



HAL
open science

Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols

Amandine Erktan, Sylvain Coq, Eric Blanchart, Tiphaine Chevallier, Jean Trap, Laetitia Bernard, Johanne Nahmani, Christian Hartmann, Mickael Hedde, P. Ganault, et al.

► To cite this version:

Amandine Erktan, Sylvain Coq, Eric Blanchart, Tiphaine Chevallier, Jean Trap, et al.. Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols. *Étude et Gestion des Sols*, 2022, 29, pp.153-167. hal-03744198

HAL Id: hal-03744198

<https://hal.science/hal-03744198v1>

Submitted on 25 Oct 2022

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.

Biodiversité et structure physique des sols :

une vision spatialisée du fonctionnement des sols

A. Erktan<sup>(1,2,*), S. Coq<sup>(3), E. Blanchart<sup>(2), T. Chevallier^{(2), J. Trap^{(2), L. Bernard^{(2),}}}
J. Nahmani^{(3), C. Hartmann^{(4), M. Hedde^{(2), P. Ganault^{(3, 5), S. Barot^{(4) et J. Cortet⁽³⁾}}}}}</sup></sup></sup>

- 1) Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Montpellier, France
- 2) J.F.Blumenbach Institute of Zoology and Anthropology, University of Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073, Göttingen, Germany, aerktan@gwdg.de; amandine.erktan@ird.fr
- 3) CEFE, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul-Valéry Montpellier, Montpellier, France
- 4) Sorbonne Université, CNRS, INRAE, IRD, Université de Paris, UPEC, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement – Paris (iEES-Paris), Paris, France
- 5) Normandie Univ, UNIROUEN, INRAE, ECODIV, 76000 Rouen, France

* Auteur correspondant : amandine.erktan@ird.fr

RÉSUMÉ

Les sols hébergent une importante biodiversité. Ils sont essentiels pour nourrir l'humanité et jouent un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques de la planète. Alors qu'à l'échelle du globe, un tiers des sols sont dégradés, comprendre les processus écologiques qui s'y déroulent pour mieux les préserver et les restaurer est un enjeu majeur. La diversité des organismes du sol joue un rôle central dans son fonctionnement, mais la compréhension des mécanismes expliquant le rôle de cette diversité reste limitée. Un frein majeur réside dans le fait que les travaux sur les rôles fonctionnels des organismes du sol sont généralement déconnectés de la complexité des habitats dans les sols. La modulation de l'activité et des interactions entre organismes du sol via la structure du sol reste peu explorée. Par ailleurs, l'effet des organismes sur la structure physique des sols a essentiellement été abordé par l'étude de populations monospécifiques d'organismes ingénieurs de l'écosystème. Or, cette approche ne permet pas d'étudier le rôle de la diversité interspécifique, qui nécessite de se placer à l'échelle d'assemblages plurispécifiques. A travers une revue de littérature, l'objectif de cet article est de souligner les lacunes de connaissances sur (1) le rôle de la structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité

Comment citer cet article :

Erktan A., Coq S., Blanchart E., Chevallier T., Trap J., Bernard L., Nahmani J., Hartmann C., Hedde M., Ganault P., Barot S. et Cortet J., 2022 - Biodiversité et structure physique des sols : une vision spatialisée du fonctionnement des sols - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 153-167

Comment télécharger cet article :

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

Comment consulter/télécharger

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

sur la dynamique des matières organiques, et (2) le rôle de la biodiversité et des interactions trophiques comme déterminant de la structure physique des sols. L'article propose enfin des pistes de recherche interdisciplinaires à l'interface entre écologie et physique du sol.

Mots-clés

Réseau trophique, organisme ingénieur, micro-habitat, porosité, solution du sol

SUMMARY

BIODIVERSITY AND SOIL PHYSICAL STRUCTURE: a spatial view on soil functioning

Soils host an important biodiversity. They are essential to produce food and play a key role in soil biogeochemical cycles. At the global scale, a third of the soils are degraded. To preserve and restore the soils, we need to better understand the processes that support their functioning, notably the ecological processes. Soil biodiversity play a fundamental role in soil functioning, but we still have an incomplete understanding on the mechanisms that explain it. One neglected aspect is how the complexity of the soil habitat modulate the activity of the diversity of soil organisms and their interaction, notably trophic ones. Another understudied aspect relates to the effect of soil organisms on soil structure. Most evidences come from the study of monospecific populations, whereas the effect of communities, their interspecific diversity and the trophic interactions among organisms remains largely overlooked. We conducted a literature review to capture the current state-of-the art and highlight the remaining gaps of knowledge on (1) the role of the physical structure as a modulator of the effect of soil biodiversity on soil organic matter dynamic, and (2) the role of the diversity of soil organisms and their trophic interactions as biotic determinant of the soil structure. Finally, we suggest future interdisciplinary pathways at the interface between soil ecology and soil physics.

Key-words

Soil foodweb; Ecosystem engineer, micro-habitat, porosity, soil solution

RESUMEN

BIODIVERSIDAD Y ESTRUCTURA FÍSICA DE LOS SUELOS: una visión espacializada del funcionamiento de los suelos

Los suelos albergan una importante biodiversidad. Son esenciales para alimentar a la humanidad y desempeñan un papel fundamental en los ciclos biogeoquímicos del planeta. A pesar de que en todo el mundo un tercio de los suelos están degradados, comprender los procesos ecológicos que se realizan en ellos para preservarlos y restaurarlos es un reto importante. La diversidad de los organismos del suelo desempeña un papel central en su funcionamiento, pero la comprensión de los mecanismos que explican el papel de esta diversidad sigue siendo limitada. Un obstáculo importante es que los trabajos sobre el papel funcional de los organismos del suelo están generalmente desconectados de la complejidad de los hábitats en el suelo. La modulación de la actividad y de las interacciones entre organismos del suelo a través de la estructura del suelo sigue siendo poco explorada. Por otra parte, el efecto de los organismos en la estructura física de los suelos se abordó esencialmente mediante el estudio de poblaciones monoespecíficas de organismos ingenieros del ecosistema. Sin embargo, este enfoque no permite estudiar el papel de la diversidad interespecífica, que requiere situarse en la escala de uniones pluriespecíficas. A través de una revisión de la literatura, el objetivo de este artículo es poner de relieve las carencias de conocimiento sobre (1) el papel de la estructura física de los suelos como modulador del efecto de la biodiversidad en la dinámica de las materias orgánicas, y (2) el papel de la biodiversidad y de las interacciones tróficas como determinantes de la estructura física de los suelos. El artículo propone finalmente pistas de investigación interdisciplinarias en la interfaz entre ecología y física del suelo.

Palabras clave

Redes tróficas, Organismos ingenieros, Micro-habitats, Porosidad, Solución del suelo

Les sols sont des écosystèmes qui hébergent une grande diversité d'organismes (Dindal, 1990; Orgiazzi *et al.*, 2016). Leur fonctionnement est central pour les cycles biogéochimiques de la planète, et pour l'humanité (FAO, 2020). Dans les horizons organo-minéraux des sols, la biomasse des organismes vivants ne représente qu'environ 0,5 % de la masse des horizons organo-minéraux (Calvet *et al.*, 2011), mais leur rôle dans le fonctionnement des sols est primordial (Crowther *et al.*, 2019). De par leur activité, les organismes du sol fragmentent les débris végétaux et transforment les matières organiques en composés chimiques plus simples. Ils jouent un rôle central dans le cycle du carbone (Schimel *et al.*, 2012; De Graaf *et al.*, 2015; Lehmann et Kleber, 2015) et celui des nutriments (Wagg *et al.*, 2014), et sont directement responsables de 54-86 % de la respiration du sol (Maire *et al.*, 2013). L'activité des organismes modifie également la structure physique des sols¹, notamment la porosité (Czarnes *et al.*, 2000; Capowiez *et al.*, 2012; Lucas *et al.*, 2019) et les propriétés hydrauliques des sols (Le Bayon *et al.*, 2002; Benard *et al.*, 2019).

Comprendre comment la diversité des organismes détermine le fonctionnement des sols représente un axe de recherche central en écologie du sol (Brussaard, 1997; Wolters, 2001; Bardgett, 2002; Nielsen *et al.*, 2011; Eisenhauer *et al.*, 2012; Philippot *et al.*, 2013; Wagg *et al.*, 2014; Semchencko *et al.*, 2018). Quatre grandes fonctions du sol ont été particulièrement étudiées : la transformation des matières organiques, le recyclage des nutriments, la régulation biologique des populations et la structuration du sol (Kibblewhite *et al.*, 2008). Cependant, les effets de la biodiversité sur la structure physique des sols ont été moins explorés (FAO, 2020) alors que les propriétés physiques des sols sont essentielles pour son fonctionnement (Rabot *et al.*, 2018). La structure des horizons organo-minéraux du sol, notamment leur porosité, régule la rétention et l'infiltration de l'eau (Hillel, 2004) ainsi que les flux de gaz et de liquides (Moldrup *et al.*, 2000, 2001). Elle contribue à la dynamique des matières organiques (Balesdent *et al.*, 2000; Schlüter *et al.*, 2019), constitue l'habitat des organismes du sol (Jones et Thomasson, 1976; Elliott et Coleman, 1988) et conditionne leur mobilité (Elliott et Coleman, 1988; Tecon et Or, 2016; Juyal *et al.*, 2018). Le manque de connaissances de l'action de la biodiversité dans la formation et le maintien de la structure des sols est une limite majeure à la compréhension de leur fonctionnement (Brussaard *et al.*, 2007a; Lehmann *et al.*, 2017).

1) Arrangement et organisation des particules qui détermine l'ordonnement des trois phases du sol : solide, liquide et gazeuse (Hillel, 2004). La structure du sol est généralement décrite par les caractéristiques de ses pores et les propriétés de ses agrégats (Vogel et Roth, 2001 ; Le Bissonnais *et al.*, 1996 ; Lavelle *et al.*, 2020). Ces derniers sont des fragments de sols constitués de matières organiques et minérales liées entre elles par des forces cohésives (Yudina et Kuzyakov, 2019)

Actuellement, l'étude de la biodiversité comme déterminant du fonctionnement des sols va vers l'intégration de l'ensemble des interactions trophiques, quels que soient les niveaux trophiques impliqués (Mörriën *et al.*, 2017 ; Wagg *et al.*, 2019 ; Eisenhauer *et al.*, 2019). Cependant, les rôles réciproques de (i) ces interactions trophiques, et (ii) de la biodiversité sur la structure du sol sont encore peu étudiés. En particulier, deux lacunes majeures restent à explorer.

- (1) L'action de la biodiversité du sol est rarement replacée spatialement dans le contexte de la structure physique des sols, qui détermine pourtant les propriétés de l'espace poreux² et donc les caractéristiques de l'habitat des organismes du sol (Figure 1). Généralement, les approches sont centrées sur les organismes, décrits par leurs caractéristiques spécifiques ou leurs traits³ (Semchencko *et al.*, 2018; Malik *et al.*, 2019). Implicitement, ceci suppose que chaque organisme présent exprime effectivement son rôle dans le fonctionnement du sol. Or, l'activité de ces organismes est fortement contrainte par leur habitat (Coleman *et al.*, 1996; Tecon et Or, 2017; Nunan *et al.*, 2017) et par les interactions entre organismes (Ettema et Wardle, 2002; Brussaard *et al.*, 2007b; Erktan *et al.*, 2020a). Il est probable que les propriétés physiques des micro-habitats conditionnent l'action de la diversité des organismes et les modalités de leurs interactions, mais cet aspect a encore été peu étudié.
- (2) Deuxièmement, l'essentiel des recherches sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement du sol considère la fonction de décomposition des matières organiques. La diversité des organismes et son effet sur des processus biochimiques sont particulièrement étudiés, avec le carbone et l'azote comme éléments phares (Brussaard *et al.*, 2007b; Nielsen *et al.*, 2011; Philippot *et al.*, 2013; Maron *et al.*, 2018; Razanamalala *et al.*, 2018). À l'inverse, l'étude du rôle des organismes sur les propriétés physiques des sols a majoritairement été traitée par une approche centrée sur des populations monospécifiques d'« ingénieurs de l'écosystème⁴ » (i.e. champignons, vers de terre, etc.) (Lavelle et Spain, 2001; Sanders *et al.*, 2014). Les effets de la diversité de ces organismes, et de leurs interactions, notamment trophiques, ont été négligés (Lehmann *et al.*, 2017, Figure 1). Pourtant, la diversité des organismes et leurs interactions trophiques sont pressenties comme des

2) Ensemble des pores (remplis de gaz ou de liquide) présents dans les sols et qui forme l'habitat des organismes du sol.

3) Toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénotypique mesurable à l'échelle de l'individu, allant du niveau d'organisation cellulaire jusqu'à celui de l'organisme entier, sans référence à l'environnement (Violle *et al.*, 2007).

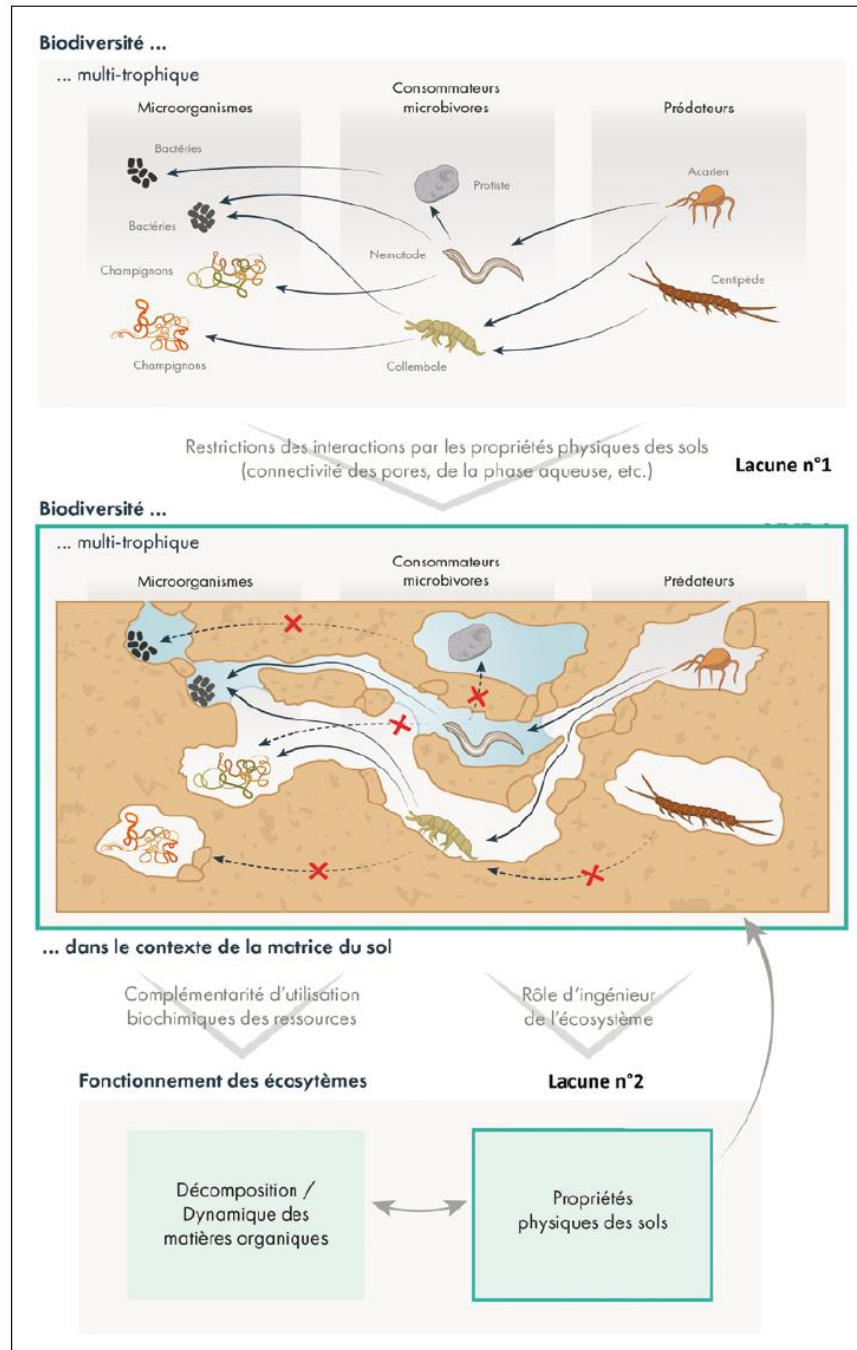
4) Les organismes qui, par leurs actions physiques sur l'environnement, modifient directement ou indirectement l'accessibilité à la ressource pour les autres organismes (Jones, 1994, 1997).

Figure 1 : Lacunes de connaissances sur les interactions entre biodiversité et structure du sol.

Les flèches indiquent des relations trophiques. Elles partent du consommateur vers la proie/ressource. La lacune 1 correspond à l'étude de la structure physique des sols comme modulateur des interactions trophiques. La lacune 2 correspond à l'étude des interactions trophiques comme déterminants de la structure physique des sols

Figure 1: Gaps of knowledge on the interactions between soil biodiversity and soil structure.

Arrows indicate trophic relations. Each arrow starts from the consumer to the prey/resource. The 1st gap of knowledge is the soil physical structure as a determinant of trophic interactions. The 2nd gap of knowledge is the soil biodiversity and trophic interactions as determinant of the soil physical structure.



déterminants importants de la structuration physique des sols (Erktan *et al.*, 2020b). Malgré l'intérêt pour le sujet pointé dès les années 1990 (Blanchart *et al.*, 1997), le rôle de la diversité et des interactions trophiques sur la structure des sols est resté largement ignoré. Cette revue de littérature détaille les connaissances encore limitées qui existent sur ces deux lacunes de connaissances, et pose les bases pour de futurs axes de recherche.

SPATIALISER L'EFFET DE LA BIODIVERSITÉ SUR LA DYNAMIQUE DES MATIÈRES ORGANIQUES

L'accessibilité des consommateurs aux ressources : une des limites actuelles de l'étude de la biodiversité comme déterminant de la dynamique des matières organiques dans les horizons organo-minéraux du sol

Le rôle de la biodiversité sur la décomposition et la dynamique des matières organiques a été largement étudié (Clemmensen *et al.*, 2013; Frouz, 2018). De nombreuses études ont porté sur le rôle de la diversité (et l'identité) des apports de matières organiques (Cornwell *et al.*, 2008; Lange *et al.*, 2015), des consommateurs (Cragg et Bardgett, 2001; Phillipot *et al.*, 2013; Wagg *et al.*, 2014) et parfois même sur l'interaction entre ces deux facteurs écologiques (Smith *et al.*, 2003; Wardle *et al.*, 2006; Hättenschwiler et Gasser, 2005). Cependant, malgré des avancées dans la compréhension des mécanismes, ni la quantité (Kallenbach *et al.*, 2015; Chimento *et al.*, 2016), ni la qualité (identité, récalcitrance, diversité) des apports (Wardle *et al.*, 1997; Gleixner *et al.*, 2001; Derrien et Amelung, 2011), ni la diversité des consommateurs (Nunan *et al.*, 2017) ne suffisent à expliquer le devenir sur le long terme des matières organiques dans les horizons minéraux du sol (Lavelle *et al.*, 2020). En effet, certains sols reçoivent d'importants apports mais accumulent peu de matières organiques (Chimento *et al.*, 2016), et inversement (Kallenbach *et al.*, 2015). Certains composés labiles, *a priori* facilement décomposables (i.e cellulose), peuvent persister en quantités significatives dans les sols (Quenea *et al.*, 2005), alors que d'autres, pourtant dit récalcitrants⁵, sont retrouvés en faibles quantités (Gleixner *et al.*, 2001; Dignac *et al.*, 2005). Enfin, la diversité des consommateurs microbiens a parfois été reliée à la dynamique de minéralisation des matières organiques (Setälä et McLean 2004; Wagg *et al.*, 2014; Maron *et al.*, 2018), et d'autres

5) Composés difficilement métabolisables du fait de leur composition chimique

fois ce lien n'a pas pu être établi (Griffith *et al.*, 2000, 2001; Setälä et McLean 2004; Wertz *et al.*, 2006).

Afin de comprendre pourquoi la diversité des organismes n'explique pas toujours la dynamique des matières organiques, certains auteurs suggèrent qu'il faudrait davantage prendre en compte les différentes facettes de la diversité des organismes, notamment la diversité verticale (complexité de la structure des réseaux trophiques en termes de niveaux et groupes trophiques, Gessner *et al.*, 2010) et horizontale (diversité au sein de chacun des niveaux trophiques). Par-delà la diversité taxonomique, la diversité des groupes écologiques de décomposeurs représentés dans un sol et leur complémentarité, ainsi que la diversité à l'intérieur de ces groupes, pourraient permettre de mieux expliquer ce qui détermine la minéralisation (One-Armed Bandit Hypothesis développé par Aubert et Bureau, 2018).

Un autre aspect qui pourrait expliquer la non-concordance entre la diversité des organismes du sol et la dynamique des matières organiques renvoie à la question de l'accessibilité des ressources aux consommateurs (Basile-Doelsch *et al.*, 2020). Pour que la transformation des matières organiques ait lieu, il faut une synchronisation et une synlocalisation : (i) des ressources trophiques (litières aériennes, endogés et rhizodépôts) et (ii) des consommateurs au sein de l'espace poral (habitat). De plus, les ressources trophiques doivent correspondre aux métabolismes des organismes présents, et les conditions abiotiques, déterminées par la structure physique du sol, doivent permettre cette activité métabolique (Ranjard et Richaume, 2001; Ekschmitt *et al.*, 2005). La décomposition potentielle⁶ peut alors être définie par la combinaison entre la composition biochimique des apports et la diversité des consommateurs, (i) au regard des capacités métaboliques des consommateurs et (ii) en prenant en compte la similarité et la complémentarité des traits au sein du réseau trophique du sol pour expliquer le recyclage optimisé des matières organiques du sol (Aubert et Bureau, 2018). La décomposition réelle et la dynamique des matières organiques dépendent en plus des possibilités d'interactions physiques entre consommateurs et ressources qui sont définies par la structure du sol.

La structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité sur la dynamique des matières organiques

Pour les consommateurs, l'accès aux ressources dépend des caractéristiques de l'espace poral, donc de la structure du sol. Si cette idée du rôle primordial de l'accessibilité a déjà été évoquée (Cheshire, 1977; Dungait, 2012), elle est restée étonnamment peu étudiée, et essentiellement limitée aux

6) Taux de décomposition dans des conditions où l'accessibilité des décomposeurs à la matière organique est libre et les conditions pour l'activité des décomposeurs optimales.

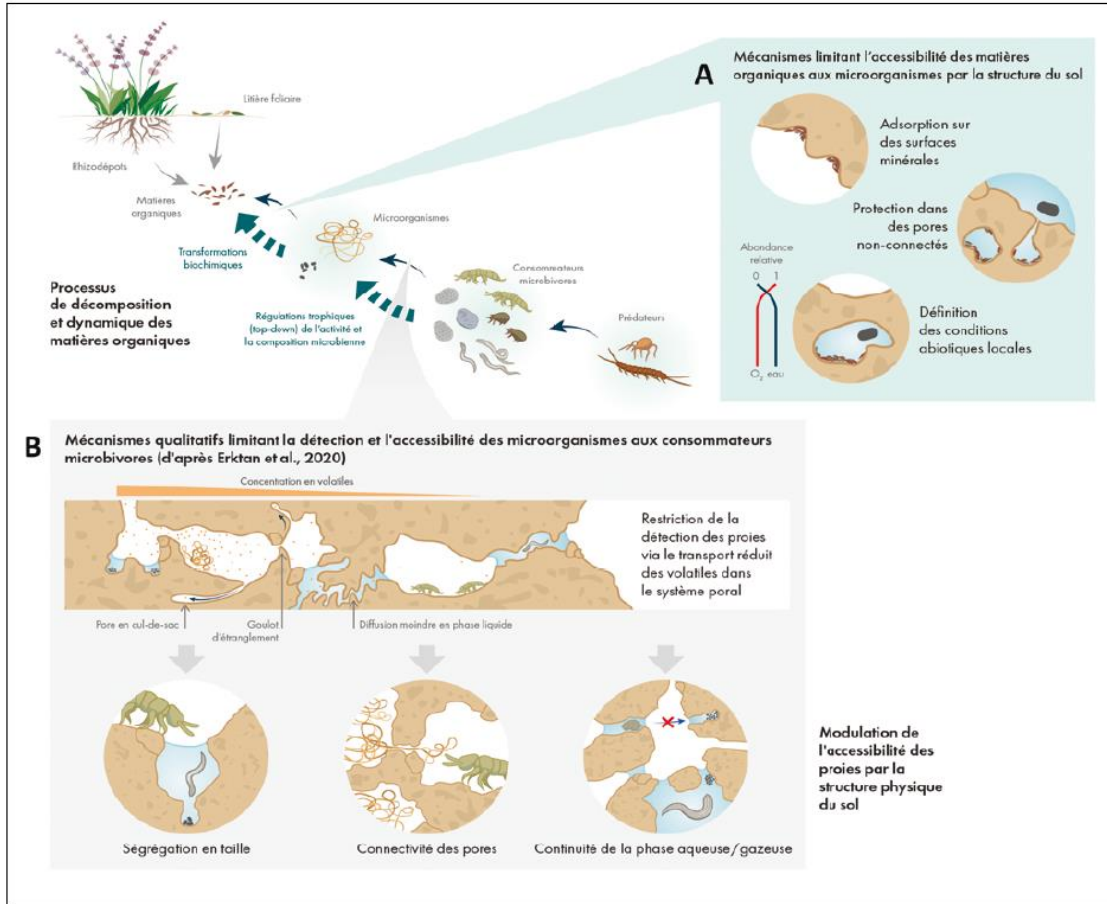
Figure 2 : La structure physique des sols comme modulateur de l'effet de la biodiversité du sol dans la dynamique des matières organiques

(A) : Aperçu des processus limitant l'accessibilité des microorganismes aux matières organiques.

(B) : Aperçu des processus limitant l'accessibilité des consommateurs de niveaux trophiques supérieurs aux ressources/proies, et intérêt pour la dynamique des matières organiques. Les flèches indiquent des relations trophiques. Elles partent du consommateur vers la proie/ressource.

Figure 2: The soil physical structure as a modulator of the effect of the soil biodiversity on soil organic matter dynamic.

Overview of the processes that limit the accessibility of (A) soil microorganisms to soil organic matter, and (B) higher trophic level consumers to their prey/resources and consequences for the soil organic matter dynamic. Arrows indicate trophic relations. Each arrow starts from the consumer to the prey/resource.



concerne donc *a priori* un grand nombre d'organismes du sol (Rillig et Mummey, 2006; Toyota *et al.*, 2006; Cammeraat et Risch, 2008; Eisenhauer, 2010; Jouquet *et al.*, 2011).

Depuis leur définition initiale, les contours du groupe des ingénieurs de l'écosystème des sols ont largement évolué. Alors que Lavelle (1997a, b) incluait essentiellement la macrofaune, pointant notamment le rôle central des vers de terre, Brussaard (2012) inclut également les champignons, puis Lavelle *et al.* (2016) ouvrent plus largement aux microorganismes (bactéries et champignons). Cette modification dans la définition des groupes fonctionnels renvoie au changement de notre perception du rôle des organismes du sol. Classiquement considérés pour leur importance dans la minéralisation des matières organiques (Marumoto *et al.*, 1982; Molla *et al.*, 1984; Hassink, 1995; Scheu et Setälä, 2002), les microorganismes (bactéries et champignons) sont aussi des acteurs majeurs de la structuration des sols (Miller et Jastrow, 2000; Rillig et Mummey, 2006; Lehmann *et al.*, 2017; Costa *et al.*, 2018). La production de substances (polymériques) extracellulaires par les microorganismes modifie la cohésion et l'hydrophobicité (Linder *et al.*, 2005; Cosentino *et al.*, 2006) des particules minérales (Chenu, 1993; Daynes *et al.*, 2012), et en même temps augmente la viscosité de la solution de sol, ce qui, favorise la rétention en eau et module la conductivité hydraulique aux échelles élémentaires de structuration (Benard *et al.*, 2019). Dans le cas des champignons, la production d'hyphes fongiques constitue un maillage tridimensionnel assurant une plus grande cohésion de la matrice du sol (Tisdall *et al.*, 1997). Ces exemples montrent que la limite entre les organismes ingénieurs et non-ingénieurs est difficile à déterminer et a évolué depuis la définition initiale du groupe des ingénieurs de l'écosystème dans les sols. Vraisemblablement, le fait que nombre d'organismes du sol n'ont historiquement pas été classés dans le groupe des ingénieurs a contribué à limiter l'étude de leur rôle sur les propriétés physiques des sols. Par exemple, on connaît l'effet de certains groupes de la macrofaune, tels que les vers de terre et les termites (Jouquet *et al.*, 2011), mais peu l'effet de certains macroinvertébrés (FAO, 2020), tels que les myriapodes (Toyota *et al.*, 2006), isopodes et insectes (Bang *et al.*, 2005), notamment au stade larvaire (Badorreck *et al.*, 2012), sur la structure des sols. Il existe cependant quelques travaux montrant qu'ils peuvent, dans certains cas, modifier directement les propriétés physiques des sols en creusant des pores (Badenhorst *et al.*, 2018; Sagi *et al.*, 2019; Mele *et al.*, 2021) ou *via* le rejet de fèces (David, 2014; Joly *et al.*, 2020). Similairement, les microarthropodes (collemboles et acariens) ont fait l'objet de très peu d'études sur leurs effets « physiques » dans les sols (sauf Siddiky *et al.*, 2012; Erktan *et al.*, 2020b), alors qu'il existe des travaux suggérant leur influence sur la microstructure des sols, *via* le rejet de boulettes fécales notamment (Lee et Foster, 1991). L'importance de la mésofaune dans la structuration des horizons, si elle a fait l'objet de peu d'études quantitatives, est en revanche largement utilisée pour

l'identification des horizons, notamment les horizons organo-minéraux biomésosstructurés ou biomicrostructurés qui sont explicitement liés à l'activité d'arthropodes ou d'enchytréides (Jabiol *et al.*, 2008; Zanella, 2018). Enfin, le rôle des protistes dans la structuration des sols a également été très peu étudié alors qu'ils sont capables de modifier la stabilité des agrégats de sols (Erktan *et al.*, 2020b).

Pour limiter les biais liés au classement d'organismes dans le groupe des ingénieurs de l'écosystème, nous rappelons que d'après la théorie de la niche de Hutchinson (1957), tous les organismes sont multifonctionnels, et peuvent donc influencer simultanément, et à divers degrés, les différentes fonctions du sol (transformation des matières organiques, structure des sols, etc., Figure 2A). Les classifications proposées pour définir les ingénieurs de l'écosystème (Jones, 1997; Lavelle, 1997a, b) sont d'ailleurs basées sur l'effet « majeur » des organismes sur une fonction, sans occulter leur rôle dans d'autres fonctions (Wardle, 2002).

De plus, les effets des organismes sur la structure physique des sols sont multiples, et vont de la formation de pores à des changements plus fins des propriétés physiques et hydrauliques des sols (e.g. changement de conductivité hydraulique relatif à la viscosité de la solution du sol, etc., Figure 3A).

Vers l'intégration de la structuration physique des sols dans le champ de recherche de la biodiversité comme déterminant du fonctionnement des écosystèmes

Une autre limite majeure dans l'étude de l'impact des organismes sur la structuration des sols est qu'elle est souvent basée sur le suivi de populations monospécifiques. Cette approche permet de décrire le rôle de certains vers de terre (Blouin *et al.*, 2013), bactéries (Costa *et al.*, 2018), et champignons (Rillig et Mummey, 2006) comme un tout uniforme et masque les différences entre espèces d'un même groupe taxonomique. Pourtant, même si les différences intergroupes semblent supérieures à celles intragroupes (Lavelle *et al.*, 1997b), des exceptions notables peuvent être signalées. Par exemple, l'effet des vers de terre sur la structure des sols dépend de l'espèce considérée (Blanchart *et al.*, 1999; Hallam et Hodson, 2020). Similairement, l'effet des champignons (Lehmann *et al.*, 2020) et bactéries (Caesar-TonThat *et al.*, 2007; Sandhya et Ali, 2014) sur l'agrégation des sols varie en fonction des espèces/souches. Il apparaît donc essentiel de prendre en compte ces variations intragroupes. De plus, l'approche par des études expérimentales ne manipulant qu'une espèce à la fois ne permet pas d'étudier le rôle de la diversité interspécifique, ni des interactions entre organismes. Pour cela, il faut considérer des communautés d'organismes plurispécifiques et des interactions trophiques (Davidson et Grieve, 2006), qui incluent également des ingénieurs de l'écosystème qui interagissent entre eux, et avec les réseaux

trophiques (Lavelle *et al.*, 2016). La difficulté de faire ce passage à l'échelle de la communauté est actuellement un verrou majeur pour une meilleure compréhension de l'impact des organismes sur la structure des sols.

Dans la suite de cet article, nous contribuons à combler cette lacune de connaissance en discutant de l'effet d'organismes peu étudiés (et de leurs interactions). En particulier, nous nous intéressons à la micro- et mésofaune, notamment les protistes, nématodes, et microarthropodes microbivores, et nous nous focalisons sur le rôle des interactions entre organismes à l'échelle de communautés qui présentent plusieurs niveaux trophiques (*Figure 3, panneau inférieur*). Deux types d'interactions impliquant les protistes, nématodes, et microarthropodes sont ciblées : (1) les interactions trophiques avec leurs proies microbiennes, et (2) les interactions avec des organismes ayant la capacité de créer directement des pores (galeries), classiquement définis comme ingénieurs de l'écosystème *sensu* Lavelle *et al.*, (1997b).

Interactions entre communautés microbiennes et consommateurs microbivores « non-ingénieurs » (protistes, nématodes, microarthropodes) comme déterminants de la structure du sol

A priori, deux processus peuvent expliquer l'effet des interactions trophiques entre microbivores « non-ingénieurs » et microorganismes sur la structure physique du sol : (i) la régulation trophique des communautés microbiennes, en termes d'abondance, composition et activité et (ii) la redistribution spatiale des microorganismes et des matières organiques dans l'espace poral, redéfinissant ainsi les possibilités d'associations organo-minérales.

Les consommateurs microbivores modifient l'abondance et la composition des communautés microbienne *via* des effets « top-down » (Coulbaly *et al.*, 2019; Thakur et Geisen, 2019). Ces effets peuvent conduire à des variations du ratio entre bactéries et champignons, et aussi avoir des effets sur la composition des communautés bactériennes et fongiques, respectivement. Or, les microorganismes jouent un rôle prépondérant sur la (micro-)structure des sols (Lehmann *et al.*, 2017), et ce rôle diffère entre bactéries et champignons, et également entre souches microbiennes (Caesar-TonThat *et al.*, 2007; Lehmann *et al.*, 2020). De tels changements de composition microbienne dans des systèmes simplifiés impliquant des interactions entre microarthropodes et communautés microbiennes (essentiellement fongiques) ont été observés et ont abouti à des modifications de l'agrégation des sols (Siddiky *et al.*, 2012; Erktan *et al.*, 2020b). Un autre aspect important des régulations trophiques « top-down » est la modulation de l'activité microbienne. Par exemple, il a été montré que certains protistes stimulent la production de biofilm bactérien (Matz et Kjelleberg, 2005), qui joue un rôle important dans la cohésion des particules de sol (Costa *et al.*, 2018).

Les consommateurs des microorganismes (protistes, nématodes et microarthropodes) jouent également un rôle dans la translocation de matières organiques et le transport de microorganismes, à des échelles allant de quelques dizaines de microns (Gormsen *et al.*, 2004; Rubinstein *et al.*, 2015) à quelques centimètres, notamment *via* la production de fèces et de nécromasse dans le cas des microarthropodes (Maaß *et al.*, 2015). Cette redistribution spatiale modifie les possibilités d'associations entre les matières organiques et la matrice minérale du sol. Elle constitue un processus potentiel d'action indirecte des microarthropodes (Maaß *et al.*, 2015) et des autres consommateurs des microorganismes (protistes, nématodes) sur la structure du sol, mais n'a jamais été explicitement quantifiée.

Interactions entre consommateurs microbivores « non-ingénieurs » (protistes, nématodes, microarthropodes) et « ingénieurs » (vers de terre) comme déterminants de la structure du sol

L'effet des organismes « ingénieurs » (i.e. vers de terre) comme régulateurs des populations des organismes « non ingénieurs » (collembolles, nématodes) est documenté par de nombreuses études (Loranger *et al.*, 1998; Salmon, 2004; Salmon *et al.*, 2005; Eisenhauer, 2010; Wurst, 2010). Il en ressort qu'il existe un équilibre entre (i) des effets positifs, *via* la création d'habitats par les vers de terre (Maraun *et al.*, 1999), ou la plus grande connectivité des pores permettant aux collembolles d'échapper aux prédateurs (Salmon *et al.*, 2005), (ii) des effets négatifs de compétition pour les ressources microbiennes entre vers de terre et collembolles (Gutiérrez *et al.*, 2008) (*Figure 3, panneau inférieur*) et (iii) des effets directs d'ingestion, notamment des nématodes par les vers de terre (Wurst, 2010). Ces travaux et d'autres de modélisation plus théoriques (Sanders *et al.*, 2014) montrent que les interactions entre ces groupes d'organismes sont en partie dues à des modifications de la structure de l'habitat par l'espèce capable de creuser directement des pores. Par contre, il n'existe que peu de travaux qui s'intéressent au rôle des interactions de ces organismes comme déterminants de la structure du sol (Siddiky *et al.*, 2013; Erktan *et al.*, 2020a, b). Nous proposons d'étudier la possible complémentarité (Hector *et al.*, 1998; Reiss *et al.*, 2009; Gagic *et al.*, 2015) des effets entre organismes capables de créer des pores et les organismes (protistes, nématodes, microarthropodes) dont la survie et l'action sur la structure du sol dépendent en partie des pores créés par les ingénieurs. Des recherches manipulant des interactions de plus en plus complexes entre organismes « ingénieurs » et non-ingénieurs permettront de mieux comprendre comment celles-ci modifient la structure du sol, et de tester de potentiels effets positifs liés à la dissimilarité fonctionnelle de ces organismes (Wurst, 2010). Par exemple, il serait intéressant de tester en quoi des changements de connectivités des pores dus à la création de galeries par des organismes ingénieurs (i.e. vers de terre) modifient (i) la mobilité de microbivores (i.e. nématodes) et leur

action « top-down » sur l'effet des microorganismes (i.e bactéries, champignons) comme modulateurs de la structure physique des sols, (ii) ainsi que la dispersion des microorganismes eux-mêmes *via* des changements de circulation de la solution du sol.

CONCLUSION

Les interactions et rétroactions entre organismes et structure physique du sol influencent fortement l'ensemble du fonctionnement du sol. Ces interactions déterminent en partie les communautés qui y vivent et modulent l'expression des grandes fonctions du sol comme la minéralisation de la matière organique. La compréhension des interactions entre organismes et structure du sol est indispensable pour une gestion plus durable des sols, par exemple dans le cadre de l'agroécologie, mais elles restent encore trop peu étudiées, particulièrement en conditions de terrain et en prenant en compte les interactions entre organismes (ingénieurs et non-ingénieurs). Même si notre raisonnement repose sur de nombreuses expériences passées, décrire quantitativement les processus impliqués, la façon dont ils interagissent et prédire les conséquences à l'échelle du profil de sol reste un défi important. Comme toujours en écologie, ce défi ne pourra être relevé qu'en combinant (i) des expériences en conditions contrôlées y compris en utilisant des sols plus ou moins artificiels dont la texture et la structure sont contrôlées et simplifiées, (ii) des expériences plus réalistes en milieu moins contrôlé et impliquant des niveaux de biodiversité réalistes, (iii) des modèles mathématiques à même de fournir des hypothèses générales simples, et (iv) des modèles de simulation permettant de reproduire les résultats expérimentaux et d'approcher la complexité des interactions à des échelles spatiales variées.

REMERCIEMENTS

Amandine Erktan a été financée par une bourse de la « Deutsche Forschungsgemeinschaft » (Référence du projet : GZ : ER 978/1-1 ; AOBJ : 677987).

Nous remercions Audrey Marville pour son aide dans la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubert M., Bureau F., 2018 - Forest humus forms as a playground for studying aboveground-belowground relationships: Part 1, theoretical backgrounds. *Applied Soil Ecol.*, 123, 391-397.
- Badenhorst J., Dabrowski J., Scholtz C.H., Truter W.F., 2018 - Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. *Applied Soil Ecol.*, 132, 53-59.
- Badorreck A., Gerke H.H., Hüttl R.F., 2012 - Effects of ground-dwelling beetle burrows on infiltration patterns and pore structure of initial soil surfaces. *Vadose Zone J.*, 11.
- Balesdent J., Chenu C., Balabane M., 2000 - Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Till. Res.*, 53, 215-230.
- Bang H.S., Lee J.-H., Kwon O.S., Na Y.E., Jang Y.S., Kim W.H., 2005 - Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecol.*, 29, 165-171.
- Barré P., Fernandez-Ugalde O., Virto I., Velde B., Chenu C., 2014 - Impact of phyllosilicate mineralogy on organic carbon stabilization in soils: incomplete knowledge and exciting prospects. *Geoderma*, 235-236, 382-395.
- Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S., 2020 - Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosci.*, 17, 5223-5242.
- Bardgett R.D., 2002 - Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zool.*, 105, 367-375.
- Baveye P.C., Otten W., Kravchenko A., Balseiro-Romero M., Beckers É., Chalhoub M., Darnault C., Eickhorst T., Garnier P., Hapca S., Kiranyaz S., Monga O., Mueller C.W., Nunan N., Pot V., Schlüter S., Schmidt H., Vogel H.-J., 2018 - Emergent properties of microbial activity in heterogeneous soil microenvironments: different research approaches are slowly converging, yet major challenges remain. *Frontiers in Microbiol.*, 9, 1929.
- Benard P., Zarebanadkouki M., Brax M., Kaltenbach R., Jerjen I., Marone F., Couradeau E., Vincent Felde J.M.N.L.V., Kaestner A., Carminati A., 2019 - Microhydrological niches in soils: How mucilage and EPS alter the biophysical properties of the rhizosphere and other biological hotspots. *Vadose Zone J.*, 18, 1-10.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., Le Bissonnais Y., Valentin C., 1997 - Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol. Biochem.*, 29, 431-439.
- Blanchart E., Albrecht A., Alegre J., Duboisset A., Pashanasi B., Lavelle P., Brussaard L., 1999 - Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *In: P. Lavelle, L. Brussaard, P. Hendrix (Eds.), Earthworm management in tropical agroecosystems*, CAB International, Wallingford, UK, 1999, pp. 139-162.
- 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. *Europ. J. Soil Sci.*, 64, 161-182.
- Brussaard L., 1997 - Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*, 563-570.
- Brussaard L., De Ruiter P.C., Brown G.G., 2007a - Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agri., ecosys. Env.*, 121, 233-244.
- Brussaard L., Pulleman M.M., Ouédraogo É., Mando A., Six J., 2007b - Soil fauna and soil function in the fabric of the food web. *Pedobiol.*, 50, 447-462.
- Brussaard L., 2012) Ecosystem services provided by the soil biota. *In: Soil ecology and ecosystem services*, Wall et al., Oxford University Press, 45-58.
- Caesar-TonThat T.C., Caesar A.J., Gaskin J.F., Sainju U.M., Busscher W.J., 2007 - Taxonomic diversity of predominant culturable bacteria associated

- with microaggregates from two different agroecosystems and their ability to aggregate soil in vitro. *Appl. Soil Ecol.*, 36, 10-21.
- Calvet R., Chenu H., Houot S., 2011 - Les matières organiques des sols : rôles agronomiques et environnementaux, edited by: Agriprod., Ed. France Agri. 347 pp.
- Cammeraat E.L.H., Risch A.C., 2008 - The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *J. Applied Entomol.*, 132, 285-294.
- Capowiez Y., Samartino S., Cadoux S., Bouchant P., Richard G., Boizard H., 2012 - Role of earthworms in regenerating soil structure after compaction in reduced tillage systems. *Soil Biol. Biochem.*, 55, 93-103.
- Chenu C., 1993 - Clay-or sand-polysaccharide associations as models for the interface between microorganisms and soil: water related properties and microstructure. *Geoderma*, 56, 143-156.
- Cheshire M.V., 1977 - Origins and stability of soil polysaccharide. *J. Soil Sci.*, 28, 1-10.
- Chevallier T., Muchaonyerwa P., Chenu C., 2003 - Microbial utilisation of two proteins adsorbed to a vertisol clay fraction: toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *tenebrionis* and bovine serum albumin. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 1211-1218.
- Chevallier T., Woignier T., Toucet J., Blanchart E., 2010 - Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159, 182-188.
- Chimento C., Almagro M., Amaducci S., 2016 - Carbon sequestration potential in perennial bioenergy crops: the importance of organic matter inputs and its physical protection. *Gcb Bioenergy*, 8, 111-121.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D., 2013 - Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, 1615-1618.
- Coleman D.C., Crossley D.A., 1996 - Fundamentals of soil ecology. Academic Press, Univ: Minnesota, 205 p.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S. E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Quested H.M., Santiago L.S., Wardle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison S.D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T.V., Diaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vairetti M.V., Westoby M., 2008 - Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. letters*, 11, 1065-1071.
- Cosentino D.J., Chenu C., Hallett P., Tessier D., Michel J.C., 2006 - Predicting Short-term Aggregate Stability Dynamics After the Addition of Maize Straw. The Role of Hydrophobicity. In *The 18th World Congress of Soil Science*.
- Costa O.Y., Raaijmakers J.M., Kuramae E.E., 2018 - Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. *Frontiers microbial.*, 9, 1636.
- Coulibaly S.F.M., Winck B.R., Akpa-Vincelas M., Mignot L., Legras M., Forey E., Chauvat M., 2019 - Functional Assemblages of Collembola Determine Soil Microbial Communities and Associated Functions. *Front. Environ. Sci.*, 7, 52.
- Crowther T.W., Van den Hoogen J., Wan J., Mayes M.A., Keiser A.D., Mo L., Averill C., Maynard D.S., 2019 - The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365(6455), eaav0550.
- Cragg R.G., Bardgett R.D., 2001 - How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biol. Biochem.*, 33, 2073-2081
- Czarnes S., Hallett P.D., Bengough A.G., Young I.M., 2000 - Root-and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *Europ. J. Soil Sci.*, 51, 435-443.
- David J.F., 2014 - The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views. *Soil Biol. Biochem.*, 76, 109-118.
- Davidson D.A., Grieve I.C., 2006 - Relationships between biodiversity and soil structure and function: evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecol.*, 33, 176-185.
- Daynes C.N., Zhang N., Saleeba J.A., McGee P.A., 2012 - Soil aggregates formed in vitro by saprotrophic Trichocomaceae have transient water-stability. *Soil Biol. Biochem.*, 48, 151-161.
- De Graaff M.A., Adkins J., Kardol P., Throop H.L., 2015 - A meta-analysis of soil biodiversity impacts on the carbon cycle. *Soil*, 1, 257-271.
- Derrien D., Amelung W., 2011 - Computing the mean residence time of soil carbon fractions using stable isotopes: impacts of the model framework. *Europ. J. Soil Sci.*, 62, 237-252.
- Diel J., Vogel H.J., Schlüter S., 2019 - Impact of wetting and drying cycles on soil structure dynamics. *Geoderma*, 345, 63-71.
- Dignac M.F., Bahri H., Rumpel C. Rasse, D.P., Bardoux, G., Balesdent, J., Girardin, C., Chenu, C., Mariotti, A., 2005 - ¹³C natural abundance as a tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: an appraisal at the Closeaux experimental field (France). *Geoderma*, 128, 3-17.
- Dindal D.L., 1990 - Soil Biology Guide. Wiley-Interscience, USA, p. 1376 p.
- Djigal D., Brauman A., Diop T.A., Chotte J.L., Villenave C., 2004 - Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biol. Biochem.*, 36, 323-331.
- Dungait J.A., Hopkins D.W., Gregory A.S., Whitmore A.P., 2012 - Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Glob. Change Biol.*, 18, 1781-1796.
- Eisenhauer N., 2010 - The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiol.*, 53, 343-352.
- Eisenhauer N., Reich P.B., Isbell F., 2012 - Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93, 2227-2240.
- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A.D., Barry K.E., Bonn A., Brose U., Bruehlheide H., Buchmann N., Buscot F., Ebeling A., Ferlian O., Freschet G.T., Gilling D.P., Hättenschwiler S., Hillebrand H., Hines J., Isbell F., Koller-France E., König-Ries B., de Kroon H., Meyer S.T., Milcu A., Müller J., Nock C.A., Petermann J.S., Roscher C., Scherber C., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Schnitzer S.A., Schuldt A., Tscharntke T., Türke M., van Dam N.M., van der Plas F., Vogel A., Wagg C., Wardle D.A., Weigelt A., Weisser W.W., Wirth C., Jochum M., 2019 - A multitrophic perspective on biodiversity-ecosystem functioning research. In *Advances in ecological research* (Vol. 61, pp. 1-54) Academic Press.
- Ekschmitt K., Liu M., Vetter S., Fox O., Wolters V., 2005 - Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability—why is dead organic matter left over in the soil?. *Geoderma*, 128, 167-176.
- Elliott E.T., Coleman D.C., 1988 - Let the soil work for us. *Ecol. Bull.*, 39, 23-32.
- Erktan A., Or D., Scheu S., 2020a - The soil physical structure: Determinant and consequence of trophic interactions. *Soil Biol. Biochem.*, 148, 107876.
- Erktan A., Rillig M.C., Carminati A., Jousset A., Scheu S., 2020b - Protists and collembolans alter microbial community composition, C dynamics and soil aggregation in simplified consumer - prey systems. *Biogeosci.*, 17, 4961-4980
- Ettema C.H., Wardle D.A., 2002 - Spatial soil ecology. *Trends ecol. Evol.*, 17, 177-183.
- FAO, ITPS, GSBI, SCBD and EC., 2020 - State of knowledge of soil biodiversity - Status, challenges and potentialities, Report 2020. Rome, FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>

- Feller C., Chenu C., 2012 - Les inter-actions bio-organo-argileuses et la stabilisation du carbone dans les sols. Aperçu historique. Etude et Gestion des Sols, 19, 235-248.
- Frouz J., 2018 - Effects of soil macro-and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Geoderm.*, 332, 161-172.
- Gagic V., Bartomeus I., Jonsson T., Taylor A., Winqvist C., Fischer C., Slade E.M., Steffan-Dewenter I., Emmerson M., Potts S.G., Tschantke T., Weisser W., Bommarco R., 2015 - Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 282, 20142620.
- García-Sánchez M., Souche M., Trives-Segura C., Plassard C., 2021 - The grazing activity of *Acroboloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *J. Nem.*, 53.
- 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.
- Gleixner G., Czimczik C.J., Kramer C., Lühker B., Schmidt M.W., 2001 - Plant compounds and their turnover and stabilization as soil organic matter. In *Global biogeochemical cycles in the climate system* (pp. 201-215) Academic Press.
- Gormsen D., Olsson P.I.A., Hedlund K., 2004 - The influence of collembolans and earthworms on AM fungal mycelium. *Appl. Soil Ecol.*, 27, 211-220.
- Griffiths B.S., 1994 - Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: Their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant Soil*, 164, 25-33.
- Griffiths B.S., Ritz K., Bardgett R.D., Cook R., Christensen S., Ekelund F., Soensen S.J., Bååth E., Bloem J., de Ruiter P.C., Dolling J.K., Nicolardot B., 2000 - Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity ecosystem function relationship. *Oikos*, 90, 279-294.
- Griffiths B.S., Ritz K., Wheatley R., Kuan H.L., Boag B., Christensen S., Ekelund F., Soensen S.J., Muller S., Bloem J., 2001 - An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biol. Biochem.*, 33, 1713-1722
- Griffiths B.S., Bardgett R.D., 1997 - Interactions between microbefeeding invertebrates and soil microorganisms. In: *Modern soil microbiology*, edited by: Van Elsas J.D., Trevors J.T., Wellington E.M.H., Editions M. Dekker, New York, 165-182.
- Gutiérrez M., Jesús J.B., Trigo D., Novo M., Díaz D.J., 2008 - Is there food competition between *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) and soil microarthropods at El Molar (Madrid)? *Eur. J. Soil Biol.* 44, 207-212.
- Hallam J., Hodson M.E., 2020 - Impact of different earthworm ecotypes on water stable aggregates and soil water holding capacity. *Biol. Fertil. Soils*, 1-11.
- Hassink J., 1995 - Density fractions of soil macroorganic matter and microbial biomass as predictors of C and N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 1099-1108.
- Hättenschwiler S., Gasser P., 2005 - Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 1519-1524.
- Hector A., 1998 - The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 597-599.
- Hillel D., 2004 - *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press, San Diego, USA, p. 494 p.
- Hoang D.T., Pausch J., Razavi B.S., Kuzyakova I., Banfield C.C., Kuzyakov Y., 2016 - Hotspots of microbial activity induced by earthworm burrows, old root channels, and their combination in subsoil. *Biol. Fertil. Soils*, 52, 1105-1119.
- Hutchinson G.E., 1957 - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol.*, 22, 415-427.
- Jabiol B., Ponge J.-F., Brêthes A., Zanella A., Aubert M., Bureau F., 2008 - Typologie des formes d'humus forestières (forêts des climats tempérés). *Référentiel Pédologique 2008*, (Baize D., Girard M.C., Jabiol B., Rossignol J.P., Eimberck M., Beaudou A., eds.). AFES, Editions Quae, Paris,
- Joly F.X., Coq S., Coulis M., David J.F., Hättenschwiler S., Mueller C.W., Prater I., Subke J.A., 2020 - Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. *Comm. Biol.*, 3, 1-9.
- Jones F.G.W., Thomasson A.J., 1976 - Bulk density as an indicator of pore space in soils useable by nematodes. *Nematol.* 22, 133-137.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994 - Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1997 - Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecol.*, 78, 1946-1957.
- Jouquet P., Traoré S., Choosai C., Hartmann C., Bignell D., 2011 - Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *Europ. J. Soil Biol.*, 47, 215-222.
- Juyal A., Eickhorst T., Falconer R., Baveye P.C., Spiers A., Otten W., 2018) Control of pore geometry in soil microcosms and its effect on the growth and spread of *Pseudomonas* and *Bacillus* sp. *Frontiers Environ. Sci.*, 6, 73.
- Juyal A., Otten W., Baveye P.C., Eickhorst T., 2020) Influence of soil structure on the spread of *Pseudomonas fluorescens* in soil at microscale. *Europ. J. Soil Sci.*, DOI: 10.1111/ejss.12975.
- Kallenbach C.M., Grandy A.S., Frey S.D., Diefendorf A.F., 2015 - Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation. *Soil Biol. Biochem.*, 91, 279-290.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Phil. Trans. Royal Soc. London. Series B, Biol. sci.*, 363, 685-701.
- Kleber M., Sollins P., Sutton R., 2007 - A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochem.*, 85, 9-24.
- Lange M., Eisenhauer N., Sierra C.A., Bessler H., Engels C., Griffiths R.I., Mellado-Vásquez P.G., Malik A.A., Roy J., Scheu S., Steinbeiss S., Thomson B.C., Trumbore S.E., Gleixner G., 2015 - Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nat. Comm.*, 6, 1-8.
- Lavelle P., Bignell D.E., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S., 1997a - Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33, 159-193.
- Lavelle P., 1997b - Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. In *Advances in ecological research* (Vol. 27, pp. 93-132) Academic Press.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil ecology*. Springer Science & Business Media, 654 p.
- Lavelle P., 2002 - Functional domains in soils. *Ecol. Res.*, 17, 441-450
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J.J., McKey D., Mathieu J., Velásquez E., Zangerlé A., 2016 - Ecosystem engineers in a self-organized soil: a review of concepts and future research questions. *Soil Sci.*, 181, 91-109.
- Lavelle P., Spain A., Fonte S., Bedano J.C., Blanchart E., Galindo V., Grimaldi M., Jiménez J.J., Velásquez E., Zangerlé A., 2020) Soil aggregation, ecosystem engineers and the C cycle. *Acta Oecologica*, 105, 103561.
- Le Bayon R.C., Moreau S., Gascuel-Odoux C., Binet F., 2002 - Annual variations in earthworm surface-casting activity and soil transport by water runoff under at temperate maize agroecosystem. *Geoderm.*, 106, 121-135.
- Le Bissonnais Y.L., 1996 - Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology. *Eur. J. Soil Sci.*, 47, 425-437.

- Lee K.E., Foster R.C., 1991 - Soil fauna and soil structure. *Soil Res.*, 29, 745-775.
- Lehmann J., Kleber M., 2015 - The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, 60-68.
- Lehmann A., Zheng W., Rillig M.C., 2017 - Soil biota contributions to soil aggregation. *Nat. Ecol. Evol.*, 1, 1828-1835.
- Lehmann A., Zheng W., Ryo M., Soutschek K., Roy J., Rongstock R., Maaß S., Rillig M.C., 2020 - Fungal Traits Important for Soil Aggregation. *Front. Microbiol.*, 10, 2904.
- Linder M.B., Szilvay G.R., Nakari-Setälä T., Penttilä M.E., 2005 - Hydrophobins: the protein-amphiphiles of filamentous fungi. *FEMS Microbiol. Rev.*, 29, 877-896.
- Loranger G., Ponge J.F., Blanchart É., Lavelle P., 1998 - Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biol. Fertil. Soils*, 27, 21-26.
- Lucas M., Schlüter S., Vogel H.J., Vetterlein D., 2019 - Soil structure formation along an agricultural chronosequence. *Geoderma*, 350, 61-72.
- Maaß S., Caruso T., Rillig M.C., 2015) Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiol.*, 58, 59-63.
- Maire V., Alvarez G., Colombet J., Comby A., Despinasse R., Dubreucq E., Joly M., Lehours A.-C., Perrier V., Shahzad T., Fontaine S., 2013 - An unknown oxidative metabolism substantially contributes to soil CO₂ emissions. *Biogeosci.*, 10, 1155-1167.
- Malik A.A., Martiny J.B.H., Brodie E.L., Martiny A.C., Treseder K.K., Allison S.D., 2019 - Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J.*, 14, 1-9.
- Maraun M., Alpehi J., Bonkowski M., Buryn R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S., 1999 - Middens of the earthworm *L. terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and Mesofauna in forest soil. *Pedobiol.*, 43, 276-287.
- Marumoto T., Anderson J.P.E., Domsch K.H., 1982 - Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 14, 469-475.
- Maron P.A., Amadou S., Kaisermann A., Lévêque J., Mathieu O., Guigue J., Karimi B., Bernard L., Dequiedt S., Terrat S., Chabbi A., Ranjard L., 2018 - High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning. *Applied Environ. Microbiol.*, 84, e02738-17.
- Matz C., Kjelleberg S., 2005 - Off the hook-how bacteria survive protozoan grazing. *Trends in Microbiol.*, 13, 302-307.
- Mele G., Buscemi G., Gargiulo L., Terribile F., 2021 - Soil burrow characterization by 3D image analysis: Prediction of macroinvertebrate groups from biopore size distribution parameters. *Geoderma*, 404, 115292.
- Miller R.M., Jastrow J.D., 2000 - Mycorrhizal Fungi Influence Soil Structure. *In: Y. Kapulnik, & D. D. Douds, Eds., Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, 3-18. Dordrecht: Kluwer Academic. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-0776-3_1
- Molla M.A.Z., Chowdhury A.A., Islam A., Hoque S., 1984 - Microbial mineralization of organic phosphate in soil. *Plant Soil*, 78, 393-399.
- Moldrup P., Olesen T., Komatsu T., Schjønning P., Rolston D.E., 2001 - Tortuosity, diffusivity, and permeability in the soil liquid and gaseous phases. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 65, 613-629.
- Moldrup P., Olesen T., Schjønning P., Yamaguchi T., Rolston D., 2000 - Predicting the gas diffusion coefficient in undisturbed soil from soil water characteristics. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 64, 94-100.
- Morriën E., Hannula S.E., Snoek L.B., Helmsing N.R., Zweers H., De Hollander M., Soto R.L., Bouffaud M.-L., Buée M., Dimmers W., Duyts H., Geisen S., Girlanda M., Griffiths R.I., Jørgensen H.-B., Jensen J., Plassart P., Redecker D., Schmelz R.M., Schmidt O., Thomson B.C., Tisserant E., Uroz S., Winding A., Bailey M.J., Bonkowski M., Faber J.H., Martin F., Lemanceau P., de Boer W., van Veen J.A., van der Putten W.H., 2017 - Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nat. Comm.*, 8, 1-10
- Myers H.E., 1937 - Physicochemical reactions between organic and inorganic soil colloids as related to aggregate formation. *Soil Sci.* 44, 331-359.
- Nielsen U.N., Ayres E., Wall D.H., Bardgett R.D., 2011 - Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *Europ. J. Soil Sci.*, 62, 105-116.
- Nunan N., 2017 - The microbial habitat in soil: Scale, heterogeneity and functional consequences. *J. Plant Nut. Soil Sci.*, 180, 425-429.
- Nunan N., Leloup J., Ruamps L.S., Pouteau V., Chenu C., 2017 - Effects of habitat constraints on soil microbial community function. *Sci. reports*, 7, 1-10.
- Nunan N., Schmidt H., Raynaud X., 2020 - The ecology of heterogeneity: soil bacterial communities and C dynamics. *Phil. Trans. Royal Soc. London Series B Biol. Sci.*, 375, 20190249.
- Oades J.M., 1993 - The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *In Soil Structure/soil biota interrelationships* (pp. 377-400 - Elsevier.
- Oades J.M., Gillman G.P., Uehara G., 1989 - Interactions of soil organic matter and variable-charge clays. *In: Coleman, D.C., Oades, J.M., Uehara, G. (Eds.), Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. Hawaii Press, Honolulu, pp. 69-95.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J.-L., De Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandel E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Miko L., Montanarella L., Moreira F.M.S., Ramirez K.S., Scheu S., Singh B.K., Six J., van der Putten W.H., Wall D.H. (Eds.), 2016 - Global Soil Biodiversity Atlas. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp.
- Philippot L., Spor A., Hénault C., Bru D., Bizouard F., Jones C.M., Sarr, A., Maron P.A., 2013 - Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME J.*, 7, 1609.
- Quenea K., Derenne S., Largeau C., Rumpel C., Mariotti A., 2005 - Spectroscopic and pyrolytic features and abundance of the macromolecular refractory fraction in a sandy acid forest soil (Landes de Gascogne, France). *Organ. Geochem.*, 36, 349-362.
- Rabot E., Wiesmeier M., Schlüter S., Vogel H.J., 2018 - Soil structure as an indicator of soil functions: a review. *Geoderma*, 314, 122-137.
- Ranjard L., Richaume A., 2001 - Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. *Res. microbiol.*, 152, 707-716.
- Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.A., Ranjard L., Chemidlin N., Lelièvre M., Dequiedt S., Ramarason V.H., Marsden C., Becquer T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018 - Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *The ISME J.*, 12, 451-462.
- Reiss J., Bridle J.R., Montoya J.M., Woodward G., 2009 - Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol. Evol.*, 24, 505-514.
- Rillig M.C., Mummey D.L., 2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.*, 171, 41-53.
- Rønn R., McCaig A.E., Griffiths B.S., Prosser J.I., 2002 - Impact of protozoan grazing on bacterial community structure in soil microcosms. *Appl. Environ. Microb.*, 68, 6094-6105.
- Ruamps L., Nunan N., Chenu C., 2011 - Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biol. Biochem.*, 43, 280-286.
- Rubinstein R.L., Kadlak A.L., Cousens V.C., Gage D.J., Shor L.M., 2015 - Protist-facilitated particle transport using emulated soil micromodels. *Environ. Sci. Technol.*, 49, 1384-1391.
- Sagi N., Grünzweig J.M., Hawlena D., 2019 - Burrowing detritivores regulate nutrient cycling in a desert ecosystem. *Proc R Soc B*, 286(1914)
- Salmon S., 2004 - The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of food resources or of habitat? *Biol. Fertil. soil*, 40, 323-333.

- Salmon S., Geoffroy J.J., Ponge J.F., 2005 - Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms. *Soil Biol. Biochem.*, 37, 487-495.
- Sanders D., Jones C.G., Thébault E., Bouma T., van der Heide T., van Belzen J., Barot S., 2014 - Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos* 123, 513-524.
- Scheu S., 2002 - The soil food web: structure and perspectives. *Europ. J. soil biol.*, 38, 11-20.
- Scheu S., Setälä H., 2002 - Multitrophic interactions in decomposer food. *In: Multitrophic level interactions*, edited by Tscharntke, T., Hawkins, B. A. Cambridge University Press, 223 p.
- Schimel J.P., Schaeffer S.M., 2012 - Microbial control over carbon cycling in soil. *Front Microbiol.* 3, 1-11.
- Schlüter S., Zawallich J., Vogel H.J., Dörsch P., 2019 - Physical constraints for respiration in microbial hotspots in soil and their importance for denitrification. *Biogeosci.*, 16, 3665-3678.
- Semchenko M., Lef J.W., Lozano Y.M., Saar S., Davison J., Wilkinson A., Jackson B.G., Pritchard W.J., De Long J.R., Oakley S., Mason K.E., Ostle N.J., Baggs E.M., Johnson D., Fierer N., Bardgett R.D., 2018 - Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland. *Sci. Adv.*, 4, eaau4578.
- Setälä H., McLean M.A., 2004 - Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia*, 139, 98-107.
- Siddiky M.R.K., Schaller J., Caruso T., Rillig M.C., 2012 - Arbuscular mycorrhizal fungi and collembola non-additively increase soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 47, 93-99.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K., 2004 - A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Till. Res.*, 79, 7-31.
- Smith V.C., Bradford M.A., 2003 - Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *App. Soil Ecol.*, 24, 197-203.
- Sandhya V., Ali S., 2014 - Exopolysaccharide production by drought tolerant *Bacillus* spp. and effect on soil aggregation under drought stress. *J. Microbiol. Biotech. Food Sci.*, 4, 51-57.
- Tecon R., Or D., 2016 - Bacterial flagellar motility on hydrated rough surfaces controlled by aqueous film thickness and connectedness. *Sci. Rep.*, 6, 1-11.
- Tecon R., Or D., 2017 - Biophysical processes supporting the diversity of microbial life in soil. *FEMS Microbiol. Rev.* 41, 599-623.
- Thakur M.P., Geisen S., 2019 - Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends microbiol.*, 27, 771-780.
- Toyota A., Kaneko N., Ito M.T., 2006 - Soil ecosystem engineering by the train millipede *Parafontaria laminata* in a Japanese larch forest. *Soil Biol. Biochem.*, 38, 1840-1850.
- Tisdall J.M., Smith S.E., Rengasamy P., 1997 - Aggregation of soil by fungal hyphae. *Soil Res.*, 35, 55-60.
- Utomo W.H., Dexter A.R., 1982 - Changes in soil aggregate water stability induced by wetting and drying cycles in non-saturated soil. *J. Soil Sci.* 33, 623-637.
- 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.
- Vogel C., Mueller C., Höschen C., Buegger F., Heister K., Schulz S., Schlöter M., Kögel-Knabner I., 2014 - Submicron structures provide preferential spots for carbon and nitrogen sequestration in soils. *Nat Commun*, 5, 10.1038/ncomms3947.
- Wagg C., Bender S.F., Widmer F., van der Heijden M.G., 2014 - Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 111, 5266-5270.
- Wagg C., Schlaeppi K., Banerjee S., Kuramae E.E., van der Heijden M.G.A., 2019 - Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat. Comm.*, 10, 4841.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Nicholson K.S., 1997 - Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, 79, 247-258.
- Wardle D.A., 2002 - *Communities and ecosystems: Linking aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Wardle D.A., Yeates G.W., Barker G.M., Bonner K.I., 2006 - The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol. Biochem.*, 38, 1052-1062.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Freitag T., Guillaumaud N., Le Roux X., 2006 - Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environ. Microbiol.*, 8, 2162-2169.
- Wolters V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *Europ. J. Soil Biol.*, 37, 221-227.
- Wurst S. (2010). Effects of earthworms on above-and belowground herbivores. *Applied Soil Ecol.*, 45, 123-130.
- Yudina A., Kuzyakov Y. (2019). Saving the face of soil aggregates. *Glob. Change Biol.*, 25, 3574-3577.
- Zimmerman A.R., Chorover J., Goyne K.W., Brantley S.L. (2004). Protection of mesopore-adsorbed organic matter from enzymatic degradation. *Environ. Sci. Technol.*, 38, 4542-4548.
- Zanella A., Ponge J.-F., Jabiol B., Sartori G., Kolb E., Gobat J.-M., Le Bayon R.-C., Aubert M., De Waal R., Van Delft B., Vacca A., Serre G., Chersich S., Andreetta A., Cools N., Englisch M., Hager H., Katzensteiner K., Brêthes A., De Nicola C., 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., Raffaella D., Bolzonella C., Pizzeghello D., Carletti P., Langohr R., Cattaneo D., Nardi S., Nicolini G., Viola F. (2018) Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms—Specific terms and diagnostic horizons. *Applied Soil Ecol.*, 122, 56-74.