneurs élémentaires mesurées dans les déjections produites à partir des deux litières et dans les modalités « Sable » et « TDT », exprimées en terme de pourcentage d'augmentation ou de pourcentage de diminution par rapport au sol TDT. Les valeurs données sont les moyennes \pm écart-type ($n = 4$). La p-value correspondante est celle de l'ANOVA à 1 facteur réalisée pour chaque élément et sur chacune des deux litières. Deux lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence de moyenne statistiquement significative entre deux modalités ($p\text{-value} < 0.05$, $\alpha = 5\%$).

	A. pseudoplatanus + sable	A. pseudoplatanus + TDT	P. tremula + sable	P. tremula + TDT	p-value
Corg	758 \pm 10 a	483 \pm 72 b	812 \pm 84 a	485 \pm 99 b	<0,01
N	1231 \pm 112 ab	936 \pm 175 b	1559 \pm 152 a	929 \pm 194 b	<0,01
C_N	-38 \pm 5 b	-46 \pm 3 a	-47 \pm 2 a	-45 \pm 2 a	<0,01
P	13 \pm 19	53 \pm 52	69 \pm 37	63 \pm 42	0,25
K	-4 \pm 18 b	-20 \pm 10 b	160 \pm 72 a	33 \pm 29 b	<0,01
Zn	-70 \pm 6 c	0 \pm 10 b	64 \pm 19 a	48 \pm 35 a	<0,01
Cd	-100 \pm 0 b	34 \pm 16 a	-68 \pm 3 b	42 \pm 28 a	<0,01
Pb	-97 \pm 2 b	29 \pm 17 a	-99 \pm 2 b	20 \pm 31 a	<0,01
Ca	-79 \pm 4 a	-42 \pm 4 b	-87 \pm 2 a	-49 \pm 9 b	<0,01
Fe	-99 \pm 0 a	-36 \pm 12 b	-99 \pm 0 a	-38 \pm 7 b	<0,01
Al	-99 \pm 0 a	-50 \pm 7 b	-99 \pm 1 a	-40 \pm 14 b	<0,01

10 Synthèse des résultats de la partie 3



11 Discussion de la partie 3

L'objectif de cette troisième partie du chapitre était d'identifier les déjections qui présenteraient le plus d'intérêt dans le cadre d'une réhabilitation de Technosol de friche industrielle. Dans ce contexte, cette troisième partie du chapitre s'est focalisée uniquement sur le potentielle de fertilité chimique que représenteraient les déjections qui seraient produites *in situ*. L'hypothèse était donc que les déjections holorganiques seraient celles présentant le plus grand intérêt en terme d'amélioration de la fertilité chimique du Technosol.

Les résultats de cette troisième partie du chapitre indiquent donc qu'en terme d'augmentation des teneurs en nutriments, ce sont les déjections holorganiques, produites sur la modalité « Sable » à partir des feuilles de *P. tremula* qui seraient à favoriser. Elles sont particulièrement intéressantes pour leur forte teneur en azote, et également pour les teneurs très élevées en potassium, à l'échelle des 4 typologies de déjections prises en compte. De plus, le potassium est un élément indispensable à la croissance des plantes, fortement diffusible et présent en faibles quantités sur les Technosols (Rees et al., 2020; Sugumaran et Janarthanam, 2007). En revanche, les feuilles de *P. tremula* ayant été prélevées sur le Technosol du sous-site EMB, elles présentent également des teneurs élevées en zinc, qui sont concentrées dans les déjections produites par *P. scaber*. Ainsi la production de déjections à partir d'une inoculation conjointe de *P. scaber* et des feuilles de *P. tremula* aurait également pour effet d'enrichir l'humipédon du Technosol du sous-site TDT en zinc. Si cet élément contribue à la nutrition des plantes (Camp and Fudge, 1945), il peut également devenir toxique quand les teneurs augmentent, pour les plantes comme pour la faune (Gillet and Ponge, 2002; Rout and Das, 2003). Ainsi le choix de l'espèce se porterait ici sur *A. pseudoplatanus*. Il serait également envisageable de se tourner vers *Populus tremula*, mais ayant poussé sur des sols non contaminés, à condition que les feuilles sénescents présentent tout de même des teneurs élevées en nutriments. La production de déjections par l'isopode *P. scaber* à partir *A. pseudoplatanus* permettrait une concentration des nutriments ainsi qu'une diminution des teneurs en zinc dans l'humipédon du Technosol étudié. La variabilité chimique interspécifique qui existe entre les différentes espèces de feuilles sénescents pourrait également permettre de trouver de la complémentarité pour apporter différents éléments limitants sur les Technosols de friche industrielle. De nouvelles expériences seraient néanmoins nécessaires pour tester les effets de la diversité des espèces de feuilles sur le cycle des nutriments (Gessner et al., 2010; Hättenschwiler et al., 2005) ainsi que le rôle de la faune sur cette dynamique élémentaire (Hättenschwiler and Gasser, 2005).

Cette dernière partie vise essentiellement à donner un exemple des biostructures qui pourraient être produites, mais elle ne reflète pas nécessairement le comportement réel, *in situ*, des isopodes. En effet dans l'expérience, n'ont été apportés que peu de fragments de feuilles, dont la plupart étaient au contact du substrat de l'expérience. En fonction des apports qui pourraient être fait *in situ*, les isopodes pourraient ne produire qu'une seule typologie de déjections. De plus, l'expérience n'était pas dimensionnée pour tester la survie des isopodes dans le temps. Si seuls quelques individus n'ont pas

survécu lors des 4 semaines, cette durée est très courte et ne permet pas d'apprécier la compatibilité du substrat avec l'espèce d'isopode choisie.

De plus, les conditions hydriques ont été maintenues optimales pour assurer à la fois la survie et l'activité des isopodes pendant toute la durée de l'expérience. Les isopodes étant sensibles à la dessiccation (Dias et al., 2013), ils ont de forts besoins en humidité. Or, comme mis en évidence dans le chapitre 3, la capacité de rétention d'eau de l'humipédon du Technosols du sous-site TDT est faible. En revanche, l'apport de feuilles en surface permet d'augmenter la capacité de rétention d'eau en surface de l'humipédon (Ilek et al., 2015). Dans ce cas, il est probable que les isopodes soient essentiellement actifs dans les feuilles et produisent plutôt des déjections de types holorganiques, car ces derniers recherchent des microsites humides et riches en matières organiques (Frouz et al., 2004). Or il a également été mis en évidence dans la partie 2 de ce chapitre, que ces déjections sont celles qui sont capables de stocker le plus d'eau. Ainsi la production de biostructures holorganiques en surface de l'humipédon pourrait donc entraîner une amélioration des capacités hydriques de l'humipédon du Technosol.

Enfin la tendance mise en évidence à travers cette expérimentation n'est peut-être pas généralisable pour tous les macro-arthropodes saprophages épigés. Ainsi, il serait intéressant de conduire d'autres expériences testant d'autres couples saprophages-MO, afin de préciser les relations entre les traits des organismes et les traits des déjections. Poursuivre l'étude de l'ultrastructure des déjections pourrait en effet permettre d'identifier certains mécanismes d'intérêt dans la transformation des matières organiques, comme la capacité à dégrader les polyphénols condensés par exemple.

Le passage *in situ* doit également être réalisé afin de confirmer les tendances observées dans l'expérience en mésocosmes. Cela implique avant tout de bien choisir l'organisme à inoculer afin de se prémunir d'une expansion incontrôlée de l'espèce. Dans le cas de la présente étude, l'inoculation du cloporte rugueux *P. scaber* semble présenter un risque faible, en raison de son caractère ubiquiste sur le territoire français. De plus, les isopodes représentent des organismes d'intérêt pour la réhabilitation écologique des sols de friche industrielle, notamment car certains tels que *P. scaber* sont fortement résistants à la pollution métallique dans les sols et dans les sources de nourritures (Hopkin, 1989, 1990). Malgré le fort potentiel de ces organismes dans la réhabilitation écologique des sols, trop peu d'études sont menées sur ce sujet (Snyder and Hendrix, 2008).

12 Conclusion du chapitre 5

Le chapitre 5 permet de mettre en évidence un certain nombre de facteurs environnementaux pouvant modifier les traits initiaux des biostructures produites par une espèce de macro-arthropode saprophage, l'isopode *Porcellio scaber*. Dans le cas de production de déjections holorganiques, les teneurs élémentaires dans les MO initiales et le développement des microorganismes, sont les principaux facteurs à l'origine de l'évolution chimique des déjections de l'isopode *P. scaber*. Dans les déjections holorganiques, les tissus végétaux ne sont que peu transformés mais présentent des traces d'humification qui confortent l'hypothèse de la diminution de la décomposabilité de ces matières organiques au sein des déjections (David, 2014; Frouz et al., 2015b; Rawlins et al., 2007).

En présence de substrat dont la granulométrie est suffisamment fine, les traits physico-chimiques initiaux des déjections sont alors fortement modifiés. L'ingestion des minéraux conduit à un brassage des matières organiques plus important que dans le cas de consommation exclusive de fragments de feuilles. Les minéraux sont alors liés aux exopolymères bactériens, largement présents dans ces déjections et aux fragments les plus récalcitrants des MO initiales et participent à la formation de micro-agrégats au sein des déjections. Des études quantitatives sur les potentialités des déjections d'arthropodes saprophages sur la production de micro-agrégats dans le cadre de la formation des humipédons de Technosols mériteraient donc plus d'attention pour quantifier le rôle de ces organismes dans le processus d'agrégation de ces sols.

Enfin, les résultats mis en évidence dans ce chapitre permettent de proposer que la production *in situ* de déjections par l'isopode *P. scaber* peut permettre d'augmenter les teneurs en nutriments et diminuer les teneurs en métaux tels que le zinc en surface de l'humipédon et ainsi augmenter la fertilité chimique potentielle. En effet, si les teneurs en nutriments sont élevées dans les déjections, leur composition biochimique, étudiées par l'observation de leur structure en microscopie électronique à transmission, indique une forte stabilité des constituants des matières organiques des déjections.

En revanche, l'expérience s'étant déroulée sur une courte période de 4 semaines, elle ne permet pas de prédire la capacité des isopodes à coloniser et à être actifs sur le Technosol étudié pendant une période plus longue, entraînant la production d'une quantité suffisante de déjections. L'une des perspectives de ce chapitre est donc le passage à l'échelle du terrain, afin de tester la production *in situ* de déjections par l'inoculation couplée de *P. scaber* et des feuilles d'*A. pseudoplatanus*.

Discussion générale et perspectives

Afin de mettre en lien l'ensemble des résultats et des éléments discutés indépendamment dans les trois chapitres précédents, 3 points de discussions et perspectives ont été choisis. Dans un premier temps, les potentialités de l'étude des formes d'humus comme indicateurs du fonctionnement des humipedons de Technosols seront discutées au regard des nouveaux résultats obtenus durant la thèse. Ensuite, des perspectives seront proposées dans le cadre d'une application en ingénierie écologique de stratégies de réhabilitation des Technosols de friche industrielle basées sur les interactions saprophages-matières organismes. Enfin des perspectives évolutives des formes d'humus à plus terme seront envisagée dans le cadre de la pédogenèse des Technosols. Ces trois points correspondent donc des pas de temps distincts.

1 Potentialités de l'étude des formes d'humus comme indicateurs du fonctionnement des humipedons de Technosols.

Sur les Technosols, ces travaux ont participé à montrer que la forme d'humus évolue en fonction de la nature du substrat initial. Les humipedons de Technosols dont les caractéristiques physiques et/ou chimiques sont extrêmes c'est-à-dire hors des gammes de valeurs rencontrées en milieux faiblement anthropisés, tendent à évoluer vers des formes d'humus analogues au Moder ou au Mor. Ces formes se traduisent par une accumulation de matières organiques néoformées en surface de l'humipedon. Elles peuvent ensuite être transformées (Colombini et al., 2020; Huot et al., 2018) ou non (Gillet and Ponge, 2002) en déjections par la faune saprophage épigée. La transformation des matières organiques en déjections entraîne à son tour une modification des caractéristiques physico-chimiques de l'humipedon comme mis en évidence dans le chapitre 4 de la thèse.

L'ensemble de ces constats peut permettre de mettre en avant deux propriétés intrinsèques des formes d'humus qui leur confèrent un fort potentiel en tant qu'indicateur, c'est-à-dire en tant que source d'information synthétique caractérisant un phénomène complexe (Fardeau, 2014), renseignant sur le fonctionnement des humipedons.

La première est que la forme d'humus est une propriété émergente des interactions sol-plantes-organismes. Elle est réactive à des pas de temps relativement courts, de quelques années à quelques décennies (Frouz and Nováková, 2005; Salmon et al., 2006). De plus, elle traduit un mode de fonctionnement des écosystèmes, de la structuration du sol aux dynamiques de recyclages des éléments nutritifs et de l'énergie (Zanella et al., 2017a). Elle représente donc un bon indicateur du fonctionnement écologique de l'humipedon des Technosols de friches, industrielles ou non. En effet, en 2002, Ponge et al., propose « l'humus index » comme un outil permettant d'étudier les propriétés de l'humipedon dans les sols faiblement anthropisés (Ponge et al., 2002). En 2018, Korkina et Vorobeichik mettent en

évidence la pertinence de l'utilisation de cet outil dans l'étude des impacts de pollutions métalliques sur la structure des communautés de faune édaphique (Korkina and Vorobeichik, 2018). Enfin, sur des sites miniers, Šourková proposait déjà d'étudier la formation des horizons ectorganiques en surface de remblais constitués d'argiles tertiaires pour comprendre la refunctionalisation écologique de ces humipedons (Šourková et al., 2005).

Les travaux réalisés durant cette thèse viennent donc s'ajouter à ces études pour mettre en avant la réponse des écosystèmes à l'anthropisation des sols, exprimée par le développement de la forme d'humus. A un instant donné, la forme d'humus traduit les interactions entre les saprophages, le devenir des matières organiques néoformées, la végétation et les caractéristiques physico-chimiques de l'humipedon (Ponge, 2003). Ainsi les formes d'humus des humipedons traduisent des fonctionnements écologiques très différents. Il est possible d'illustrer ce propos à l'aide d'un exemple.

L'exemple concerne la vitesse de recyclage des éléments associés aux matières organiques. Dans le cas du Mull, il a été mis en évidence que le cycle des nutriments est rapide, en raison de leur forte solubilisation, qui permet un recyclage rapide par les plantes (Bernier, 2018; Ponge, 2013). A l'inverse, dans les Mor, les matières organiques difficilement biodégradables en raison de leurs caractéristiques biochimiques s'accumulent et le recyclage des nutriments est ralenti (Ponge, 2013). Les humipedons présentant de fortes teneurs en métaux montrent une évolution morphologique comparable au Mor (Gillet and Ponge, 2002), avec une accumulation de matières organiques en surface, auxquelles sont associés les métaux, préalablement prélevés dans le sol par les plantes puis recyclés dans les litières. Sur la friche industrielle d'Homécourt, l'observation de zinc associée aux polyphénols condensés et aux parois mélanisées de champignons, au sein des déjections des saprophages épigés indique une situation intermédiaire quand les teneurs en métaux dans le sol sont plus faibles.

Le seconde propriété d'intérêt des formes d'humus est l'existence « d'attracteurs écologiques » qui tendent à faire évoluer les humipedon vers une forme, plutôt qu'une autre (Zanella et al., 2017a). Ces attracteurs peuvent être illustrés par l'exemple contrasté qui existe entre le Mull et le Mor. Les attracteurs du Mull correspondent à de faibles contraintes climatiques et nutritives pour l'activité biologique (roche mère riche en base, litière d'espèces feuillues, climat tempéré), favorisant alors l'activité des lombricidés anéciques ou des champignons de pourriture blanche (Toutain, 1987, 1981). A l'inverse, les attracteurs du Mor correspondent à de fortes contraintes abiotiques pour l'activité biologique (climat froid, litière de conifères), entraînant une accumulation de matières organiques en surface de l'humipedon. La présence de fortes teneurs en métaux dans les humipedons des Technosols ou la nature physique du substrat semblent faire tendre le développement de forme d'humus vers le Techno-Moder ou le Mor, même dans le cas de la formation d'une litière riche en nutriments, comme mis en évidence dans le chapitre 4.

Les résultats de la thèse et des études sur la morphologie des matières organiques sur les sols fortement anthropisés (Gillet and Ponge, 2002; Huot et al., 2018; Šourková et al., 2005) permettent de

proposer que sur les Technosols, la nature du substrat représente le paramètre prédominant dans l'attraction des formes d'humus.

2 Perspectives de ces travaux dans un contexte d'ingénierie écologique des Technosols

La compréhension, à la fois des facteurs à l'origine du développement des formes d'humus et des conséquences de ces dernières sur le fonctionnement des humipedons de Technosol peut donc fournir une base conceptuelle et applicable d'ingénierie écologique des sols fortement anthropisés.

Il est en effet possible de concevoir une ingénierie écologique des Technosols qui aurait pour objectif de conduire le développement de l'écosystème vers une forme d'humus prédéterminée et qui serait basée sur le rôle des saprophages. Autrement dit, une stratégie de réhabilitation des humipedons de Technosols pourrait être l'utilisation de l'ingénierie écologique dans le but de modifier ou de catalyser les attracteurs écologiques des formes d'humus.

Puisque les objectifs de réhabilitation peuvent être multiples, notamment en fonction des enjeux et des contraintes à la fois sociaux-économiques ou environnementaux (Séré et al., 2008), il est intéressant d'utiliser un exemple pour illustrer ce propos. La réhabilitation d'un Technosol à la suite d'activités industrielles pourrait avoir pour objectif de développer un humipedon capable de stocker des quantités croissantes de carbone au cours du temps, dans une démarche de mitigation des changements globaux et conjointement d'être support de biodiversité édaphique.

Il est alors possible d'illustrer ce modèle de l'ingénierie écologique, basé sur les attracteurs de la forme d'humus, avec un exemple théorique.

La situation de départ consiste donc en un humipedon de Technosol, dont l'état initial est un Techno-humus (Zanella et al., 2018), sans biodiversité édaphique et qui consiste en un substrat dont les caractéristiques physico-chimiques sont déterminées par les activités anthropiques dont il est issu. Différents substrats peuvent être utilisés pour présenter un « gradient de qualité du substrat » pouvant être rencontrés dans des situations réelles (Huot et al., 2018; Šourková et al., 2005 ou encore les sols des sous-sites COAL et EMB de la thèse), par exemple en fonction des teneurs en métaux et de la granulométrie. Dans cet exemple, il sera considéré que les trois substrats présentent de faibles teneurs en nutriments (0).

Dans un souci de simplicité, mais également de manque de données sur les évolutions possibles des humipedons dans de tels cas, l'apport d'une seule typologie de matières organiques sera ici considéré. Il pourrait par exemple s'agir de feuilles d'*Acer pseudoplatanus*, similaires à celles utilisées dans le chapitre 5 ou encore d'une autre espèce de feuillus, qui pourrait être collecté localement à

proximité du site, si les feuilles ne présentent pas de teneurs élevées en métaux (cf. chapitre 4 et 5 de ces travaux ou Lucisine, 2015).

Dans le cas où les caractéristiques physico-chimiques du substrat le permettent, l'inoculation de lombricidés anéciques tels que *Lumbricus terrestris*, ou d'espèces préférentiellement échantillonnées dans les sols peu anthropisés environnants, permettrait d'orienter l'humipédon vers la formation du Mull. Dans ce cas, l'incorporation des MO apportées, donc du carbone dans l'horizon minéral, pourra entraîner la formation d'agrégats et ainsi une amélioration de la structure du sol (Amezketta, 1999; Angst et al., 2017; Lal, 1998; Six et al., 2002; Vidal et al., 2019). Les lombricidés permettent également d'améliorer la croissance des plantes (Frouz et al., 2019), notamment en permettant un recyclage rapide des nutriments. Cette stratégie de réhabilitation pourrait ainsi être couplée avec la plantation d'espèces végétales sur le substrat, bien qu'une succession spontanée puisse également être envisagée, notamment car elle permet une sélection naturelle des espèces les plus aptes à se développer (Frouz, 2013). L'avantage du choix des espèces est de pouvoir assurer de la diversité et ainsi améliorer la résistance de l'écosystème aux perturbations (Isbell et al., 2015). La formation du Mull permet alors la mise en place de boucles de rétroaction, telles que l'augmentation annuelle de la production primaire nette (Desie et al., 2020; Zanella et al., 2017a) donc du stockage de carbone dans le sol (Catovsky et al., 2002). Elle entraîne également une augmentation annuelle de l'épaisseur de l'humipédon et la création de niches écologiques, permettant un niveau élevé de biodiversité dans les sols (Ponge, 2003). La boucle de rétroaction qui en résulte conduit à un système autorégulé, dont la mise en place est l'un des objectifs de l'ingénierie écologique (Blouin, 2014).

Dans le cas où les caractéristiques physico-chimiques du substrat initial sont extrêmes, comme c'est notamment le cas dans les études de Gillet and Ponge, (2002) ou de Huot et al. (2018), l'inoculation de lombricidés n'est pas envisageable directement. Il peut alors être intéressant de se tourner vers l'inoculation de macro-arthropodes saprophages épigés, tel que *Porcellio scaber* ou d'espèces préférentiellement échantillonnées dans les sols peu anthropisés environnants, et de feuilles d'*Acer pseudoplatanus*, par exemple. La transformation zoologique des matières organiques en surface entraîne alors la formation d'un horizon zOH qui pourra permettre l'installation d'une communauté édaphique et ainsi de favoriser la diversité, notamment par la mise en place de réseaux trophiques et la création de niches écologiques (Bal, 1970; Bernier, 2018). La formation de l'horizon zOH permet également une amélioration de la qualité physico-chimique de l'humipédon, comme mis en évidence dans le chapitre 4 et peut faciliter l'installation et la croissance de la végétation (Mudrák et al., 2010). Le développement de la végétation conduit alors à l'augmentation annuelle de la production primaire nette, donc à une augmentation des apports en carbone dans le système. A partir de cet état, les évolutions des formes d'humus qui se mettent en place sur les humipédons de ces Technosols ne sont pas encore décrites. Des scénarii d'évolutions possibles sont discutés dans la partie suivante, en utilisant le modèle évolutif des formes d'humus des sols peu anthropisés.

Les deux situations contrastées, basées sur la capacité des lombricidés anéciques à coloniser le substrat initial, ont pour objectif de faciliter le développement de la végétation donc le stockage de carbone mais sous différentes formes. De même, la diversité édaphique sera différente en fonction des formes d'humus et de qualité de la litière.

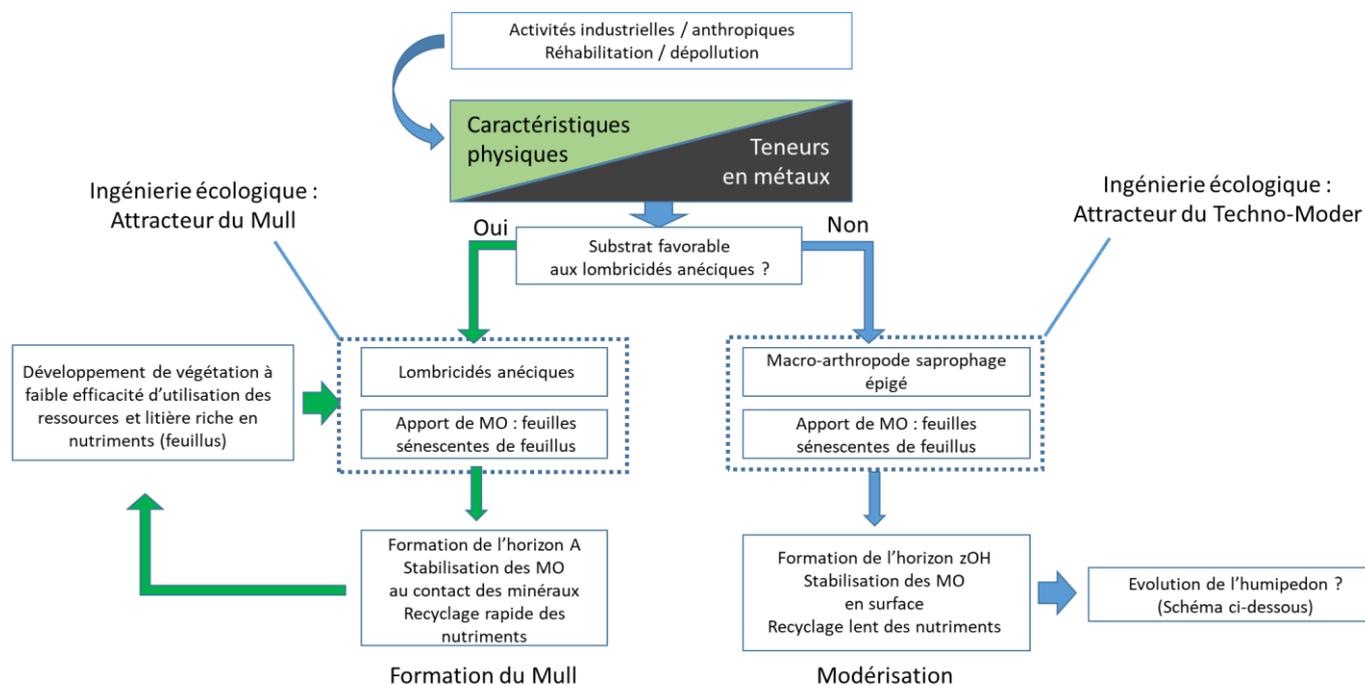


Figure 131 Représentation schématique de différentes stratégies de réhabilitation des humipédons de Technosols de friche industrielle basées sur l'utilisation de la modification de l'attracteur des formes d'humus en ingénierie écologique.

En ce qui concerne cet exemple d'ingénierie écologique, il est évident que de nombreuses questions doivent encore être adressées avant d'espérer en faire un modèle applicable. Tel qu'explicité à la fin du chapitre 5, le passage à l'échelle *in situ* devra être réalisé afin de tester les hypothèses qui concernent l'évolution des matières organiques inoculées en présence d'organismes saprophages. La capacité de ces derniers à survivre et à être actifs devra également être testée sur le terrain. Dans cette optique, une inoculation couplée de *P. scaber* et des feuilles d'*A. pseudoplatanus*, collectées sur le sous-site WOOD de référence a été conduite sur l'humipédon du Technosol du sous-site TDT, dans un dispositif conçu sur mesure. L'expérimentation, encore en cours pendant la rédaction de ce manuscrit, a notamment pour objectif de tester si l'évolution chimique et morphologique des matières organiques apportées *in situ* est comparable à ce qui a été observé en laboratoire durant la thèse.

3 Perspectives pour la compréhension du fonctionnement des humipedons de Technosols

Une des perspectives de la thèse est le suivi de l'évolution des formes d'humus sur les Technosols de friche industrielle. Il a pu être mis en évidence qu'à partir d'un Techno humus système initial, l'humipedon des Technosols constitués de remblais de cokerie a évolué vers un Agro humus système, constitué d'un Techno-moder.

Dans les sols faiblement anthropisés, le développement de certaines formes d'humus en réponse aux interactions sols-plantes, peut être le principal facteur à l'origine de la formation d'un groupe de sol. C'est notamment le cas du développement du Mor qui entraîne le processus de Podzolisation (Lundström et al., 2000). La nature chimique des matières organiques et les agents de leur décomposition participent en effet aux changements des conditions physico-chimiques des sols et donc à sa pédogenèse.

L'une des questions fondamentales qui concerne les Technosols, est leur éventuelle évolution vers d'autres groupes de sols en réponse à des processus pédogénétiques spécifiques (Huot et al., 2015). L'évolution de la forme d'humus étant réactive, c'est-à-dire changeante à des pas de temps relativement courts, elle pourrait effectivement donner des indications sur l'évolution des Technosols, à des pas de temps plus longs.

Le suivi de l'évolution des formes d'humus des Technosols peut donc permettre de mieux comprendre le fonctionnement de ces sols fortement anthropisés et ses mécanismes évolutifs. La Figure 132 illustre trois évolutions conceptuelles des humipedons qui pourraient se dérouler sur les Technosols issus des remblais de cokerie qui ont été étudiés durant la thèse.

Les horizons zOH peuvent améliorer la compétitivité des espèces conservatrices de nutriments, tels que les conifères, sur les humipedons faiblement anthropisés (Ponge, 2013). La modification biochimique des apports de litières peut alors entraîner une acidification du sol et conduire à la podzolisation (Lundström et al., 2000). Dans le cas des sols de friche industrielle, l'acidification pourrait avoir pour conséquence une solubilisation des métaux, et ainsi une potentielle mobilisation de polluants, indésirable dans un contexte de remédiation. Les modifications biochimiques de la litière pourraient également entraîner une éventuelle diminution de la biodiversité édaphique, qui est généralement plus faibles dans les Mor que dans les autres formes d'humus (Ponge, 2003).

La litière étant riche en nutriments sur les Technosols de la friche industrielle d'Homécourt, une stabilisation du Techno-moder peut également être envisagée, comme résultante d'un équilibre stable entre les apports de matières organiques néoformées, la consommation et la minéralisation de cette dernière. Une telle stabilisation de l'horizon zOH a en effet été théorisée à l'échelle de plusieurs décennies (Zanella et al., 2017a) à partir de mesures réalisées dans une forêt de pin sylvestre (Berg et al., 1982).

Enfin, la fragmentation des matières organiques sous forme de déjections essentiellement holorganiques par les saprophages épigés et notamment par la mésofaune, peut conduire, sous l'action de la gravité et de l'écoulement des eaux de précipitations, à leur incorporation dans l'horizon sous-jacent. La modification physico-chimique de l'humipédon qui résulterait de cette homogénéisation pourrait éventuellement faciliter la colonisation des lombricidés anéciques (Eijsackers, 2010) et l'évolution de la forme d'humus vers un analogue du Mull.

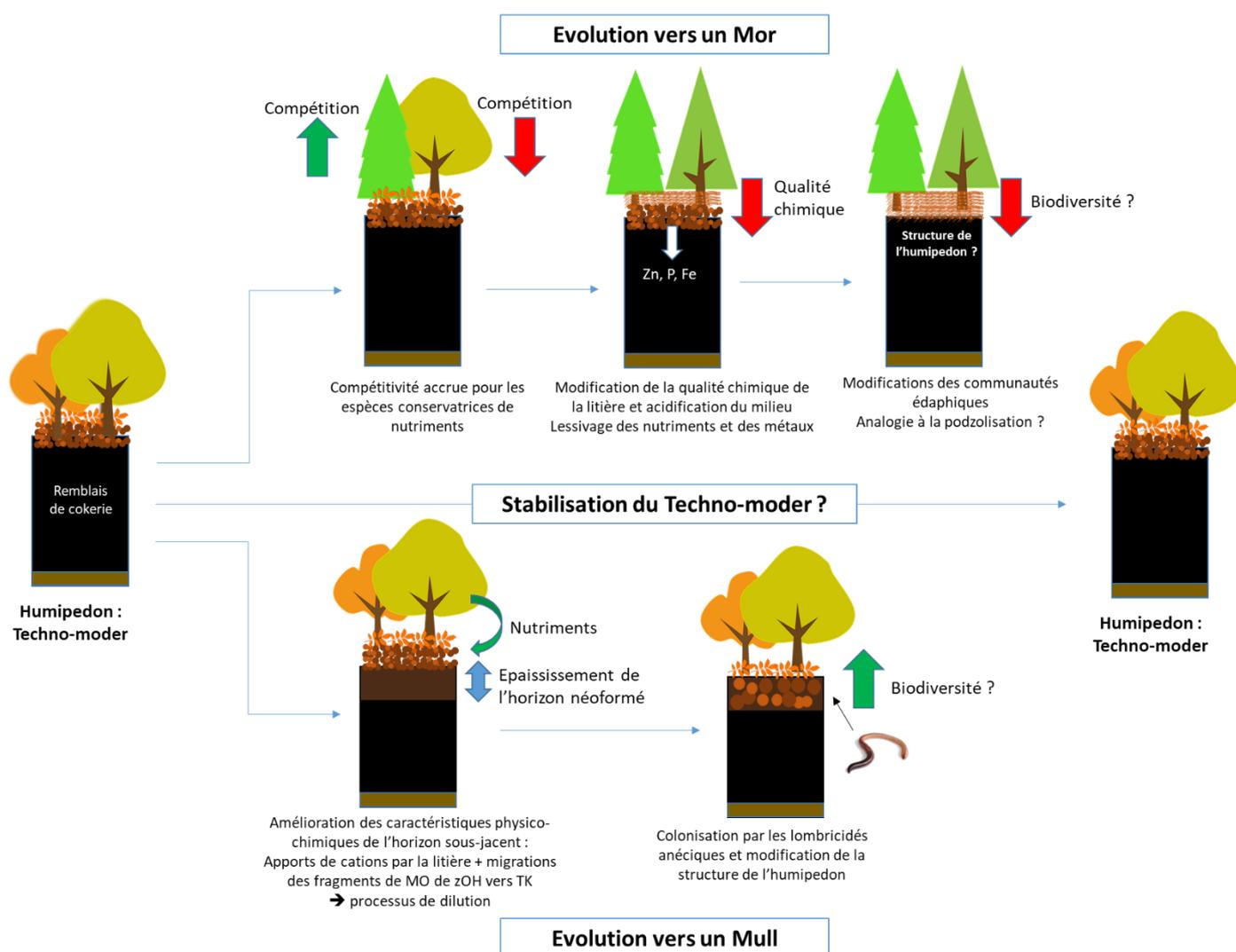


Figure 132 Scénarii d'évolutions conceptuels des formes d'humus sur les Technosols de remblais de cokerie de la friche industrielle d'Homécourt basés sur les mécanismes des processus décrits dans la littérature. Les flèches vertes symbolisent une augmentation ou un enrichissement et les flèches rouges symbolisent une diminution ou un appauvrissement.

Les conséquences éventuelles du développement des différentes formes d'humus envisagées sur le fonctionnement des humipédon de Technosols restent difficiles à prévoir, mais importantes à étudier pour la compréhension du fonctionnement des Technosols. Si ces trois situations sont spéculatives, un

suivi de l'évolution des formes d'humus et de la biodiversité des humipedons des Technosols pourrait permettre de proposer une approche mécanistique du processus évolutif réel. Les perspectives de recherches sur les formes d'humus des Technosols peuvent être nombreuses.

A l'échelle de la friche industrielle d'Homécourt, il serait intéressant d'effectuer des mesures additionnelles sur les horizons zOH afin de tester expérimentalement la disponibilité potentielle des métaux dans cet horizon. La réalisation de nouvelles études sur les communautés édaphiques, cette fois-ci spécifiques des deux formes d'humus de la zone étudiée dans le chapitre 4 pourraient permettre de vérifier l'hypothèse d'une biodiversité supérieure dans le Mull comparativement au Techno-moder. Enfin, le suivi de l'évolution du Techno-moder ainsi que des communautés édaphiques et végétales, pourra servir à la compréhension des interactions sols-plantes-organismes que traduit la forme d'humus, ainsi que les processus pédogénétiques qui en résultent. La réalisation de nouvelles observations sur les sols de la friche industrielle seront nécessaires pour confirmer les hypothèses faites par rapport à l'évolution de cette forme. Cette zone d'étude de la station expérimentale du groupement d'intérêt scientifique sur les friches industrielles (GISFI) devrait donc fondamentalement être laissée en succession naturelle et servir de station d'observation pour les années à venir.

A une échelle multi-sites, il serait intéressant d'étudier les formes d'humus d'autres friches industrielles afin de confronter les propositions faites dans cette thèse en étudiant des Technosols aux large gammes de caractéristiques physico-chimiques. Une caractérisation des séries d'horizons diagnostiques se développant sur les différents substrats des Technosols pourrait permettre de mieux comprendre les relations entre la qualité physico-chimique du substrat et le développement des formes d'humus. L'utilisation de la micromorphologie sur lame mince peut être un outil d'intérêt, permettant de discriminer précisément les structures biogéniques, issues des activités des saprophages notamment, des constituants fins de l'humipedon. La description de nouvelle forme d'humus pourrait alors s'avérer nécessaire, sur la base de la classification utilisée pour les sols faiblement anthropisés, tout en prenant en compte les spécificités des Technosols.

Les études fondamentales associées à ces perspectives peuvent permettre d'affiner les stratégies d'ingénierie écologique basées sur la production *in situ* de déjections par les organismes saprophages tout en intégrant pleinement les potentialités de chaque site à réhabiliter. Ainsi, l'ingénierie écologique et les études fondamentales offrent des informations complémentaires. La recherche fondamentale sur la compréhension des mécanismes fonctionnels en place dans les formes d'humus peut permettre de concevoir et de mettre en place des stratégies d'ingénierie écologique qui reposent sur la compréhension des interactions entre le vivant et son biotope. En retour, l'utilisation de l'ingénierie écologique dans la réhabilitation des humipedons de Technosol permet de confronter l'évolution réelle, *in situ*, de l'écosystème avec les théories initiales et de confirmer ou d'infirmer les hypothèses relatives à l'évolution des formes d'humus.

Conclusion générale

L'objectif principal de la thèse était donc d'apporter des éléments de réponses aux questions fondamentales qui ont trait aux rôles des organismes saprophages capables de coloniser des Technosols de friche industrielle, dans la transformation des matières organiques en biostructures, et des potentialités de ces biostructures dans l'amélioration de la qualité bio-physico-chimique des humipédons de friches industrielles. Un schéma général faisant apparaître les principaux résultats qui ont été obtenus pour chaque échelle d'étude est présenté sur la Figure 133.

La démarche intégrative qui a été menée sur la friche industrielle d'Homécourt a permis, dans un premier temps, de mettre en évidence le filtre abiotique que peuvent représenter les caractéristiques physico-chimiques des humipédons de Technosols pour la colonisation de la faune édaphique. La nature du substrat utilisé lors de la réhabilitation d'une friche semble donc être élément clé pouvant influencer sur la capacité de la faune à coloniser les Technosols et particulièrement celle des lombricidés, anéciques et endogés. Cependant, le développement de la végétation et notamment d'une strate arbustive sur les Technosols permet d'abriter une diversité de saprophages épigés importante.

Le passage à l'échelle de l'humipédon s'est fait par un couplage de techniques micromorphologiques et d'analyses chimiques et ultrastructurales des horizons ectorganiques et sous-jacents. Sur les Technosols étudiés, la dynamique des matières organiques néoformées par la végétation dépend de la nature du substrat utilisé lors de la réhabilitation de la friche. Sur les Technosols composés de remblais de cokerie, l'étude par microstratification de la surface des humipédons a révélé le rôle prépondérant des saprophages épigés, tels que les diplopodes, les oribates ou encore les enchytréides, dans la formation des horizons ectorganiques. Sous l'action de ces saprophages, la formation d'une série d'horizons ectorganiques similaire à celle d'un Moder se développe sur un horizon technogénique. Le terme de « Techno-moder » est proposé pour décrire cette nouvelle forme d'humus, se développant sur les Technosols en absence d'horizon A. La comparaison de ces horizons zOH formés sur les Technosols avec des données de la littérature a permis de mettre en évidence une similarité ultrastructurale des matières organiques, notamment une forte humification dans les déjections de saprophages. En revanche, des dissimilarités chimiques par rapport à des horizons zOH d'humipédons peu anthropisés ont également été observées et semblent être la conséquence des caractéristiques physico-chimiques de la litière et de l'horizon sous-jacent de l'humipédon des Technosols.

Le passage à l'échelle d'étude des biostructures s'est fait afin de confirmer les effets de facteurs environnementaux qui composent les humipédons, notamment les caractéristiques physico-chimiques des substrats et des matières organiques sur les déjections des saprophages épigés. L'étude en conditions contrôlées des déjections produites par l'isopode *Porcellio scaber* a permis de mettre en évidence que les effets conjoints de la granulométrie et de la chimie des constituants du substrat, ainsi que des caractéristiques chimiques des matières organiques consommées sont à l'origine de l'hétérogénéité des

traits physico-chimiques des déjections. En accord avec ce qui avait été conclu à l'échelle de l'humipédon, il semble donc que les traits des déjections produites par les saprophages épigés soient une propriété écosystémique qui résulte des facteurs environnementaux caractérisant l'humipédon des Technosols.

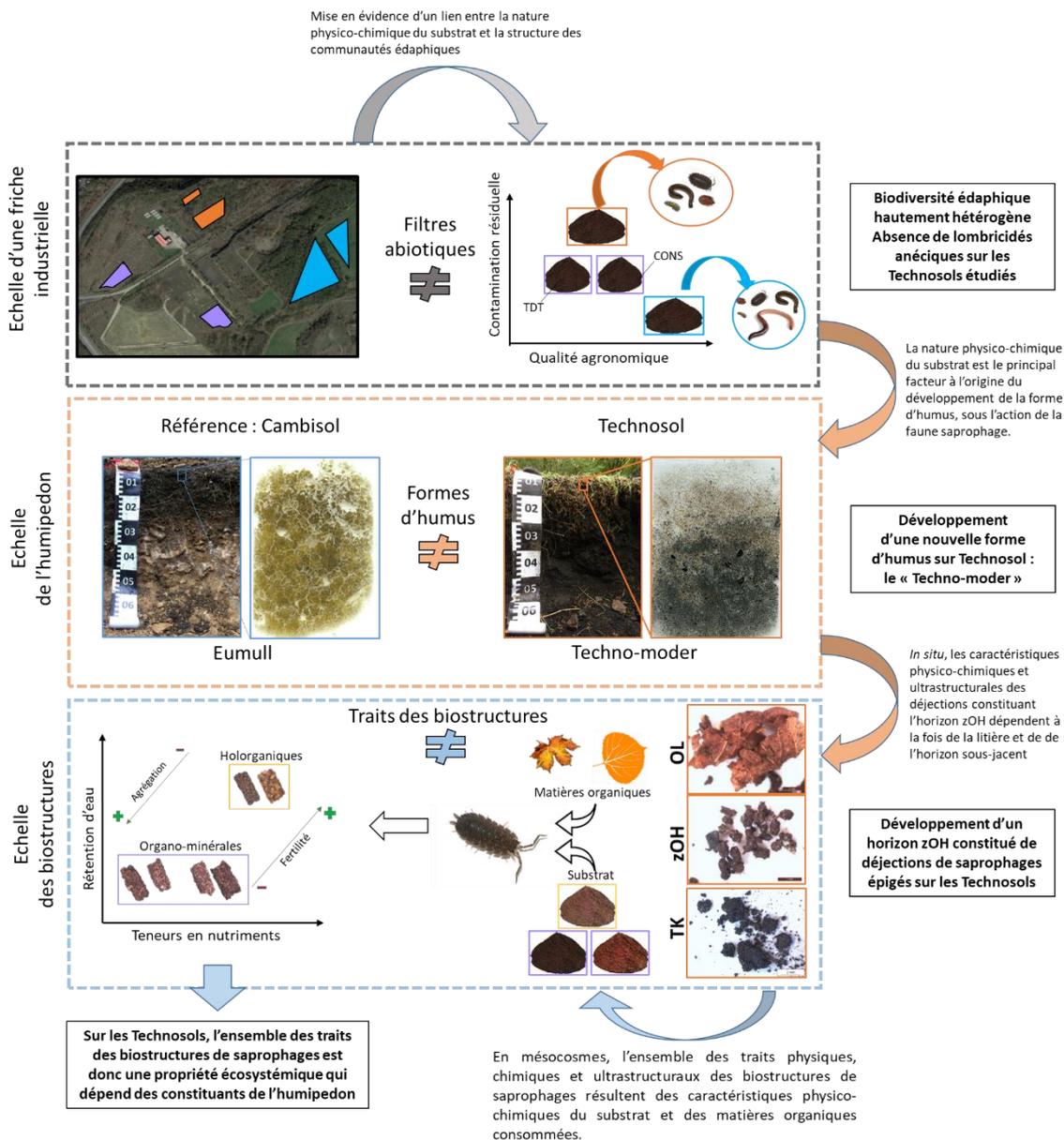


Figure 133 Schéma général des principaux résultats de la thèse.

Références bibliographiques

- ABear, A.D., Murray, W., Webb, R., Boddy, L., Jones, T.H., 2013. Contrasting Effects of Elevated Temperature and Invertebrate Grazing Regulate Multispecies Interactions between Decomposer Fungi. *PLoS One* 8, 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077610>
- ADEME (Laurent Chateau), MODAAL Conseil (Yann Milton, Ségolène Petit) et TESORA (Benjamin Pauget, C.C., 2018. La reconversion des friches polluées au service du renouvellement urbain : enseignements technico-économiques. <https://doi.org/10.4267/dechets-sciences-techniques.4010>
- Adhikari, K., Hartemink, A.E., 2016. Linking soils to ecosystem services — A global review. *Geoderma* 262, 101–111. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2015.08.009>
- Aerts, R., 1997. Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79, 439. <https://doi.org/10.2307/3546886>
- Alban, D.H., Berry, E.C., 1994. Effects of earthworm invasion on morphology, carbon, and nitrogen of a forest soil. *Appl. Soil Ecol.* 1, 243–249. [https://doi.org/10.1016/0929-1393\(94\)90015-9](https://doi.org/10.1016/0929-1393(94)90015-9)
- Amezketta, 1999. Soil Aggregate Stability: a Review. *J. Sustain. Agric.* 14, 83–151.
- Anderson, J.M., Ineson, P., 1983. Interactions between soil arthropods and microbial populations in carbon, nitrogen and mineral nutrient fluxes from decomposing leaf litter. Nitrogen as an Ecol. factor I, 413–432.
- Andretta, A., Cecchini, G., Bonifacio, E., Comolli, R., Vingiani, S., Carnicelli, S., 2016. Tree or soil? Factors influencing humus form differentiation in Italian forests. *Geoderma* 264, 195–204. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.11.002>
- Angst, Š., Mueller, C.W., Cajthaml, T., Angst, G., Lhotáková, Z., Bartuška, M., Špaldoňová, A., Frouz, J., 2017. Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter. *Geoderma* 289, 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.017>
- Antoni, V., Bertel, O., Duval, O., Richer des Forges, A., 2008. Les 8 menaces qui pèsent sur nos sols ! *Inra* 1.
- Arrouays, D., Deslais, W., Badeau, V., 2001. The carbon content of topsoil and its geographical distribution in France. *Soil Use Manag.* 7–11. <https://doi.org/10.1079/SUM200053>
- Athias-Binche, F., 1982. Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. III. Abondances et biomasses des Microarthropodes du sol: facteurs du milieu, abondances et distributions spatiales des Uropodides (in French). *Vie Milieu* 32, 47–60.
- Auclerc, A., 2012. Effects of liming on macroinvertebrates diversity in forest soils and some associated functional processes in the Vosges Mountains (North-eastern, France) 252.
- Austin, M.P., 1999. A Silent Clash of Paradigms : Some Inconsistencies in Community Ecology. *Oikos* 86, 170–178.
- Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B.L., Simpson, R.T., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., Mellor, N., Parton, W.J., Moore, J.C., Wall, D.H., 2009. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biol. Biochem.* 41, 606–610. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.022>
- Babel, U., 1975. Micromorphology of Soil Organic Matter, in: *Soil Components*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 369–473. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65915-7_7
- Bail industrie, 2003. Site de l'ancienne cokerie d'Homécourt - Présentation des travaux réalisés et visite du site.
- Bakker, J.W., Hidding, A.P., 1970. The influence of soil structure and air content on gas diffusion in soils. *Netherlands J. Agric. Sci.* 18, 37–48. <https://doi.org/10.18174/njas.v18i1.17354>
- Bal, L., 1982. Zoological ripening of soils. Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- Bal, L., 1973. Micromorphological analysis of soils. Lower levels in the organization of organic soil materials. *Soil Surv. Institute, Wageningen Soil Surv. Pap. No. 6.*
- Bal, L., 1970. Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma* 4, 5–36.
- Bamminger, C., Marschner, B., Jüschke, E., 2014. An incubation study on the stability and biological effects of pyrogenic and hydrothermal biochar in two soils. *Eur. J. Soil Sci.* 65, 72–82. <https://doi.org/10.1111/ejss.12074>
- Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P., Toutain, F., 1993. *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta) intestinal tract. *Geoderma* 56, 57–66.
- Barot, S., Yé, L., Abbadie, L., Blouin, M., Frascaria, N., 2017. Ecosystem services must tackle anthropized ecosystems and ecological engineering. *Ecol. Eng.* 99, 486–495. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.11.071>

- Béchet, B., Le Bissonnais, Y., Ruas, A., Aguilera, A., André, M., Andrieu, H., Ay, S.-J., Baumont, C., Barbe, E., Vidal-Beaudet, L., Belton-Chevalier, L., Berthier, E., Billet, P., Bonin, O., Cavailhès, J., Chancibault, K., Cohen, M., Coisnon, T., Colas, R., Cornu, S., Cortet, J., Dablanç, L., Darly, S., Delolme, C., Fack, G., Fromin, N., Gadal, S., Gauvreau, B., Géniaux, G., Gilli, F., Guelton, S., Guérois, M., Hédde, M., Houet, T., Humbertclaude, S., Jolivet, L., Keller, C., Le Berre, I., Madec, P., Mallet, C., Marty, P., Mering, C., Musy, M., Oueslati, W., Paty, S., Polèse, M., Pumain, D., Puissant, A., Riou, S., Rodriguez, F., Ruban, V., Salanié, J., Schwartz, C., Sotura, A., Thébert, M., Thévenin, T., Thisse, J., Vergnès, A., Weber, C., Wery, C., Desrousseaux, M., 2017. Sols artificialisés et processus d'artificialisation des sols : déterminants, impacts et leviers d'action.
- Bengtsson, G., Gunnarsson, T., Rundgren, S., 1983. Growth Changes Caused by Metal Uptake in a Population of *Onychiurus armatus* (Collembola) Feeding on Metal Polluted Fungi Author (s): Göran Bengtsson, Torsten Gunnarsson and Sten Rundgren Published by: Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable U. Oikos 40, 216–225.
- Berg, B., Hannus, K., Popoff, T., Theander, O., 1982. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a Scots pine forest: I. (*Pinus sylvestris*). Can. J. Bot. 60, 1310–1319. <https://doi.org/10.1139/b82-167>
- Berg, B., McLaugherty, C., 2014. Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration. https://doi.org/10.1007/978-3-642-38821-7_9
- Berg, B., Staaf, H., 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. Ecol. Bull. no. 33, 163–178.
- Bernier, N., 2018. Hotspots of biodiversity in the underground: A matter of humus form? Appl. Soil Ecol. 123, 305–312. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.002>
- Bernier, N., 1998. Earthworm feeding activity and development of the humus profile. Biol. Fertil. Soils 26, 215–223. <https://doi.org/10.1007/s003740050370>
- Bernier, N., Ponge, J.-F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest 26, 183–220.
- Biache, C., Faure, P., Mansuy-Huault, L., Cébron, A., Beguiristain, T., Leyval, C., 2013. Biodegradation of the organic matter in a coking plant soil and its main constituents. Org. Geochem. 56, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.12.002>
- Biache, C., Ghislain, T., Faure, P., Mansuy-Huault, L., 2011. Low temperature oxidation of a coking plant soil organic matter and its major constituents: An experimental approach to simulate a long term evolution. J. Hazard. Mater. 188, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2011.01.102>
- Blagodatskaya, E., Kuzyakov, Y., 2013. Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. Soil Biol. Biochem. 67, 192–211. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.024>
- Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Villenave, C., Pashanasi, B., Lavelle, P., Brussaard, L., 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. Earthworm Manag. Trop. agroecosystems 149–172.
- Blanchart, E., Bruand, A., Lavelle, P., 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). Geoderma 56, 119–132. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(93\)90104-S](https://doi.org/10.1016/0016-7061(93)90104-S)
- Blouin, M., 2014. Définir l'ingénierie écologique : quels enjeux, in: Ingénierie Écologique - Action Par et/Ou Pour Le Vivant ? pp. 17–33.
- Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D., Brun, J.J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. Eur. J. Soil Sci. 64, 161–182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., van Dijk, P.P., Young, B.E., Afuang, L.E., Aghasyan, A., García, A., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andrés, C., Ariano-Sánchez, D., Arredondo, J.C., Auliya, M., Austin, C.C., Avci, A., Baker, P.J., Barreto-Lima, A.F., Barrio-Amorós, C.L., Basu, D., Bates, M.F., Batistella, A., Bauer, A., Bennett, D., Böhme, W., Broadley, D., Brown, R., Burgess, J., Captain, A., Carreira, S., Castañeda, M. del R., Castro, F., Catenazzi, A., Cedeño-Vázquez, J.R., Chapple, D.G., Cheylan, M., Cisneros-Heredia, D.F., Cogalniceanu, D., Cogger, H., Corti, C., Costa, G.C., Couper, P.J., Courtney, T., Crnobrnja-Isailovic, J., Crochet, P.A., Crother, B., Cruz, F., Daltry, J.C., Daniels, R.J.R., Das, I., de Silva, A., Diesmos, A.C., Dirksen, L., Doan, T.M., Dodd, C.K., Doody, J.S., Dorcas, M.E., Duarte de Barros Filho, J., Egan, V.T., El Mouden, E.H., Embert, D., Espinoza, R.E., Fallabrino, A., Feng, X., Feng, Z.J., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., França, F.G.R., Frost, D., Gadsden, H., Gamble, T., Ganesh, S.R., Garcia, M.A., García-Pérez, J.E., Gatus, J., Gaulke, M., Geniez, P., Georges, A., Gerlach, J., Goldberg, S., Gonzalez, J.C.T., Gower, D.J., Grant, T., Greenbaum, E., Grieco, C., Guo, P., Hamilton, A.M., Hare, K., Hedges, S.B., Heideman, N., Hilton-Taylor, C., Hitchmough, R., Hollingsworth, B., Hutchinson, M., Ineich, I., Iverson, J., Jaksic, F.M., Jenkins, R., Joger, U., Jose, R., Kaska, Y., Kaya, U., Keogh, J.S., Köhler, G., Kuchling, G., Kumlutaş, Y., Kwet, A., La Marca, E., Lamar, W., Lane, A., Lardner, B., Latta, C., Latta, G., Lau, M., Lavin, P., Lawson, D., LeBreton, M., Lehr, E., Limpus, D., Lipczynski, N., Lobo, A.S., López-Luna, M.A., Luiselli, L., Lukoschek, V., Lundberg, M., Lymberakis, P., Macey, R., Magnusson, W.E., Mahler, D.L., Malhotra, A.,

- Mariaux, J., Maritz, B., Marques, O.A.V., Márquez, R., Martins, M., Masterson, G., Mateo, J.A., Mathew, R., Mathews, N., Mayer, G., McCranie, J.R., Measey, G.J., Mendoza-Quijano, F., Menegon, M., Métrailler, S., Milton, D.A., Montgomery, C., Morato, S.A.A., Mott, T., Muñoz-Alonso, A., Murphy, J., Nguyen, T.Q., Nilson, G., Nogueira, C., Núñez, H., Orlov, N., Ota, H., Ottenwalder, J., Papenfuss, T., Pasachnik, S., Passos, P., Pauwels, O.S.G., Pérez-Buitrago, N., Pérez-Mellado, V., Pianka, E.R., Pleguezuelos, J., Pollock, C., Ponce-Campos, P., Powell, R., Pupin, F., Quintero Díaz, G.E., Radder, R., Ramer, J., Rasmussen, A.R., Raxworthy, C., Reynolds, R., Richman, N., Rico, E.L., Riservato, E., Rivas, G., da Rocha, P.L.B., Rödel, M.O., Rodríguez Schettino, L., Roosenburg, W.M., Ross, J.P., Sadek, R., Sanders, K., Santos-Barrera, G., Schleich, H.H., Schmidt, B.R., Schmitz, A., Sharifi, M., Shea, G., Shi, H.T., Shine, R., Sindaco, R., Slimani, T., Somaweera, R., Spawls, S., Stafford, P., Stuebing, R., Sweet, S., Sy, E., Temple, H.J., Tognelli, M.F., Tolley, K., Tolson, P.J., Tuniyev, B., Tuniyev, S., üzüm, N., van Buurt, G., Van Sluys, M., Velasco, A., Vences, M., Veselý, M., Vinke, S., Vinke, T., Vogel, G., Vogrin, M., Vogt, R.C., Wearn, O.R., Werner, Y.L., Whiting, M.J., Wiewandt, T., Wilkinson, J., Wilson, B., Wren, S., Zamin, T., Zhou, K., Zug, G., 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biol. Conserv.* 157, 372–385. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.015>
- Bone, J., Head, M., Barraclough, D., Archer, M., Scheib, C., Flight, D., Voulvoulis, N., 2010. Soil quality assessment under emerging regulatory requirements. *Environ. Int.* 36, 609–622. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2010.04.010>
- Boring, L.R., Swank, W.T., 1984. Symbiotic Nitrogen Fixation in Regenerating Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) Stands. *For. Sci.* 30, 528–537. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/30.2.528>
- Bouché, M.B., 1974. Fonctions des lombriciens III. - Premières estimations quantitatives des stations française du P.B.I. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 12, 25–44.
- Bouché, M.B., 1972. Lombriciens de France: écologie et systématique, in: *Lombriciens de France: Écologie et Systématique*. p. 671 pages.
- Bouché, M.B., Al-Addan, F., 1997. Earthworms, water infiltration and soil stability: Some new assessments. *Soil Biol. Biochem.* 29, 441–452. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00272-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00272-6)
- Bouziri, L., Marcus, M.A., Balesdent, J., Garnier, J.-M., Sarret, G., Geoffroy, N., Panfili, F., Manceau, A., 2007. Zn Speciation in the Organic Horizon of a Contaminated Soil by Micro-X-ray Fluorescence, Micro- and Powder-EXAFS Spectroscopy, and Isotopic Dilution. *Environ. Sci. Technol.* 38, 2792–2801. <https://doi.org/10.1021/es035171t>
- Bradshaw, A., 1983. The reconstruction of ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 1–17.
- Brewer, R., 1964. *Fabric and mineral analysis of soils*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Bridges, E.M., Oldeman, L.R., 1999. Global assessment of human-induced soil degradation. *Arid Soil Res. Rehabil.* 13, 319–325. <https://doi.org/10.1080/089030699263212>
- Brown, G.G., 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Significance Regul. Soil Biodivers.* 247–269. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0479-1_22
- Brussaard, L., Juma, N.G., 1996. Organisms and Humus in Soils, in: Piccolo, A. (Ed.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. pp. 329–359.
- Burghardt, W., 1994. Soils in urban and industrial environments. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkd.* 157, 205–214. <https://doi.org/10.1002/jpln.19941570308>
- Burghardt, W., 1993a. *Soil Quality of Urban Ecosystems*. Springer, Dordrecht, pp. 87–88. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2008-1_16
- Burghardt, W., 1993b. *Boden auf Altstandorten*, Ernst. ed. *Die benutzte Erde*.
- Burghardt, W., Morel, J.L., Zhang, G.L., 2015. Development of the soil research about urban, industrial, traffic, mining and military areas (SUITMA). *Soil Sci. Plant Nutr.* 61, 3–21. <https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1046136>
- Burkhead, N.M., 2012. Extinction Rates in North American Freshwater Fishes, 1900–2010. *Bioscience* 62, 798–808. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.5>
- Burrow, C., 2018. Influence of connectivity & topsoil management practices of a constructed technosol on pedofauna colonization: A field study. *Appl. Soil Ecol.* 123, 416–419. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.001>
- Cabral Almada, C., 2016. Étude Sur La Dépolymérisation Catalytique De La Lignine En Milieu Oxydant : Vers La Production D'Aromatiques Biosourcés.
- Calow, P., 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Funct. Ecol.* 1, 57. <https://doi.org/10.2307/2389358>
- Camp, A.F., Fudge, B.R., 1945. Zinc as a nutrient in plant growth. *Soil Sci.* 60, 157–164.
- Caner, L., Zeller, B., Dambrine, É., Ponge, J.-F., Chauvat, M., Llanque, C., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biol. Biochem.* 36, 1861–1872. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.007>
- Cardinael, R., Hoeffner, K., Chenu, C., Chevallier, T., Béral, C., Dewisme, A., Cluzeau, D., 2019. Spatial variation of

- earthworm communities and soil organic carbon in temperate agroforestry. *Biol. Fertil. Soils* 55, 171–183. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1332-3>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cassagne, N., Bal-Serin, M.-C., Gers, C., Gauquelin, T., 2004. Changes in humus properties and collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. *Pedobiologia (Jena)*. 48, 267–276. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.01.004>
- Catovsky, S., Bradford, M.A., Hector, A., 2002. Biodiversity and ecosystem productivity: Implications for carbon storage. *Oikos* 97, 443–448. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970315.x>
- CBD, 1992. Convention sur la diversité biologique nations unies 1992 32.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, 9–13. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- CGDD, C. général au développement D., 2013. Basol : un panorama des sites et sols pollués, ou potentiellement pollués, nécessitant une action des pouvoirs publics, Etudes & documents.
- Ciarkowska, K., Gargiulo, L., Mele, G., 2016. Natural restoration of soils on mine heaps with similar technogenic parent material: A case study of long-term soil evolution in Silesian-Krakow Upland Poland. *Geoderma* 261, 141–150. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.07.018>
- Cierjacks, A., Kowarik, I., Joshi, J., Hempel, S., Ristow, M., von der Lippe, M., Weber, E., 2013. Biological flora of the british isles: *Robinia pseudoacacia*. *J. Ecol.* 101, 1623–1640. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12162>
- Clements, F., 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.* 24, 252–254.
- Cleveland, C.C., Liptzin, D., 2007. C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85, 235–252. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0>
- Cluzeau, D., Guernion, M., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Villenave, C., Cortet, J., Ruiz-Camacho, N., Pernin, C., Maitelle, T., Philippot, L., Bellido, A., Rougé, L., Arrouays, D., Bispo, A., Pérès, G., 2012. Integration of biodiversity in soil quality monitoring: Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *Eur. J. Soil Biol.* 49, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.11.003>
- Coleman, D.C., Odum, E.P., Crossley, D.A., 1992. Soil biology, soil ecology, and global change. *Biol. Fertil. Soils* 14, 104–111. <https://doi.org/10.1007/BF00336258>
- Colombano, S., Saada, A., Guerin, V., Bataillard, P., Bellenfant, G., Beranger, S., Hube, D., Blanc, C., Zornig, C., Girardeau, I., 2010. Quelles techniques pour quels traitements - Analyse coûts- bénéfiques.
- Colombini, G., Auclerc, A., Watteau, F., 2020. Techno-moder : A proposal for a new morpho-functional humus form developing on Technosols revealed by micromorphology. *Geoderma* 375, 114526. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114526>
- Conesa, H.M., Evangelou, M.W.H., Robinson, B.H., Schulin, R., 2012. A critical view of current state of phytotechnologies to remediate soils: Still a promising tool? *ScientificWorldJournal*. 2012. <https://doi.org/10.1100/2012/173829>
- Coq, S., Barthès, B.G., Oliver, R., Rabary, B., Blanchart, E., 2007. Earthworm activity affects soil aggregation and organic matter dynamics according to the quality and localization of crop residues-An experimental study (Madagascar). *Soil Biol. Biochem.* 39, 2119–2128. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.019>
- Cortet, J., Auclerc, A., Beguiristain, T., Charissou, A., Chenot, E.D., Hedde, M., Martin-Laurent, F., Masfarau, J.-F., Piron, D., Schwartz, C., Séré, G., Villenave, C., Watteau, F., 2013. Biodiversité et fonctionnement d’un Technosol construit utilise dans la restauration de friches industrielle (BIOTECHNOSOL)(GESSOL).
- Costanza, R., Groot, R. De, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Neill, R.V.O., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., 1998. The value of the world ’ s ecosystem services and natural capital 1 387, 8009.
- Cotrufo, M.F., Soong, J.L., Horton, A.J., Campbell, E.E., Haddix, M.L., Wall, D.H., Parton, W.J., 2015. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nat. Geosci.* 8, 776–779. <https://doi.org/10.1038/ngeo2520>
- Coughlan, M.P., 1985. The properties of fungal and bacterial cellulases with comment on their production and application. *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.* 3, 39–109. <https://doi.org/10.1080/02648725.1985.10647809>
- Coulis, M., Hättenschwiler, S., Rapior, S., Coq, S., 2009. The fate of condensed tannins during litter consumption by soil animals. *Soil Biol. Biochem.* 41, 2573–2578. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.022>
- Cousin, I., Roger-estrade, J., Stauffer, M., Labreuche, J., Chenu, C., Obriot, F., Vieublé, L., Houot, S., Cousin, I., Roger-estrade, J., Stauffer, M., Labreuche, J., Chenu, C., Cousin, I., Estrade, J.R.-, Stauffer, M., Houot, S., 2015. Evaluer les

effets des pratiques agricoles pour optimiser les services écosystémiques rendus par les sols cultivés.

- Cristofoli, S., Mahy, G., 2010. Restauration écologique: Contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 14, 203–211.
- Curry, J.P., 1989. The influence of invertebrates on soil fertility and plant growth in temperate grasslands. *Ecol. Arab. L. — Perspect. Challenges* 173–184. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1021-8_17
- Curry, J.P., Schmidt, O., 2007. The feeding ecology of earthworms - A review. *Pedobiologia (Jena)*. 50, 463–477. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.09.001>
- Daily, G.C., 1997. *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems.* Island Press, Washington, DC. <https://doi.org/10.1017/s1367943098221123>
- Dakos, V., Matthews, B., Hendry, A.P., Levine, J., Loeuille, N., Norberg, J., Nosi, P., Scheffer, M., De Meester, L., 2019. Ecosystem tipping points in an evolving world. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 355–362. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0797-2>
- Darmendrail, D., Baize, D., Barbier, J., Freyssinet, P., Mouvet, C., Salpêtre, I., Wavrer, P., 2000. *Fonds géochimique naturel : État des connaissances à l'échelle nationale - BRGM/RP-50158-FR.* 93 p., 24 fig., 14 tabl.
- Darwin, C., 1881. *The formation of vegetable mould through the action of worms: With observations on their habits.* John Murray, London. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511703850>
- David, J.-F., Gillon, D., 2002. Annual feeding rate of the millipede *Glomeris marginata* on holm oak (*Quercus ilex*) leaf litter under Mediterranean conditions. *Pedobiologia (Jena)*. 46, 42–52. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00112>
- David, J.F., 2014. The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: A reappraisal of common views. *Soil Biol. Biochem.* 76, 109–118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.009>
- Davidson, D.A., Bruneau, P.M.C., Grieve, I.C., Young, I.M., 2002. Impacts of fauna on an upland grassland soil as determined by micromorphological analysis. *Appl. Soil Ecol.* 20, 133–143. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00017-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00017-3)
- De Almeida, T., Blight, O., Mesléard, F., Bulot, A., Provost, E., Dutoit, T., 2020. Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: Impacts on soil and vegetation. *Biol. Conserv.* 245, 108547. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108547>
- DeAngelis, D.L., 1980. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. *Ecol. Soc. Am.* 61, 764–771. <https://doi.org/10.1038/news050808-1>
- Dejean, A., Schatz, B., Orivel, J., Beugnon, G., 1999. Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms (Annelida). *Sociobiology* 34, 545–554.
- Deleporte, S., Tillier, P., 1999. Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. *For. Ecol. Manage.* 118, 245–252. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00505-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00505-2)
- Demange, J., 1981. *Les Mille-Pattes : Myriapodes*, Société no. ed.
- Descola, P., 2005. *Par-delà nature et culture*, Gallimard, ed, *Par-delà nature et culture*. <https://doi.org/10.4000/traces.165>
- Desie, E., Meerbeek, K. Van, Wandeler, H. De, Bruelheide, H., Domisch, T., Vancampenhout, K., Vesterdal, L., Muys, B., Forest, D., Garden, B., 2020. Positive feedback loop between earthworms, humus form and soil pH reinforces earthworm abundance in European forests Positive feedback loop between earthworms, humus form and soil pH reinforces earthworm abundance in European forests. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13668>
- Diacono, M., Montemurro, F., 2010. Long-term effects of organic amendments on soil fertility. A review. *Agron. Sustain. Dev.* M., Montemurro, F. (2010). Long-term Eff. Org. Amend. soil Fertil. *A Rev. Agron. Sustain. Dev.* 30(2), 401–422. <http://doi.org/10.1051/agro/2009040ment30,401-422>. <https://doi.org/10.1051/agro/2009040>
- Dias, A.T.C., Krab, E.J., Mariën, J., Zimmer, M., Cornelissen, J.H.C., Eilers, J., Wardle, D.A., Berg, M.P., 2013. Traits underpinning desiccation resistance explain distribution patterns of terrestrial isopods. *Oecologia* 172, 667–677. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2541-3>
- Dickinson, C.H., Dawson, D., Goodfellow, M., 1981. Interactions between bacteria, streptomycetes and fungi from *Picea sitchensis* litter. *Soil Biol. Biochem.* 13, 65–71. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(81\)90104-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(81)90104-8)
- Dincher, M., Calvaruso, C., Turpault, M.P., 2020. Major element residence times in humus from a beech forest: The role of element forms and recycling. *Soil Biol. Biochem.* 141, 107674. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107674>
- Dokuchaev, V.V., 1889. *The zones of Russia.* Moscow: Akademy Nauk.
- Dunger, W., Schulz, H.J., Zimdars, B., 2002. Colonization behaviour of *Collembola* under different conditions of dispersal. *Pedobiologia (Jena)*. 46, 316–327. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00139>
- Dunger, W., Voigtländer, K., 2009. Soil fauna (Lumbricidae, Collembola, Diplopoda and Chilopoda) as indicators of soil eco-

subsystem development in post-mining sites of eastern Germany—a review. *Soil Org.* 81, 1–51.

- Durand, T.C., Hausman, J.F., Carpin, S., Alberic, P., Baillif, P., Label, P., Morabito, D., 2010. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* × *Populus alba*. *Biol. Plant.* 54, 191–194. <https://doi.org/10.1007/s10535-010-0033-z>
- Dutoit, T., Decaens, T., Alard, D., 1997. Successional changes and diversity of soil macrofaunal communities on chalk grasslands in Upper-Normandy (France). *Acta Oecologica* 18, 135–149. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(97\)80070-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80070-7)
- Eijsackers, H., 2010. Earthworms as colonisers: Primary colonisation of contaminated land, and sediment and soil waste deposits. *Sci. Total Environ.* 408, 1759–1769. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.12.046>
- Eisenhauer, N., Bonn, A., A. Guerra, C., 2019. Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nat. Commun.* 10, 1–3. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07916-1>
- Emmerling, C., Paulsch, D., 2001. Improvement of earthworm (Lumbricidae) community and activity in mine soils from open-cast coal mining by the application of different organic waste materials. *Pedobiologia (Jena)*. 407, 396–407.
- Fardeau, J.-C., 2014. Des indicateurs de la fertilité des sols On soil fertility indicators. *Etude Gest. des Sols* 22, 77–100.
- Field, E., Marx, S., Haig, J., May, J.H., Jacobsen, G., Zawadzki, A., Child, D., Heijnis, H., Hotchkis, M., McGowan, H., Moss, P., 2018. Untangling geochronological complexity in organic spring deposits using multiple dating methods. *Quat. Geochronol.* 43, 50–71. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2017.10.002>
- Francis, G., Fraser, P., 1998. The effects of three earthworm species on soil macroporosity and hydraulic conductivity. *Appl. Soil Ecol.* 10, 11–19. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00045-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00045-6)
- Frouz, J., 2017. Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Geoderma* 0–1. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.039>
- Frouz, J., 2013. *Soil biota and ecosystem development in post mining sites*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Frouz, J., Ali, A., Frouzova, J., Lobinske, R.J., 2004. Horizontal and Vertical Distribution of Soil Macroarthropods Along a Spatio-Temporal Moisture Gradient in Subtropical Central Florida. *Community Ecosyst. Ecol.* 33, 1282–1295. <https://doi.org/10.1603/0046-225x-33.5.1282>
- Frouz, J., Elhottová, D., Kuráž, V., Šourková, M., 2006a. Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field microcosm experiment. *Appl. Soil Ecol.* 33, 308–320. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.11.001>
- Frouz, J., Elhottová, D., Pižl, V., Tajovský, K., Šourková, M., Píček, T., Malý, S., 2007a. The effect of litter quality and soil faunal composition on organic matter dynamics in post-mining soil: A laboratory study. *Appl. Soil Ecol.* 37, 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.04.001>
- Frouz, J., Jedlička, P., Šimáčková, H., Lhotáková, Z., 2015a. The life cycle, population dynamics, and contribution to litter decomposition of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae) in an alder forest. *Eur. J. Soil Biol.* 71, 21–27. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.10.002>
- Frouz, J., Křišťůfek, V., Bastl, J., Kalčík, J., Vaňková, H., 2005. Determination of toxicity of spoil substrates after brown coal mining using a laboratory reproduction test with *Enchytraeus crypticus* (oligochaeta). *Water. Air. Soil Pollut.* 162, 37–47. <https://doi.org/10.1007/s11270-005-5991-y>
- Frouz, J., Křišťůfek, V., Li, X., Šantrůčková, H., Šustr, V., Brune, A., 2003. Changes in amount of bacteria during gut passage of leaf litter and during coprophagy in three species of bibionidae (Diptera) larvae. *Folia Microbiol. (Praha)*. 48, 535–542. <https://doi.org/10.1007/BF02931337>
- Frouz, J., Moradi, J., Puschel, D., Rydlová, J., 2019. Earthworms affect growth and competition between ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal plants. *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2736>
- Frouz, J., Nováková, A., 2005. Development of soil microbial properties in topsoil layer during spontaneous succession in heaps after brown coal mining in relation to humus microstructure development. *Geoderma* 129, 54–64. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.033>
- Frouz, J., Pižl, V., Cienciala, E., Kalčík, J., 2009. Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry* 94, 111–121. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9313-0>
- Frouz, J., Pižl, V., Elhottová, D., 2006b. Soil and Soil Biota in Reclaimed and Non-Reclaimed Post Mining Sites. *J. Am. Soc. Min. Reclam.* 215–220. <https://doi.org/10.21000/JASMR06010215>
- Frouz, J., Pižl, V., Tajovský, K., 2007b. The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and un-reclaimed post-mining sites in Central Europe. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 184–189. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.08.033>
- Frouz, J., Prach, K., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Tajovský, K., Materna, J., Balík, V., Kalčík, J., Řehounková, K., 2008.

- Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *Eur. J. Soil Biol.* 44, 109–121. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.09.002>
- Frouz, J., Šimek, M., 2009. Short term and long term effects of bibionid (Diptera: Bibionidae) larvae feeding on microbial respiration and alder litter decomposition. *Eur. J. Soil Biol.* 45, 192–197. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.09.012>
- Frouz, J., Špaldoňová, A., Lhotáková, Z., Cajthaml, T., 2015b. Major mechanisms contributing to the macrofauna-mediated slow down of litter decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 91, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.024>
- Frouz, J., Thébault, E., Pizl, V., Adl, S., Cajthaml, T., Baldrian, P., Hanel, L., Stary, J., Tajovsky, K., Materna, J., Novakova, A., De Ruiter, P.C., 2013. Soil food web changes during spontaneous succession at post mining sites: A possible ecosystem engineering effect on food web organization? *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079694>
- Gál, J., Markiewicz-Patkowska, J., Hursthouse, A., Tatner, P., 2008. Metal uptake by woodlice in urban soils. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 69, 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2007.01.002>
- Galvan, P., Ponge, J.-F., Chersich, S., Zanella, A., 2008. Humus Components and Soil Biogenic Structures in Norway Spruce Ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 72, 548. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0317>
- Galván, A.P., Ayuso, J., Jiménez, J.R., Agrela, F., 2012. Comparison of batch leaching tests and influence of pH on the release of metals from construction and demolition wastes. *Waste Manag.* 32, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2011.09.010>
- Garrett, S.D., 1963. *Soil fungi and soil fertility*. Oxford.
- Gerhard, I., Monga, B., Waldbrenner, A., Runnebaum, B., 1998. Heavy metals and fertility. *J. Toxicol. Environ. Heal. - Part A* 54, 593–611. <https://doi.org/10.1080/009841098158638>
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.* 25, 372–380. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>
- Ghosal, S., Self, S.A., 1995. Particle size-density relation and cenosphere content of coal fly ash. *Fuel* 74, 522–529. [https://doi.org/10.1016/0016-2361\(95\)98354-H](https://doi.org/10.1016/0016-2361(95)98354-H)
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Sodhi, N.S., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gillet, S., Ponge, J.F., 2006. An optical analysis of the organic soil over an old petroleum tar deposit. *Geoderma* 134, 17–23. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.08.010>
- Gillet, S., Ponge, J.F., 2002. Humus forms and metal pollution in soil. *Eur. J. Soil Sci.* 53, 529–539. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00479.x>
- Gillon, D., David, J.F., 2001. The use of near infrared reflectance spectroscopy to study chemical changes in the leaf litter consumed by saprophagous invertebrates. *Soil Biol. Biochem.* 33, 2159–2161. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00139-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00139-0)
- Girard, M.-C., Walter, C., Rémy, J.-C., Berthelin, J., Morel, J.-L., 2011. *Sols et environnement*. 2e édition.
- Glausser, R., Doner, H.E., Paul, E.A., 1988. Soil aggregate stability as a function of particle size in sludge-treated soils. *Soil Sci.* 146, 37–43.
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant bases de pédologie, biologie des sols*. Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Godet, J.P., Demuynck, S., Waterlot, C., Lemièrre, S., Souty-Grosset, C., Scheiffler, R., Douay, F., Leprêtre, A., Pruvot, C., 2011. Growth and metal accumulation in Porcellio scaber exposed to poplar litter from Cd-, Pb-, and Zn-contaminated sites. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 74, 451–458. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2010.09.007>
- Golchin, a, Oades, J.M., Skjemstad, J.O., Clarke, P., 1994. Soil structure and carbon cycling. *Soil Res.* 32, 1043–1068. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/SR9941043>
- González, A., Navia, R., Moreno, N., 2009. Fly ashes from coal and petroleum coke combustion: Current and innovative potential applications. *Waste Manag. Res.* 27, 976–987. <https://doi.org/10.1177/0734242X09103190>
- Gospodarek, J., Petryszak, P., Kołoczek, H., 2016. The effect of the bioremediation of soil contaminated with petroleum derivatives on the occurrence of epigeic and edaphic fauna. *Bioremediat. J.* 20, 38–53. <https://doi.org/10.1080/10889868.2015.1096899>
- Grard, B.J.P., Chenu, C., Manouchehri, N., Houot, S., Frascaria-Lacoste, N., Aubry, C., 2018. Rooftop farming on urban waste provides many ecosystem services. *Agron. Sustain. Dev.* 38. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0474-2>
- GSST, 2008. *Glossary of soil science terms 2008*.

- Guilloré, P., 1983. Méthode de fabrication mécanique et en série des lames minces, 2nd ed, Institut National Agronomique, Paris-Grignon, France. Institut National Agronomique Paris Grignon, Département des sols, Thiverval-Grignon.
- Gunnarsson, T., Tunlid, A., 1986. Recycling of fecal pellets in isopods: Microorganisms and nitrogen compounds as potential food for *Oniscus asellus* L. *Soil Biol. Biochem.* 18, 595–600. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(86\)90081-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(86)90081-7)
- Hagerman, A.E., 2012. Fifty Years of Polyphenol – Protein Complexes. *Recent Adv. Polyphen. Res.* 3, 71–97.
- Hale, C.M., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2006. Changes in cold-temperate hardwood forest understory plant communities in response to invasion by European earthworms. *Ecology* 87, 1637–1649. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1637:CIHFUP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1637:CIHFUP]2.0.CO;2)
- Hale, C.M., Frelich, L.E., Reich, P.B., Pastor, J., 2005. Effects of European earthworm invasion on soil characteristics in Northern Hardwood Forests of Minnesota, USA. *Ecosystems* 8, 911–927. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0066-x>
- Hallmann, C., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 53, 1689–1699. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Handel, S.N., Beattie, A.J., 1990. Seed Dispersal by Ants the insects to carry away its seeds without harming them. *Myrmecological News* 20, 129–140.
- Harding, D.J.L., Stuttard, R.A., 1974. Microarthropods, in: Dickinson, C.H., Pugh, D.J.F. (Ed.), *The Biology of Plant Litter Decomposition*. pp. 489–532.
- Harris, M.M., Riha, S.J., 1991. Carbon and nitrogen dynamics in forest floor during short-term laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem.* 23, 1035–1041. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90040-Q](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90040-Q)
- Hattenschwiler, S., Gasser, P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 1519–1524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404977102>
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., Scheu, S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 191–218. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932>
- Haukka, J.K., 1987. Growth and survival of *Eisenia fetida* (Sav.) (Oligochaeta: Lumbricidae) in relation to temperature, moisture and presence of *Enchytraeus albidus* (Henle) (Enchytraeidae). *Biol. Fertil. Soils* 3, 99–102. <https://doi.org/10.1007/BF00260587>
- Hawkesford, M.J., Kopriva, S., De Kok, L.J., 2014. Nutrient Use Efficiency in Plants.
- Haynes, R.J., Swift, R.S., 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and water content. *J. Soil Sci.* 41, 73–84.
- Hedde, M., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Aubert, M., Decaëns, T., 2007. Beech leaf degradation in laboratory experiments: Effects of eight detritivorous invertebrate species. *Appl. Soil Ecol.* 35, 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.08.002>
- Hedde, M., Lavelle, P., Joffre, R., Jiménez, J.J., Decaëns, T., 2005. Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Funct. Ecol.* 19, 785–793. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01026.x>
- Hedde, M., Nahmani, J., Séré, G., Auclerc, A., Cortet, J., 2018. Early colonisation of constructed Technosols by macro-invertebrates. *J. Soils Sediments*. <https://doi.org/10.1007/s11368-018-2142-9>
- Heredia, A., 2003. Biophysical and biochemical characteristics of cutin, a plant barrier biopolymer. *Biochim. Biophys. Acta - Gen. Subj.* 1620, 1–7. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(02\)00510-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(02)00510-X)
- Hermle, S., Vollenweider, P., Günthardt-goerg, M.S., Mcquattie, C.J., Matyssek, R., 2007. Leaf responsiveness of *Populus tremula* and *Salix viminalis* to soil contaminated with heavy metals and acidic rainwater 1517–1531.
- Heuck, C., Weig, A., Spohn, M., 2015. Soil microbial biomass C: N: P stoichiometry and microbial use of organic phosphorus. *Soil Biol. Biochem.* 85, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.029>
- Hindersmann, B., Achten, C., 2018. Urban soils impacted by tailings from coal mining: PAH source identification by 59 PAHs, BPCA and alkylated PAHs *. *Environ. Pollut.* 242, 1217–1225. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.08.014>
- Hopkin, S., 1989. Ecophysiology of metals in terrestrial invertebrates.
- Hopkin, S.P., 1990. Species-specific differences in the net assimilation of zinc, cadmium, lead, copper and iron by the terrestrial isopods *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber*. *J. Appl. Ecol.* 27, 460–474. <https://doi.org/10.2307/2404294>
- Hudson, H.J., 1968. The Ecology of Fungi on Plant Remains Above the Soil. *New Phytol.* 67, 837–874. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1968.tb06399.x>
- Huntley, J.C., 1990. *Robinia pseudacacia* L. Black locust, in: Burns, R., Honkala, B.H. (Eds.), *Silvics of North America*. pp. 755–761.

- Huot, H., 2013. Formation, fonctionnement et évolution d'un Technosol sur des boues sidérurgiques 251.
- Huot, H., Faure, P., Biache, C., Lorgeoux, C., Simonnot, M.O., Morel, J.L., 2014. A Technosol as archives of organic matter related to past industrial activities. *Sci. Total Environ.* 487, 389–398. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.04.047>
- Huot, H., Morel, J.L., Schwartz, C., Nahmani, J., Sirguey, C., Watteau, F., Milano, V., Cortet, J., 2018. Diversity and activity of soil fauna in an industrial settling pond managed by natural attenuation. *Appl. Soil Ecol.* 132, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.020>
- Huot, Hermine, Simonnot, M., Marion, P., Yvon, J., Donato, P. De, 2013. Characteristics and potential pedogenetic processes of a Technosol developing on iron industry deposits 555–568. <https://doi.org/10.1007/s11368-012-0513-1>
- Huot, H., Simonnot, M.O., Morel, J.L., 2015. Pedogenetic trends in soils formed in technogenic parent materials. *Soil Sci.* 180, 182–192. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000135>
- Huot, H., Simonnot, M.O., Watteau, F., De Donato, P., Morel, J.L., Yvon, J., Marion, P., 2013. Early transformation and transfer processes in a Technosol developing on iron industry deposits. *Eur. J. Soil Sci.* 65, 470–484. <https://doi.org/10.1111/ejss.12106>
- Ihnen, K., Zimmer, M., 2008. Selective consumption and digestion of litter microbes by Porcellio scaber (Isopoda: Oniscidea). *Pedobiologia (Jena)*. 51, 335–342. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.06.001>
- Ilek, A., Kucza, J., Szostek, M., 2015. The effect of stand species composition on water storage capacity of the organic layers of forest soils. *Eur. J. For. Res.* 134, 187–197. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0842-2>
- IPBES, 2019. Résumé à l'intention des décideurs du rapport sur l'évaluation mondiale de la biodiversité et des services écosystémiques de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques 53.
- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., De Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., Van Der Putten, W.H., Van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526, 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>
- IUSS Working Group, 2006. World reference base for soil resources. FAO Rome, Italy.
- IUSS Working Group WRB, 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports, World Soil Resources Reports No. 106. <https://doi.org/10.1017/S0014479706394902>
- IUSS Working Group WRB, 2006. World Reference Base for Soil Resources 2006: a Framework for International Classification, Correlation and Communication, 2nd edition. Food Agric. Organ. United Nations, Rome. 103, 1–128.
- Jabiol, B., Zanella, A., Ponge, J.-F., Sartori, G., Englisch, M., Van Delft, B., De Waal, R., Le Bayon, R.-C., 2013. A proposal for including humus forms in the World Reference Base for Soil Resources (WRB-FAO). *Geoderma* 192, 286–294. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.08.002>
- Jacob, M., Weland, N., Platner, C., Schaefer, M., Leuschner, C., Thomas, F.M., 2009. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity. *Soil Biol. Biochem.* 41, 2122–2130. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.07.024>
- James, F., Rathbun, S., 1981. Rarefaction, Relative Abundance, and Diversity of Avian Communities. *Auk Ornithol. Adv.* 98, 785–800. <https://doi.org/10.1093/auk/98.4.785>
- Jangorzo, N.S., 2013. Quantification du processus d'agrégation dans les Technosols.
- Jangorzo, N.S., Schwartz, C., Watteau, F., 2014. Image analysis of soil thin sections for a non-destructive quantification of aggregation in the early stages of pedogenesis. *Eur. J. Soil Sci.* 65, 485–498. <https://doi.org/10.1111/ejss.12110>
- Jangorzo, N.S., Watteau, F., Schwartz, C., 2013. Evolution of the pore structure of constructed Technosols during early pedogenesis quantified by image analysis. *Geoderma* 207–208, 180–192. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.05.016>
- Jarvis, N.J., Villholth, K.G., Ulén, B., 1999. Modelling particle mobilization and leaching in macroporous soil. *Eur. J. Soil Sci.* 50, 621–632. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00269.x>
- Jeffery, S., Gardi, C., 2010. Soil biodiversity under threat – a review. *Acta Soc. Zool. Bohemicae* 74, 7–12.
- Jégou, D., Cluzeau, D., Hallaire, V., Balesdent, J., Tréhen, P., 2000. Burrowing activity of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 27–34. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01046-3](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01046-3)
- Ji, R., Kappler, A., Brune, A., 2000. Transformation and mineralization of synthetic ¹⁴C-labeled humic model compounds by

- soil-feeding termites. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1281–1291. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00046-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00046-8)
- Jobbagy, E., Jackson, R.B., 2000. The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecol. Appl.* 10, 423–436.
- Joimel, S., Cortet, J., Jolivet, C.C., Saby, N.P.A., Chenot, E.D., Branchu, P., Consalès, J.N., Lefort, C., Morel, J.L., Schwartz, C., 2016. Physico-chemical characteristics of topsoil for contrasted forest, agricultural, urban and industrial land uses in France. *Sci. Total Environ.* 546, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.035>
- Joimel, S., Grard, B., Auclerc, A., Hedde, M., Le Doaré, N., Salmon, S., Chenu, C., 2018. Are Collembola “flying” onto green roofs? *Ecol. Eng.* 111, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.12.002>
- Joimel, S., Schwartz, C., Hedde, M., Kiyota, S., Krogh, P.H., Nahmani, J., Pérès, G., Vergnes, A., Cortet, J., 2017a. Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. *Sci. Total Environ.* 584–585, 614–621. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.086>
- Joimel, S., Schwartz, C., Hedde, M., Kiyota, S., Krogh, P.H., Nahmani, J., Pérès, G., Vergnes, A., Cortet, J., 2017b. Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. *Sci. Total Environ.* 584–585, 614–621. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.086>
- Joly, F.X., Coq, S., Coulis, M., Nahmani, J., Hättenschwiler, S., 2018. Litter conversion into detritivore faeces reshuffles the quality control over C and N dynamics during decomposition. *Funct. Ecol.* 32, 2605–2614. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13178>
- Joly, F.X., Coulis, M., Gérard, A., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2015. Litter-type specific microbial responses to the transformation of leaf litter into millipede feces. *Soil Biol. Biochem.* 86, 17–23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.014>
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386.
- Karpachevsky, L.O., Perel, T.S., Bartsevich, V.V., 1968. Role of Bibionid larva in the decomposition of forest floor litter. *Pedobiologia (Jena)* 8, 146–149.
- Karroum, M., Guillet, B., Laggoun-Défarge, F., Disnar, J.-R., Lottier, N., Villemin, G., Toutain, F., 2011. Evolution morphologique des litières de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et transformation des biopolymères, lignine et polysaccharides, dans un mull et un moder, sous climat tempéré (forêt de Fougères, Bretagne, France). *Can. J. Soil Sci.* 85, 405–416. <https://doi.org/10.4141/s03-021>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kluser, S., Peduzzi, P., 2007. Global Pollinator Decline : A Literature Review, UNEP/GRID-Europe.
- Knollenberg, W.G., Merritt, R.W., Lawson, D.L., 1985. Consumption of Leaf Litter by *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta) on a Michigan Woodland Floodplain. *Am. Midl. Nat.* 113, 1–6.
- Kooistra, M.J., 1991. A micromorphological approach to the interactions between soil structure and soil biota. *Agric. Ecosyst. Environ.* 34, 315–328. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90117-G](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90117-G)
- Koponen, S., Ojala, M.L., 1975. Quantitative study of invertebrate groups in the soil and ground layer of the IBP sites at Kevo, northern Finland. *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat* 12, 45–52.
- Korkina, I.N., Vorobeichik, E.L., 2018. Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution. *Appl. Soil Ecol.* 123, 455–463. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>
- Krzaklewski, W., Pietrzykowski, M., Woś, B., 2012. Survival and growth of alders (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Alnus incana* (L.) Moench) on fly ash technosols at different substrate improvement. *Ecol. Eng.* 49, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.08.026>
- Kubiëna, W., 1953. Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Enke, Stuttgart 392.
- Kurosaki, F., Ishimaru, K., Hata, T., Bronsveld, P., Kobayashi, E., Imamura, Y., 2003. Microstructure of wood charcoal prepared by flash heating. *Carbon* N. Y. 41, 3057–3062. [https://doi.org/10.1016/S0008-6223\(03\)00434-2](https://doi.org/10.1016/S0008-6223(03)00434-2)
- Laird, D.A., Chappell, M.A., Martens, D.A., Wershaw, R.L., Thompson, M., 2008. Distinguishing black carbon from biogenic humic substances in soil clay fractions. *Geoderma* 143, 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.10.025>
- Lake, P.S., Bond, N., Reich, P., 2007. Linking ecological theory with stream restoration. *Freshw. Biol.* 52, 597–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01709.x>
- Lal, R., 2015. Restoring soil quality to mitigate soil degradation. *Sustain.* 7, 5875–5895. <https://doi.org/10.3390/su7055875>
- Lal, R., 1998. Soil processes and the carbon cycle. CRC Press.
- Lapanje, A., Rupnik, M., Drobne, D., 2007. Gut bacterial community structure (*Porcellio scaber*, isopoda, crustacea) as a

- measure of community level response to long-term and short-term metal pollution. *Environ. Toxicol. Chem.* 26, 755–763. <https://doi.org/10.1897/06-099R.1>
- Lapanje, A., Zrimec, A., Drobne, D., Rupnik, M., 2010. Long-term Hg pollution-induced structural shifts of bacterial community in the terrestrial isopod (*Porcellio scaber*) gut. *Environ. Pollut.* 158, 3186–3193. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.07.001>
- Lavelle, P., 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function, in: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds.), *Advances in Ecological Research*, Advances in Ecological Research. Academic Press, London, United Kingdom, pp. 93–132. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60007-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60007-0)
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillon, S., 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33, 159–193.
- Lavelle, P., Melendez, G., Pashanasi, B., Schaefer, R., 1992. Nitrogen mineralization and reorganization in casts of the geophagous tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae). *Biol. Fertil. Soils* 14, 49–53. <https://doi.org/10.1007/BF00336302>
- Lavelle, P., Spain, A., 2001. *Soil ecology*. Springer Netherlands 688.
- Lawrence, D., 2004. Erosion of tree diversity during 200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest. *Ecol. Appl.* 14, 1855–1869. <https://doi.org/10.1890/03-5321>
- Lebret, M., Nys, C., Forgeard, F., 2001. Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Ann. For. Sci.* 58, 755–768. <https://doi.org/10.1051/forest:2001161>
- Lebrun, M., Macri, C., Miard, F., Hattab-Hambli, N., Motelica-Heino, M., Morabito, D., Bourgerie, S., 2017. Effect of biochar amendments on As and Pb mobility and phytoavailability in contaminated mine technosols phytoremediated by *Salix*. *J. Geochemical Explor.* 182, 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2016.11.016>
- LECES, 2001. Ancienne cokerie d'Homécourt - Diagnostic de pollution des sols et recherche de fondations.
- Leclercq-Dransart, J., Demuyne, S., Waterlot, C., Bidar, G., Sahmer, K., Pernin, C., Deram, A., Leprêtre, A., Douay, F., 2019. Distribution of Metals and Cell Wall Compounds in Leaf Parts of Three Tree Species Suitable for the Phytomanagement of Heavy Metal-Contaminated Soils. *Water. Air. Soil Pollut.* 230. <https://doi.org/10.1007/s11270-019-4290-y>
- Lefort, C., 2009. Contribution à la définition et à la classification des Technosols.
- Leguédou, S., Séré, G., Auclerc, A., Cortet, J., Huot, H., Ouvrard, S., Watteau, F., Schwartz, C., Morel, J.L., 2016. Modelling pedogenesis of Technosols. *Geoderma* 262, 199–212. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.008>
- Lehmann, J., Kleber, M., 2015. The contentious nature of soil organic matter. *Nature* 528, 60–68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Lei, J., Li, S., Jin, Z., Fan, J., Wang, H., Fan, D., Zhou, H., Gu, F., Qiu, Y., Xu, B., 2008. Comprehensive eco-environmental effects of the shelter-forest ecological engineering along the Tarim Desert Highway. *Chinese Sci. Bull.* 53, 190–202. <https://doi.org/10.1007/s11434-008-6022-3>
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lescourret, F., Dutoit, T., Rey, F., Côte, F., Hamelin, M., Lichtfouse, E., 2015. Agroecological engineering. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1191–1198. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0335-9>
- Li, H., Chen, J., Wu, W., Piao, X., 2010. Distribution of polycyclic aromatic hydrocarbons in different size fractions of soil from a coke oven plant and its relationship to organic carbon content. *J. Hazard. Mater.* 176, 729–734. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.11.095>
- Liang, B., Lehmann, J., Solomon, D., Kinyangi, J., Grossman, J., O'Neill, B., Skjemstad, J.O., Thies, J., Luizão, F.J., Petersen, J., Neves, E.G., 2006. Black Carbon Increases Cation Exchange Capacity in Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70, 1719–1730. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0383>
- Lindemann, W.C., Fresquez, P.R., Cardenas, M., 1989. Nitrogen mineralization in coal mine spoil and topsoil. *Biol. Fertil. Soils* 7, 318–324. <https://doi.org/10.1007/BF00257826>
- Loreau, M., 2004. Does functional redundancy exist? *Oikos* 104, 606–611. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12685.x>
- Lucisine, P., 2015. Fonctionnement des sols contaminés.
- Lucisine, P., Lecercq, A., Danger, M., Felten, V., Aran, D., Auclerc, A., Gross, E.M., Huot, H., Morel, J.L., Muller, S., Nahmani, J., Maunoury-Danger, F., 2015. Litter chemistry prevails over litter consumers in mediating effects of past steel industry activities on leaf litter decomposition. *Sci. Total Environ.* 537, 213–224. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.07.112>
- Lundström, U.S., Van Breemen, N., Bain, D., 2000. The podzolization process. A review. *Geoderma* 94, 91–107.

[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1)

- Lussenhop, J., 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Adv. Ecol. Res.* 23, 1–33. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60145-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60145-2)
- Lutfalla, S., Abiven, S., Barré, P., Wiedemeier, D.B., Christensen, B.T., Houot, S., Kätterer, T., Macdonald, A.J., Van Oort, F., Chenu, C., 2017. Pyrogenic carbon lacks long-term persistence in temperate arable soils. *Front. Earth Sci.* 5, 1–10. <https://doi.org/10.3389/feart.2017.00096>
- Ma, W., Eijsackers, H., 1989. The influence of substrate toxicity on soil fauna return in reclaimed land., in: *Animals in Primary Succession: The Role of Fauna in Reclaimed Land*. Cambridge: pp. 233–43.
- Macfadyen, A., 1961. Improved funnel-type extractors for soil arthropods. *J. Anim. Ecol.* 30, 171–184.
- Macfadyen, A., 1952. The Small Arthropods of a Molinia Fen at Cothill. *J. Anim. Behav.* 21, 87–117.
- Makino, W., Cotner, J.B., Sterner, R.W., Elser, J.J., 2003. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Funct. Ecol.* 17, 121–130. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00712.x>
- Mangenot, F., 1980. Les litières forestières: signification écologique et pédologique. *Rev. For. Française* 31, 339. <https://doi.org/10.4267/2042/21417>
- Manta, C., 2012. Soil Fauna Diversity – Function, Soil Degradation, Biological Indices, Soil Restoration, in: *Biodiversity Conservation and Utilization in a Diverse World*. pp. 59–94. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfa.2011.12.014>
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., Scheu, S., 2003. Adding to “the enigma of soil animal diversity”: Fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *Eur. J. Soil Biol.* 39, 85–95. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(03\)00006-2](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(03)00006-2)
- Maraun, M., Scheu, S., 1996. Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (*Fagus sylvatica*) leaf litter processed by millipedes (*Glomeris marginata*). *Oecologia* 107, 131–140.
- Marhan, S., Scheu, S., 2005. Effects of sand and litter availability on organic matter decomposition in soil and in casts of *Lumbricus terrestris* L. *Geoderma* 128, 155–166. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.001>
- McInerney, M., Bolger, T., 2000. Decomposition of *Quercus petraea* litter: Influence of burial, comminution and earthworms. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1989–2000. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00097-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00097-3)
- Mench, M., Lepp, N., Bert, V., Schwitzguébel, J.P., Gawronski, S.W., Schröder, P., Vangronsveld, J., 2010. Successes and limitations of phytotechnologies at field scale: Outcomes, assessment and outlook from COST Action 859. *J. Soils Sediments* 10, 1039–1070. <https://doi.org/10.1007/s11368-010-0190-x>
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*.
- Mitsch, W.J., Joergensen, S.E., 1989. *Ecological engineering: An introduction to ecotechnology*.
- Monserie, M.F., Watteau, F., Villemin, G., Ouvrard, S., Morel, J.L., 2009. Technosol genesis: Identification of organo-mineral associations in a young technosol derived from coking plant waste materials. *J. Soils Sediments* 9, 537–546. <https://doi.org/10.1007/s11368-009-0084-y>
- Moorhead, D.L., Sinsabaugh, R.L., 2006. A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecol. Monogr.* 76, 151–174. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0151:ATMOLD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0151:ATMOLD]2.0.CO;2)
- Morel, J.L., Chenu, C., Lorenz, K., 2015. Ecosystem services provided by soils of urban, industrial, traffic, mining, and military areas (SUITMAs). *J. Soils Sediments* 15, 1659–1666. <https://doi.org/10.1007/s11368-014-0926-0>
- Morel, J.L., Schwartz, C., Florentin, L., De Kimpe, C., 2005. Soil management and conservation: Urban soils, in: Hillel, D. (Ed.), *Encyclopaedia of Soils in the Environment*. pp. 202–208.
- Mudrák, O., Frouz, J., Velichová, V., 2010. Understorey vegetation in reclaimed and unreclaimed post-mining forest stands. *Ecol. Eng.* 36, 783–790. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.02.003>
- Müller, M.M., Valjakka, R., Suokko, A., Hantula, J., 2001. Diversity of endophytic fungi of single Norway spruce needles and their role as pioneer decomposers. *Mol. Ecol.* 10, 1801–1810. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01304.x>
- Müller, P., 1889. Recherches sur les formes naturelles de l’humus et leur influence sur la végétation et le sol. *Ann. la Sci. Agron. Française Étrangère* 6, 85–423.
- Munsell Color, 2009. *Geological rock-color chart with genuine Munsell color chips*.
- Murphy, C.P., 1986. *Thin section preparation of soils and sediments.*, Berkhamsted (UK) A B Academic Publishers. <https://doi.org/10.1097/00010694-198710000-00013>
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734–737. <https://doi.org/10.1038/368734a0>

- Nahmani, J., Lavelle, P., 2002. Effects of heavy metal pollution on soil macrofauna in a grassland of Northern France. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 297–300. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01169-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01169-X)
- Nahmani, J., Rossi, J., 2003. Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals Les macroinvertébrés du sol en tant qu'indicateurs de pollution du sol par les métaux lourds 326, 295–303. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00070-2](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00070-2)
- Nannipieri, P., Ascher-Jenuil, J., Ceccherini, M.T., Landi, L., Pietramellara, G., Renella, G., 2003. Microbial diversity and soil functions. *Eur. J. Soil Sci.* 655–670. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2003.00556.x>
- Nef, L., 1957. Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura* 5, 245–316.
- Nelson Beyer, W., Pattee, O.H., Sileo, L., Hoffman, D.J., Mulhern, B.M., 1985. Metal contamination in wildlife living near two zinc smelters. *Environ. Pollution. Ser. A, Ecol. Biol.* 38, 63–86. [https://doi.org/10.1016/0143-1471\(85\)90094-7](https://doi.org/10.1016/0143-1471(85)90094-7)
- Neuhauser, E.F., Hartenstein, R., Connors, W.J., 1978. Soil invertebrates and the degradation of vanillin, cinnamic acid, and lignins. *Soil Biol. Biochem.* 10, 431–435. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90070-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90070-6)
- Nicolas, V., Chocat, B., Lourdière, D., Dupont, P., Fur, S. Le, Rey, F., Babut, E., Pagotto, C., Oppeneau, E., Nicolas, V., Chocat, B., Lourdière, D., Dupont, P., Fur, S. Le, 2014. Ingénierie écologique appliquée aux milieux aquatiques Pourquoi ? Comment ?
- Nommik, H., 1978. Mineralization of Carbon and Nitrogen in Forest Humus as Influenced by Additions of Phosphate and Lime. *Acta Agric. Scand.* 28, 221–230. <https://doi.org/10.1080/00015127809435174>
- Oades, J.M., 1988. The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry* 5, 35–70. <https://doi.org/10.1007/BF02180317>
- Odum, E.P., Connell, C.E., Davenport, L.B., 1962. Population Energy Flow of Three Primary Consumer Components of Old-Field Ecosystems. *Ecology* 43, 88–96. <https://doi.org/10.2307/1932043>
- Osman, K.T., 2014. Soil degradation, conservation and remediation, *Soil Degradation, Conservation and Remediation.* <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7590-9>
- Paoletti, M.G., Bressan, M., 1996. Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 15, 21–62. <https://doi.org/10.1080/07352689609701935>
- Papandreou, A.D., Stournaras, C.J., Panias, D., Paspaliaris, I., 2011. Adsorption of Pb(II), Zn(II) and Cr(III) on coal fly ash porous pellets. *Miner. Eng.* 24, 1495–1501. <https://doi.org/10.1016/j.mineng.2011.07.016>
- Patoine, G., Thakur, M.P., Friese, J., Nock, C., Hönig, L., Haase, J., Scherer-Lorenzen, M., Eisenhauer, N., 2017. Plant litter functional diversity effects on litter mass loss depend on the macro-detritivore community. *Pedobiologia (Jena)*. 0–1. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.07.003>
- Paulusse, J.H.M., Jeanson, C.Y., 1977. Structuration du sol par les diplopodes étude expérimentale et microscopique. *Ecol. Bull.* 25, 484–488.
- Pavel, L., Gavrilesco, M., 2008. Overview of ex situ decontamination techniques for soil cleanup. *Environ. Eng. Manag. J.* 7, 815–834. <https://doi.org/10.30638/eemj.2008.088>
- Peet, R.K., 1974. The Measurement of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 285–307.
- Persson, T., Lohm, U., 1977. Energetical significance of the soil- and litter-inhabiting annelids and arthropods in a Swedish grassland ecosystem. *Ecol. Bull.* 23, 1–211.
- Petersen, H., Luxton, M., 1982a. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes 39.
- Petersen, H., Luxton, M., 1982b. A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos* 39, 288–388.
- Petersen, S.O., Henriksen, K., Mortensen, G.K., Krogh, P.H., Brandt, K.K., Sørensen, J., Madsen, T., Petersen, J., Grøn, C., 2003. Recycling of sewage sludge and household compost to arable land: Fate and effects of organic contaminants, and impact on soil fertility. *Soil Tillage Res.* 72, 139–152. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(03\)00084-9](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(03)00084-9)
- Pey, B., Cortet, J., Watteau, F., Cheyrier, K., Schwartz, C., 2013. Structure of earthworm burrows related to organic matter of a constructed Technosol. *Geoderma* 202–203, 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.03.010>
- Pey, B., Cortet, J.Ô., Capowiez, Y., Nahmani, J., Watteau, F., Schwartz, C., 2014a. Technosol composition affects *Lumbricus terrestris* surface cast composition and production. *Ecol. Eng.* 67, 238–247. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.039>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J.Ô., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.F., Salmon, S., Santorufò, L., Hedde, M., 2014b. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic*

- Appl. Ecol. 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2014.03.007>
- Pimentel, D., 2006. Soil erosion: A food and environmental threat. *Environ. Dev. Sustain.* 8, 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10668-005-1262-8>
- Pimm, S., Raven, P., Peterson, A., Şekercioğlu, Ç.H., Ehrlich, P.R., 2006. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 10941–10946. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604181103>
- Poff, N.L., 1997. Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16, 391–409. <https://doi.org/10.2307/1468026>
- Ponge, J.-F., 1985. Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France) (in French, with English summary). *Bull. d'Écologie* 16, 117–132.
- Ponge, J.-F., Sartori, G., Garlato, A., Ungaro, F., Zanella, A., Jabiol, B., Obber, S., 2014. The impact of parent material, climate, soil type and vegetation on Venetian forest humus forms: a direct gradient approach. *Geoderma* 226–227, 290–299. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.02.022>
- Ponge, J., Topoliantz, S., Ballof, S., Rossi, J., Lavelle, P., Betsch, J., Gaucher, P., Ponge, J., Topoliantz, S., Ballof, S., Rossi, J., Lavelle, P., 2010. Ingestion of charcoal by the Amazonian earthworm *Pontoscolex corethrurus*: a potential for tropical soil fertility. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2008–2009. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.12.024>
- Ponge, J.F., 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biol. Biochem.* 57, 1048–1060. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.019>
- Ponge, J.F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: A framework to biodiversity. *Soil Biol. Biochem.* 35, 935–945. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00149-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00149-4)
- Ponge, J.F., 1991. Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma* 49, 33–62. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(91\)90090-G](https://doi.org/10.1016/0016-7061(91)90090-G)
- Ponge, J.F., 1990. Ecological study of a forest humus by observing a small volume I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur. J. For. Pathol.* 20, 290–303. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1990.tb01141.x>
- Ponge, J.F., 1984. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. d'Ecologie Biol. du Sol* 21, 161–187.
- Ponge, J.F., Chevalier, R., Loussot, P., 2002. Humus index: An integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66, 1996–2001. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1996>
- Ponge, J.F., Delhay, L., 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biol. Fertil. Soils* 20, 24–32. <https://doi.org/10.1007/BF00307837>
- Prach, K., 1987. Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N. W. Bohemia, Czechoslovakia. *Inst. Bot. Czechoslov. Acad. Sci.* 22, 339–358. <https://doi.org/10.1007/BF02853197>
- Preece, T.F., Dickinson, C.H., 1971. Ecology of leaf surface microorganisms., Academic P. ed, Ecology of leaf surface microorganisms.
- Prescott, C.E., 2010. Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101, 133–149. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0>
- Pruvost, C., Mathieu, J., Nunan, N., Gigon, A., Pando, A., Lerch, T.Z., Blouin, M., 2020. Tree growth and macrofauna colonization in Technosols constructed from recycled urban wastes. *Ecol. Eng.* 153, 105886. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105886>
- Pulford, I.D., Watson, C., 2003. Phytoremediation of heavy metal-contaminated land by trees - A review. *Environ. Int.* 29, 529–540. [https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(02\)00152-6](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(02)00152-6)
- Rabot, E., Wiesmeier, M., Schlüter, S., Vogel, H.J., 2018. Soil structure as an indicator of soil functions: A review. *Geoderma* 314, 122–137. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.009>
- Rachwał, M., Magiera, T., Wawer, M., 2015. Coke industry and steel metallurgy as the source of soil contamination by technogenic magnetic particles, heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons. *Chemosphere* 138, 863–873. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.11.077>
- Rantalainen, M.-L., Fritze, H., Haimi, J., Pennanen, T., Setälä, H., 2005. Colonisation of newly established habitats by soil decomposer organisms: the effect of habitat corridors in relation to colonisation distance and habitat size. *Appl. Soil Ecol.* 28, 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.06.004>
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S., 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80, 223–230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>
- Raw, F., 1962. Studies of earthworm populations in orchards: I. Leaf burial in apple orchards. *Ann. Appl. Biol.* 50, 389–404.

- Rawlins, A.J., Bull, I.D., Ineson, P., Evershed, R.P., 2007. Stabilisation of soil organic matter in invertebrate faecal pellets through leaf litter grazing. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1202–1205. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.10.010>
- Rees, F., Dagois, R., Derrien, D., Fiorelli, J.L., Watteau, F., Morel, J.L., Schwartz, C., Simonnot, M.O., Séré, G., 2019. Storage of carbon in constructed technosols: in situ monitoring over a decade. *Geoderma* 337, 641–648. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.10.009>
- Rees, F., Quideau, S., Dyck, M., Hernandez, G., Yarmuch, M., 2020. Water and nutrient retention in coarse-textured soil profiles from the Athabasca oil sand region. *Appl. Geochemistry* 114. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2020.104526>
- Reinhart, K.O., Nichols, K.A., Petersen, M., Vermeire, L.T., 2015. Soil aggregate stability was an uncertain predictor of ecosystem functioning in a temperate and semiarid grassland. *Ecosphere* 6, 1–16. <https://doi.org/10.1890/ES15-00056.1>
- Reisinger, O., Toutain, F., Mangenot, F., Arnould, M.F., 1978. Etude ultrastructurale des processus de biodégradation. I. Pourriture blanche des feuilles de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Can. J. Microbiol.* 24, 725–733. <https://doi.org/10.1139/m78-121>
- Reyes, V.G., Tiedje, J.M., 1976. Metabolism of ¹⁴C-labeled plant materials by woodlice (*Tracheoniscus rathkei* brandt) and soil microorganisms. *Soil Biol. Biochem.* 8, 103–108. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(76\)90073-0](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90073-0)
- Rihani, M., Botton, B., Villemin, G., El Abbouyi, A., 2001. Ultrastructural patterns of beech leaf degradation by *Sporotrichum pulverulentum*. *Eur. J. Soil Biol.* 37, 75–84. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01075-5](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01075-5)
- Romell, L.-G., 1935. An Example of Myriapods as Mull Formers. *Ecology* 16, 67–71.
- Rossiter, D.G., 2006. Proposal for a new reference group for the World Reference Base for Soil Resources (WRB) 2006 : the Technosols 2 nd revised draft. *Work. Gr. Technosols WRB* 1–16.
- Rout, G., Das, P., 2003. Effect of Metal Toxicity on Plant Growth and Metabolism: I. Zinc Gyana. *Agronomie* 23, 407–418. <https://doi.org/10.1051/agro>
- Ruddiman, W.F., 2013. The anthropocene. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 41, 45–68. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-050212-123944>
- Ruiz, N., Lavelle, P., Jimenez, J., 2008. *Soil macrofauna field manual.*, Rome. FAO. ed.
- Salmon, S., 2004. The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of food resources or of habitat? *Biol. Fertil. Soils* 40, 323–333. <https://doi.org/10.1007/s00374-004-0782-y>
- Salmon, S., Mantel, J., Frizzera, L., Zanella, A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *For. Ecol. Manage.* 237, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.089>
- Sánchez, E.G., Muñoz, B., Garvín, M.H., Jesús, J.B., Díaz Cosín, D.J., 1997. Ecological preferences of some earthworm species in southwest Spain. *Soil Biol. Biochem.* 29, 313–316. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00169-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00169-1)
- Sariyildiz, T., Anderson, J.M., 2003. Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: A laboratory study. *Soil Biol. Biochem.* 35, 391–399. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00290-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00290-0)
- Sarret, G., Manceau, A., Hazemann, J.L., Gomez, A., Mench, M., 1997. EXAFS study of the nature of zinc complexation sites in humic substances as a function of Zn concentration. *J. Phys. IV JP* 7. <https://doi.org/10.1051/jp4:1997239>
- Schaeffer, M., Shauermaun, J., 1990. The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia (Jena)*. 34, 299–314.
- Scharpenseel, H.W., Becker-Heidmann, P., 1990. Shifts in ¹⁴C patterns of soil profiles due to bomb carbon, including effects of morphogenetic and turbation processes. *Radiocarbon* 31, 627–636. <https://doi.org/10.1017/s0033822200012224>
- Scheu, S., 1991. Mucus excretion and carbon turnover of endogeic earthworms. *Biol. Fertil. Soils* 12, 217–220. <https://doi.org/10.1007/BF00337206>
- Scheu, S., 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in Earthworm casts (*Lumbricidae*). *Biol. Fertil. Soils* 5, 230–234.
- Scheu, S., 1987. The role of substrate feeding earthworms (*Lumbricidae*) for bioturbation in a beechwood soil. *Oecologia* 72, 192–196. <https://doi.org/10.1007/BF00379266>
- Scheu, S., Falca, M., 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: Stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* 123, 285–296. <https://doi.org/10.1007/s004420051015>
- Schipper, J., Chanson, J.S., Chiozza, F., Cox, N.A., Hoffmann, M., Katariya, V., Lamoreux, J., Rodrigues, A.S.L., Stuart, S.N., Temple, H.J., Baillie, J., Boitani, L., Lacher, T.E., Mittermeier, R.A., Smith, A.T., Absolon, D., Aguiar, J.M., Amori, G., Bakkour, N., Baldi, R., Berridge, R.J., Bielby, J., Black, P.A., Blanc, J.J., Brooks, T.M., Burton, J.A., Butynski,

- T.M., Catullo, G., Chapman, R., Cokeliss, Z., Collen, B., Conroy, J., Cooke, J.G., Da Fonseca, G.A.B., Derocher, A.E., Dublin, H.T., Duckworth, J.W., Emmons, L., Emslie, R.H., Festa-Bianchet, M., Foster, M., Foster, S., Garshelis, D.L., Gates, C., Gimenez-Dixon, M., Gonzalez, S., Gonzalez-Maya, J.F., Good, T.C., Hammerson, G., Hammond, P.S., Happold, D., Happold, M., Hare, J., Harris, R.B., Hawkins, C.E., Haywood, M., Heaney, L.R., Hedges, S., Helgen, K.M., Hilton-Taylor, C., Hussain, S.A., Ishii, N., Jefferson, T.A., Jenkins, R.K.B., Johnston, C.H., Keith, M., Kingdon, J., Knox, D.H., Kovacs, K.M., Langhammer, P., Leus, K., Lewison, R., Lichtenstein, G., Lowry, L.F., Macavoy, Z., Mace, G.M., Mallon, D.P., Masi, M., McKnight, M.W., Medellín, R.A., Medici, P., Mills, G., Moehlman, P.D., Molur, S., Mora, A., Nowell, K., Oates, J.F., Olech, W., Oliver, W.R.L., Oprea, M., Patterson, B.D., Perrin, W.F., Polidoro, B.A., Pollock, C., Powel, A., Protas, Y., Racey, P., Ragle, J., Ramani, P., Rathbun, G., Reeves, R.R., Reilly, S.B., Reynolds, J.E., Rondinini, C., Rosell-Ambal, R.G., Rulli, M., Rylands, A.B., Savini, S., Schank, C.J., Sechrest, W., Self-Sullivan, C., Shoemaker, A., Sillero-Zubiri, C., De Silva, N., Smith, D.E., Srinivasulu, C., Stephenson, P.J., Van Strien, N., Talukdar, B.K., Taylor, B.L., Timmins, R., Tirira, D.G., Tognelli, M.F., Tsytulina, K., Veiga, L.M., Vié, J.C., Williamson, E.A., Wyatt, S.A., Xie, Y., Young, B.E., 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* (80-.). 322, 225–230. <https://doi.org/10.1126/science.1165115>
- Schulmann, O.P., Tiunov, A.V., 1999. Leaf litter fragmentation by the earthworm *Lumbricus terrestris* L. *Pedobiologia* (Jena). 43, 453–458.
- Schulze, E.-D., Mooney, H.A., 1994. *Biodiversity and ecosystem function*, Society.
- Schumacher, B.A., Shines, K.C., Burton, J. V., Papp, M.L., 1990. Comparison of Three Methods for Soil Homogenization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54, 1187. <https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400040046x>
- Séré, G., Ouvrard, S., Magnenet, V., Pey, B., Morel, J.L., Schwartz, C., 2012. Predictability of the Evolution of the Soil Structure using Water Flow Modeling for a Constructed Technosol. *Vadose Zo. J.* 11, 1–13. <https://doi.org/10.2136/vzj2011.0069>
- Séré, G., Schwartz, C., Ouvrard, S., Renat, J.C., Watteau, F., Villemin, G., Morel, J.L., 2010. Early pedogenic evolution of constructed Technosols. *J. Soils Sediments* 10, 1246–1254. <https://doi.org/10.1007/s11368-010-0206-6>
- Séré, G., Schwartz, C., Ouvrard, S., Sauvage, C., Renat, J.C., Morel, J.L., 2008. Soil construction: A step for ecological reclamation of derelict lands. *J. Soils Sediments* 8, 130–136. <https://doi.org/10.1065/jss2008.03.277>
- Singh, S., Singh, J., Vig, A.P., 2016. Earthworm as ecological engineers to change the physico-chemical properties of soil: Soil vs vermicast. *Ecol. Eng.* 90, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.01.072>
- Sinsabaugh, R.L., Belnap, J., Findlay, S.G., Shah, J.J.F., Hill, B.H., Kuehn, K.A., Kuske, C.R., Litvak, M.E., Martinez, N.G., Moorhead, D.L., Warnock, D.D., 2014. Extracellular enzyme kinetics scale with resource availability. *Biogeochemistry* 121, 287–304. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0030-y>
- Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., Contosta, A.R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M.E., Gartner, T.B., Hobbie, S.E., Holland, K., Keeler, B.L., Powers, J.S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M.P., Wallenstein, M.D., Zak, D.R., Zeglin, L.H., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecol. Lett.* 11, 1252–1264. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x>
- Sinsabaugh, R.L., Moorhead, D.L., 1994. Resource Allocation to Extracellular Enzyme Production: A Model for Nitrogen and Phosphorus Control of Litter Decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 26, 1305–1311.
- Six, J., Conant, R.T., Paul, E. a, Paustian, K., 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturatin of soils. *Plant Soil* 241, 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Six, J., Elliott, E.T., Paustian, K., 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol. Biochem.* 32, 2099–2103. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6)
- Snyder, B.A., Hendrix, P.F., 2008. Current and potential roles of soil macroinvertebrates (earthworms, millipedes, and isopods) in ecological restoration. *Restor. Ecol.* 16, 629–636. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00484.x>
- Šourková, M., Frouz, J., Šantrůčková, H., 2005. Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown-coal mining, near Sokolov (Czech Republic). *Geoderma* 124, 203–214. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.05.001>
- Špaldoňová, A., Frouz, J., 2014. The role of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Appl. Soil Ecol.* 83, 186–192. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.04.012>
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J., 2011. The anthropocene: Conceptual and historical perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.* 369, 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Sterner, R.W., Elser, J.J., 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Stockmann, U., Adams, M.A., Crawford, J.W., Field, D.J., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., McBratney, A.B., Courcelles, V. de R. de, Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D.A., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P.C., Chenu, C., Jastrow, J.D., Lal, R., Lehmann, J., O'Donnell, A.G., Parton, W.J., Whitehead, D., Zimmermann, M., 2013. The

- knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agric. Ecosyst. Environ.* 164, 80–99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
- Stoops, G., 2003. Guidelines for Analysis and Description of Soil and Regolith Thin Sections. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1. <https://doi.org/10.2134/jeq2004.1585>
- Stoops, G., Marcelino, V., Mees, F., 2010. Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths, Amsterdam: Elsevier.
- Striganova, B.R., 1971. Significance of diplopod activity in leaf litter decomposition. *Ann. Zool. Ecol. Anim. h.s.*, 409–414.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Debra, L., Waller, R.W., Unit, I.C.B.A., Street, M., 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide 1–4.
- Suárez, E.R., Fahey, T.J., Yavitt, J.B., Groffman, P.M., Bohlen, P.J., 2006. Patterns of litter disappearance in a northern hardwood forest invaded by exotic earthworms. *Ecol. Appl.* 16, 154–165. <https://doi.org/10.1890/04-0788>
- Sugumaran, P., Janarthnam, B., 2007. Solubilization of potassium-containing minerals by bacteria and their effect on plant growth. *World J. Agric. Sci.* 3, 350–355.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Stud. Ecol.* 5, 372.
- Syers, J.K., Springett, J.A., 1983. Earthworm ecology in grassland soils. *Earthworm Ecol.* 67–83. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5965-1_7
- Syers, J.K., Springett, J.A., North, P., Zealand, N., 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant Soil* 4, 93–104.
- Tajovský, K., Villemin, G., Toutain, F., 1991. Microstructural and ultrastructural changes of the oak leaf litter consumed by millipede *Glomeris hexasticha* (Diplopoda).
- Targulian, V.O., Krasilnikov, P. V., 2007. Soil system and pedogenic processes: Self-organization, time scales, and environmental significance. *Catena* 71, 373–381. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.03.007>
- Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405, 208–211. <https://doi.org/10.1038/35012217>
- Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363–365. <https://doi.org/10.1038/367363a0>
- Tisdall, J.M., Oades, J.M., 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 33, 141–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>
- Tiunov, A. V., Scheu, S., 2000. Microbial biomass, biovolume and respiration in *Lumbricus terrestris* L. cast material of different age. *Soil Biol. Biochem.* 32, 265–275.
- Todeschini, V., Lingua, G., D'Agostino, G., Carniato, F., Roccotiello, E., Berta, G., 2011. Effects of high zinc concentration on poplar leaves: A morphological and biochemical study. *Environ. Exp. Bot.* 71, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.018>
- Topoliantz, S., Ponge, J.-F., 2003. Burrowing activity of the geophagous earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta : Glossoscolecidae) in the presence of charcoal. *Appl. Soil Ecol.* 23, 267–271. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00063-5](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00063-5)
- Topoliantz, S., Ponge, J.F., 2005. Charcoal consumption and casting activity by *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae). *Appl. Soil Ecol.* 28, 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.08.003>
- Toutain, F., 1987. Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biol. Fertil. Soils* 3, 31–38.
- Toutain, F., 1981. Les humus forestiers ; structures et modes de fonctionnement. *Rev. For. Française* 33, 449–477. <https://doi.org/10.4267/2042/21533>
- Toutain, F., Brun, J.-J., Rafidizon, Z., 1983. Rôle des organismes vivants dans les arrangements structuraux des sols : biostructures et modes d'altération. *Sci. Géologiques, Bull. mémoires* 73, 115–122.
- Traoré, O., Sinaj, S., Frossard, E., 2001. Disponibilité du phosphore de composts issus de déchets organiques pour le trèfle blanc (*Trifolium repens*). *Cah. d'Agricultures* 10, 389–396.
- Trap, J., Bureau, F., Brethes, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Chauvat, M., Decaëns, T., Aubert, M., 2011. Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? *Soil Biol. Biochem.* 43, 1490–1497. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.025>
- Udovic, M., Drobne, D., Lestan, D., 2013. An in vivo invertebrate bioassay of Pb, Zn and Cd stabilization in contaminated soil. *Chemosphere* 92, 1105–1110. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.01.054>
- Udovic, M., Drobne, D., Lestan, D., 2009. Bioaccumulation in *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda) as a measure of the EDTA remediation efficiency of metal-polluted soil. *Environ. Pollut.* 157, 2822–2829. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.04.023>

- Ulrich, B., 1987. Stability, Elasticity, and Resilience of Terrestrial Ecosystems with Respect to Matter Balance. pp. 11–49. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71630-0_2
- Van der Drift, J., 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. voor Entomol.* 94, 1–168.
- Velasquez, E., Lavelle, P., Andrade, M., 2007. GISQ, a multifunctional indicator of soil quality. *Soil Biol. Biochem.* 39, 3066–3080. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.06.013>
- Vergnes, A., Blouin, M., Muratet, A., Lerch, T.Z., Mendez-Millan, M., Rouelle-Castrec, M., Dubs, F., 2017. Initial conditions during Technosol implementation shape earthworms and ants diversity. *Landsc. Urban Plan.* 159, 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.10.002>
- Vidal, A., Quenea, K., Alexis, M., Tu, T.T.N., Mathieu, J., Vaury, V., Vidal, A., Quenea, K., Alexis, M., Tu, T.T.N., Mathieu, J., 2017. Fate of 13 C labelled root and shoot residues in soil and anecic earthworm casts : A mesocosm experiment. *Geoderma* 285, 9–18.
- Vidal, A., Watteau, F., Remusat, L., Mueller, C.W., Nguyen Tu, T.-T., Buegger, F., Derenne, S., Quenea, K., 2019. Earthworm Cast Formation and Development: A Shift From Plant Litter to Mineral Associated Organic Matter. *Front. Environ. Sci.* 7, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00055>
- Vimmerstedt, J.P., 1983. Earthworm ecology in reclaimed opencast coal mining sites in Ohio. *Earthworm Ecol.* 229–240. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5965-1_19
- Vincent, Q., Auclerc, A., Beguiristain, T., Leyval, C., 2018. Assessment of derelict soil quality: Abiotic, biotic and functional approaches. *Sci. Total Environ.* 613–614, 990–1002. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.118>
- Vinebrooke, R.D., Schindler, D.W., Findlay, D.L., Turner, M.A., Paterson, M., Mills, K.H., 2003. Trophic dependence of ecosystem resistance and species compensation in experimentally acidified Lake 302s (Canada). *Ecosystems* 6, 101–113. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0102-z>
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Visser, S., Parkinson, D., Parkinson, V.A.N.D.D., 1975. Fungal succession on aspen poplar leaf litter. *Can. J. Bot.* 53, 1640–1651. <https://doi.org/10.1139/b75-195>
- Vitousek, P.M., Hooper, D.U., 1994. Biodiversity and ecosystem function, in: Schulze, E.-D., Mooney, H.A. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. pp. 3–14.
- Vivanco, L., Austin, A.T., 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *J. Ecol.* 96, 727–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01393.x>
- Volchko, Y., Norrman, J., Bergknut, M., Rosén, L., Söderqvist, T., 2013. Incorporating the soil function concept into sustainability appraisal of remediation alternatives. *J. Environ. Manage.* 129, 367–376. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.buildenv.2012.12.001> Downloaded
- Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F., van der Heijden, M.G.A., 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 5266–70. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>
- Walters, G., Janzen, C., Maginnis, S., 2016. Nature-based solutions to address global societal challenges, Nature-based solutions to address global societal challenges. <https://doi.org/10.2305/iucn.ch.2016.13.en>
- Wang, J., Xiong, Z., Kuzyakov, Y., 2016. Biochar stability in soil: Meta-analysis of decomposition and priming effects. *GCB Bioenergy* 8, 512–523. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12266>
- Wanner, M., Dunger, W., 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 137–143. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01135-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01135-4)
- Warburg, M.R., 1987. Isopods and Their Terrestrial Environment. *Adv. Ecol. Res.* 17, 187–242.
- Wardle, D.A., Nilsson, M.C., Gallet, C., Zackrisson, O., 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biol. Rev.* 73, 305–319. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1998.tb00033.x>
- Watteau, F., Huot, H., Séré, G., Begin, J.C., Rees, F., Schwartz, C., Morel, J.L., 2018. Micropedology to reveal pedogenetic processes in Technosols. *Spanish J. Soil Sci.* 8, 148–163. <https://doi.org/10.3232/sjss.2018.v8.n2.02>
- Watteau, F., Villemin, G., Ghanbaja, J., Genet, P., Pargney, J.C., 2002. In situ ageing of fine beech roots (*Fagus sylvatica*) assessed by transmission electron microscopy and electron energy loss spectroscopy: Description of microsites and evolution of polyphenolic substances. *Biol. Cell* 94, 55–63. [https://doi.org/10.1016/S0248-4900\(02\)01182-6](https://doi.org/10.1016/S0248-4900(02)01182-6)
- Westman, W.E., 1977. How Much Are Nature's Services Worth? *Science* (80-.). 197, 960–964.
- Willard, J.R., 1973. Soil invertebrates: III. Collembola and minor insects: populations and biomass. *Matador Proj. Tech. Rep.*

- Wilson, D., 1992. Complex Interactions in Metacommunities , with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection Author (s): David Sloan Wilson Reviewed work (s): Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1941449>. Ecology 73, 1984–2000.
- Wolters, V., 2000. Invertebrate control of soil organic matter stability. Biol. Fertil. Soils 31, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s003740050618>
- Wong, M.H., Bradshaw, A.D., 2003. The Restoration and Management of Derelict Land, The Restoration and Management of Derelict Land. <https://doi.org/10.1142/5179>
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science (80-.). 314, 787–790.
- Wösten, H.A.B., de Vocht, M.L., 2000. Hydrophobins, the fungal coat unravelled. Biochim. Biophys. Acta 1469, 79–86.
- Wunderle, J.M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. For. Ecol. Manage. 99, 223–235. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00208-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00208-9)
- Xiang, W., Han, B., Zhou, D., Nzihou, A., 2012. Physicochemical properties and heavy metals leachability of fly ash from coal-fired power plant. Int. J. Min. Sci. Technol. 22, 405–409. <https://doi.org/10.1016/j.ijmst.2011.12.002>
- Xing, B.L., Guo, H., Chen, L.J., Chen, Z.F., Zhang, C.X., Huang, G.X., Xie, W., Yu, J.L., 2015. Lignite-derived high surface area mesoporous activated carbons for electrochemical capacitors. Fuel Process. Technol. 138, 734–742. <https://doi.org/10.1016/j.fuproc.2015.07.017>
- Yan, J., Kirk, D.W., Jia, C.Q., Liu, X., 2007. Sorption of aqueous phosphorus onto bituminous and lignitous coal ashes. J. Hazard. Mater. 148, 395–401. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2007.02.055>
- Yao, Z., Li, J., Xie, H., Yu, C., 2012. Review on Remediation Technologies of Soil Contaminated by Heavy Metals. Procedia Environ. Sci. 16, 722–729. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.10.099>
- Yuan, G.L., Sun, T.H., Han, P., Li, J., Lang, X.X., 2014. Source identification and ecological risk assessment of heavy metals in topsoil using environmental geochemical mapping: Typical urban renewal area in Beijing, China. J. Geochemical Explor. 136, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2013.10.002>
- Zaiets, O., Poch, R.M., 2016. Micromorphology of organic matter and humus in Mediterranean mountain soils. Geoderma 272, 83–92. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.03.006>
- Zanella, A., Berg, B., Ponge, J.F., Kemmers, R.H., 2017a. Humusica 1, article 2: Essential bases-Functional considerations. Appl. Soil Ecol. 0–1. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.010>
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., 2011. A European morpho-functional classification of humus forms. Geoderma 164, 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.05.016>
- Zanella, A., Ponge, J.-F., Briones, M.J.I., 2017b. Humusica 1, article 8: Terrestrial humus systems and forms – Biological activity and soil aggregates, space-time dynamics. Appl. Soil Ecol. 0–1. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.020>
- Zanella, A., Ponge, J.-F., Gobat, J.-M., Juilleret, J., Blouin, M., Aubert, M., Chertov, O., Rubio, J.L., 2017c. Humusica 1, article 1: Essential bases – Vocabulary. Appl. Soil Ecol. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.004>
- Zanella, A., Ponge, J.F., Briones, M.J.I., 2017d. Humusica 1, article 8: Terrestrial humus systems and forms - Biological activity and soil aggregates, space-time dynamics. Appl. Soil Ecol. 1–37. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.020>
- Zanella, A., Ponge, J.F., de Waal, R., Ferronato, C., De Nobili, M., Juilleret, J., 2016. Humusica 1, article 3: Essential bases - Quick look at the classification. Appl. Soil Ecol. 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.05.025>
- Zanella, A., Ponge, J.F., Jabiol, B., Sartori, G., Kolb, E., Gobat, J.M., Bayon, R.C. Le, Aubert, M., Waal, R. De, Delft, B. Van, Vacca, A., Serra, G., Chersich, S., Andreetta, A., Cools, N., Englisch, M., Hager, H., Katzensteiner, K., Brêthes, A., Nicola, C. De, Testi, A., Bernier, N., Graefe, U., Juilleret, J., Banas, D., Garlato, A., Obber, S., Galvan, P., Zampedri, R., Frizzera, L., Tomasi, M., Menardi, R., Fontanella, F., Filoso, C., Dibona, R., Bolzonella, C., Pizzeghello, D., Carletti, P., Langhor, R., Cattaneo, D., Nardi, S., Nicolini, G., Viola, F., 2017e. Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms-Specific terms and diagnostic horizons. Appl. Soil Ecol. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.005>
- Zanella, A., Ponge, J.F., Jabiol, B., Sartori, G., Kolb, E., Le Bayon, R.C., Gobat, J.M., Aubert, M., De Waal, R., Van Delft, B., Vacca, A., Serra, G., Chersich, S., Andreetta, A., Kölli, R., Brun, J.J., Cools, N., Englisch, M., Hager, H., Katzensteiner, K., Brêthes, A., De Nicola, C., Testi, A., Bernier, N., Graefe, U., Wolf, U., Juilleret, J., Garlato, A., Obber, S., Galvan, P., Zampedri, R., Frizzera, L., Tomasi, M., Banas, D., Bureau, F., Tatti, D., Salmon, S., Menardi, R., Fontanella, F., Carraro, V., Pizzeghello, D., Concheri, G., Squartini, A., Cattaneo, D., Scattolin, L., Nardi, S., Nicolini, G., Viola, F., 2017f. Humusica 1, article 5: Terrestrial humus systems and forms - Keys of classification of humus systems and forms. Appl. Soil Ecol. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.012>
- Zanella, A., Schad, P., Galbraith, J., Ponge, J.-F., 2018. Humusica 2, Article 14: Anthropogenic soils and humus systems,

- comparing classification systems. *Appl. Soil Ecol.* 122, 200–203. <https://doi.org/10.1016/J.APSSOIL.2017.07.006>
- Zevenbergen, C., Bradley, J.P., Van Reeuwijk, L.P., Shyam, A.K., Hjelmar, O., Comans, R.N.J., 1999. Clay formation and metal fixation during weathering of coal fly ash. *Environ. Sci. Technol.* 33, 3405–3409. <https://doi.org/10.1021/es9900151>
- Zhao, Z.B., Liu, K., Xie, W., Pan, W.P., Riley, J.T., 2000. Soluble polycyclic aromatic hydrocarbons in raw coals. *J. Hazard. Mater.* 73, 77–85. [https://doi.org/10.1016/S0304-3894\(99\)00178-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3894(99)00178-8)
- Zikeli, S., Kastler, M., Jahn, R., 2005. Classification of anthrosols with vitric/andic properties derived from lignite ash. *Geoderma* 124, 253–265. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.05.004>
- Zimmer, M., Brune, A., 2005. Physiological properties of the gut lumen of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): Adaptive to digesting lignocellulose? *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* 175, 275–283. <https://doi.org/10.1007/s00360-005-0482-4>
- Zimmer, M., Kautz, G., Topp, W., 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Funct. Ecol.* 19, 7–16. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00926.x>
- Zimmer, M., Topp, W., 1998. Microorganisms and cellulose digestion in the gut of the woodlouse *Porcellio scaber*. *J. Chem. Ecol.* 24, 1397–1408. <https://doi.org/10.1023/A:1021235001949>
- Zimmer, M., Topp, W., 1997a. Homeostatic responses in the gut of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea) optimize litter degradation. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* 167, 582–585. <https://doi.org/10.1007/s003600050113>
- Zimmer, M., Topp, W., 1997b. Does leaf litter quality influence population parameters of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda)? *Biol. Fertil. Soils* 24, 435–441. <https://doi.org/10.1007/s003740050269>
- Žnidaršič, N., Štrus, J., Drobne, D., 2003. Ultrastructural alterations of the hepatopancreas in *Porcellio scaber* under stress. *Environ. Toxicol. Pharmacol.* 13, 161–174. [https://doi.org/10.1016/S1382-6689\(02\)00158-8](https://doi.org/10.1016/S1382-6689(02)00158-8)

Annexes

Annexe 1. Quantifications correspondantes au spectre EDX de la résine d'un échantillon de feuille de *Populus tremula* échantillonné à la surface du profil 14.

Spectrum: L102-8.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	358740	79,22	79,22	94,10	2,4
Si	14	K-series	8540	0,30	0,30	0,15	0,0
Cl	17	K-series	1273	0,05	0,05	0,02	0,0
Cr	24	K-series	2662	0,17	0,17	0,05	0,0
Ni	28	K-series	138408	15,18	15,18	3,69	0,5
Cu	29	K-series	25909	3,59	3,59	0,81	0,1
Zn	30	K-series	1200	0,21	0,21	0,05	0,0
O	8	K-series	21024	1,28	1,28	1,14	0,1
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 2. Quantifications correspondantes au spectre EDX d'un contenu cellulaire au sein d'un échantillon de feuille de *Populus tremula* échantillonné à la surface du profil 14.

Spectrum: L102-9.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	239899	62,59	62,59	89,05	1,9
Si	14	K-series	7345	0,31	0,31	0,19	0,0
P	15	K-series	5865	0,27	0,27	0,15	0,0
S	16	K-series	2202	0,10	0,10	0,05	0,0
Cl	17	K-series	3142	0,15	0,15	0,07	0,0
Ca	20	K-series	5505	0,31	0,31	0,13	0,0
Cr	24	K-series	3136	0,24	0,24	0,08	0,0
Ni	28	K-series	139853	18,12	18,12	5,28	0,6
Cu	29	K-series	30955	5,06	5,06	1,36	0,2
Zn	30	K-series	2357	0,48	0,48	0,13	0,0
Os	76	L-series	23517	9,92	9,92	0,89	1,0
O	8	K-series	34147	2,46	2,46	2,63	0,1
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 3. Quantifications correspondantes au spectre EDX d'un polyphénol condensé au sein d'un échantillon de feuille de *Populus tremula* échantillonné à la surface du profil 14.

Spectrum: L106-13.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	141029	44,61	44,61	77,40	1,4
Na	11	K-series	7532	0,31	0,31	0,28	0,0
Al	13	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Si	14	K-series	9395	0,48	0,48	0,35	0,0
P	15	K-series	5239	0,29	0,29	0,20	0,0
Cl	17	K-series	4681	0,27	0,27	0,16	0,0
K	19	K-series	2109	0,13	0,13	0,07	0,0
Ca	20	K-series	15417	1,04	1,04	0,54	0,1
Cr	24	K-series	3966	0,37	0,37	0,15	0,0
Fe	26	K-series	145	0,02	0,02	0,01	0,0
Ni	28	K-series	155695	24,45	24,45	8,68	0,8
Cu	29	K-series	32290	6,40	6,40	2,10	0,2
Zn	30	K-series	3030	0,75	0,75	0,24	0,1
Os	76	L-series	28484	14,57	14,57	1,60	1,5
O	8	K-series	72314	6,32	6,32	8,24	0,2
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 4. Quantifications correspondantes au spectre EDX de la résine au sein d'une déjection de dipode prélevée dans l'horizon OL du profil 14.

Spectrum: L145-8.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	153115	66,09	66,09	89,29	2,0
Si	14	K-series	6412	0,44	0,44	0,26	0,0
Cl	17	K-series	1204	0,09	0,09	0,04	0,0
K	19	K-series	154	0,01	0,01	0,01	0,0
Ca	20	K-series	245	0,02	0,02	0,01	0,0
Cr	24	K-series	3026	0,38	0,38	0,12	0,0
Ni	28	K-series	81696	17,51	17,51	4,84	0,6
Cu	29	K-series	45998	12,45	12,45	3,18	0,4
Zn	30	K-series	2701	0,91	0,91	0,23	0,1
Os	76	L-series	132	0,09	0,09	0,01	0,0
O	8	K-series	16727	2,00	2,00	2,02	0,1
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 5. Quantifications correspondantes au spectre EDX d'un minéral au sein d'une déjection de dipode prélevée dans l'horizon OL du profil 14.

Spectrum: L145-7.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	98984	48,92	48,92	78,23	1,5
Mg	12	K-series	1441	0,10	0,10	0,08	0,0
Al	13	K-series	9766	0,72	0,72	0,51	0,0
Si	14	K-series	24042	1,90	1,90	1,30	0,0
P	15	K-series	1178	0,10	0,10	0,06	0,0
Cl	17	K-series	1653	0,15	0,15	0,08	0,0
K	19	K-series	628	0,06	0,06	0,03	0,0
Ca	20	K-series	1906	0,20	0,20	0,10	0,0
Ti	22	K-series	771	0,09	0,09	0,04	0,0
Cr	24	K-series	3390	0,49	0,49	0,18	0,0
Fe	26	K-series	19250	3,54	3,54	1,22	0,1
Ni	28	K-series	76631	18,81	18,81	6,15	0,6
Cu	29	K-series	49606	15,37	15,37	4,65	0,5
Zn	30	K-series	3211	1,23	1,23	0,36	0,1
Os	76	L-series	3377	2,70	2,70	0,27	0,3
O	8	K-series	41070	5,61	5,61	6,74	0,2
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 6. Quantifications correspondantes au spectre EDX de parois cellulaires au sein d'une déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OL du profil 14.

Spectrum: L145-122.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	100537	48,43	48,43	76,86	1,5
N	7	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Na	11	K-series	23621	1,49	1,49	1,24	0,1
Mg	12	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Al	13	K-series	372	0,03	0,03	0,02	0,0
Si	14	K-series	5256	0,40	0,40	0,27	0,0
P	15	K-series	3265	0,28	0,28	0,17	0,0
S	16	K-series	1660	0,14	0,14	0,08	0,0
Cl	17	K-series	17634	1,53	1,53	0,82	0,1
K	19	K-series	4091	0,38	0,38	0,19	0,0
Ca	20	K-series	5407	0,56	0,56	0,26	0,0
Ti	22	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Cr	24	K-series	2546	0,36	0,36	0,13	0,0
Fe	26	K-series	148	0,03	0,03	0,01	0,0
Ni	28	K-series	116583	27,88	27,88	9,06	0,9
Cu	29	K-series	23327	7,05	7,05	2,11	0,2
Zn	30	K-series	1475	0,55	0,55	0,16	0,0
Zr	40	K-series	505	0,26	0,26	0,05	0,0
Ba	56	L-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Os	76	L-series	4850	3,78	3,78	0,38	0,4
Pb	82	L-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
O	8	K-series	51566	6,87	6,87	8,18	0,2
Total:			100,00	100,00	100,00		

Annexe 7. Quantifications correspondantes au spectre EDX de la résine au sein d'un échantillon déjection de diplopode prélevée dans l'horizon OH du profil 14.

Spectrum: L150bis-2.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	129004	88,01	88,01	96,58	2,7
Si	14	K-series	1380	0,15	0,15	0,07	0,0
Cl	17	K-series	552	0,07	0,07	0,03	0,0
Cr	24	K-series	968	0,19	0,19	0,05	0,0
Ni	28	K-series	17760	6,02	6,02	1,35	0,2
Cu	29	K-series	8939	3,82	3,82	0,79	0,1
Zn	30	K-series	330	0,18	0,18	0,04	0,0
Os	76	L-series	235	0,26	0,26	0,02	0,1
O	8	K-series	6921	1,31	1,31	1,08	0,1
Total:			100,00	100,00	100,00		

Annexe 8. Quantifications correspondantes au spectre EDX d'un polyphénol condensé au sein d'un échantillon déjection de diplope prélevée dans l'horizon OH du profil 14.

Spectrum: L150bis-1.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	45897	49,23	49,23	78,17	1,5
Na	11	K-series	2775	0,39	0,39	0,32	0,0
Mg	12	K-series	258	0,04	0,04	0,03	0,0
Si	14	K-series	1023	0,18	0,18	0,12	0,0
P	15	K-series	1288	0,24	0,24	0,15	0,0
S	16	K-series	66	0,01	0,01	0,01	0,0
Cl	17	K-series	1015	0,20	0,20	0,11	0,0
K	19	K-series	1220	0,25	0,25	0,12	0,0
Ca	20	K-series	11283	2,59	2,59	1,23	0,1
Cr	24	K-series	1405	0,44	0,44	0,16	0,0
Ni	28	K-series	26955	14,36	14,36	4,67	0,5
Cu	29	K-series	13458	9,05	9,05	2,72	0,3
Zn	30	K-series	917	0,77	0,77	0,22	0,1
Os	76	L-series	7696	13,35	13,35	1,34	1,4
O	8	K-series	30083	8,92	8,92	10,63	0,3
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 9. Quantifications correspondantes au spectre EDX de paroi fongique mélanisée au sein d'une déjection de diplope prélevée dans l'horizon OH du profil 14.

Spectrum: L150bis-6.spx

El	AN	Series	Net	unn. C [wt.-%]	norm. C [wt.-%]	Atom. C [at.-%]	Error [%]
C	6	K-series	30011	48,19	48,19	76,92	1,5
N	7	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Na	11	K-series	4207	0,88	0,88	0,74	0,1
Mg	12	K-series	91	0,02	0,02	0,02	0,0
Al	13	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Si	14	K-series	758	0,19	0,19	0,13	0,0
P	15	K-series	858	0,24	0,24	0,15	0,0
S	16	K-series	208	0,06	0,06	0,03	0,0
Cl	17	K-series	1904	0,55	0,55	0,30	0,0
K	19	K-series	1165	0,36	0,36	0,18	0,0
Ca	20	K-series	7358	2,53	2,53	1,21	0,1
Cr	24	K-series	1088	0,51	0,51	0,19	0,0
Fe	26	K-series	0	0,00	0,00	0,00	0,0
Ni	28	K-series	20755	16,55	16,55	5,41	0,5
Cu	29	K-series	9152	9,21	9,21	2,78	0,3
Zn	30	K-series	604	0,76	0,76	0,22	0,1
Os	76	L-series	4272	11,09	11,09	1,12	1,2
O	8	K-series	19956	8,86	8,86	10,62	0,3
Total:				100,00	100,00	100,00	

Annexe 10. Saprophages et formicidés observés lors des prélèvements et des descriptions des 24 profils de la zone d'étude de la friche industrielle d'Homécourt.

Profil	Emplacement	Saprophages observés
1	H30	-
2	H31	Collemboles
3	H29	Enchytréides, oribates, diplopode
4	H28	Lombricidé
5	H8	-
6	H12	-
7	H13	-
8	H14	-
9	H15	-
10	H16	Formicidés
11	H17	-
12	H10	-
13	H9	Collemboles, oribates
14	H26	-
15	H11	Collemboles, oribates
16	H20	Lombricidé, Collemboles
17	H18	Lombricidé épigé, Collemboles, larve de diptère
18	H19	-
19	H35	Enchytréides
20	H24	-
21	H25	-
22	H21	-
23	H22	-
24	H36	Larves de diptères

Etude multi-échelle des interactions saprophages-matières organiques et de leurs implications dans le fonctionnement des humipedons de Technosols - *Approche fondamentale vers l'ingénierie écologique*

Dans un contexte de dégradation des sols suite aux activités anthropiques et d'érosion de la biodiversité, la compréhension du rôle de la faune édaphique dans le fonctionnement des humipedons est d'intérêt croissant. Le développement de stratégies de réhabilitation des sols anthropisés basées sur les concepts de l'ingénierie écologique pourrait notamment s'appuyer sur les actions de transformation des matières organiques que réalisent les organismes saprophages. L'objectif de cette thèse était (i) de caractériser les fonctions écologiques réalisées par les organismes saprophages à travers la production de biostructures sur des sols fortement anthropisés et (ii) d'évaluer leur potentialité de réhabilitation des Technosols de friches industrielles. Pour cela, une démarche intégrative, basée sur le changement d'échelle spatiale, a été menée sur une friche industrielle d'intérêt. Dans un premier temps, il a été mis en évidence que les caractéristiques physico-chimiques des substrats de Technosols peuvent représenter un filtre abiotique pour la colonisation de la faune édaphique, qui se traduit notamment par l'absence de lombricidés anéciques et endogés dans les Technosols. Dans un deuxième temps, à l'échelle de l'humipédon, les résultats ont permis de montrer que la dynamique des matières organiques néoformées par la végétation dépend également de la nature du substrat utilisé lors de la réhabilitation de la friche. En effet, sous l'action des saprophages épigés, une série d'horizons ectorganiques, similaire à celle d'un Moder, s'est développée sur l'horizon technogénique des Technosols. Le terme de « Techno-moder » a ainsi été proposé pour décrire cette nouvelle forme d'humus. Les spécificités chimiques et ultrastructurales de l'horizon zOH du Techno-moder, constitué de biostructures produites par les saprophages, ont également confirmé cette proposition de classification. Pour finir, l'étude en conditions contrôlées des déjections produites par l'isopode saprophage *Porcellio scaber* a permis de mettre en évidence que les traits physico-chimiques des déjections dépendent du substrat composant le Technosol et de la matière organique apportée. En accord avec ce qui avait été conclu à l'échelle de l'humipédon, il semble donc que les traits des déjections produites par les saprophages épigés soient une caractéristique intrinsèque de l'écosystème, qui résulte des facteurs environnementaux caractérisant l'humipédon des Technosols. Le développement de stratégie de réhabilitation des Technosols par inoculation couplée de saprophages et de matières organiques pourrait ainsi améliorer certaines caractéristiques physico-chimiques des humipedons de Technosols tout en imposant la prise en compte des interactions spécifiques des organismes avec le substrat.

Mots clés : Biostructures, traits des déjections, formes d'humus, fertilité des Technosols, réhabilitation des friches industrielles.

Multi-scale study of interactions between saprophagous organisms and organic matter: implications for Technosols humipedons functioning - Fundamental approach towards ecological engineering

In a context of soil degradation and erosion of biodiversity resulting from anthropogenic activities, understanding the role of edaphic fauna in the functioning of humipedons is of growing interest. The development of reclamation strategies on anthropized soils, based on the concepts of ecological engineering, could be based on the actions of transformation of organic matter carried out by saprophagous organisms. The objective of this thesis was (i) to characterize the ecological functions performed by saprophagous organisms through the production of biostructures on anthropized soils and (ii) to assess their potential for the reclamation of brownfields Technosols. To do so, an integrative approach, based on the changes of spatial scale, was carried out on an industrial brownfield of interest. First, it was demonstrated that Technosols physicochemical characteristics can represent an abiotic filter limiting the colonization of edaphic fauna, especially highlighted by the absence of anecic and endogeic earthworms in Technosols. Secondly, at the scale of the humipedon, the results showed that the dynamics of organic matter formed by vegetation also depends on the nature of the substrate used during the rehabilitation of the brownfield. Indeed, under the action of epigeic saprophagous arthropods, a series of ectorganic horizons, similar to the ones of a Moder, developed on the technogenic horizon of Technosols. The term "Techno-moder" has thus been proposed to describe this new humus form. The chemical and ultrastructural features of the Techno-moder zOH horizon, made up of biostructures produced by saprophagous, also confirmed this classification proposal. Finally, feces produced by the saprophagous isopod *Porcellio scaber*, studied under controlled conditions, allowed to demonstrate that their physicochemical characteristics depend on the Technosol substrate and on organic matter chemical features. In agreement with the conclusions at the humipedon scale, it seems that feces traits produced by the epigeic saprophagous arthropods are an intrinsic characteristic of the ecosystem, which results from the Technosols humipedons composition. The development of Technosols reclamation strategies using coupled inoculation of saprophagous and organic matter could thus improve Technosols humipedons physicochemical characteristics while requiring the specific interactions of organisms with the substrate to be taken into account.

Keywords: Biostructures, feces traits, humus form, Technosols fertility, industrial brownfield reclamation.