



HAL
open science

Rôle de la diversité des vers de terre dans le fonctionnement des sols : application à l'ingénierie pédologique.

José Hilário Rocha Araujo

► **To cite this version:**

José Hilário Rocha Araujo. Rôle de la diversité des vers de terre dans le fonctionnement des sols : application à l'ingénierie pédologique.. Sciences agricoles. Université Paris-Est Créteil Val-de-Marne - Paris 12, 2022. Français. NNT : 2022PA120024 . tel-04135830

HAL Id: tel-04135830

<https://theses.hal.science/tel-04135830v1>

Submitted on 21 Jun 2023

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.



THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PARIS EST CRETEIL

École Doctorale Sciences, Ingénierie et Environnement

Contrat CIFRE Est-Ensemble – IEES-Paris

Présentée par

José Hilário ROCHA ARAUJO

Pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université Paris Est Créteil

Rôle de la diversité des vers de terre dans le fonctionnement des sols : application à l'ingénierie pédologique

Soutenue publiquement le 27 septembre 2022 à l'Université Paris Est Créteil

Devant le jury composé de :

Jérôme Cortet	Professeur, Université Paul Valérie	Rapporteur
Estelle Forey	Maîtresse de Conférences, Université de Rouen	Rapporteur
Françoise Binet	Directrice de Recherche, CNRS	Examinatrice
Philippe Mora	Professeur, UPEC	Examineur
Lise Dupont	Maîtresse de Conférences, UPEC	Directrice
Thomas Lerch	Maître de Conférences, UPEC	Co-encadrant



Université Paris Est Créteil

Ecole Doctorale Sciences, Ingénierie et Environnement

**Rôle de la diversité des vers de terre dans le
fonctionnement des sols : application à
l'ingénierie pédologique**

Thèse effectuée à l'Institut d'Ecologie et de Sciences de l'Environnement de Paris

Équipe Biogéographie et Diversité des Interactions de sol

61 Avenue du Général de Gaulle, 94000 Créteil

32 Avenue Henri Varagnat, 93140 Bondy

Rôle de la diversité des vers de terre dans le fonctionnement des sols :

application à l'ingénierie pédologique

Résumé

La construction de sols pour les espaces verts urbains est une solution possible pour réduire l'impact environnemental de l'urbanisation. Elle permet à la fois de recycler les déchets inertes des travaux publics dans une démarche d'économie circulaire et de répondre à la demande d'espaces végétalisés en ville sans dégrader les zones rurales qui sont jusqu'à présent les sources de terre dite « végétale ». Les travaux de cette thèse s'inspirent de l'ingénierie écologique en prenant en compte le rôle de la diversité des vers de terre dans le fonctionnement des sols. Pour mener à bien ce projet, plusieurs étapes ont été nécessaires pour arriver aux perspectives d'application technique. Tout d'abord, une revue systématique de la littérature a permis de révéler le besoin d'accroître les connaissances fondamentales sur l'écologie fonctionnelle des vers de terre. Une première expérience, menée sur des sols naturels en conditions contrôlées avec des espèces classiquement classées comme anéciques, endogés et des épigées, a démontré que la texture du sol module les effets des différentes espèces et également leurs interactions, avec des conséquences significatives sur la structure du sol, la décomposition de la matière organique et la rétention en eau. Une seconde expérience en mésocosmes, a montré que la quantité de matière organique apportée sous forme de compost aux terres excavées influence les effets des vers de terre sur la fertilité des sols construits et que cela se traduit par la modification du développement racinaire d'une plante de prairie. L'application au terrain a été effectuée dans le cadre de deux expériences dans lesquels l'influence du taux de compost dans les sols construits a été testée. La première menée en bacs de culture à l'extérieur s'intéresse à l'influence de la communauté de vers sur la diversité de la couverture végétale. La seconde menée in situ dans le parc de Bondy vise à évaluer l'attractivité des sols construits vis-à-vis de la communauté locale de vers de terre. Les résultats de ces expériences toujours en cours permettront de confirmer ceux obtenus en laboratoire. L'ensemble de ces travaux de thèse soutiennent l'hypothèse selon laquelle la diversité des vers de terre est un aspect important à considérer dans la formation des sols et ouvre de nouvelles perspectives en matière d'ingénierie pédologique.

Mots-clés : Ingénierie écologique, sols construits, vers de terre, diversité, écologie fonctionnelle, production primaire, structure physique, décomposition de la matière organique

The role of earthworm diversity in soil functioning: application to soil engineering

Abstract

The construction of soils for urban green spaces is a possible solution to reduce the environmental impact of urbanization. It allows both to recycle inert waste from public works in a circular economy approach and to meet the demand for vegetated spaces in cities without degrading rural areas, which are until now the sources of so-called "topsoil". The work of this thesis is inspired by ecological engineering by taking into account the role of earthworm diversity in soil functioning. To carry out this project, several steps were necessary to arrive at the technical application perspectives. First, a systematic review of the literature revealed the need to increase the fundamental knowledge on the functional ecology of earthworms. A first experiment, conducted on natural soils under controlled conditions with anecic, endogeic and epigeic species, demonstrated that soil texture modulates the effects of the different species and also their interactions, with significant consequences on soil structure, organic matter decomposition and water retention. A second experiment in mesocosms showed that the amount of organic matter added in the form of compost to excavated soil influences the effects of earthworms on the fertility of constructed soils and that this is reflected in the modification of the root development of a grassland plant. The application to the field was carried out in two experiments in which the influence of the compost rate in constructed soils was tested. The first was conducted in outdoor growing bins and looked at the influence of the worm community on the diversity of the plant cover. The second, conducted in situ in Bondy Park, aims to evaluate the attractiveness of constructed soils to the local earthworm community. The results of these experiments, which are still in progress, will confirm those obtained in the laboratory. All of this work supports the hypothesis that earthworm diversity is an important aspect to consider in soil formation and opens new perspectives in soil engineering.

Keywords: Ecological engineering, constructed soils, earthworms, diversity, functional ecology, primary production, soil physical structure, organic matter decomposition.

O papel da diversidade de minhocas no funcionamento do solo: aplicação à engenharia do solo

Resumo

A construção de solos para espaços verdes urbanos é uma solução possível para reduzir o impacto ambiental da urbanização. Permite tanto reciclar terras de escavação inertes de obras públicas, à partir de uma abordagem de economia circular, como satisfazer a procura de solos para a criação de espaços verdes nas cidades sem degradar as zonas rurais que são até agora as fontes dos solos férteis. O trabalho desta tese é inspirado pela engenharia ecológica, levando em conta o papel da diversidade de minhocas no funcionamento do solo. Para realizar este projeto, foram necessárias várias etapas para se chegar às perspectivas técnicas de aplicação. Em primeiro lugar, uma revisão sistemática da literatura revelou a necessidade de aumentar os conhecimentos fundamentais sobre a ecologia funcional das minhocas. Em seguida, uma primeira experiência, realizada em solos naturais sob condições controladas com espécies anecícs, endógenas e epigeóticas, demonstrou que a textura do solo modula os efeitos das diferentes espécies e também as suas interações, com consequências significativas na estrutura do solo, decomposição da matéria orgânica e retenção de água. Uma segunda experiência em mesocosmos mostrou que a quantidade de matéria orgânica adicionada sob a forma de composto à terra escavada influencia os efeitos das minhocas na fertilidade dos solos construídos e que isto se reflete na modificação do desenvolvimento radicular de uma planta de pradaria. A aplicação no terreno foi realizada em duas experiências nas quais foi testada a influência da dose de composto nos solos construídos. A primeira experiência foi conduzida em caixotes de cultivo ao ar livre e analisou a influência da assemblagem na diversidade da cobertura vegetal. O segundo, realizado in situ no Parque Bondy, visa avaliar a atratividade dos solos construídos para a comunidade local de minhocas. Os resultados destas experiências, que estão ainda em curso, permitirão confirmar os obtidos em laboratório. Todo este trabalho de tese apoia a hipótese de que a diversidade de minhocas é um aspecto importante a considerar na formação do solo e abre novas perspectivas na engenharia do solo.

Palavras-chave : engenharia ecológica, solos construídos, minhocas, diversidade, ecologia funcional, produção primária, estrutura física, decomposição de matéria orgânica

Table des matières

Résumé	2
Abstract.....	3
Resumo	4
Table des figures.....	10
Table des tableaux	12
Remerciements	14
Avant-propos	147

Introduction générale

I. Les sols au cœur de la transition écologique.....	21
I.1 Enjeux des sols dans la transition écologique.....	23
I.2 Préservation des sols face à l'urbanisation	27
I.3 Demande de sols en ville	29
II. Biodiversité et fonctionnement des sols.....	31
II.1. Lien entre biodiversité et fonctions des écosystèmes	31
II.2. Le sol, un habitat complexe et évolutif.....	36
II.3. La biodiversité du sol.....	38
II.4. Diversité des vers de terre.....	40
II.5. Rôle des vers de terre sur le fonctionnement du sol	42
III. Ingénierie écologique pour la construction des sols.....	46

III.1.	Enjeux de la construction des sols.....	46
III.2.	Créer des sols, une démarche d'ingénierie écologique	47
III.3.	Matériaux parentaux des sols construits.....	49
III.4.	Les organismes accélérateurs de l'évolution des sols construits.....	51
IV.	Positionnement et structure de la thèse	53

Chapitre 1 :

	Revue de la littérature sur les effets de la diversité fonctionnelle des vers de terre.....	57
I.	Introduction	59
II.	Material and methods	63
III.	Results	64
III.1.	Bibliometric analyses	64
III.2.	Specific effects of earthworms	65
III.3.	Effects of earthworms physical interaction	69
IV.	Discussion	72
IV.1.	Functional traits perform different functions	72
IV.2.	Effects of interactions.....	73
IV.3.	Relevance of reintroduction for ecological engineering	74

Chapitre 2 :

	Interactions entre espèces de vers de terre appartenant à différentes catégories écologiques influencent le fonctionnement du sol	75
I.	Introduction	77
II.	Materials and methods	80

II.1.	Soils and earthworms	80
II.2.	Experimental design.....	81
II.3.	CO ₂ emissions and water retention measurements	82
II.4.	X-ray tomography	83
II.5.	Statistical analysis	84
III.	Results	85
III.1.	Porosity analysis.....	85
III.2.	CO ₂ emissions associated with soil type and with earthworms	94
III.3.	Water retention	96
IV.	Discussion	97
IV.1.	Types of interactions depend on community composition.....	97
IV.2.	Different kind of interactions differently impact soil functions.....	98
IV.3.	Soil texture modulates interaction effects	100
V.	Conclusion and perspectives	102

Chapitre 3 :

	L'effet des interactions des vers de terre sur le sol est modulé par la quantité de matière organique	104
I.	Introduction	106
II.	Materials and methods	110
II.1.	Parent materials.....	110
II.2.	Experimental design.....	111
II.3.	Plant biomass and roots size distribution.....	112

II.4.	Aggregates size distribution.....	113
II.5.	Statistical analysis.....	113
III.	Results.....	115
III.1.	Primary production.....	115
III.2.	Water content dynamics.....	116
III.3.	Roots size distribution.....	117
III.4.	Soil aggregation.....	119
IV.	Discussion.....	122
IV.1.	Earthworms interactions determine soil physical structure.....	122
IV.2.	Organic matter influences earthworm's interaction effects.....	122
IV.3.	Plants reshape earthworms structure.....	124
V.	Conclusion.....	124

Conclusions générales et perspectives

I.	Les sols construits sont déjà une réalité.....	126
II.	Etat de lieu sur l'écologie fonctionnelle des vers de terre.....	127
III.	Apports à l'ingénierie écologique.....	131
	Références bibliographiques.....	134

Annexes

Annexe 1 :	Inventaire des espèces les plus abondantes dans le parc de Bondy.....	151
Annexe 2 :	Protocole pour évaluer la survie et l'activité des 3 espèces de vers de terre.....	152
Annexe 3 :	Survie et activité des 3 espèces de vers de terre dans les 6 sols étudiés.	153
Annexe 4 :	Mésocosmes de l'expérience avec des sols naturels (chapitre 2).....	154

Annexe 5 : Diffraction des rayons X et spectrométrie infrarouge des terres excavées ..	155
Annexe 6 : Photographie de fragments d'EDH observés par MEB	156
Annexe 7. Mésocosmes de l'expérience avec des sols construits (chapitre 3).....	157
Annexe 8 : Evolution de la demande en eau des sols construits.....	158
Annexe 9 : Structure racinaire et agrégation des sols du chapitre 3.	159
Annexe 10 : Expérience in situ de colonisation des sols construits.....	160
Annexe 11 : Expérience sur bacs de culture	163
Annexe 12 : article sur des sols construits destinés à l'agriculture urbaine.....	164

Table des figures

Introduction générale

Figure 1. Six des neuf limites planétaires ont été dépassés	22
Figure 2. Services écosystémiques assurés par le bon fonctionnement des sols	24
Figure 3. Potentiel des sols urbain en services écosystémiques.....	31
Figure 4. Relation entre le fonctionnement des écosystèmes et la biodiversité.	34
Figure 5. Triangle des catégories écologiques des vers de terre	42
Figure 6. L'influence de la structure du sol sur les interactions trophiques.	43
Figure 7. Hiérarchie de l'auto-organisation du système sol.	45
Figure 8. Positionnement de la thèse	54

Chapitre 1

Figure 1. Number of studies reviewed grouped by five-year period and by continent.	64
Figure 2. Number of papers per species studied regarding earthworm effects	65

Chapitre 2

Figure 1. Tomographic images of the samples.	85
Figure 2. Total porosity according to earthworm treatments for each soil	86
Figure 3. Mean distribution of biopores along the soil depth.	89
Figure 4. Porosity associated with each species in each soil at different depths.	90
Figure 5. Evolution of CO ₂ emission during 14 months	93
Figure 6. Cumulative CO ₂ emissions	94

Figure 7. Reduction of the amount of water retained in the soils after irrigation..... 95

Chapitre 3

Figure 1. Shoots and roots biomass of ryegrass. 114

Figure 2. PCA of root lengths according to % GWC and earthworms. 116

Figure 3. PCA of root lengths according to earthworms in each soil..... 117

Figure 4. PCA of multivariate size aggregates according to earthworms without plants.119

Figure 5. PCA of multivariate size aggregates according to earthworms with plants.....120

Conclusions générales et perspectives

Figure 1. Les fonctions associées aux différents groupes fonctionnels sont inconnues.... 126

Figure 2. Fonctionnement autoorganisé des sols représentés à différentes échelles 129

Table des tableaux

Chapitre 2

Table 1. Physical and chemical properties of the three natural soils.	80
Table 2. Parameters analyzed: porosity, cumulative CO ₂ emissions and water loss.	87

Chapitre 3

Table 1. Physiochemical properties of the three constructed soils.	110
Table 3. Proportion of soil weight lost as water.....	115

Remerciements

Ces trois dernières années sont passées si vite... ce fut une expérience personnelle et professionnelle intense et très enrichissante. Je suis profondément reconnaissant envers tous ceux qui m'ont aidé à réaliser ce rêve.

Je tiens tout d'abord à remercier mes encadrants scientifiques, qui m'ont toujours traité d'égal à égal et m'ont fait me sentir plus comme un collègue que comme un doctorant. Je remercie beaucoup ma directrice Lise Dupont pour sa confiance, sa disponibilité et sa rigueur. Son encadrement a toujours été très précis et bienveillant. Un grand merci également à mon co-encadrant de thèse Thomas Lerch pour avoir conçu ce projet et m'avoir accompagné tout au long de sa durée avec beaucoup de passion pour la science. Sa confiance et son soutien ont été fondamentaux pour mon apprentissage et mon choix de suivre cette voie.

Je tiens à remercier Est-Ensemble pour son soutien dans cette recherche et pour son intérêt à s'investir dans le développement durable du territoire. Merci à Véronique Ragusa-Bartolone, Delphine Gemon, Leslie Petitjean et Julie Ginesty, de la Direction de l'Environnement et de l'Écologie Urbaine, qui m'ont encadré ces trois années au sein de la collectivité.

J'exprime toute ma reconnaissance aux membres du jury, Estelle Forey et Jérôme Cortet, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit, Françoise Binet et Philippe Mora, pour avoir accepté d'être examinateurs de ce travail de thèse. C'est un grand honneur de défendre mes travaux de thèse devant vous.

Je souhaiterais remercier Jérôme Mathieu, Benjamin Pey et Christian Hartmann, qui ont énormément contribué au ré-encadrement de mes travaux lors des comités de pilotage de thèse. J'en profite pour remercier la disponibilité et la précieuse collaboration de Yvan Capowiez sur les images tomographiques, qui ont permis de valoriser les résultats que je présente ici. Merci

aussi à Patrick Lavelle pour les échanges qui nous ont rassurés.

Le travail et le quotidien furent plus plaisants grâce aux nombreux stagiaires ayant contribué à la réalisation des expériences. Je tiens donc à remercier chacun d'entre eux, en ordre chronologique. Merci à Khady Diedhiou, pour son aide à la revue de littérature, pendant son stage qui a dû se dérouler à distance ; Martin Guichard, pour son implication dans le développement des capteurs low-cost pour la respiration des sols ; Chirel Sroussi, pour la caractérisation des microbiotes associés aux différentes espèces de vers de terre ; Marie Vidalenc, pour les longues mesures de respirométrie avec le LI-COR ; Thilini Dias, pour son implication dans la mise en place de l'expérience en phytotron et celles en extérieur ; Alexandrine Schneider, pour son enthousiasme et les nombreux coups de mains sur tous les fronts ; Emma Bernard, pour sa rigoureuse conduite de l'expérience de survie et activité des vers de terre, ainsi que le suivi de l'expérience phytotron ; Lisa Meyer, pour sa motivation et sa patience dans les analyses racinaires et d'agrégation ; enfin, Telina Fy Ialison, pour sa joie et contribution aux semis dans les expériences en laboratoire et à l'extérieur. Ce fut de très enrichissants échanges.

Un grand merci à tous mes collègues de l'IRD, qui m'ont si bien accueilli depuis le premier jour où j'y ai mis les pieds, lors de mon stage M2 en 2017. J'exprime ma reconnaissance à Anne Pando, Thierry Desjardins et Christian Hartmann pour les chaleureuses collaborations et leur amitié depuis le début. Merci aussi à Henri Robain pour les nombreuses leçons sur les sols. Je tiens à remercier la collaboration des collègues qui ont contribué à générer les nombreuses données de ces travaux, ainsi qu'à encadrer nos stagiaires : Magloire Mandeng-Yogo, Thierry Pilorges, Fethiye Cetin, Sandrine Caquinou, Hanane Aroui-Boukbida, Mercedes Mendez, Angélique Boutelle et Irina Djouaev.

Merci beaucoup à Gorge De Noni, ancien délégué régional de l'IRD-Bondy, qui m'a encouragé et contribué à démarrer ce projet de doctorat. De même, je remercie Bruno Bordage

et Ana Claudia Fonseca, qui l'ont succédé et qui ont toujours soutenu nos recherches. Merci aussi à Emma Rochelle-Newall, responsable d'iEES-Paris à l'IRD, pour son support administratif. Je tiens aussi à remercier Michèle Bouchez, Alexandre Bisquerra, Laure Kpenou, Huguette Fenneteau, Véronique Fournier, Annabelle Oliveira, Moustakaly Fadjeleabasse, Sandrine Vallat et Murielle Honoré, pour tout le support administratif et logistique. Enfin, merci Annette Thiébaud pour tous les délicieux plats du midi.

Je suis aussi reconnaissant envers tous mes collègues de l'équipe Biodis que je n'ai pas encore mentionné et qui m'ont si bien accueilli parmi eux avec beaucoup de bienveillance : Naoise Nunan, Virginie Leroy, Yoan Fourcade, Agnès Gigon, Mamadou Gueye, Irina Mikajlo et Jean-François Printanier. Merci à mes collègues doctorants de l'équipe, Fatima El Mekdad et Damien Gergonne, qui sont très forts et encourageants. Je prolonge mes remerciements à tous les doctorants d'iEES-Paris que j'ai pu côtoyer lors de journées de retraite de jeunes chercheurs. Ces journées-là étaient de belles bouffés d'air.

Je finis en remerciant ma famille Brésilienne pour leur soutien dans tous mes choix, et ma merveilleuse famille Bretonne qui m'a toujours inspiré et aidé tout au long de ces trois années de travail. Enfin, pour tout ce qu'ils représentent pour moi, je dédie cette thèse à ma chérie Gabriella et mon petit trésor João-Gabriel.

Avant-propos

Ce travail de thèse s'est déroulé dans le cadre d'une Convention Industrielle de Formation par la Recherche (CIFRE) conclue entre l'Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (IEES-Paris, UMR 7618 : SU-CNRS-UPEC-INRAe-IRD-UPC) et l'Etablissement Public Territorial (EPT) Est-Ensemble. Le Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation (MESRI) a confié à l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) la mise en œuvre du dispositif CIFRE. Ce contrat de collaboration entre Est-Ensemble et IEES-Paris a débuté le 4 novembre 2019.

Est Ensemble est une structure intercommunale française, créée le 1er janvier 2016 dans le cadre de la mise en place de la métropole du Grand Paris et située dans le département de la Seine-Saint-Denis en région Île-de-France. Elle regroupe les communes de Bagnolet, Bobigny, Bondy, Le Pré-Saint-Gervais, Les Lilas, Montreuil, Noisy-le-Sec, Pantin, Romainville. Cette structure succède à une communauté d'agglomération du même nom créée en 2010 et qui avait le même territoire. Est Ensemble regroupait en 2018 une population totale de 426 389 habitants. Parmi ses nombreuses compétences, Est Ensemble a la charge du développement infrastructurel du territoire et de la gestion de ses espaces verts. Ce territoire est très dynamique, avec une forte pression démographique et un renouvellement urbain intense. Sur les 9 villes comprises dans le périmètre d'Est-Ensemble, 11 Zones d'Aménagements Concertés et 12 Nouveaux Programmes de Renouvellement Urbain sont en cours, dans lesquels sont prévus la création d'espaces verts. L'intérêt de s'engager dans cette thèse s'inscrit dans l'orientation stratégique de mobiliser les acteurs du territoire pour impulser une transition vers une économie circulaire.

La construction de sols pour les espaces verts urbains est une solution possible pour réduire l'impact environnemental de l'urbanisation. Elle permet à la fois de recycler les déchets inertes des travaux publics et de répondre à la demande d'espaces végétalisés en ville sans

dégrader les zones rurales qui sont jusqu'à présent les sources de terre végétale. Cela représenterait un réel gain environnemental pour la mise en œuvre des trames vertes, car la préservation des espaces naturels périurbains est tout aussi nécessaire que la création de nouveaux espaces végétalisés pour accueillir la biodiversité en ville. Cependant, les gestionnaires d'espaces verts ont besoin de s'assurer que les sols construits peuvent fonctionner comme des sols naturels dans un temps relativement rapide, afin de délivrer des services écosystémiques comme l'accueil d'une diversité végétale. L'intérêt de développer une alternative à l'utilisation de terres agricoles lors de ses aménagements est le point commun de la collectivité Est Ensemble et du laboratoire IEES-Paris, dont d'un des sites (IRD de Bondy) est implanté dans le territoire.

Les recherches menées à IEES-Paris sur cette thématique ont débuté il y a une dizaine d'années. Le premier travail de thèse sur ces Technosols construits (Deeb, 2012-2015) a consisté en travaux de laboratoire qui ont permis de démontrer que l'action de vers de terre endogés sur le fonctionnement physique, chimique et biologique des sols construits à partir de terres excavées était liée à la dose de compost incorporée au mélange initial. La seconde thèse, menée en partenariat avec une entreprise ECT (Pruvost, 2015-2018), a étudié *in situ* le potentiel des sols construits à accueillir naturellement une diversité végétale et animale dans le cadre d'aménagement des prairies ou de plantations d'arbres d'alignement. Ces deux projets ont fait progresser les connaissances théoriques et pratiques sur les sols construits à partir des terres excavées du Grand Paris, et ont ainsi ouvert de nouvelles pistes de recherche en ingénierie pédologique. La présente thèse s'inscrit donc dans la continuité de ces études antérieures, incluant également mon stage de Master réalisé sur ce sujet (Araujo, 2017) et dont les résultats ont été publiés récemment (Araujo et al., 2022, Annexe 12). Cette thèse a pour principal objectif de connaître le rôle potentiel de la diversité des vers de terre sur le fonctionnement des sols, ainsi que l'influence de la texture et du taux de matière organique.

Les travaux de cette thèse s'inspirent des approches d'ingénierie écologique pour améliorer les techniques de construction de sols, en prenant en compte le rôle de la biodiversité dans la pédogénèse. Pour mener à bien ce projet, plusieurs étapes ont été nécessaires pour arriver aux perspectives d'application technique. Une première étape a été une revue systématique de la littérature, réalisée en grande partie pendant l'année 2020, perturbée par la crise sanitaire. Cette revue a révélé le besoin d'accroître les connaissances fondamentales sur l'écologie des vers de terre. Ainsi, nous avons inventorié la diversité des vers de terre dans un espace vert urbain et sélectionné les espèces les plus abondantes appartenant à différentes catégories fonctionnelles pour évaluer les effets de leurs interactions dans différents contextes. Une première expérience, menée sur des sols naturels en conditions contrôlées sur une longue période (15 mois), a démontré que la texture du sol module les effets des différentes espèces et également leurs interactions sur les propriétés des sols. Ensuite, une seconde expérience en mésocosmes, a montré que la quantité de matière organique influence les effets des vers de terre sur la fertilité des sols construits et que cela se traduit par la modification du développement racinaire d'une plante de prairie.

Le passage progressif du laboratoire au terrain se fait à travers deux expériences en extérieur, l'une semi-contrôlées dans des bacs de culture et l'autre in situ directement dans les parcs de l'IRD et du Bois de Bondy. La première s'intéresse à l'influence de la communauté de vers sur la diversité de la couverture végétale, et la seconde à l'attractivité des sols construits pour la communauté locale de vers de terre. Cependant, en raison des contraintes du calendrier, les résultats de ces deux expériences de terrain restent ne seront pas présentés dans le présent manuscrit. La mise en place de ces expérimentations durant la première année de thèse n'a pu se faire en raison de la crise sanitaire du COVID19. Nous espérons que les données que nous obtiendrons prochainement confirmeront l'hypothèse générale testée en laboratoire selon laquelle la diversité des vers de terre améliore le fonctionnement des sols construits.

Introduction générale

I. Les sols au cœur de la transition écologique

L'écologie est la science qui étudie les interactions des êtres vivants, dont l'homme, avec leur environnement (Friederichs, 1958). L'étymologie vient de la jonction des mots grecs « oikos » et « logos », signifiant littéralement l'étude de l'habitat. Cette science, de nature interdisciplinaire, est un support essentiel pour le développement d'une société plus durable puisque elle aide à comprendre l'impact des modes de vie humain sur l'environnement (Mouquet et al., 2015). À l'heure où nous percevons les effets des changements globaux causés par le développement de notre société industrielle, il est essentiel de concevoir des stratégies pour contrer cet impact. Cela passe par une meilleure compréhension et préservation des écosystèmes, et en particulier celui du sol.

L'éveil d'une conscience écologique mondiale a débuté en 1972 avec le célèbre rapport Meadows, rédigé la houlette du Club de Rome. Le constat était déjà clairement établi : le développement des sociétés humaines modifiait profondément l'équilibre naturel de l'environnement (Meadows et al., 1972). Ce premier cri d'alerte sur les limites planétaires qui étaient incompatibles avec la croissance démographique et économique n'a pas été vraiment entendu. Cinquante années se sont écoulées, au cours desquelles les effets collatéraux du développement ont fait écho aux inquiétudes concernant la durabilité de l'habitat humain. Les sphères de la gouvernance internationale se sont engagées dans des actions pour la protection de la biodiversité, notamment avec la conférence de Rio en 1992. Plus tard, d'autres engagements ont été enfin pris pour lutter contre le réchauffement climatique à travers l'Accord de Paris, lors de la COP21 en 2015. Cependant, les actions ne semblent pas être à la hauteur pour limiter le problème et les conclusions du rapport Meadows n'ont jamais été aussi pertinentes.

Depuis le début des années 1970, la population humaine a plus que doublé et l'impact de l'homme sur son environnement est si néfaste que la viabilité des êtres vivants et des sociétés humaines est désormais remise en question. Le changement climatique et le déclin massif de la biodiversité mesurés actuellement confirme ce premier constat (Pörtner et al., 2022). Une autre menace très sérieuse est la modification de l'utilisation des sols (Figure 1), que ce soit par la surexploitation de ces ressources, la pollution, l'érosion des sols nus ou par l'imperméabilisation pour installer des infrastructures urbaines. Le développement des sociétés humaines est fortement associé à la dégradation des sols. Pourtant, les besoins humains les plus essentiels dépendent du fonctionnement de ces écosystèmes, eux-mêmes modulés par la façon dont l'homme les modifie.

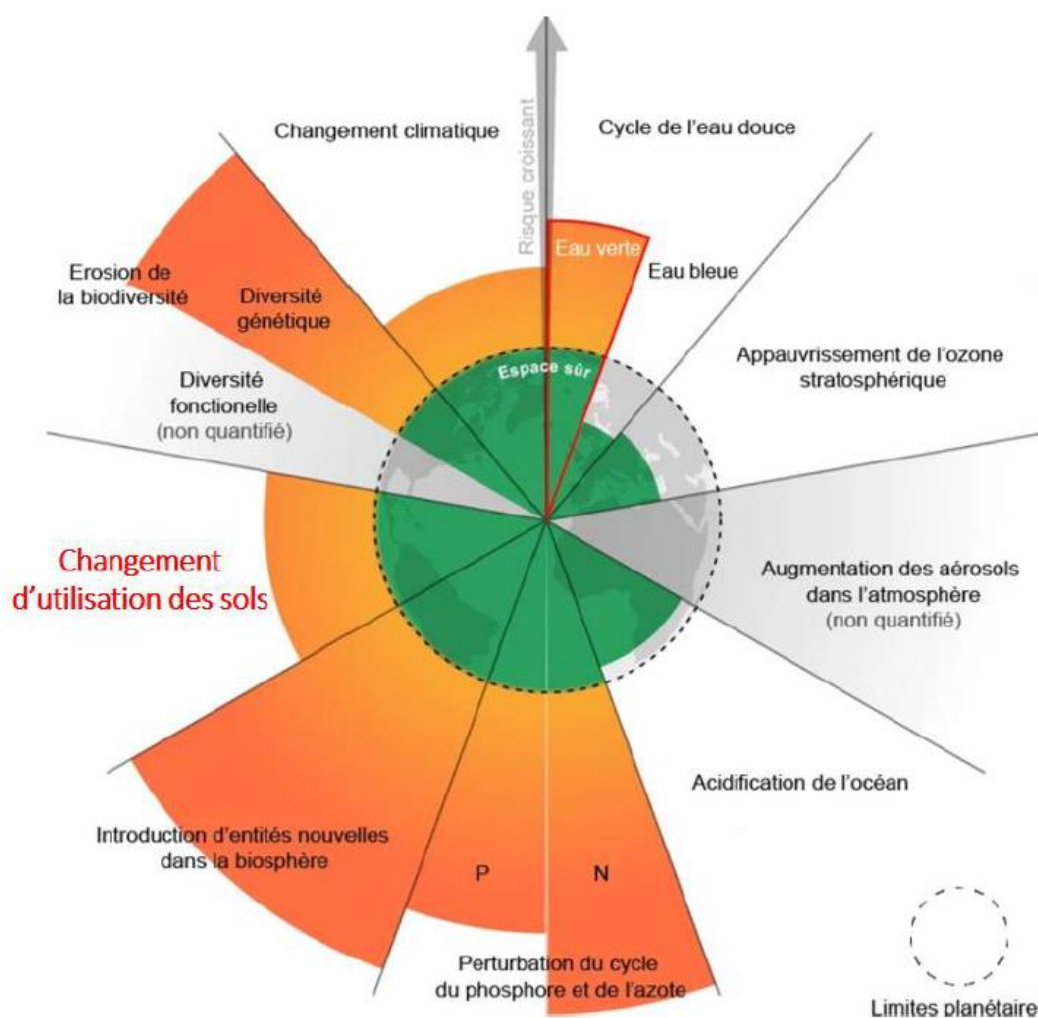


Figure 1. Six des neuf limites planétaires quantifiées ont déjà été dépassées par le développement des sociétés humaines (Crédit : J. Lokrantz/ d'après Steffen et al. 2015).

Les sols sont, entre autres, le support de plus de 90 % de l'alimentation humaine (FAO, 2013). Avec l'augmentation de la population, l'humanité est plus que jamais dépendante de leur capacité de production. Afin de concilier ce besoin dans un contexte de crise écologique, il est nécessaire de considérer les sols comme un écosystème et d'intégrer la complexité de ses éléments afin de maximiser ce qu'ils peuvent apporter comme support à la production végétale. En l'occurrence, le choix du type de culture est crucial dans ce changement de paradigme. L'agriculture peut être très productive grâce à l'association de plantes complémentaires (Bongers et al., 2021), comme c'est le cas des jardins forestiers créés par les populations autochtones du nord-ouest du Pacifique, il y a plus de 150 ans. Aujourd'hui, ils sont toujours plus productifs que les sols des forêts naturelles voisines (Armstrong et al., 2021).

La préservation des sols doit être au cœur de la transition écologique, qui est un concept de développement qui vise à intégrer la vision systémique de l'écologie dans les champs de l'économie et de la gouvernance, afin de conditionner toutes les formes de développement aux limites imposées par la résilience du système planétaire (Kemp et al., 2007; Rockström et al., 2009). Le but premier est de préserver et de rétablir la viabilité de notre habitat à toutes les échelles territoriales : locale, régionale, nationale et internationale (Bennett, 2005). En s'appuyant sur des expériences et des cycles d'apprentissage et d'adaptation, la transition écologique est une incitation à la transformation culturelle progressive qui serait capable de refonder la relation fondamentale entre l'humain et la nature (Kemp et al., 2007; Köhler et al., 2019; Markard et al., 2012).

1.1 Enjeux des sols dans la transition écologique

Les nombreux services écosystémiques fournis, directement ou indirectement, par le sol (Figure 2) sont regroupés en quatre catégories : approvisionnement, socioculturels, régulation et support (Dominati, 2013). Les produits alimentaires humains et animaux sont des ressources

produites dans les sols et font partie des services d'approvisionnement, tout comme la production de bois pour l'énergie et construction, et de fibres pour le textile. Les services socioculturels font référence aux représentations dépendantes de la manipulation du sol, qu'elles soient esthétiques, paysagères, archéologiques ou spirituelles. Les services de régulation sont liés au rôle du sol dans le maintien des processus écologiques qui assurent l'homéostasie de notre habitat, comme la régulation du niveau de carbone dans l'atmosphère, l'écoulement des eaux de pluie dans les cours d'eau ou l'accès des pollinisateurs aux plantes. Enfin, les services de support comprennent ceux qui sont nécessaires au maintien des autres services, tels que le cycle de l'eau, le cycle des nutriments et la formation du sol lui-même.



Figure 2. Services écosystémiques assurés par le bon fonctionnement des sols (adapté de la FAO, 2015).

A défaut d'une réglementation qui les protège en tant qu'écosystème, les sols continuent d'être dégradé à un rythme soutenu. Dans le monde, on considère que plus de la moitié des sols sont déjà dégradés (Rekacewicz, 2005; Scholes et al., 2018). La dégradation fait référence à la réduction de la capacité des sols à fournir des biens et services écosystémiques au cours d'une période donnée (Nachtergaele et al. 2010). Les causes sont multiples : érosion, tassement, imperméabilisation, salinisation, acidification, l'appauvrissement en éléments organiques et la perte en biodiversité (Commission européenne, 2006). Alors que la production alimentaire doit augmenter pour faire face à la croissance rapide de la population mondiale, la capacité productive des sols mondiaux est fortement menacée.

Pour l'homme, le principal enjeu lié aux sols est évidemment celui de l'agriculture, tant en termes de surface que de qualité, car elle représente notre principale occupation des surfaces de la planète. Par exemple, plus de la moitié des sols de la France métropolitaine sont occupés par des exploitations agricoles (Ballet, 2021), desquelles seulement 12% sont certifiés en agriculture biologique (Agence Bio, 2020). L'orientation des politiques agricoles d'après-guerre était très productiviste à tout prix, rendant l'agriculture dépendante des intrants minéraux, des contrôles chimiques et des labours (Evenson and Gollin, 2003). Ce modèle, qui homogénéise les paysages, favorise le développement d'un nombre très limité de plantes, au détriment de la biodiversité et des interactions entre les organismes du sol et leur matrice. (Foley et al., 2005). La conséquence est la défaillance des processus écologiques dans lesquels la biodiversité est impliquée et qui sont essentiels pour le bon fonctionnement des sols. En l'occurrence, entre 60 et 70 % des sols agricoles européens ne sont plus en mesure de fournir les services écosystémiques attendus (JRC & Soil Mission Board, 2020), notamment ceux liés à la protection de la qualité de l'air, de l'eau et du sol.

La révolution verte a contribué à exporter ce modèle d'agriculture à haut rendement vers les pays en développement, ce qui en fait le modèle dominant dans le monde aujourd'hui

(Clunies-Ross and Hildyard, 2019). Dans les régions tropicales, les conséquences sont encore plus alarmantes car, en raison des conditions climatiques la vitesse de dégradation des sols est souvent plus élevée (Lambin et al., 2003). La restauration de la qualité de notre habitat dépend d'une transformation profonde des pratiques agricoles dominantes à l'échelle mondiale avec un recours accru aux pratiques qui préservent la structure des sols, comme la réduction des pesticides et l'adoption de pratiques de semis direct ou du paillage. L'arrêt et l'inversion des tendances actuelles en matière de gestion des sols pourraient générer jusqu'à 1,2 trillion d'euros par an de bénéfices économiques mondiaux (IPBES, 2018).

Un autre enjeu particulièrement prégnant est celui de la gestion du carbone dans les sols. A l'échelle de la planète, le sol est le principal réservoir de carbone stocké sous forme de matières organiques. On considère qu'il y a trois fois plus de carbone dans les sols (2400 gigatonnes) que dans l'atmosphère (860 gigatonnes) (Quéré et al., 2018). Cette capacité de stockage a donné l'idée de l'initiative "*4 pour 1000*", lancé lors de la Conférence de Paris sur le changement climatique de 2015 (21^{ème} conférence des parties – COP21). Le nom de l'initiative provient du rapport entre les émissions de CO₂ d'origine anthropique (8,9 gigatonnes) et le stock total de carbone organique du sol (COS) au niveau global, soit 0,4 % ou 4‰ (Minasny et al., 2017, Chenu et al., 2019). Cette valeur théorique suscite d'ailleurs un débat au sein de la communauté scientifique car tous les sols du monde n'ont pas la même capacité à séquestrer du carbone atmosphérique (Baveye et al., 2019 ; Poulton et al., 2017). Cependant, cette initiative a au moins le mérite de sensibiliser les acteurs non scientifiques à l'importance des sols (Soussana et al., 2019 ; Lal et al., 2020). Si l'homme était capable de manipuler la couverture terrestre de la planète, en passant des cultures annuelles à des forêts, des prairies ou des cultures pérennes, il serait réellement possible d'atténuer le changement climatique (Ciais et al., 2014; Powlson et al., 2011). Ces occupations avec une couverture végétale permanente réduisent la perte de carbone du sol et favorisent la diversification du captage du CO₂ de l'atmosphère, via la photosynthèse et l'humification (Cotrufo and Lavelle, 2022). L'homme

peut également augmenter le recyclage des déchets organiques issus des activités humaines dans le sol, car ce sont des ressources abondantes qui stimulent l'activité biologique capable de produire de l'humus. Valorisés par le compostage, les produits issus des déchets organiques sont très efficaces pour augmenter la teneur en carbone des sols dégradés, améliorant ainsi son fonctionnement (Paradelo et al., 2019; Pellerin et al., 2020).

Le stockage supplémentaire de carbone peut être réalisé principalement dans les sols de faible qualité, et dans les 20 premières années de mise en œuvre des meilleures pratiques de gestion (Minasny et al., 2017). Des taux de séquestration élevés, jusqu'à +5,2% par an, peuvent être atteints dans les zones de grandes cultures en arrêtant le labour, en diversifiant les rotations et en réduisant la fertilisation minérale (Pellerin et al., 2020). En revanche, si les sols se dégradent davantage, ils stockeront globalement moins de carbone et cela aggravera davantage l'impact du changement climatique. Si la perte moyenne de carbone du sol est de 0,4 % par an, la tendance est à la multiplication par quatre du flux de CO₂ vers l'atmosphère à la fin du siècle (Quéré et al., 2018).

1.2 Préservation des sols face à l'urbanisation

Une de plus graves menaces qui pèsent sur les sols est l'urbanisation. Plus de la moitié de la population mondiale vit désormais dans les villes (United Nations, 2019) et la migration vers les centres urbains se poursuit. Pour accueillir de nouveaux citoyens, les villes se densifient et s'étalent. Le plus souvent, les villes empiètent sur des terres agricoles où le maintien de l'activité est économiquement moins intéressant que la construction de lotissements (Beaujon, 2021). L'installation d'infrastructures urbaines implique le décapage du sol et l'imperméabilisation des surfaces. Cela entraîne la destruction complète des fonctions écologiques des sols imperméabilisés et la fragmentation de l'habitat de nombreuses espèces en raison de la modification du paysage. Plus de 20 milles hectares de sols sont décapés chaque année en France pour construire des logements, des zones commerciales et les infrastructures

de transport associées (Ministry of Ecological Transition, 2022). Aujourd'hui, près de 10 % du territoire national est déjà imperméabilisé.

Le statut réglementaire pour la préservation des sols est encore très fragile pour contraindre les multiples menaces sur les sols, mais en France, il a progressé pour réduire l'offensive urbaine. Depuis 2021, avec la loi Climat et Résilience (loi n° 2021-1104), le sol est considéré comme un support pour la restauration de la qualité de notre environnement car il favorise la biodiversité. La loi, élaborée à la suite du Comité de la Convention citoyenne pour le climat, reconnaît la biodiversité comme fondamentale pour la transition écologique de la société française et prévoit des actions en sa faveur. Plus de la moitié des articles de la loi concerne les compétences des collectivités territoriales, y compris l'entretien et l'aménagement du territoire. Dans le volet « se loger », la loi fait référence à la stratégie d'occupation des sols. Elle établit comme objectif la réduction de moitié du rythme d'artificialisation tous les dix ans, avec un taux zéro en 2050, d'où le nom « Zéro Artificialisation Nette » (ZAN). L'artificialisation est définie, dans la loi (article 192), comme « *l'altération durable de tout ou partie des fonctions écologiques d'un sol, en particulier de ses fonctions biologiques, hydriques et climatiques, ainsi que son potentiel agronomique par son occupation ou son usage* ». C'est un pas important pour la reconnaissance du sol comme un écosystème car son aspect multifonctionnel est reconnu. Les services de régulation et de support du sol sont ses principaux atouts pour soutenir une politique visant à atténuer les effets du changement climatique.

Les calculs pour mettre en place la stratégie ZAN se basent sur le rapport entre la surface des sols artificialisés et la surface des sols qui doivent être compensés par restauration. Cependant, dans la pratique, le plan ZAN doit inscrire l'artificialisation des sols dans la logique « évitement, réduction et compensation », qui est dans le droit français depuis 1976 (loi n°76-624). Les réformes successives du code de l'environnement, en 2007, et en 2016 (loi n° 2016-1087) ont renforcé la hiérarchie de cette logique, selon laquelle le choix de compensation n'a lieu que si les atteintes à la biodiversité sont inévitables, et après toutes mesures pour les

minimiser. Dans ce cas, il n'y aura plus de sols décapés pour répondre aux besoins des villes et la solution la plus viable pour développer de nouveaux espaces verts serait de créer des sols à partir des déchets de la ville (Damas and Coulon, 2016). Les nouveaux sols représenteraient des habitats potentiels pour la biodiversité, et pourront contribuer à améliorer les bénéfices qu'elle apporte au bien-être humain, notamment dans l'atténuation du dérèglement climatique.

1.3 Demande de sols en ville

Les nombreux services écosystémiques fournis par les sols sont de plus en plus reconnus, notamment au sein des villes, où l'accès aux espaces verts est un indicateur de qualité de vie et d'attractivité territoriale. L'intégration d'espaces verts dans les plans d'urbanisme est devenue une nécessité en raison de l'impact de l'étalement urbain sur la fragmentation des habitats de la flore et faune sauvage (Mehdi et al., 2012). La restauration et la création d'espaces verts s'inscrit ainsi dans l'approche de la trame verte et bleue, qui gagne du terrain en matière d'urbanisme, et qui vise à développer des habitats favorables à la biodiversité parmi les surfaces imperméabilisées de la ville. Entre autres, un espace végétalisé avec des arbres favorise la circulation des oiseaux, auxquels nous attribuons une grande valeur culturelle. Peu à peu, les espaces verts ont démontré leur multifonctionnalité au sein des centres urbains, où les services socioculturels rendus, à travers l'agriculture, détente ou loisirs, sont de plus en plus exploités (Manusset, 2012). Or, dans le contexte du changement climatique, ce sont les services de régulation qui sont mis en avant comme stratégies d'adaptation aux conséquences de ce changement sur les conditions de notre habitat (Frouz, 2020; Lin et al., 2016).

L'amélioration de la capacité des sols urbains à stocker l'eau et à soutenir la croissance des plantes peut atténuer l'impact d'événements climatiques extrêmes de plus en plus fréquents. La quantité d'eau présente dans la porosité du sol, notamment autour des racines, est souvent sous-estimée, alors qu'elle peut représenter plus que le volume d'un fleuve et jouer un rôle fondamental dans la résilience des écosystèmes (Dörfliger and Gascuel, 2014; Wang-

Erlandsson et al., 2022). Plus de sols et d'arbres en ville aide à réduire le risque d'inondation, dû à la surcharge des systèmes fluviaux, et contribue à maintenir des températures locales plus fraîches lors des journées caniculaires. Par exemple, la température d'une rue boisée peut être inférieure de 2 degrés à celle d'une rue déserte en jour de canicule, tout simplement grâce à l'ombre et à l'évapotranspiration des arbres (Tsiros, 2010; Wang and Akbari, 2016). Or, le fonctionnement de ce réservoir d'eau et climatiseur naturel dépend de la qualité du sol, qui conditionne l'infiltration d'eau, le développement des plantes et la succession des communautés biologiques qui maintiennent sa structure.

La qualité des sols urbains est souvent dégradée et leur niveaux de perturbation peut être directement lié à son potentiel à fournir des services écosystémiques (Morel et al., 2015, Figure 3). L'héritage des anciennes occupations, comme les déchets industriels riches en hydrocarbures ou en éléments traces métalliques (ETM), peut compromettre la qualité des sols à long terme (Foti et al., 2021). C'est souvent le cas dans les friches urbaines, où la création d'espaces verts peut être envisagée.

Le risque sanitaire du sol *in situ* lors de la création ou rénovation d'espaces verts justifie souvent son remplacement, en particulier lors de projets d'agriculture urbaine. Actuellement, les principaux sols pour aménager les espaces verts sont les sols décapés lors de l'étalement urbains. En prenant compte seulement les 40 premiers centimètres des 20.000 hectares artificialisés par an en France, on estimerait le volume de terres végétales décapées proche à 80 millions m³ par an.

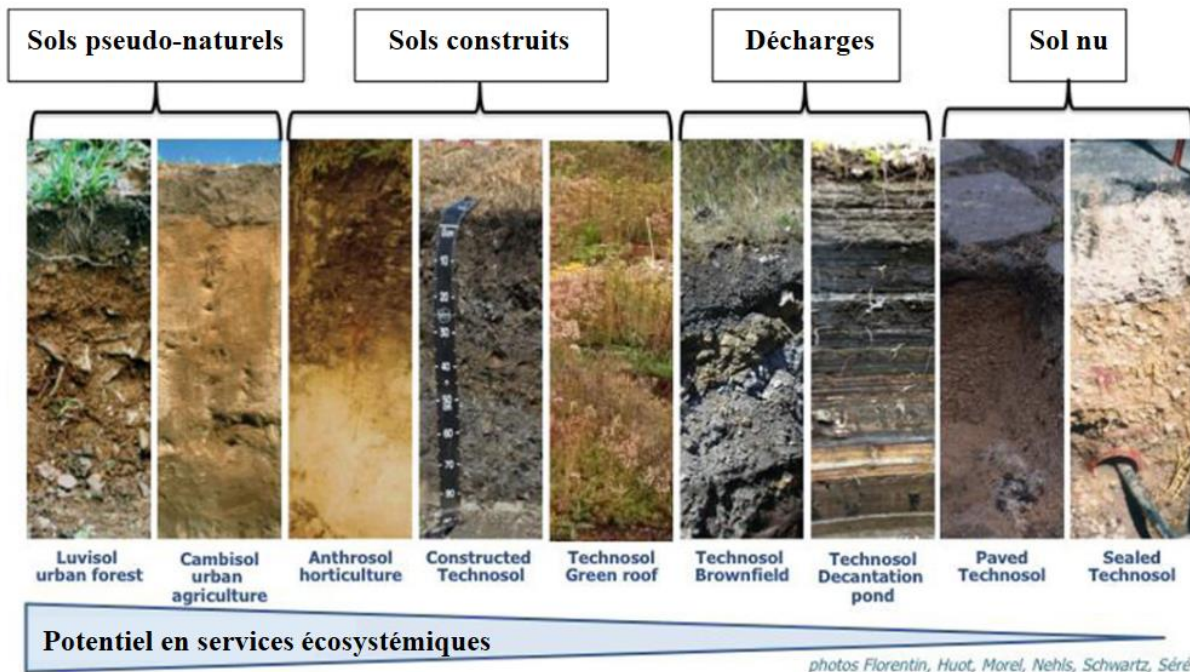


Figure 3. Diminution du potentiel en services écosystémiques en fonction de la typologie des sols urbains (adapté de Morel et al. 2015).

II. Biodiversité et fonctionnement des sols

II.1. Lien entre biodiversité et fonctions des écosystèmes

La biodiversité désigne la variabilité des organismes vivants et des complexes écologiques dont ils sont issus (Harper and Hawksworth, 1994). Elle inclut donc la diversité au sein des espèces, entre les espèces, des domaines fonctionnels (Lavelle, 2002) et des écosystèmes. L'écosystème est une unité d'organisation biologique, composée de constituants abiotiques et de toutes les espèces vivantes qui interagissent avec elle (Odum, 1969). Les processus écologiques au sein d'un écosystème modulent l'environnement en renforçant ces processus à des échelles spatiales imbriquées (Perry, 1995). L'action coordonnée de la diversité biologique est essentielle pour l'homéostasie de la planète (Gaston, 2000; Willig et al., 2003). Ainsi, la disparition d'espèces peut donc être une cause majeure de perturbation des services écosystémiques (Cardinale et al., 2012; Chapin III et al., 2000). La biodiversité du sol est particulièrement concernée car la majorité des organismes terrestres vivent dans le sol et participent à plusieurs processus écologiques (Decaëns et al., 2006; MEA, 2005).

Notre capacité à faire de bonnes prédictions quant aux conséquences des changements de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes dépend de notre compréhension de la manière dont les organismes vivants sont impliqués. Le potentiel d'un individu à explorer les ressources d'un environnement donné, et donc à survivre et à se reproduire, est délimité par ses traits morphologiques et physiologiques, appelés traits fonctionnels (Violle et al., 2007). La réponse aux conditions environnementales et les effets sur celles-ci sont appelés respectivement traits de réponse et traits d'effet (Violle et al., 2007). Les deux types peuvent différer l'un de l'autre, ce qui constitue une difficulté lors de la définition des groupes fonctionnels (Hooper et al., 2005; Lavorel and Garnier, 2002). Les traits de réponse sont utiles pour prédire comment les communautés peuvent répondre aux changements dans l'environnement, tandis que les traits d'effet aident à prédire les effets de la composition de la communauté sur l'environnement. Pour la recherche axée sur le développement du fonctionnement des écosystèmes, la diversité fonctionnelle fait principalement référence à la gamme et à la valeur des traits des organismes qui influencent les propriétés des écosystèmes (Tilman 2001).

Avec le développement de l'écologie fonctionnelle, l'intérêt pour les traits fonctionnels des organismes a fortement augmenté (Naeem et al., 2002). L'approche fondée sur les traits fonctionnels est un prédicteur du potentiel lien entre biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes que la taxonomie, car le nombre de fonctions des écosystèmes, bien qu'élevé, est bien inférieur à la diversité taxonomique (de Bello et al., 2010; Díaz et al., 2007). Ainsi, les individus présentant des réponses similaires à l'environnement ou des effets similaires sur les processus majeurs de l'écosystème, indépendamment de la taxonomie, sont regroupés en catégories fonctionnelles (Suding et al., 2008). De nombreuses communautés différentes peuvent être assemblées en considérant les organismes ayant une réponse appropriée aux filtres environnementaux, indépendamment des espèces (Keddy, 1992). Par conséquent, les processus de l'écosystème qui découlent de l'activité de la communauté varient en fonction de la

composition et de la distribution des traits dans la communauté (Díaz et al., 2007; Petchey et al., 2004).

La distribution et l'abondance des individus porteurs d'un trait déterminent la mesure dans laquelle il s'exprime dans l'écosystème. La pertinence de traits spécifiques est supposée être proportionnelle à la contribution relative de l'espèce à la communauté (Grime, 1998; Wardle et al., 1997). L'abondance peut être estimée soit par l'abondance relative des groupes fonctionnels, lorsque leurs rôles sont connus, soit par l'abondance relative des espèces portant ces traits (de Bello et al., 2010), ce que l'on appelle la valeur moyenne des traits pondérée par la communauté (CWM). En revanche, la divergence fonctionnelle est le degré de dissimilarité des valeurs des traits au sein de la communauté. Elle implique que les effets de la biodiversité sur l'écosystème résultent des interactions entre des organismes ayant des traits fonctionnels différents (Heemsbergen, 2004; Petchey et al., 2004).

Il est de plus en plus admis que l'influence de la diversité fonctionnelle sur les propriétés des écosystèmes est modulée par une combinaison des effets de la dominance et de la divergence fonctionnelle des traits (de Bello et al., 2010; Dias et al., 2013; Trogisch et al., 2021). Une controverse sur l'interprétation des effets de la biodiversité peut apparaître lors de l'étude d'un processus spécifique, tel que la production primaire (Tilman et al., 1997b). Dans une communauté où l'espèce la plus efficace domine, la performance de l'ensemble de la communauté n'est pas représentative de la biodiversité, mais plutôt de la performance de l'espèce la plus productive (Figure 4a). Ce phénomène, appelé "effet de sélection", se produit lorsque le partage de l'utilisation des ressources est faible (Loreau and Hector, 2001). Lorsque les traits dominants prédominent, la productivité de l'écosystème est souvent confrontée à un compromis avec la stabilité, alors que lorsque la divergence fonctionnelle des traits prévaut, une synergie est susceptible de se produire, et la productivité et la stabilité sont toutes deux améliorées (Wang et al., 2021).

La coexistence à long terme des espèces nécessite soit un compromis entre les espèces concurrentes, soit des différences qui leur ont permis de partager les ressources (Loreau, 2004; Tilman et al., 2014). La coexistence à terme peut amener à la complémentarité des fonctions, qui peut provenir du partage de niche ou de la facilitation, les deux améliorant l'efficacité de la capture des ressources, de la production de biomasse (Figure 4b) et du recyclage des nutriments (Bongers et al., 2021; Cardinale et al., 2012; Loreau and Hector, 2001). La répartition des niches se produit lorsque les espèces ne se disputent pas les mêmes ressources et n'occupent pas le même espace (Cardinale, 2011), de sorte que le processus global est la somme des effets de chaque espèce. D'autre part, la facilitation implique une interaction positive qui améliore la capacité des espèces concernées à exploiter des ressources (Loreau, 1998).

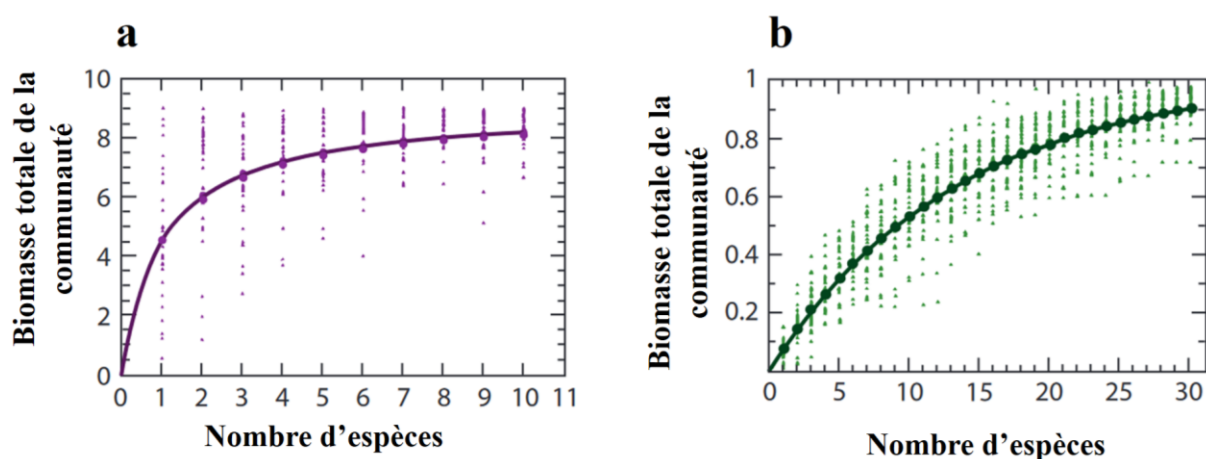


Figure 4. Relation entre le fonctionnement des écosystèmes et la biodiversité. Modèles théoriques élaborés à partir de la production primaire des communautés végétales. a) Modèle représentant la production de biomasse d'une communauté dominée par une espèce hautement productive. b) Modèle prédisant la coexistence d'espèces présentant des traits synergiques. (Tilman et al. 1997).

Une plus grande biodiversité implique également davantage d'interactions trophiques. La diversité trophique limite l'épuisement des ressources et renforce les rétroactions du cycle des nutriments qui augmentent l'approvisionnement en nutriments à long terme (Bongers et al., 2021; Soliveres et al., 2016; Tilman et al., 2014). Ainsi, la richesse et l'abondance des producteurs primaires et des décomposeurs du sol sont des facteurs particulièrement importants

du fonctionnement des écosystèmes (Naeem et al., 1996; Soliveres et al., 2016; Tilman et al., 1997a; Wagg et al., 2014). Cependant, il est peu probable que la biodiversité du sol présente les mêmes types de relations que celles observées dans les études sur le fonctionnement de la biodiversité des plantes (Mikola et al., 1998; Scherber et al., 2010; Weisser et al., 2017). Les processus écologiques du sol font intervenir beaucoup plus d'éléments. Ainsi, les mécanismes qui sous-tendent les effets de la diversité aérienne et souterraine ne correspondent pas toujours, et l'influence des changements de la biodiversité aérienne sur la biodiversité souterraine prend du temps (Bardgett and van der Putten, 2014; Cameron et al., 2019; Wardle, 2004; Weisser et al., 2017).

Certains processus sont affectés par des traits clés spécifiques, tels que les traits des ingénieurs de l'écosystème ou des espèces clés, qui ont une influence majeure sur les fonctions de l'écosystème dans un espace ou un temps donné (Banerjee et al., 2018; Jones et al., 1994; Mills et al., 1993). En revanche, d'autres sont régulées par une combinaison de différents traits d'espèces (de Bello et al., 2010). Par exemple, la plupart des fonctions microbiennes sont le résultat d'interactions entre les membres des communautés très diverses (Wolfaardt et al., 1994). Il est donc important de comprendre la structure des communautés et leur diversité taxonomique et fonctionnelle afin d'identifier les mécanismes qui sous-tendent les effets de la biodiversité. Savoir quels traits fonctionnels sont impliqués dans un processus écosystémique donné peut aider à prédire l'impact d'un changement de biodiversité. C'est pourquoi les bases de données mondiales de traits deviennent un outil de recherche essentiel en écologie et en évolution.

De nombreux efforts ont été déployés pour inventorier les traits fonctionnels de différents taxons afin de fournir des données permettant de répondre à des questions scientifiques fondamentales et appliquées, principalement sur les producteurs primaires et les décomposeurs microbiens (Kattge et al., 2011; Zhou et al., 2022). Cependant, l'utilisation de la seule base de

données des traits pour prédire des fonctions particulières peut être limitée par la plasticité des organismes dans différents environnements (Weisser et al., 2017). Donc, il faut être prudent lors de l'interprétation des données dans différents contextes, car l'expression phénotypique d'un organisme dépend également du contexte environnemental, ce qui comprend les interactions entre espèces, car leur performance est influencée par la compétition, le mutualisme, la facilitation, le parasitisme ou la prédation (Hooper et al., 2005).

II.2. Le sol, un habitat complexe et évolutif

A l'interface des 3 sphères physiques planétaires (lithosphère, hydrosphère et atmosphère), le sol est l'épiderme de la croûte continentale, le plus souvent limité aux premiers décimètres de la surface, et contient une grande variété d'éléments de nature différente (Szabolcs, 1994). C'est un milieu dont la matrice est composée principalement de particules minérales, avec un espace poreux discontinu. En général, moins de 5 % de la masse d'un sol est constituée de matière organique (MO), sous diverses formes, souvent liée à des minéraux dans des structures complexes relativement solides (Bachelier, 1978; Hillel, 2003). Les espaces vides sont occupés par des liquides, des gaz et des organismes vivants qui, par leur dynamique, peuvent influencer les caractéristiques de la matrice, notamment en augmentant la connectivité du réseau poreux (Bünemann et al., 2018; Haynes, 2005). Donc, le sol est un système complexe, dont les composants interagissent, et il prend différents états lorsqu'un ou plusieurs de ses éléments subissent un changement. Les facteurs principaux déterminant les propriétés des éléments sont : le climat, les matériaux parentaux, la biodiversité, la topographie, et enfin le temps (Jenny, 1941; Duchaufour, 1977). Le climat détermine notamment le degré d'altération des minéraux, dont les caractéristiques influencent la capacité du sol à retenir l'eau, à se lier à la MO et donc à devenir habitable (Brigatti et al., 2013).

Les propriétés des minéraux du sol sont moins dynamiques que la MO et sont

principalement déterminées par la nature de la roche mère et du climat dans lequel le sol a évolué. Les particules peuvent varier en composition chimique et minéralogique, ainsi qu'en taille, forme et orientation (Hillel, 2003). Physiquement, les particules minérales sont classées en fonction de leur taille, en trois groupes granulométriques : argiles ($< 2\mu\text{m}$), limons ($2\text{-}50\mu\text{m}$) et sables ($50\mu\text{m}$ à 2 mm). La proportion et la disposition de ces 3 catégories de particules déterminent les caractéristiques dimensionnelles des pores et, en partie, la dynamique des autres éléments (Chrétien and Pédro, 1987).

L'évolution naturelle de la structure du sol conduit à une dégradation progressive de la roche mère et une augmentation relative de la MO au fil du temps, avec la formation d'horizons de compositions différenciées (Huggett, 1998). La fertilité du sol est fortement influencée par la quantité de MO, à la fois physiquement, chimiquement et biologiquement. La matière organique du sol (MOS) agrège les particules en structures solides, favorisant ainsi la stabilité de l'espace interstitiel (Oades, 1984; Six and Paustian, 2014). Puis, du fait d'avoir de charges négatives, elle augmente la capacité d'échange cationique du sol (Parfitt et al., 1995). Enfin, la MOS représente un stockage de nutriments et d'énergie, sous forme de carbone, qui n'est ni facilement accessible aux micro-organismes ni susceptible d'être lessivé (Lehmann and Kleber, 2015). En l'occurrence, la MO liée aux argiles peut rester plusieurs centaines ou milliers d'années dans les sols s'ils ne sont pas perturbés (Wattel-Koekkoek et al., 2003). Les principaux apports de MO dans les sols sont les racines des plantes et leurs exsudats (Rasse et al., 2005), et les produits de la décomposition des divers organismes qui colonisent le sol au fil du temps, notamment les organismes microbiens (Cotrufo and Lavelle, 2022). Ainsi, l'évolution du sol est aussi celle de l'abondance et de la diversité des organismes qui lui apportent de la MO et celle des organismes qui permettent le recyclage de la MO (Coleman and Wall, 2015; Voroney and Heck, 2015).

II.3. La biodiversité du sol

La biodiversité est en grande partie responsable de la singularité des conditions géochimiques de notre planète, car les organismes déplacent des centaines de milliers de tonnes d'éléments entre l'hydrosphère, l'atmosphère et la lithosphère, tous les ans (Ernst, 2000). Sur les 1,5 million d'espèces terrestres déjà recensées, les sols en abrite environ 25% (Decaëns et al., 2006), et on estime qu'ils peuvent en inclure jusqu'à 40% (Orgiazzi et al., 2016). Les organismes du sol sont souvent responsables d'environ 95% de la décomposition des restes d'autres organismes ou de tissus morts (Seastedt, 1984), jouant ainsi un rôle essentiel dans la régulation de la minéralisation et l'humification de la MOS. Ces 2 processus concomitants et antagoniques illustrent une partie de la diversité des fonctions des organismes du sol. En effet, les différents processus qui se déroulent dans le sol sont autorégulés, de sorte que cet écosystème se trouve dans des états d'équilibre métastable, qui sont en fait un continuum de chaos, loin de l'équilibre (Lavelle et al., 2016).

Le sol est un milieu contraignant pour l'activité des organismes car les porosités ne sont pas toujours continues et les ressources sont inégalement réparties. Il en va de même pour les conditions hydriques, qui peuvent être très différentes d'une zone à l'autre et parfois défavorables à l'activité biologique, comme la sécheresse et l'engorgement (Lavelle et al., 1995). En outre, la plupart des MO ne sont pas facilement assimilables par les organismes en raison de leur complexité moléculaire ou de la protection des minéraux enrobés (Hobbie and Hobbie, 2013; Swift et al., 1979). Enfin, plusieurs contraintes ont conduit à une forte diversification des organismes dans le sol. Cette diversification est le résultat d'une importante spécialisation des stratégies de vie, notamment une coopération étroite de la diversité biologique, conduisant à l'amélioration réciproque des conditions de vie par l'amélioration des propriétés physico-chimiques du sol (Lavelle et al., 1995).

La classification traditionnelle de la biodiversité des sols est basée sur la taille des

organismes. Ils sont grossièrement classifiés en 4 catégories : micro-organismes (jusqu'à à 10 μm), microfaune (10 à 100 μm), mésofaune (0,1 mm à 2 mm) et macrofaune (>2 mm) (Swift et al., 1979). Cette classification donne les premiers indices de l'influence des organismes sur le fonctionnement du sol, même si la diversité reste importante au sein de chaque catégorie et que certains groupes taxonomiques se transposent dans deux catégories de taille en raison de leur diversité ou de leur plasticité phénotypique (Briones, 2014). Les micro-organismes et la microfaune ont généralement une mobilité réduite et vivent dans l'eau du sol, au sein de biofilms ou dans la solutions du sol située dans la microporosité. Les organismes appartenant à la mésofaune vivent et se déplacent dans des cavités vides, exerçant un fort contrôle trophique sur les micro-organismes. Les organismes appartenant à la macrofaune, dépassent la taille d'un grain de sable et sont capables de déplacer les particules minérales et changer la distribution de la MO. Les modifications de la structure du sol par les organismes de la macrofaune, comme les vers de terre, modifient les conditions de vie des autres organismes (figure 3), notamment les propriétés de l'eau du sol, qui ont un rôle fondamental dans les interactions trophiques (Erktan et al., 2020). Enfin, il y a également la mégafaune, catégorie comprenant les vertébrés du sol, qui sont moins répandus, en partie parce qu'ils sont souvent indésirables dans les environnements anthropiques. Ils jouent un rôle important mais encore peu investigué sur la structure des paysages (Beca et al., 2022).

Les organismes vivants représentent environ 15 % de la biomasse de la matière organique d'un sol de prairie (10% étant les racines et 5% la faune permanente du sol, également appelée édaphon (Bachelier, 1978). Selon la profondeur dans le sol et la quantité de la MO, on distingue l'épiédaphon demeurant en surface, l'hémiédaphon dans l'horizon organiques et l'euédaphon dans la profondeur du sol (Soltner, 2017). Ensemble, ils représenteraient moins de 0,25% de la masse totale du sol, ce qui équivaut tout de même à quelques tonnes par hectare (Bachelier, 1978). Ils sont composés d'organismes appartenant à presque tous les phyla du domaine

procaryote et eucaryote. Il est estimé que le sol contient plus d'un million d'espèces de bactéries et encore plus de champignons, dont à peine 1% ont été identifiés (Wall et al., 2001; Alain and Querellou, 2009). Un gramme de sol peut contenir 1 milliard de bactéries d'un million d'espèces (Gans et al., 2005), plusieurs dizaines de mètres de mycélium d'un millier d'espèces, et plus de 10.000 espèces de plusieurs taxons confondus (Delgermaa and Sunjidmaa, 2015). Une telle diversité suggère à la fois une grande diversité de processus écologiques mais aussi une grande redondance fonctionnelle entre les espèces.

II.4. Diversité des vers de terre

Les vers de terre sont les invertébrés les plus abondants des biomes terrestres constituant plus de 20% de la biomasse de l'ensemble des organismes du sol (Bachelier, 1978; Lavelle et al., 2022). Les formes les plus primitives seraient apparues à plus d'un billion d'années, bien avant la colonisation du continent par les plantes (Seilacher et al., 1998). La distribution des 20 familles existantes sur différentes continents valide l'hypothèse de la dérive des continents (Blakemore, 2009). A présent, plus de 5000 espèces ont déjà été identifiées dans le monde, mais cela ne représenterait même pas un quart du nombre total d'espèces estimées (Blakemore, 2009). De plus, il subsiste encore une grande incertitude dans l'identification des espèces dont la morphologie ne permet pas de les distinguer, comme c'est le cas de plusieurs espèces appartenant à la famille Lumbricidae (Dupont et al., 2011, 2019). Dans un seul mètre carré de prairie en région tempérée, on peut trouver des centaines de spécimens de plus de dix espèces (Decaëns et al., 2008) et encore plus dans d'autres biomes (Lee, 1985).

La diversité des vers de terre peut se trouver dans des différentes strates du sol, ce qui est à l'origine de plusieurs classifications écologiques anciennes (Rosa, 1883 ; Baluev, 1950 ; Wilcke, 1953 ; Lee, 1959 ; Perel, 1975). Cependant, la classification la plus utilisée aujourd'hui en écologie des vers de terre est principalement basée sur leurs traits morphologiques

fonctionnels (15 en tout) qui "*reflètent les voies évolutives ayant conduit à des acquisitions de caractères écologiques*" (Bouché, 1977). Les traits fonctionnels affectent leur croissance, leur survie et leur reproduction (Violle et al., 2007). Ils nous permettent de prévoir la réponse des individus aux conditions environnementales et de comprendre leur influence (Pey et al., 2014a). Trois catégories écologiques représentent les stratégies extrêmes de l'adaptation évolutive des vers de terre : épigé, endogé et anécique (Bouché, 1977). Parmi les caractères principaux des épigés, ils ont la peau pigmentée, une petite taille et une respiration élevée résultant d'une intense activité. Ils vivent et mangent dans la litière ou dans des accumulations organiques en surface. Puis, les endogés sont apigmentés, leur métabolisme est plus lent, et leur taille variable. Ils ne sortent jamais du sol et leurs ressources se trouvent mélangés dans la partie minérale. Enfin, les anéciques ont une pigmentation sombre, taille généralement grande et une musculature de fouille développée, leur permettant de creuser des galeries verticales. Ils se nourrissent plutôt de la litière en surface, mais se réfugient dans leurs galeries en profondeur.

Cette classification écologique est basée sur les caractères morpho-physiologiques des espèces européennes de la famille des Lumbricidae, mais elle est désormais également utilisée pour attribuer un rôle écologique à d'autres espèces dans d'autres régions du monde. Les principales justifications sont le régime et la répartition le long du profil du sol. Néanmoins, d'après Bouché (1977), la distribution verticale serait une réponse adaptée à un milieu donnée et ne représente pas forcément le choix évolutif des espèces. En effet, cela pose un problème pour prédire les rôles fonctionnels des groupes écologiques, puisque des espèces morphologiquement dissemblables interviennent différemment sur des processus écologiques. En outre, de nombreuses espèces très répandues présentent des caractéristiques intermédiaires entre ces trois catégories, mais ce n'est que récemment que les critères permettant d'attribuer des catégories plus appropriées aux caractéristiques des espèces ont été affinés (Bottinelli et al., 2020). Il est maintenant recommandé de considérer 7 catégories écologiques pour les vers de

terre, comprenant les 3 groupes extrêmes et les 4 catégories entre eux (Figure 5), afin de pouvoir regrouper les espèces sur la base des traits fonctionnels.

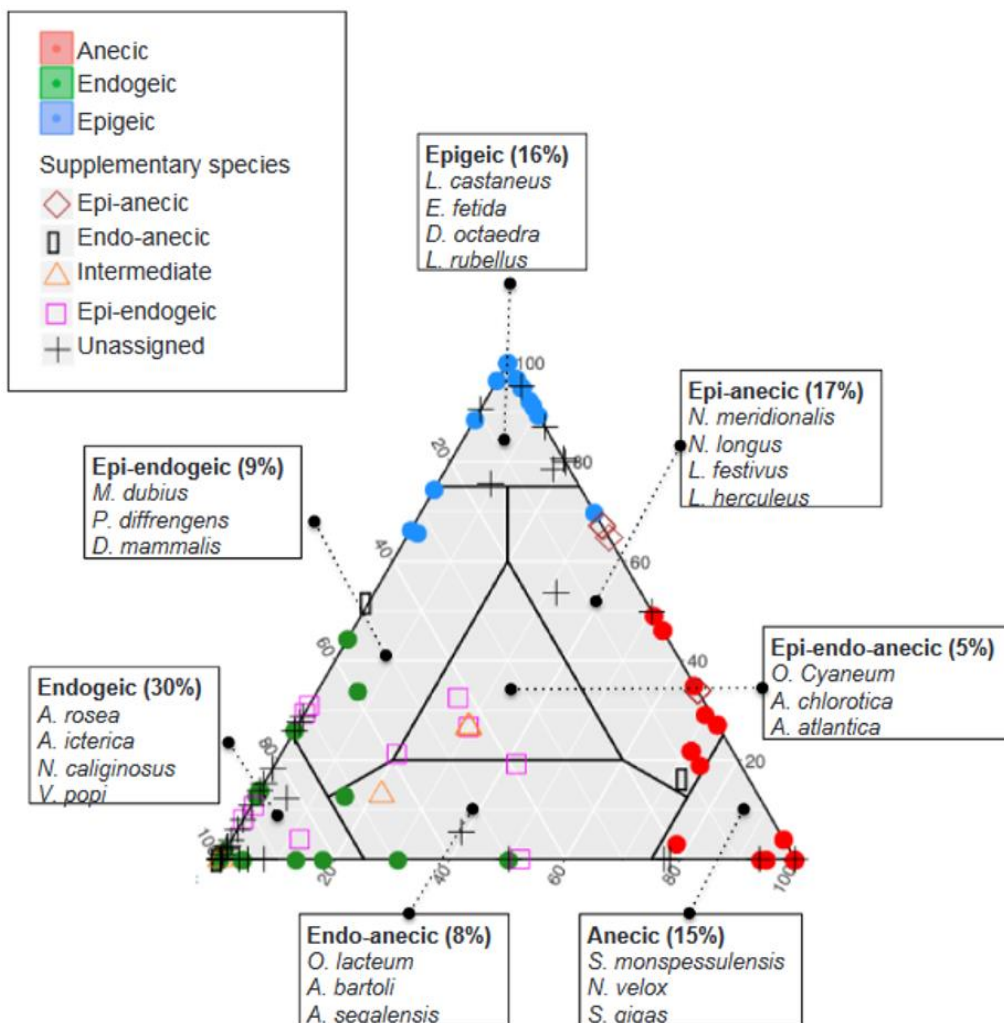


Figure 5. Triangle des catégories écologiques des vers de terre avec la projection de 125 espèces entre 7 zones. Aux extrémités sont représentées les 3 catégories écologiques extrêmes: épigés, endogés et anéciques. Les 4 autres sont les zones intermédiaires entre elles. Quelques exemples d'espèces sont représentés (Bottinelli et al., 2020).

II.5. Rôle des vers de terre sur le fonctionnement du sol

Darwin était le plus célèbre scientifique à apporter un éclairage sur leur rôle dans la formation des sols en observant les apports organo-minéraux à la surface du sol (Darwin, 1881). Il a observé que des pierres s'enfoncent progressivement avec l'accumulation des turricules. En effet, la plupart des agrégats biogéniques, dont on estime représenter plus de la moitié des premiers centimètres du sol, proviennent des vers de terre (Lavelle et al., 2020). Aujourd'hui,

l'importance des vers de terre sur le fonctionnement des sols est largement reconnue (Blouin et al., 2013). Cependant, nous ne sommes pas encore en mesure de prédire comment la perte de leur diversité affectera leur rôle dans l'écosystème.

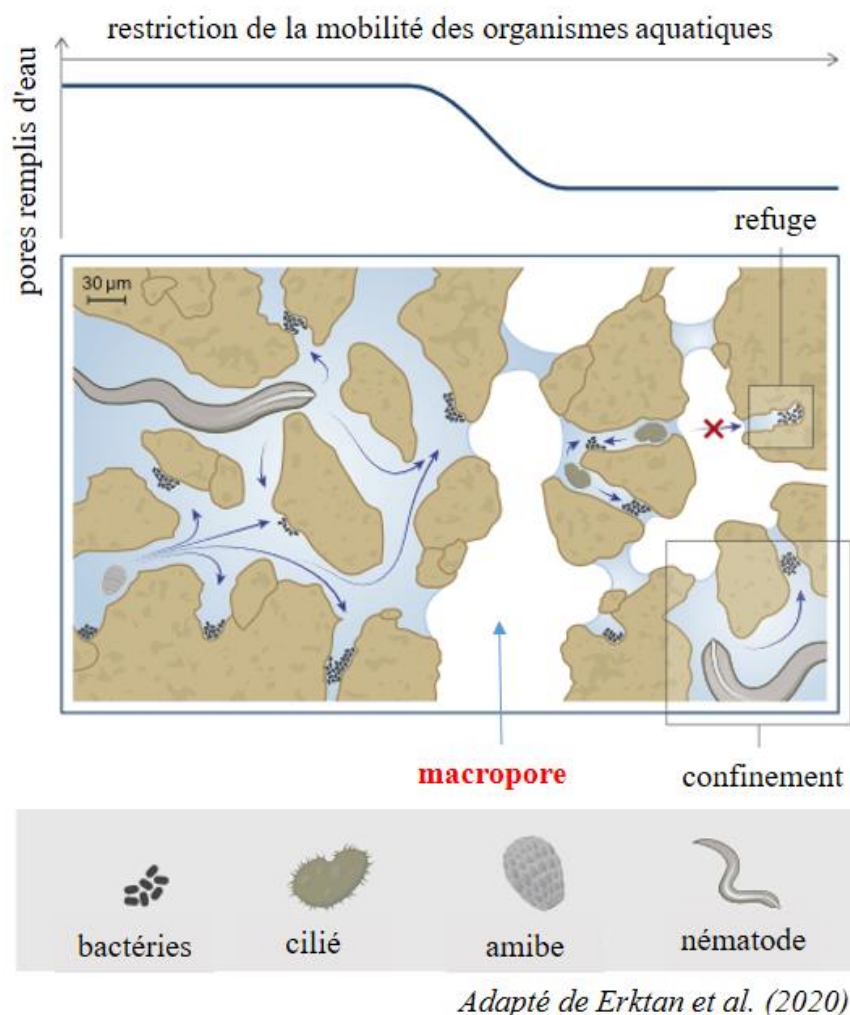


Figure 6. L'influence de la structure du sol sur les interactions trophiques. A gauche, le sol en conditions humides et à droite, en conditions plus sèches. Au milieu, représentation d'un macropore où l'eau n'est pas retenue par force capillaire.

Les macroorganismes invertébrés sont essentiels dans la régulation des écosystèmes, en raison de leur grande abondance dans la plupart des biomes de la planète et leur faculté à modifier la distribution des ressources dans le sol (Decaëns, 2010; Lavelle et al., 2022). Comme les racines, ils sont considérés comme des organismes ingénieurs d'écosystème car ils ont la capacité de modifier la structure du sol de façon à impacter les conditions pour les autres organismes (Jones et al., 1994). Les vers de terre sont notamment reconnus par leurs galeries

impactant la porosité du sol et ainsi ses propriétés hydriques, desquelles dépend l'activité microbienne et le développement du réseau trophique (Figure 5). En facilitant la circulation des liquides et des gaz dans le sol, les structures physiques des ingénieurs favorisent aussi les relations multi-trophiques, fondamentales dans la régulation des processus écosystémiques (Soliveres et al., 2016). De plus, les vers de terre peuvent créer des structures pouvant persister bien au-delà de leur propre durée de vie. Ces structures, de nature organo-minérale, sont des foyers temporaires d'activité microbienne, dans lesquels se produit la transformation de la MO, constituant ainsi les domaines fonctionnels du sol (Anderson, 1995; Lavelle, 2002). La durée et la composition de ces domaines probablement varient selon les rôles fonctionnels exercés par les espèces qui les ont produits.

A l'intérieur des domaines fonctionnels, les conditions microclimatiques sont favorables à l'activité microbienne qui, à son tour, est régulée par le contrôle trophique exercé par la micro et la mésofaune, attirées par l'amélioration des conditions physiques du milieu. La transformation de la MO, réalisée par des micro-organismes, en vie libre ou en mutualisme avec la macrofaune, est la base du fonctionnement du sol. Il faut tenir compte du fait que les micro-organismes constituent la plus grande réserve taxonomique et fonctionnelle du sol, étant capables de transformer toutes les formes de MO accessibles (Hobbie and Hobbie, 2013). Ce processus est imbriqué avec d'autres à des échelles spatio-temporelles hiérarchiques, dont la coordination aboutit au fonctionnement du sol à l'échelle du paysage, rendant ainsi des services écosystémiques à la société humaine (Lavelle et al., 2016, Figure 5). L'accumulation et interaction des différents mosaïques de domaines fonctionnels, à l'échelle du paysage, impactent le fonctionnement de l'écosystème, dans les limites imposées par le climat, le type de minéraux associés et la qualité de la MO (Lavelle et al., 1993). Plusieurs domaines sont intercalés dans l'horizon et peuvent interagir, notamment avec d'autres domaines aussi importants comme la rhizosphère (Zangerlé et al., 2011).

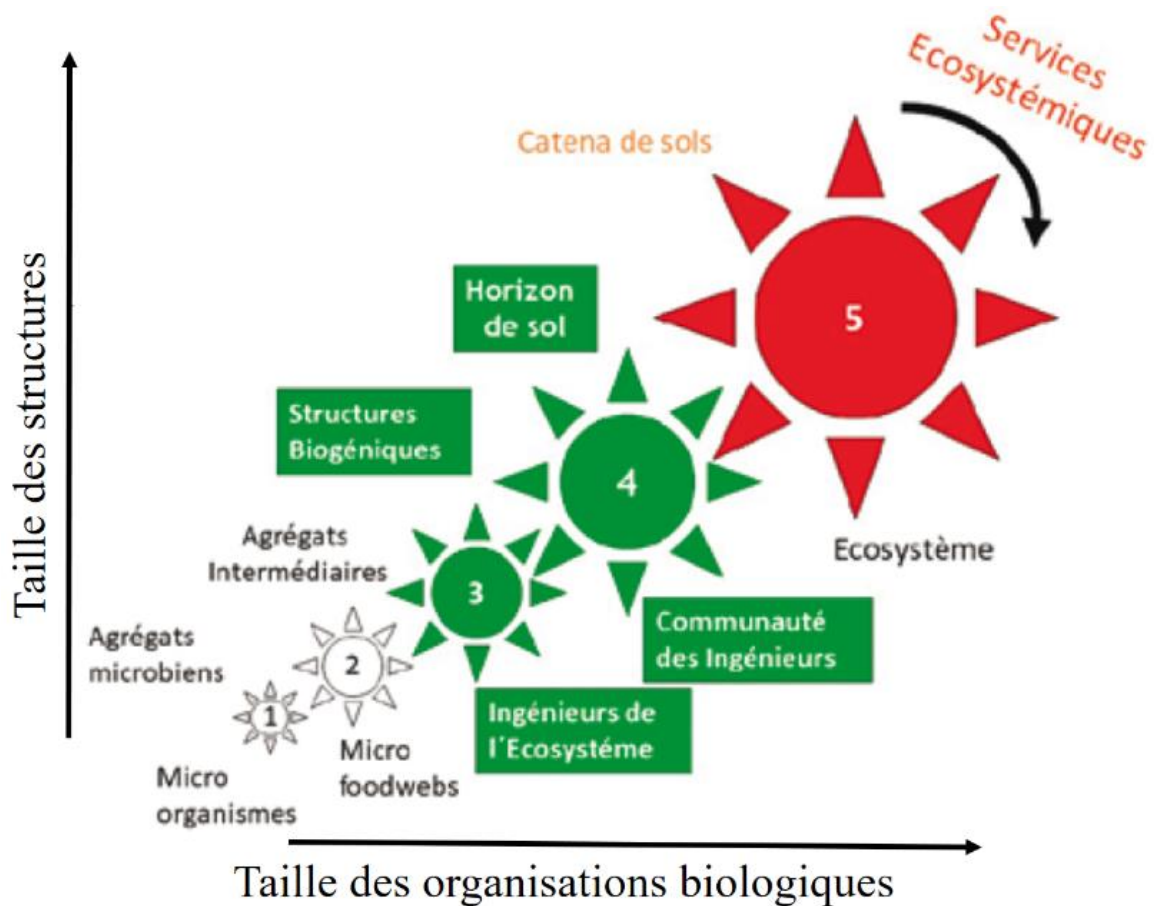


Figure 7. Hiérarchie de l'auto-organisation du système sol. Les services écosystémiques sont rendus par la coordination de l'ensemble des processus écosystémiques en différentes échelles spatio-temporelles interdépendantes. Les échelles d'influence des ingénieurs d'écosystèmes sont au milieu de cette engrenage, régulant la population prédateurs des microorganismes ainsi que l'accès aux ressources pour ces derniers (Lavelle et al., 2016).

L'interaction entre les espèces de vers de terre peut être directe, par contact direct, ou indirecte, par le biais de leurs domaines fonctionnels respectifs. En l'occurrence, les conditions favorisant un type de stratégie écologique changent avec l'activité des ingénieurs d'écosystème (Anderson, 1995; Lavelle, 2002). Néanmoins, les résultats possibles des interactions, qu'ils soient positifs, négatifs ou neutres, ne semblent pas être suffisamment étudiés.

III. Ingénierie écologique pour la construction des sols

III.1. Enjeux de la construction des sols

Le recyclage des déchets minéraux de l'urbanisation constitue un défi très important, en termes de développement durable. Tous les ans, plus de 245 millions de tonnes de terre sont excavées du territoire français pour la construction d'infrastructures souterraines (ADEME, 2020). Les méthodes de valorisation étant peu développées, la majeure partie de ces déchets, bien que non pollués, est envoyée à l'extérieur des villes. Plusieurs installations de stockage sont nécessaires pour traiter chaque jour l'énorme quantité de matériaux issus des travaux urbains. Les décharges clandestines constituent d'ailleurs une source de dégradation environnementale majeure car ces terres ne sont pas des sols et ne fonctionnent pas comme tels. Cependant, leur fertilité peut être améliorée par l'incorporation de matière organique, provenant notamment de certains déchets (Rokia et al., 2014). La fertilité est caractérisée par rapport à ses propriétés physiques et chimiques, telles qu'une porosité élevée, un pH équilibré, une capacité d'échange cationique élevée et une quantité satisfaisante de nutriments pour le développement des plantes, l'azote ou le phosphore (McGrath et al., 2014).

Jusqu'au début du 20^e siècle le mot 'déchet' n'existait même pas en Europe, puisque la logistique de l'époque ne permettait pas de générer autant de gaspillage qu'aujourd'hui et il n'avait pas besoin d'une loi pour régulariser sa gestion (Barles, 2005). Les déchets organiques étaient des ressources recyclées dans le sol car ils étaient indispensables à l'agriculture jusqu'à l'avènement des engrais de synthèse. Avec le développement de l'industrialisation et la multiplication des refus, la plupart des ressources se perdaient dans les décharges ou dans les eaux usées (Barles, 2005). Depuis l'émergence des questions environnementales, à la fin du XX^e siècle, la réglementation se renforce progressivement pour stimuler leur recyclage. Maintenant, dans le contexte du changement climatique, il serait intéressant à nouveau de les stocker dans le sol pour augmenter le stockage de carbone (Pellerin et al., 2020).

Une des façons les plus efficaces de valoriser les déchets organiques dans le sol est le compostage, une des plus anciennes pratiques en ingénierie écologique (Pellerin et al., 2020). Les composts présentent un intérêt autant dans l'agriculture que dans la restauration des sols dégradés car ils rétablissent les cycles nutritifs de base, comme le carbone, l'azote et le phosphore, et améliorent la structure physique des sols (Carlile, 2008; Larney and Angers, 2012). L'une des plus grandes productions est le compost vert, produits à partir des déchets d'entretien des espaces verts, tels que les tontes de pelouse et autres débris végétaux (Barrett et al., 2016). Ainsi, il constitue un matériau privilégié dans la construction des sols à partir du mélange avec des terres excavées. Au niveau réglementaire (NFU 44-551), les mélanges des terres excavées avec du compost sont traités de la même manière que les sols naturels décapés, sous le nom de terre végétale, car il est supposé qu'ils offrent les conditions nécessaires au développement initial des plantes. Afin d'encourager leur utilisation à la place des vrais sols, les terres excavées ne sont plus considérées comme déchets s'ils ne sont pas pollués (JORF n°0148 du 27 juin 2021). Techniquement, il s'agit de terres inertes issus des travaux d'urbanisation, et les faire sortir de leur statut de déchets implique un traitement différent. Ils peuvent désormais sortir du chantier d'origine pour constituer un substrat destiné à la restauration ou création d'espaces verts ailleurs. Cependant, l'expérience avec les sols construits est encore trop limitée pour rassurer les gestionnaires d'espaces verts sur le fait qu'ils constituent une réelle alternative à long terme.

III.2. Créer des sols, une démarche d'ingénierie écologique

L'ingénierie écologique (IE) repose sur la capacité des écosystèmes à s'autoorganiser. Cela veut dire qu'ils ont «la capacité d'utiliser les phénomènes aléatoires pour les intégrer dans le système et les faire fonctionner comme des facteurs positifs, créateurs d'ordre, de structures, de fonctions» (Atlan, 2016). Les êtres vivants réduisent le désordre de ces phénomènes, ou l'entropie des écosystèmes, en leur apportant des informations, ce qui ajoute de la complexité

aux interactions des éléments abiotiques et biotiques (Odum, 1962). La faible entropie observée dans une forêt, par exemple, n'est pas un hasard, car l'écosystème sélectionne naturellement les espèces compatibles avec la spécificité des processus qui s'y déroulent (Kauffman, 1993). Inspirée par cette idée, l'IE, en tant que science appliquée, intègre la société humaine et son environnement naturel dans une conception durable qui tient compte des avantages pour les deux parties (Mitsch, 2012). L'approche de l'IE dans la construction des sols consiste à favoriser les conditions qui permettent aux facteurs naturels de faire évoluer rapidement le sol afin qu'il puisse fournir et maintenir des biens et des services à la société.

L'homme a toujours été un grand ingénieur des écosystèmes car il transforme la structure du paysage où il habite et sélectionne, directement ou indirectement, les communautés biologiques qui s'y installent. La conception de l'habitat peut favoriser la complexité écologique et l'autosuffisance de l'écosystème tout en le rendant productif (Bongers et al., 2021) ou, au contraire, imposer une homogénéisation du paysage avec une conséquente perte de carbone dans les sol (Basile-Doelsch et al., 2020). La crise climatique s'explique en partie par le fait que la deuxième option est le choix dominant. Les agglomérations humaines n'ont cessé de croître, augmentant ainsi la pression sur les écosystèmes voisins, dans lesquels les ressources sont exploitées et vers lesquels les rejets sont envoyés. L'énergie fossile a permis de déplacer de plus en plus de matériaux et d'organismes entre écosystèmes, altérant profondément presque tous les biomes de la planète. Ainsi, la relation que l'habitat humain entretient avec les écosystèmes est du type parasitaire, car il se maintient à leurs dépens tout en les détériorant (Odum, 1975). L'urbanisation elle-même est une grande menace pour l'environnement, car pour la construire, de nombreuses ressources sont consommées et autant de déchets sont produits (Walsh et al., 2019). La relocalisation des sources d'approvisionnement et le développement de l'économie circulaire des déchets urbains constituent donc des enjeux environnementaux majeurs.

La création de sols à partir de déblais est une voie prometteuse de recyclage des déchets inertes des travaux publics. L'idée est de reproduire un sol naturel, dont la majeure partie est également minérale. Si cela s'avère possible, c'est une excellente occasion d'améliorer l'habitat humain. Plus de sols en ville sans détruire les sols ruraux favoriserait le développement de la trame verte et bleue et l'évolution des écosystèmes plus résilientes aux aléas climatiques (Wang-Erlandsson et al., 2022). Toutefois, la possibilité pour ces nouveaux sols de devenir de nouveaux écosystèmes dépend largement des états vers lesquels ils vont évoluer à partir de l'action des facteurs pédogéniques, qui sont 5 : le climat, les minéraux parentaux, la topologie, les organismes et le temps (Jenny, 1941). Jusqu'à présent, les techniques d'ingénierie pédologique, jouent sur la sélection des matériaux parentaux afin d'améliorer les conditions physico-chimiques pour l'accueil, mais sans néanmoins investiguer les conditions initiales pour l'accueil des animaux qui font évoluer la structure physique du sol, comme les ingénieurs d'écosystèmes (Brown et al., 2004; Jouquet et al., 2014; Wagg et al., 2014; Bender et al., 2016). La relation entre matériaux parentaux et faune du sol peut être étudiée en profondeur dans les sols construits car ils n'ont jamais été colonisés. Contrairement aux terres végétales découpées utilisées en aménagement, la trajectoire évolutive des sols construits n'ont pas été influencés par les organismes du sol (Vergnes et al., 2017).

III.3. Matériaux parentaux des sols construits

L'abondance de matériaux sortant de la ville sous forme de déchets est très importante et, comme ils sont produits en continu, ils peuvent devenir des ressources pour d'autres activités. En France, le programme de recherche SITERRE, financé par l'ADEME (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie), a identifié 11 déchets produits en grande quantité sur le territoire national qui pourraient constituer des matières premières dans la construction des sols, dont 6 minéraux et 5 organiques (Damas and Coulon, 2016). Les matériaux minéraux sont : les terres excavées acides, les terres alcalines, les briques, les gravats

de démolition et les ballasts de chemin de fer. Les matériaux organiques sont le compost de déchets verts, le compost de boues d'épuration, les boues d'épuration, les boues de papeterie et les déchets de balayage des rues. Toutes les compositions envisageables comprennent au moins un matériau organique et un minéral (Rokia et al., 2014).

Les matériaux minéraux et organiques sont mélangés mécaniquement de manière à ce que les propriétés physico-chimiques des uns complètent celles des autres. Par exemple, les terres excavées sont très appauvries en MO et en nutriments associés, mais elles peuvent avoir une bonne rétention d'eau et la capacité de s'associer à la MO (Rokia et al., 2014). D'autre part, les déchets organiques sont très riches en MO, et même une dose relativement faible peut améliorer les propriétés physico-chimiques des minéraux (Deeb et al., 2016b; Rokia et al., 2014). Avec la diversité de matériaux disponibles, différentes formules de sol sont possibles pour les adapter aux différents besoins d'usage (Deeb et al., 2020).

La disponibilité et l'abondance des déchets dépendent des activités économiques et du contexte géologique des territoires. Dans un même territoire, les caractéristiques des déchets peuvent être à peu près similaires. Toutefois, les matériaux disponibles peuvent avoir des caractéristiques plus ou moins restrictives, au niveau agronomique, comme le pH. La plupart des déchets disponibles au niveau national présentent un pH très élevé. C'est le cas pour les déchets organiques et pour la plupart des terres excavées dans le bassin parisien, qui sont issues des horizons profonds formés sur des roches calcaires (Mégny, 1980; Rokia et al., 2014).

A ce jour, il existe un surplus de sols décapés et ils sont prioritaires par les gestionnaires dans les projets de restauration d'espaces verts, lorsque leurs propriétés sont physiquement adaptées. Cependant, les sources des sols décapés se trouvent progressivement plus loin des centres-villes, ce qui entraîne une hausse dans les coûts des importations. De plus, avec la mise en œuvre de la loi Climat et Résilience, et la réduction de l'artificialisation des sols, les sols naturels décapés vont se raréfier et il n'y aura pas assez pour répondre à l'augmentation de la

demande d'espaces verts. Cette loi stimule le développement des filières de la création de sols, qui évolue rapidement. En revanche, il faudrait encore des arguments scientifiques pour convaincre les gestionnaires qu'ils constituent une alternative crédible. Un facteur clé est de pouvoir prédire comment ces sols vont évoluer sous l'action de facteurs pédogéniques, tels que les matériaux et les organismes.

III.4. Les organismes accélérateurs de l'évolution des sols construits

Les choix de la granulométrie et des propriétés chimiques des matériaux peuvent être délibérés, dans la limite des matériaux disponibles, et le milieu formé conditionnera la diversité des organismes capables de s'y installer. Les sols construits peuvent être très variables selon les matériaux utilisés, plus ou moins naturels, mais ils ont tous une tendance à évoluer rapidement sous l'action des mêmes processus pédogéniques qui ont lieu dans les sols naturels (Huot et al., 2015; Leguédois et al., 2016; Séré et al., 2010). Cela, en grande partie, grâce à l'activité microbiologique favorisée par le mélange mécanique entre les 2 matériaux de natures différentes. Cependant, cette activité peut être limitée par les conditions microclimatiques, car le réseau de pores des sols nouvellement construits n'est pas encore interconnecté, comme le sont les sols influencés par les ingénieurs du sol. Ainsi, une façon d'accélérer la formation des sols est d'inoculer des ingénieurs du sol ou de favoriser leur colonisation. Les organismes les plus concernés sont les plantes et les vers de terre (Pey et al., 2013), qui interagissent et améliorent les propriétés hydro structurales des sols construits (Deeb et al., 2017, 2016a)

L'inoculation des vers de terre est recommandée dans diverses stratégies de restauration des sols dégradés grâce à leur potentiel de réaménagement de la structure des sols (Byers et al., 2006; Edwards et al., 2019; Jouquet et al., 2014; Snyder and Hendrix, 2008). L'expérience a permis de préconiser quelques recommandations comme le type de vers de terre et la période appropriée ou la méthode d'inoculation (Butt, 2008). Ces choix dépendent des matériaux locaux, qui conditionneront la survie et l'activité des organismes, ainsi que du diagnostic des

zones d'intervention, car si les communautés voisines sont abondantes en espèces, la colonisation naturelle peut être privilégiée. C'est le cas des études de la faisabilité des sols construits menées en zone rurale (Burrow et al., 2018; Pruvost et al., 2020).

Depuis une dizaine d'années, le facteur biologique de la pédogenèse est étudié sur des sols construits à partir des assemblages de matériaux marno-calcaires et de compost vert (Deeb et al., 2016a, 2016b, 2017; Pruvost et al., 2020; Araujo et al., 2022). Les recherches en laboratoire ont révélé que l'inoculation d'une espèce de vers de terre amplifie l'effet de l'incorporation de compost vert, indépendamment de sa dose. Cependant, une expérience testant la faisabilité des sols construits a démontré une dépendance entre la dose incorporée et l'effet d'une autre espèce, qui est plus la plus disponible commercialement (Araujo et al., 2022). La première espèce, *Aporrectodea caliginosa*, est associée à la catégorie des endogés, tandis que la deuxième, *Lumbricus terrestris* est intermédiaire entre épigés et anéciques (Bottinelli et al., 2020; Bouché, 1977). Leurs stratégies de vie et, par conséquent, leurs impacts sont censés être différents. Des expériences de terrain ont documenté la colonisation de ces sols par divers organismes de la macrofaune, y compris différentes catégories écologiques de vers de terre, sans toutefois en mesurer les effets (Pruvost et al., 2020). Enfin, le constat de l'effet différent entre espèce de vers de terre sur les sols construits et, la possibilité de colonisation par une communauté diversifiée de vers de terre ont conduit à la question actuelle sur le rôle de la diversité des vers de terre dans la formation des sols. La réponse à cette question permettra d'améliorer les techniques d'ingénierie écologique, dont la construction des sols.

IV. Positionnement et structure de la thèse

Nous avons vu dans cette introduction que les sols jouent des rôles fondamentaux dans les stratégies de développement durable de notre société. Le renforcement des politiques de protection des sols est crucial pour la sécurité alimentaire et pour le maintien de l'équilibre de la biosphère. Dans le contexte urbain, l'adaptation au changement climatique repose, entre autres, sur la capacité des sols des villes à stocker l'eau et à favoriser la croissance des arbres pour le refroidissement local et des aliments pour le développement des circuits courts. Or, les sols urbains sont généralement trop dégradés pour assurer les fonctions qu'on attend d'eux, notamment la culture de produits destinés à l'alimentation humaine. La possibilité de construire de nouveaux "sols" à partir de matériaux non pollués permettrait de répondre aux besoins en terre végétale en ville, afin de créer de nouveaux habitats sains pour la biodiversité urbaine. La qualité initiale du sol peut être modulée par le choix des matériaux parentaux, mais également par les organismes qui vont le coloniser. Ainsi, les sols construits présentent des conditions singulières pour étudier le rôle de la biodiversité sur la formation des sols, puisqu'ils ne portent pas l'héritage de l'activité biologique comme les sols naturels.

Les mélanges de matériaux parentaux doivent permettre la formation d'un complexe organo-minéral stable permettant les échanges de nutriments pour la plante ainsi qu'une structure physique facilitant la circulation des gaz et des liquides dans le sol. La stabilité structurale de ces mélanges est fragile à court terme, mais il existe des pistes à explorer avec les organismes du sol. Le rôle de quelques espèces vers de terre sur l'évolution des sols construits a déjà été démontré dans des études de laboratoire et de terrain (Deeb et al., 2017; Araujo et al., 2022). Cependant, jusqu'à présent, il n'existe aucune étude sur le rôle de la diversité des vers de terre sur le fonctionnement des sols construits et nous sommes particulièrement intéressés par les rôles des catégories fonctionnelles de vers de terre sur la structuration et le fonctionnement des nouveaux sols.

Pour mener à bien ce projet de thèse, trois questions complémentaires guident le travail de recherche, de la théorie à la pratique (Figure 8). Premièrement, nous nous sommes interrogés sur l'état de l'art du rôle de la biodiversité, et plus spécifiquement de la diversité des vers de terre, sur le fonctionnement des sols. Pour répondre à cette question, nous avons réalisé une revue systématique de la littérature scientifique (Chapitre 1). L'hypothèse est que les vers de terre appartenant à différentes catégories écologiques remplissent des fonctions distinctes et complémentaires. Par conséquent, nous postulons que les différentes catégories fonctionnelles interagissent positivement dans le fonctionnement du sol. Ensuite, nous avons conçu deux expériences pour tester les effets d'interactions entre espèces co-occurentes ayant des traits fonctionnels distincts. Nous testons ici deux facteurs qui peuvent influencer les interactions entre différents groupes fonctionnels de vers de terre, la texture de sols naturels dans la première expérience, et la quantité de compost dans les sols construits dans la seconde expérience.

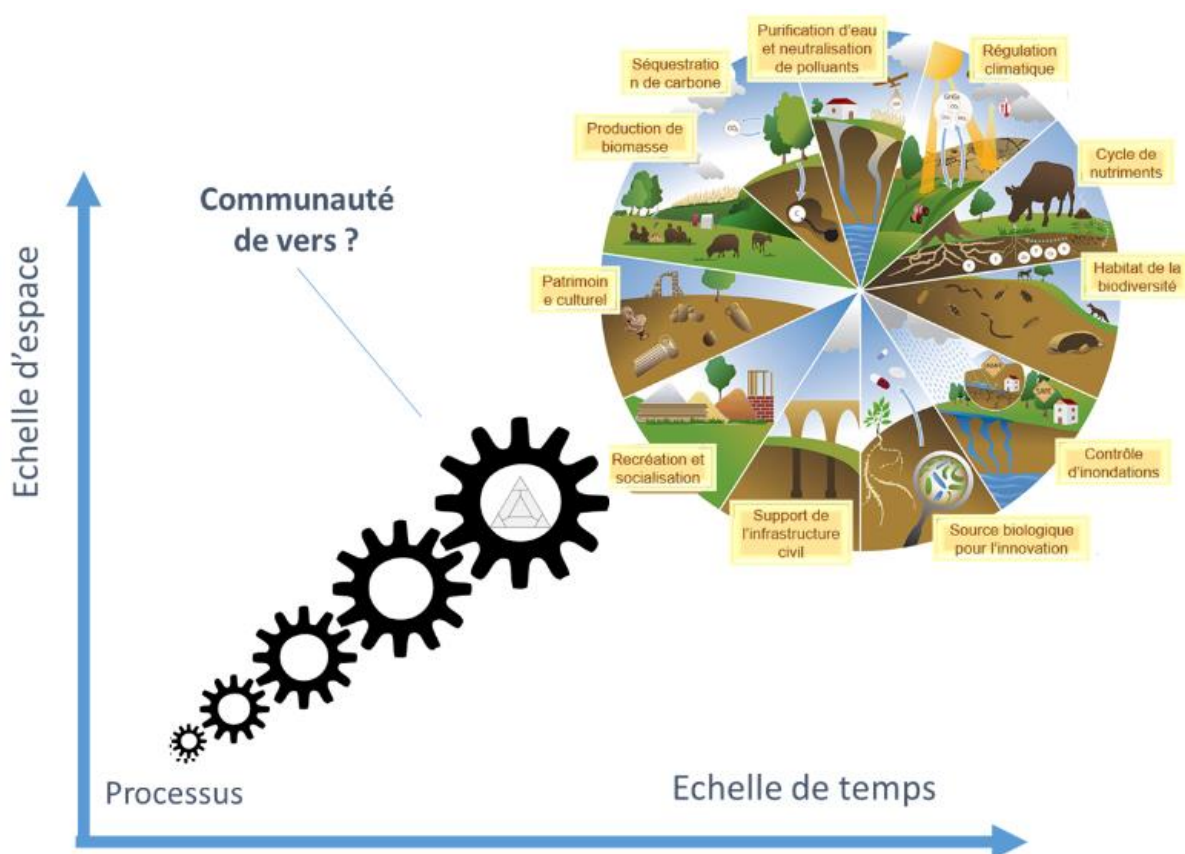


Figure 8. Positionnement de la thèse par rapport à l'auto-organisation des écosystèmes du sol. Notre hypothèse est que les différentes structures physiques produites par les différentes espèces s'influencent mutuellement dans un assemblage de différents vers de terre.

Un facteur important dans la construction des sols est le choix des matériaux parentaux. Le type de matériau minéral dépend largement du gisement de l'excavation, qui peut être très différent à une même échelle régionale. Il peut ainsi présenter des textures différentes, dont l'influence sur l'activité des différentes catégories écologiques de vers de terre, et surtout sur leurs interactions, n'est pas suffisamment documentée. Nous avons donc conçu une expérience dans des conditions contrôlées (Chapitre 2), pour estimer l'importance de la texture du sol sur les effets d'une communauté de vers de terre. Dans ce cas, puisqu'il s'agit d'une quête de connaissances à portée plus générale, nous avons utilisé des sols naturels d'Ile de France. L'objectif de la seconde expérience (Chapitre 3) était d'évaluer l'effet de la quantité de MO introduite sous forme de compost sur l'interactions des vers de terre. Cette expérience, elle aussi réalisée en conditions contrôlées, consistait à suivre l'effet de différentes doses de compost dans le mélange avec des terres excavées sur l'action des différentes catégories écologiques de vers de terre sur la structure du sol et le développement des plantes.

La transposition au terrain de ces résultats obtenus en laboratoire a été envisagée par 2 expériences *in situ*, dans des conditions climatiques non contrôlées. Ces expériences, toujours en cours, utilisent les mêmes sols construits étudiés en laboratoire. La première expérience, réalisée dans des bacs de culture, a pour objectif d'évaluer l'influence de la diversité fonctionnelle des vers de terre sur la diversité d'un couvert végétal constitué de plantes de prairie. La seconde expérience, réalisée *in situ* dans des parcs, vise à étudier l'attractivité des sols construits vis-à-vis de la communauté locale de vers de terre. Cela permettra d'estimer comment les nouveaux sols vont évoluer dans les conditions naturelles d'un parc urbain. Les questions 1, 2 et 3 sont explorées dans les 3 chapitres de cette thèse. Ils sont rédigés sous la forme d'articles scientifiques en langue anglaise afin d'être soumis prochainement. Les expériences visant à répondre aux questions 4 et 5 seront discutées en perspective.

Connaissances théoriques

Question 1 : Connaissances sur l'influence de la diversité des vers de terre sur les fonctions du sol ? – *Revue systématique de la littérature*

Hypothèse : les différents groupes fonctionnels remplissent des fonctions distinctes et complémentaires dans l'écosystème.

Question 2 : Effets des interactions entre les vers de terre sur les fonctions du sol ? Peuvent-ils être généralisés à toutes les textures ?

- *Expérimentation en conditions contrôlées*

Hypothèse : la performance des fonctions est améliorée par l'interaction entre des espèces morphologiquement différentes. Cet effet des interactions est plus important dans les sols de texture plus fine.

Question 3 : Influence de la diversité des vers de terre sur l'agrégation du sol et le développement des racines ? Influence de la dose de MO ?

- *Expérimentation en conditions contrôlées*

Hypothèse : L'agrégation des sols construits est impacté par les interactions des différents groupes fonctionnels et le développement racinaire est plus important. Plus d'impacte avec plus de MO.

Connaissances pratiques

Chapitre 1 :

Revue de la littérature sur les effets de la diversité fonctionnelle des vers de terre

Ce chapitre est issu d'un travail initié en 2020 par Khady Diedhiou, stagiaire en Master 2 que j'ai co-encadré à distance en raison du contexte sanitaire du COVID19. Pour mener à bien cette revue, nous avons postulé que les rôles fonctionnels des 3 catégories écologiques de vers de terre, reconnues par la communauté scientifique, seraient complémentaires dans l'écosystème. Nous nous attendions donc à trouver dans la littérature des études révélant les mécanismes qui confirmeraient cette hypothèse, ce qui soutiendrait l'ensemble des travaux de ma thèse. Comme cette étude n'a encore jamais été réalisée, nous envisageons de soumettre les résultats de ce travail à Soil Biology and Biochemistry.

I. Introduction

Soil biodiversity is largely conditioned by the physiochemical properties of the soil, which under climatic and geological conditions, results from the activities of ecosystem engineers, such as plant roots and macroinvertebrates (Jones et al., 1994). Among macroinvertebrates, earthworms are the most abundant in the majority of the terrestrial biomes (Lavelle et al., 2022). They are implicated in the regulation of many ecological processes simultaneously. First, they modify the abiotic properties of the soil through their casting and burrowing activities, thereby altering the conditions of the soil biota (Van Groenigen et al., 2019). Second, they alter the soil microbial community composition through selection within their digestive tract and external humectation (Liu et al., 2019). Third, they release mineral nutrients and phytohormones through their excrement (Puga-Freitas et al., 2012; van Groenigen et al., 2014). They are thus involved in several soil ecosystem services, including development of soil structure, water regulation, nutrient cycling, primary production, carbon storage and contaminants degradation (Blouin et al., 2013). Yet, how ecological processes are related to earthworm diversity is unclear, if ever known. The spatial coexistence of different species and their related functional domains (Decaëns, 2010; Lavelle et al., 2022) suggest that the effects of earthworms results from the combined influence of different species.

Earthworms are a diverse group of organisms with quite different evolutionary paths (Domínguez et al., 2015). Regardless of taxonomy, it is classically assumed that earthworms have developed life strategies corresponding roughly to three ecological categories (Figure 8): epigeic, endogeic and anecic (Bouché, 1977). Their different life strategies were associated to a set of traits, which are supposed to be adaptations to different spatial distributions (Box 1). Epigeics live on the soil surface and feed on litter, endogeics live into the soil and are geophagous, and anecics create permanent vertical burrows in which they live and drag fresh organic debris from the surface. Although these three classical ecological categories have been

widely used in earthworm ecology, they may overlap because many species share traits from different groups, so all intermediates between the three classical groups should be considered (Bottinelli et al., 2020).

The differences between the functional groups are mainly based on morphological characteristics and vertical distribution in the soil (Bouché, 1977). In a functional approach, the morphological characteristics are functional traits that have an impact on the soil. Then, the composition of earthworms functional traits in a community can be used to assess soil disturbance. For instance, endogeic species, which are mainly geophagous, are unlikely to be present in contaminated because they ingest them (Hedde et al., 2012). Moreover, species moving through the soil are more vulnerable to contamination because their ability to escape adverse conditions are lower than that of epigeic (Mathieu et al., 2010). Finally, the physiology expression of some species, such as *Lumbricus terrestris* and *L. rubellus*, may also indicate the presence of metal contamination (Pérès et al., 2011).

The functional traits predicting earthworms impacts on soil functioning have been poorly studied, with only few species investigated, and not always correctly assigned (Cameron et al., 2016), limiting the exploitation of the earthworm database. A rigorous control of species identity or characterization of functional traits is strongly recommended to improve the reliability of studies on earthworms (Cameron et al., 2019). For example, molecular tools have been successfully used to improve the quality of assessment by clarifying species identity, distinguishing cryptic species, and solving some questions about the evolution of traits (Decaëns et al., 2016; Domínguez et al., 2015; Dupont et al., 2019, 2011; Porco et al., 2018).

The impact of different earthworm species on the soil is supposed to be different, so reliable information on the diversity of earthworm functional traits can be very useful for developing soil engineering techniques (Pey et al., 2014a, 2014b). Since ecological groups are not good predictors of their influence (Bottinelli and Capowiez, 2021), it is rather interesting to

know which species are associated with the documented effects. Here, I review the state of art about the importance of earthworms' biodiversity for ecosystem functioning, such as the relative importance of different functional traits on ecosystem properties, and the existence of complementarity between species. The hypothesis is that species with different functional categories (Box 1) are associated with different or minimally overlapping ecosystem processes, and that diversity leads to complementary effects, either through niche partitioning or through facilitation.

Box 1: Traits of the three major ecological earthworm groups (Bouché, 1977)

Epigeic:

1) Monochromic pigmentation (brownish red in a primitively deciduous environment; 2) Small size (10 to 30 mm); 3) Obsolete digging musculature; 4) Zero capacity for contraction; 5) External humectation developed; 6) Resistance in bad season by enkistment; 8) Abundant reproduction; 9) Rapid maturation; 10) High respiration; 11) Rapid mobility in response to formalin irritation; 12) Mesophagous; 13) Low lucifugia; 14) Slow intestinal transit; 15) Normal bristles.

Endogeic:

1) Apigmented; 2) Small to large size; 3) Undeveloped burrowing musculature; 4) No longitudinal contraction musculature, weak walls; 5) Low moistening; 6) High regenerative power; 7) Quiescence in bad season; 8) Limited reproduction; 9) Moderate maturation; 10) Low respiration; 11) Low mobility and coleomic rejection in response to formalin irritation; 12) Microphagous; 13) Strong lucifugia; 14) Rapid intestinal transit; 15) Normal bristles.

Anecic:

1) Dark pigmentation (dark blackish brown) dorsally and anteriorly; 2) Large size common (adults 200-1100 mm); 3) Digging musculature highly developed; 4) Longitudinal contracture important; 5) External humectation highly developed; 6) Moderate Regenerative capacity; 7) True diapause in bad season; 8) Limited reproduction; 9) Moderate maturation; 10) Modest respiration; 11) Moderate mobility in response to formalin irritation; 12) Macrophages; 13) Moderate lucifugia; 14) Variable intestinal transit; 15) Hook-modified bristles anterior and posterior.

II. Material and methods

In order to conduct this literature review, the keywords '*earthworm and diversity and soil and function**' were entered into the ISI Web of Science browser on May 21, 2020. Asterisk enlarged the scope of the research to the words deriving from '*function*', as '*functional*' and '*functioning*'. The term '*and*' links keywords and requires that they appear somewhere in the search result. From these combined keywords, 488 peer-reviewed papers were retrieved including papers on very general topics. A first selection was made on the basis of the title by eliminating all the articles that do not explicitly concern either the soil or the earthworms. Then, a second selection, this time based on the content of the abstract, retained only the articles concerning the effects of earthworms, whatever they may be. A third selection was necessary to eliminate articles that did not mention the species studied or that contained a diverse community, from which individual effects could not be extracted. However, an article regrouping species from the same functional groups was retained in order to evaluate the coherence of functional groups. At the end, 41 articles were selected and information, such as species, location and parameters measured, was compiled.

The measured parameters in this review were regrouped in three categories: soil physical structure, microbial stimulation and plants development. La catégorie "structure physique du sol" comprenait les mesures liées aux propriétés physicochimiques du sol. The articles referring to changes on microbial or enzymatic activity in the soil were included within the category of microbial stimulation. Finally, the category on the effects on plant development included papers that measured direct interference of earthworm on germination and the selective stimulation of plants in a community. All these parameters are to some extent linked to the primary production, which is a more general parameter.

III. Results

III.1. Bibliometric analyses

The selected studies were conducted between 1997 and 2020. Grouping the articles by 5-year periods shows an increasing interest in the potential functionality of earthworms (Figure 1a). Of the 41 studies selected, nearly half were conducted in Europe (21) and nearly one-third in Asia (12) (Figure 1b). All studies conducted in Asia date from 2010 onwards.

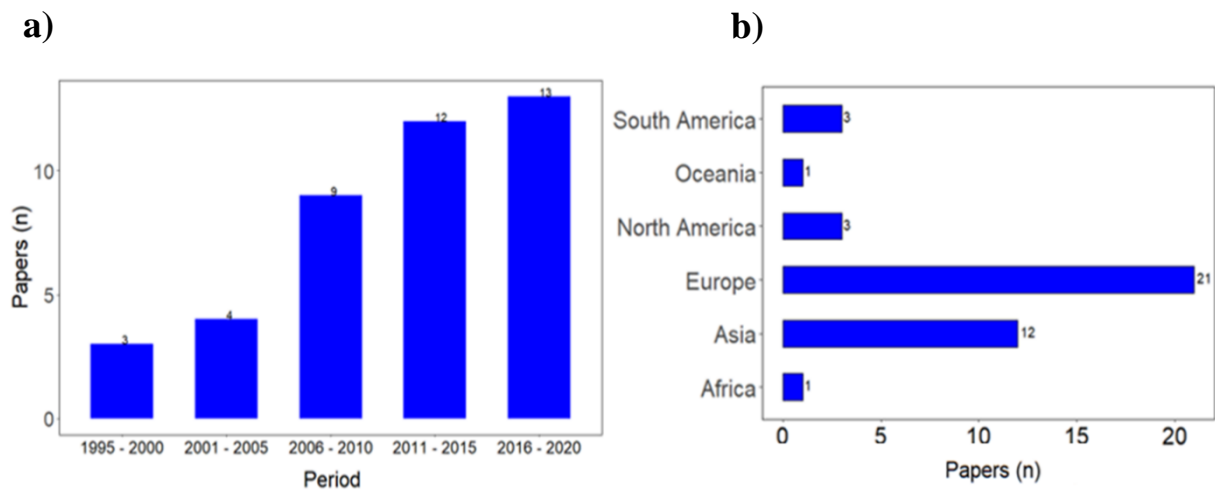


Figure 1. Number of studies reviewed grouped by five-year period (a) and by continent (b).

The number of studies is indicated in three triangles, which report the effects of earthworms on microbial stimulation, plant development and soil structuring, according to the classification based on earthworm functional traits (Figure 2). Only species for which no controversial assignments found regarding ecological categories were represented in the triangles. Species, whose functional traits were not described (Bouché, 1972), were represented in a category according the papers' assignment. The most cited species are *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris*, which are mainly referred to as endogeic and anecic, respectively.

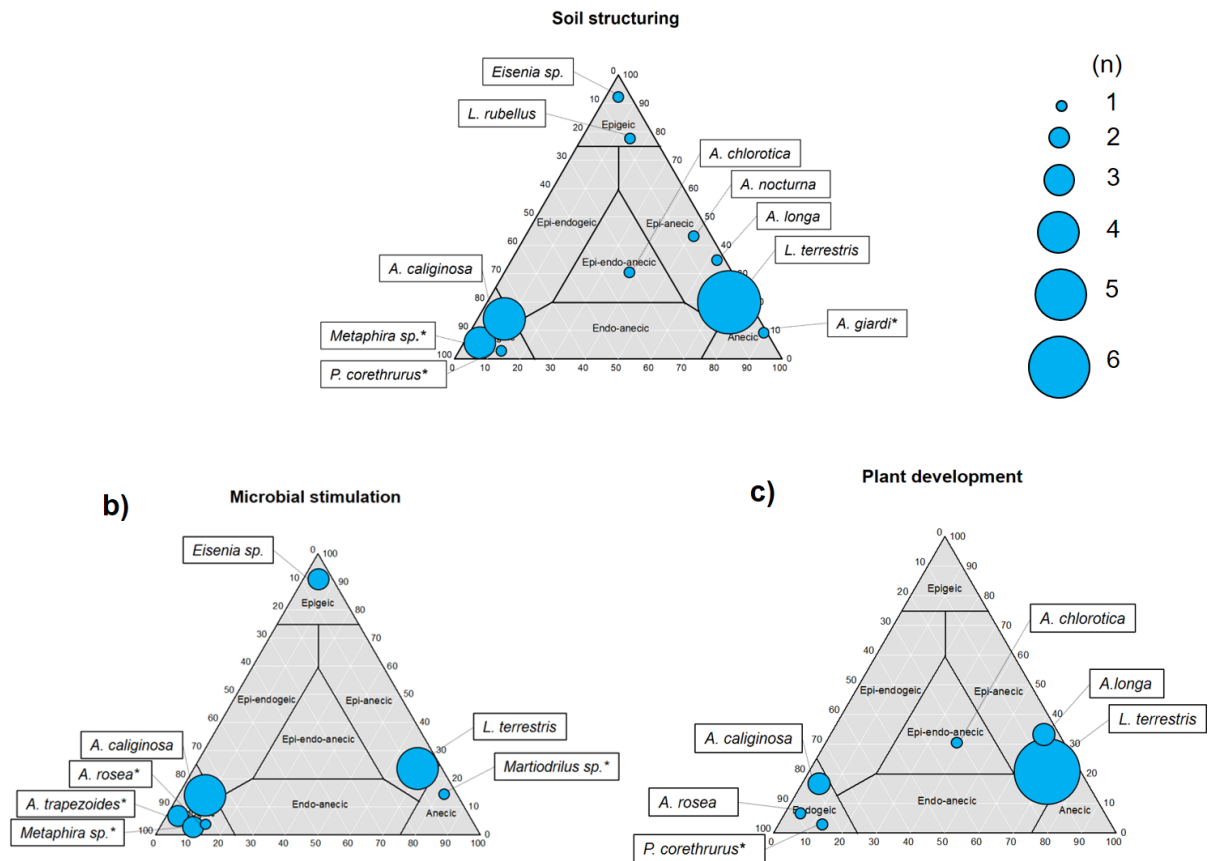


Figure 2. Number of papers per species studied regarding earthworm effects on a) soil structure, b) microbial stimulation and c) plant development. The number of studies for each species is proportional to the size of the bubbles. * Assignment according to the referred study.

Species from different categories were involved in the same processes, often in different ways. However, the limited number of studies and the relativity of effects to environmental conditions make it difficult to categorize the opposing effects described below. Overall, 21 species were studied, the majority of which belong to the family Lumbricidae, followed by Megascolecidae, Glossoscolecidae, Rhinodrilidae, Moniligastridae and Eudrilidae.

III.2. Specific effects of earthworms

III.2.a Soil physical and chemical properties

The main species investigated are from the family Lumbricidae, notably represented by *L. terrestris* (6 articles) and *Ap. caliginosa* (4 articles), all of them in controlled conditions. The role of these two species was compared in four studies. One study compared their effects with those of *L. rubellus* on the physical structure and distribution of mulched crop residues (Frazão

et al., 2019). *L. terrestris* and, to a lesser extent, *L. rubellus* increased macroaggregate stability in the top 20 cm and distributed the mulch deep into the soil, despite the fact that *L. rubellus* is an epigeic species. In contrast, *Ap. caliginosa* did not alter the mulch distribution and decreased the stability of macroaggregates in the upper 20 cm. Another study provided insight into burrowing activity by examining OM distribution (¹³C-labelled rye litter), but comparing this time *L. terrestris* and *Ap. caliginosa* with another epigeic, *Eisenia andrei*, and with an anecic, *Ap. giardi* (Jégou et al., 1998). Here, *E. andrei* activity was restricted to the surface level and its casts composition were quite similar to those of *L. terrestris*, which are distributed on the surface and also buried along the soil profile. On the other hand, the casts' composition of *Ap. caliginosa* were more similar to those of *Ap. giardi*, richer in minerals. The latter two species dispersed OM in the soil, while *L. terrestris* concentrated it. A comparative tomographic analysis demonstrated that *Ap. giardi* and *Ap. caliginosa* dig temporary burrow systems, and that *L. terrestris* builds permanent burrows enriched with OM (Jégou et al., 2001). A study on the relative importance of *L. terrestris*, *Allolobophora chlorotica*, and *Aporrectodea rosea* to physicochemical properties of soils showed that casts of *L. terrestris* was the most different from soil control, although soil type greatly defined the casts properties of all species (Clause et al., 2014).

The role of tropical species on soil physical structure, although less studied, has also been documented, both in the field and in mesocosms. An often quoted article concerns the negative impact of *Pontoscolex corethrurus* (Rhinodrilidae) as an invasive species in an Amazonian land converted into pastures (Chauvel et al., 1999). The high abundance of this compacting endogeic, associated with a weak organic layer, led to the formation of crusts preventing soil gas exchange. A mesocosm study demonstrated that the endogeic *Metaphire posthuma* (Megascolecidae) can be either compacting or decompacting depending on the soil bulk density (Jouquet et al., 2012). In alluvial overflow plains, in Colombia, the tropical species

Andiorrhinus sp. (Glossoscolecidae), which is thought to be intermediate between the endogeic and the anecic, is associated with the formation of regularly spaced mounds that profoundly diversify the functioning of this ecosystem (Zangerlé et al., 2016). Finally, in an alkaline loamy soil, in China, the endogeic *Metaphire guillelmi* (Megascolecidae) increased the soil overall aggregation as a consequence of its impact on the pH reduction (Gong et al., 2019). Reinforcing processes occurred simultaneously. A more neutral pH promoted fungal activity, which enhanced soil aggregation, which then improves the connectivity of the pore network necessary for bacterial activity.

III.2.b Microbial communities

Most of the studies carried out about the role of earthworms on microbial communities in Europe investigated again the role of *L. terrestris* (4 articles) and *Ap. caliginosa* (4 articles), including two comparative papers. One study compared nitrogenase activity in their guts and in their casts, showing that nitrogenase is stimulated during the passage in the digestive tract of earthworms and that it can be further stimulated in the casts depending on the species (Umarov et al., 2008). Despite soil-dependent differences, nitrogen fixation activity was higher in the casts of *L. terrestris* than in the gut, while *Ap. caliginosa* nitrogen fixation activity was higher in the gut. *Ap. rosea* (endogeic) was also investigated in this study and its gut and casts showed similar microbial activity. Another study compared the effects of *L. terrestris*, *Ap. caliginosa* and *L. rubellus* on the soil bacterial community in the decomposition of ¹⁵N-labelled crop residue (Postma-Blaauw et al., 2006). Here, litter-feeding species enhanced nitrogen mineralization of crop residues, whereas *Ap. caliginosa* enhanced mineralization of the SOM. Under N and P fertilization, *Ap. trapezoides*, which is an endogeic species with traits closely related to *Ap. caliginosa* changed mycorrhizal community structure that was beneficial to maize nutrient uptake (Li et al., 2013). In the same way, *Ap. caliginosa* has been shown to enhance the resilience of microbial communities under the action of fungicides (Bart et al., 2019).

Differences concerning microbial diversity are also found among earthworm species other than Lumbricidae. A recent study highlighted the distinct distribution of protist communities in the casts and drilospheres of two species of the family Megascolecidae and one species of Moniligastridae (epigeic *Amyntas cortices*, anecic *Am. hupeiensis* and endogeic *Drawida gisti*) (Wang et al., 2020). While the anecic and endogeic species enhanced the diversity of protists, the epigeic decreased it. However, a study investigating the microbial community associated to the endogeic *M. guillelmi* demonstrated that the influence of this species depends on the disposition of the organic resource (Gong et al., 2018). It shifted prokaryote dominance from Planctomycetes to Proteobacteria when maize straw was mulched, whereas it shifted prokaryote dominance from Proteobacteria to Planctomycetes when crop residues were incorporated into the soil. In South America, some species assigned to different ecological categories have also different impact on soil communities. For instance, the casts of the anecic *Martiodrilus sp.* (Glossoscolecidae) are characterized by a broad enzyme profile different from that of the soil, whereas the casts of the endogeic *Andiodrilus sp.* (Glossoscolecidae) are quite similar (Mora et al., 2005). It suggested different pathways of organic matter decomposition. Regarding the effects of earthworms on contaminated soils, the endogeic *P. corethrurus* has been shown to increase the biomass of the bacterial community adhering to the soil roots, which improved plant growth and the uptake of lead (Pb) by *Lantana camara* used in phytoremediation (Jusselme et al., 2012). Also, the epigeic *Eisenia fetida* enhanced arsenic uptake by maize, by controlling the population of nematodes feeding on arbuscular mycorrhizal fungi (Hua et al., 2010).

III.2.c Plants development

The main species investigated for its role on the modulation of plants development was *L. terrestris* (6 articles). In a mesocosm, it was demonstrated that *L. terrestris* can modulate plant communities by negatively impacting seedlings establishment of ryegrass through

translocation of seeds into deeper soil layers as well as the ingestion and digestion of seeds (Asshoff et al., 2010). However, once the seeds have germinated, *L. terrestris*, like *Ap. caliginosa*, favors the establishment of grasses over forbs and legumes (Forey et al., 2018; Zaller et al., 2013). Grass roots have been shown to associate strongly with *L. terrestris* burrows, in which they thrive better than in adjacent soils (Milcu et al., 2006). Indeed, the concentration of nutrients in the structures produced by *L. terrestris* increase the competitive strength of grasses by improving their ability to uptake N (Eisenhauer and Scheu, 2008). *L. terrestris* was also studied with *Ap. longa* and *Allolobophora chlorotica*, in mesocosms, to compare their food selection and consequent impact on plants development (Andriuzzi et al., 2016). All three species preferred similar resource, but *L. terrestris* increased only root biomass, whereas *Al. chlorotica* and, to a lesser extent, *Ap. longa* increased only shoot biomass. Therefore, despite the same source of food, it seems that the nutrient pathways are altered according to earthworm species, which influence plant fitness.

III.3. Effects of earthworms physical interaction

Only 7 studies investigated the role of physical interactions between species from different assigned functional groups, comprising only one study testing interactions between functional groups (Sheehan et al., 2006). Of the others, only 3 studied the effects on soil physical structure, 2 the microbial stimulation and 2 plants development.

III.3.a Soil physical structure

The physical interaction between the different species influences how they burrow into and through the soil. The presence of *Ap. caliginosa* in artificially packed soil columns was shown to influence *L. terrestris* to dig shallower and build thicker walls, while the presence of *Ap. giardi* pushed *Ap. caliginosa* deeper into the soil (Jégou et al., 2001). The branching of burrow system increased when *Ap. caliginosa* interacted either with *Ap. giardi* or with *L. terrestris*. In the same way, it was observed in mesocosm, in the case of *Al. chlorotica* and *Ap.*

nocturna, that these species can avoid each other, or even their respective burrows (Capowiez and Belzunces, 2001). The analysis of the aggregates may also provide information on interactions among species. For instance, the combination of *L. terrestris* with *Ap. caliginosa* decreased the proportion of microaggregates (53–250 µm) and increased soil fine particles (< 53 µm), mainly in deeper layers (Frazão et al., 2019). When *L. terrestris* was combined with *L. rubellus*, the proportion of microaggregates in the upper 20 cm also decreased, but in favor of the formation of small macroaggregates (250–2000 µm).

Interactions between species are not always visible in the short term, but some are more obvious in the long term. A 28-month field experiment demonstrated an antagonistic relationship between two tropical species, one that compacts the soil structure and the other that decompacts it (Blanchart et al., 1997). The compacting species is the large earthworm, *Millsonia anomala* (Megascolecidae), which produces large aggregates containing root residues. These residues provide a food source for small earthworms of the family Eudrilidae, which break up the aggregates to gain access.

III.3.b Plant development

The interactions of earthworms belonging to different ecological groups influence specific impacts on plant germination and establishment. Effects of different ecological groups were assessed in a greenhouse experiment (Asshoff et al., 2010), in which the combined presence of *Ap. caliginosa* and juvenile specimens of *L. terrestris* accelerated seed germination and increased nutrient availability for seedlings. However, the total number of seedlings with this combination decreased, which was similar if only *L. terrestris* adults were present. In another research in mesocosm, Andriuzzi et al. (2016) showed that *Al. chlorotica* enhanced nitrogen recovery at the shoot level when it was in a single species treatment. In combination with *Ap. longa*, this effect disappeared. It was proposed that this might be due to nitrogen immobilization in the microbial biomass.

III.3.c Microbial communities

Since the effects of earthworms on the soil microbial communities are dependent on earthworm species, an interactive effect is expected when more species are present. In an experiment using agricultural soil under controlled conditions, *L. terrestris* and *Ap. caliginosa* were found to stimulate different microbial communities. The former stimulated denitrifiers, which were dominant, and the latter increased nitrifier activity (Speratti and Whalen, 2008). The microbial activity resulting from this interaction was greater than the sum of their specific stimulation. This result was corroborated by another study in mesocosm that was designed to testing functional categories with more than one species (Sheehan et al., 2006). Assemblage of *L. terrestris*, *L. friendi* and *Ap. longa*, which were assigned as anecic, did decreased nitrate concentration in the leachate. On the other side, the high density of supposedly endogeics, here composed of *Ap. caliginosa*, *O. cyaneum*, *Al. chlorotica* and *Ap. rosea*, was correlated with higher amounts of nitrate in the soil. The combination of anecics and endogeics had a significant increase in the amount of nitrate in the soil. A complementary analysis in this experience showed that the physiological profile of the microbial communities of endogeics and anecic are quite distinct (Sheehan et al., 2007).

IV. Discussion

IV.1. Functional traits perform different functions

The influence of earthworms on properties were investigated with a very limited number of species, only 17 worldwide. Most of them focused on European species, specially *L. terrestris* and *Ap. caliginosa*, which are very common in temperate region (Decaëns et al., 2008). The choice of keywords used in the scientific search engine certainly excluded relevant studies with other species, but the 500 articles in the starting list led us to believe that there were enough to conduct such a review. It is surprising that no studies before 1997 appeared. Indeed, I became aware of other studies on the subject later in my discussions with soil ecology experts. Nevertheless, the number of studies on the functional diversity of earthworms remains scarce to predict the impact of the disappearance of earthworm species on soil functioning.

The limited number of species investigated, as well as the few processes and environmental contexts tested so far precludes generalizations about the extent to which functional groups can be applied to predict the role of earthworm diversity on ecosystem functioning. Yet, there are clear divergences in some ecological processes that are related to different traits in a community. If ever possible to associate effects with functional groups, it is clear that the three classical ecological categories are not accurate enough to predict the earthworms' specific roles. For example, the most studied species, *L. terrestris*, has often been classified as anecic even though in a mesocosm study its diet is closer to that of epigeics than anecics (Jégou et al., 1998). In addition, its morphological traits fall into the epi-anecic category because of its smaller mean size and the absence of longitudinal furrows (Bottinelli et al., 2020; Bouché, 1977). Thus, the effects that researchers have attributed to anecic are instead related to another category, intermediate between epigeic and anecic. Therefore, studies referring to earthworms ecological groups must consider the seven possible categories, knowing that the most common in Europe are endogeic, epigeic and epi-anecic (Bottinelli et al., 2020).

Moreover, knowledge of a single species functional trait does not seem sufficient to predict the species role in the ecosystem, because earthworm effects, at least for some species, vary according to the environmental context. For example, species belonging to the epigeic category, which was underrepresented in this literature review and is supposed to be restricted to the surface layer, may also contribute to the distribution of OM deep in the soil (Frazão et al., 2019). Therefore, earthworms appear to have great plasticity and their effects are modulated by OM, soil porosity, and interspecific relationships, which have been very rarely evaluated.

IV.2. Effects of interactions

Species coexistence may result from niche differentiation resulting from traits dissimilarity (Loreau and Hector, 2001). Instead, increasing the number of individuals with similar traits increases competition, which may explain why intraspecific competition in mesocosms was greater than interspecific competition (Lowe and Butt, 2002). The different soil constraints may lead organisms to interact in order to improve their own fitness (Lavelle et al., 1995). For example, some species take advantage of the better conditions offered by the structures of other species to complete their own life cycle (Lowe and Butt, 2002). Nevertheless, the extent at which positive interactions occurs is difficult to estimate because most studies have been conducted in mesocosm, where species are forced to interact. Anyway, in a mesocosm containing a mixture of species, interspecific avoidance was also observed, both directly and indirectly through burrow avoidance (Capowiez and Belzunces, 2001). The factors determining positive or negative interaction among earthworms are still not clear.

Cooperation of earthworms with microorganisms and plants has been shown to indirectly affect the abundance and diversity of other organisms, such as springtails (Forey et al., 2018). This kind of relation is likely to be specific to some kinds of functional groups of earthworms and plants in a multi-trophic context, because earthworms' species interact with different microbial communities. Similarly, the main interactions between earthworms is likely to occur

indirectly (Liu et al., 2019). Pathways can be, for example, the stimulation of specific plants (Clause et al., 2016, 2015; Eisenhauer and Scheu, 2008; Milcu et al., 2006), whose roots improve the physiochemical conditions for another species, or through the chemical effects of microorganisms, which improve nutrient availability in microsites (Mora et al., 2005; Postma-Blaauw et al., 2006; Speratti and Whalen, 2008).

IV.3. Relevance of reintroduction for ecological engineering

Differences between earthworms species have been investigated to improve techniques of soil restoration, but projects with earthworms diversity remain optional because several critical factors have to be taken into account (Butt, 2008; Edwards et al., 2019). In addition, very few species are reared to supply such a practice, or even to support further studies to reveal the importance of biodiversity. Actually, the most available species in the market is destined to serve as bait for fishing (Steckley, 2020). As a consequence, most studies in field have only used one earthworm species and most studies dealing with diversity have been carried out in mesocosms. This literature review highlighted that, despite the few studies on earthworm diversity, its importance is undeniable. Species are differently involved in ecosystem functions, and the choice of one species to use in soil restoration is likely to depend on the characteristics of a soil and on the relevance of species functional traits in some aspects of soil restoration. Diversity of functional traits in a community may then be important to regulate the effect of one species or to complement it. Nevertheless, there are insufficient data to further compare the effects of different species on soil functioning, and even less information to estimate the importance of interspecific interactions. What is clear is that studies comparing the effects of earthworms cannot be considered without taking into account environmental context such as soil texture, OM quantity and quality, and biological interactions within a community. Indeed, earthworms interact with and modulate their environment.

Chapitre 2 :

**Interactions entre espèces de vers de terre
appartenant à différentes catégories écologiques
influencent le fonctionnement du sol**

La révision de l'état de l'art sur l'influence des différentes catégories écologiques de vers de terre sur le fonctionnement des sols avait pour but de révéler le potentiel de leur diversité dans la création de sols. Bien que les vers de terre soient souvent associés à des projets de restauration environnementale, très peu d'études nous aident à choisir les combinaisons les plus appropriées pour accélérer la pédogenèse des sols construits. L'hypothèse d'une complémentarité fonctionnelle entre les 3 catégories écologiques classiques est difficile à tester car il existe encore des débats sur la cohérence de ces groupes, et parfois une grande dissemblance entre les espèces d'une même catégorie. De plus, la plupart des études teste les effets des vers de terre sur un sol agricole du type limoneux, ce qui ne représente pas toujours le type de sol désiré en ville, où les espaces verts sont souvent destinés à accueillir du public et où un sol de texture plus grossière est souhaité.

Après cette révision systématique de la littérature scientifique, il est apparu essentiel de réaliser une expérience testant l'influence de la diversification des communautés de vers de terre sur les propriétés de sols naturels de différentes textures. Trois types de sols de texture limoneuse à sableuse amendés en compost de déchets verts ont été testés pour évaluer leur influence sur les interactions entre espèces de vers de terre. Le choix des espèces a été fait sur la base des espèces les plus abondantes dans le paysage d'un parc urbain suite à un inventaire réalisé à l'automne 2020 dans le parc du bois de Bondy (cf Annexe 1). Cette expérience menée en mesocosmes au laboratoire a duré 15 mois, au cours desquels nous avons mesuré régulièrement la respiration du sol et la réduction de la capacité de rétention en eau. A la fin de cette première séquence expérimentale, les mesocosmes ont été analysés par tomographie rayon-X afin de caractériser les changements potentiels dans la structure physique des sols. Les résultats ont été présentés à deux conférences internationales (ISEE et SFE) et feront l'objet d'un article soumis à Ecology Letters. L'analyse des conséquences du changement structural sur la croissance de plantes sont en cours. A la fin, une nouvelle analyse tomographique sera faite pour étudier les interactions entre domaines fonctionnels.

Interactions among earthworm species belonging to different ecological categories influence soil functioning

I. Introduction

Earthworms are the most abundant soil macroinvertebrate in all biomes in the world (Lavelle et al., 2022). Along with plant roots, they are the most recognized engineers of soil ecosystems, especially because their ability to change the soil physical structure, which influence the fitness of other organisms (Jones et al., 1994). In addition, earthworms control the biological activity of soils through the selection and distribution of microorganisms and the regulation of their predators (Hua et al., 2010; Liu et al., 2019; Medina-Sauza et al., 2019). By controlling biological activity, they play a key role in the dynamics of soil organic matter, either enhancing its degradation or improving its protection within aggregates (Brown et al., 2000). Therefore, earthworms are involved in several ecosystem services provided by soils, including nutrient cycling, flood regulation, biodiversity habitat, carbon sequestration and primary production (Blouin et al., 2013). However, very little is known about the risk of loss of diversity of earthworms for the functions they play in the ecosystem. Given their abundance and diversity, they are likely to influence many different functions in the ecosystem.

There are probably about 20,000 species of earthworms worldwide, although only a quarter of them have been described (Blakemore, 2009). Primitive earthworms appeared very early in the evolution of the Earth, about 1 billion years ago, well before all soil macro-organisms and even plants (Seilacher et al., 1998). The geographical distribution of earthworm families supports the continental drift hypothesis and the theory of tectonic plate movement (Blakemore, 2009). Within a same family, several species can share the same area, although some of them occupy different depths of the soil profile (Bouché, 1977). One can easily find

more than a hundred specimens of more than ten species in a French prairie, and even more in other biomes of the world (Lee, 1985; Decaëns et al., 2008). Thus, earthworms diversity may be essential to soil functioning because long term coexistence requires differences between species that can lead them to perform different, often complementary, functions (Loreau, 2004). However, the effects of interspecific relationships among earthworms have rarely been studied (Uvarov, 2009). Yet, interactions between earthworms influence species fitness and their behavior (Capowiez and Belzunces, 2001; Jégou et al., 2001; Lowe and Butt, 2002; Palm et al., 2013; Frazão et al., 2019).

The theory that ecosystem services depend on biodiversity has been consolidated by a growing body of data on biological communities of different taxa (Heemsbergen, 2004; Hooper et al., 2005; Cardinale, 2011; Tilman et al., 2014; Wagg et al., 2014; Soliveres et al., 2016; Bongers et al., 2021). For research focused on the role of biodiversity on ecosystem functioning, the interest is in the range and value of traits of organisms that influence ecosystem properties, their effects functional traits (Tilman et al., 1997). Functional traits are morphological and physiological traits that determine the capacity of an individual to survive, develop and reproduce in a given environment (Violle et al., 2007). Species presenting similar traits are assumed to play redundant roles in the ecosystem and can be grouped into functional categories (Brussaard, 1998; Blondel, 2003). The most commonly used functional classification of earthworms considers 3 ecological groups: epigeic, endogeic and anecic (Bouché, 1977). Each group is supposed to carry the morphological traits adapted to the strata they occupy in the soil. Epigeics live in and feed on the litter actively participating on its degradation, while endogeics feed and live in the soil where they create several horizontal galleries. Finally, the anecics feed on both soil and litter, and create permanent vertical burrows that connect to the surface to the depth of the soil. Many species share traits from different categories, so that all intermediary categories have to be considered to attribute an appropriate functional group to a given species (Bouché, 1977; Bottinelli et al., 2020).

It has been shown that earthworms with different functional traits have a different influence on soil physical structure and OM degradation (Sheehan et al., 2006; Andriuzzi et al., 2016; Capowiez et al., 2021). However, the soil conditions, specially clay mineralogy, are likely to modulate the effects of a given species on soil functions (Lavelle et al., 1993). For instance, the tropical endogeic *Metaphire posthuma* may increase or decrease soil porosity depending on the type of soil (Jouquet et al., 2012). Moreover, the type of soil determines its mechanical properties and the stability of the biogenic structures (Lado et al., 2004). Nevertheless, most experiments have tested the effects of earthworms only in loamy soils (Chapter 1).

The objective of this study is to examine how interactions between earthworms with different functional traits influence species effects on soil physical structure and OM dynamics. To do so, we conducted a laboratory experiment using 3 earthworm species assumed to belong to different ecological groups, associated or not, and incubated in mesocosms filled with 3 soils with different texture (sand, sandy loam and loam) amended with compost. We hypothesized that i) the dissimilarity of functional traits in a community enhances the soil functioning, and ii) the type of soil modulates the effects of earthworms interactions.

II. Materials and methods

II.1. Soils and earthworms

The three type of soil used in the experiments originate from grasslands located in the same region (Ile-de-France, France). The sandy soil was sampled in Saint-Pierre-lès-Nemours (48°28'32"N, 2°66'71"E), the sandy-loamy soil in Versailles (48°82'47"N, 1°98'06"E) and the loamy soil in Saint-Cyr sur Morin (48°89'35"N, 3°16'29"E). Prior to the experiment, the soils were sieved with a 2 mm mesh, dried at room temperature and stored for 6 months. The physicochemical properties are shown in Table 1.

Table 1. Physical and chemical properties of the three soils studied. Values represent the mean \pm standard deviations ($n=4$).

Properties	Sandy soil	Sandy-loamy soil	Loamy soil
Clay (%)	3.0 \pm 0.3	8.1 \pm 0.2	15.5 \pm 0.1
Silt (%)	12.8 \pm 0.5	18.6 \pm 0.1	68.6 \pm 2.2
Sand (%)	84.3 \pm 0.5	73.3 \pm 0.2	16.0 \pm 2.3
Bulk density (g/cm ³)	1.52 \pm 0.2	1,36 \pm 0.2	1,24 \pm 0.6
H _{pf2.5} (%)	7.12 \pm 0.26	13.37 \pm 0.54	31.13 \pm 1.42
H _{pf4.2} (%)	5.35 \pm 0.69	7.26 \pm 0.17	23.13 \pm 0.98
pH (H ₂ O)	7.01 \pm 0.04	6,80 \pm 0.13	6.03 \pm 0.07
pH (HCl)	6.50 \pm 0.11	6.08 \pm 0.10	518 \pm 0.104
C _{org} (%)	1.50 \pm 0.07	2.02 \pm 0.12	2.44 \pm 0.03
N (%)	0.13 \pm 0.01	0.13 \pm 0.01	0.23 \pm 0.01
C/N	11.3 \pm 0.08	15.6 \pm 0.11	10.5 \pm 0.04
CEC Metson (me/Kg)	33,8 \pm 1.5	50,5 \pm 0.8	108.0 \pm 1.3
P ₂ O ₅ Olsen (o/oo)	0.04 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	0.01 \pm 0.01
K ₂ O (o/oo)	0,07 \pm 0.01	0,10 \pm 0.01	0,18 \pm 0.01
MgO (o/oo)	0,03 \pm 0.01	0,08 \pm 0.01	0,19 \pm 0.01
CaO (o/oo)	1,35 \pm 0.01	1,59 \pm 0.05	2,68 \pm 0.05
Na ₂ O (o/oo)	< 0.005	0,01 \pm 0.01	0,02 \pm 0.01

The chemical properties of green waste compost (GWC) used were: C_{org}=29.2 \pm 1.3%, N=1..8 \pm 0.1%; C/N=16.2 \pm 0.8, pH_{Water}=7.3 \pm 0.1, P₂O₅=5.7 \pm 0.3‰, K₂O=12.0 \pm 1.33‰, CaO=49.6 \pm 3.5‰, MgO=5.0 \pm 0.2‰, Na₂O=0.5 \pm 0.1‰. The density was 0.6 its water retention was 60.9 \pm 4.8 % and 35.9 \pm 0.9 % at pF2.5 and pF4.2, respectively.

The three earthworm species used in the mesocosms are *Lumbricus castaneus*, *Lumbricus terrestris* and the pink morph (L1) of the *Allolobophora chlorotica* complex of species (Dupont et al., 2011; Sims and Gerard, 1985). The identification of the species was firstly based on the morphological aspects described by Sims and Gerard (1985). Next, we performed a molecular test from the tail tip of 6 specimens of each species to confirm their identity. Their functional traits are respectively related to the following functional groups epigeic, epianecic (intermediary between epigeic and anecic), and intermediate (intermediary between epigeic, endogeic and anecic), respectively (Bouché, 1972). Specimens of these species were collected in an urban park located in Bondy (48°91'48"N, 2°48'69"E), in the north-east of the Ile-de-France region and then acclimated to the study soils, without mixing of species, for 6 months before the start of the experiment.

II.2. Experimental design

The experiment consisted of 24 treatments, repeated 3 times. It was conducted according to a factorial design crossing 1) earthworm communities and 2) type of soil. The “earthworm community” factor has 8 levels: 1 control without worms, 3 monospecific compositions (Lc = *Lumbricus castaneus*, Lt = *Lumbricus terrestris*, Ac = *Allolobophora chlorotica*), the 3 possible binary combinations (Lc/Lt, Lc/Ac, /Lt/Ac) and 1 trinary combination (Lc/Lt/Ac). All communities were tested in 3 different soil types (sandy, sandy-loamy, loamy). Sample units were randomly distributed along 9 rows.

The experiment lasted 15 months, and it was conducted under controlled temperature and light conditions, mimicking 12-hour cycles of daytime at 15° C and night time at 10° C. The core dimensions were conditioned by the requirements for use of the flux survey chamber (Smart chamber LI-COR). So, the sampling units consisted of PVC cores measuring 18 cm in height and 19 cm in diameter. They were filled with 3.7 L, and the corresponding masses were 5720 g, 5116 g, and 4665 g for sandy, sandy-loamy, and loamy soils, respectively. The filling

of the cylinders was progressive (4 steps) to ensure an even distribution of soil particles and homogeneous density. A 2 cm thick layer (310g) of GWC, described above, sieved at 2mm was added onto the soil surface to provide resources for epigeic and epianecic species. The bottom of each core was covered with textile fibers, whose mesh was finer than 500 μ m to prevent soil particles from leaking while allowing irrigation water to drain. Each mesocosm had its plant saucer to retain the eventually leached water. The top of each mesocosm was covered with 1 mm mesh to prevent earthworms from escaping (Annexe 4).

All individuals were weighted before the beginning of the experience and initial value of the average biomass per individual was 0.23g (\pm 0.09g) for *L. castaneus*, 2.9g (\pm 1.01g) for *L. terrestris* and 0.21g (\pm 0.08g) for *A. chlorotica*. 4 specimens of *L. castaneus*, 4 of *A. chlorotica*, and 2 of *L. terrestris* were inoculated in their respective treatments, both in monospecific and mixed treatments. Such a density is consistent with what was found at the sampling points when these species were present. The sampling was done on 30 different points at least 20 m apart, each measuring 0.25 m².

II.3. CO₂ emissions and water retention measurements

The CO₂ emission values were based on the periodic measurements along the 15 months using the LI-COR “Smart Chamber 8200-01S connected to the CO₂ Analyzer “LI-870” (LI-COR, Boston, Massachusetts, United States). Individual measurements followed three phases: a) 10 seconds of dead band for gas purge, b) 90 seconds of measurement records, c) 10 seconds of post-purge. The offset between the chamber the soil surface with compost surface was 3 cm. The soil probe, which is required to assess soil temperature and moisture, was inserted in a moistened sandy loam soil sample, filled in a 500 mL beaker. During the first 2 months, CO₂ was measured every week. Then, measurements were taken once a month for 6 months, and finally every other month until the end. The accumulated gas emission was calculated by multiplying the average of the measured values by the interval between two measurements. We

assumed that there was no priming effect related to the soil, and most of the CO₂ emitted comes from the mineralization of the compost.

At the beginning, the mesocosms were irrigated to reach the water holding capacity of the soil and compost. Afterwards, the water loss of the mesocosms was determined by weighing. Then, an excess volume of water was added. After 24 hours, the soils were reweighed to know the evolution of the water holding capacity of the whole cylinder, presumably linked to the decrease of the compost under the effect of its decomposition.

II.4. X-ray tomography

At the end of the experiment, cores were scanned using a X-ray computed tomography (BrightSpeed General Electrics) at the French National Institute for Agricultural Research (INRAe, Champenoux, France). Scans were executed using the v[tome]x m (Phoenix X-ray/General Electric), with a directional X-ray tube and a tungsten target. The voltage was set to 200 kV with a current of 30 μ A with a subsequent power of the Tungsten-target of 60 W. The columns were positioned at 409.022 μ m from the target, which corresponds to a voxel size of 230 μ m. Each image's acquisition time was 333 ms, with a total time of 13 min for each experimental unit. Soil porosity images were first transformed into 8-bit format. Greylevel histograms showed two well-separated peaks (one for large macroporosity and one for the soil matrix) and thus images were binarized with the same threshold value and large and macropores were identified. Pores equal or larger than 7mm were attributed to *L. terrestris*, while smaller macropores were attributed to *L. castaneus* and *A. chlorotica*, without the possibility to distinguish them. The distribution of porosity with depth was computed for each image as the sum of the areas of all the pores for one image. Total porosity was then calculated for six soil layers, without considering the remaining compost layer (0–3, 3-5, 5–7, 7–9, 9-11 and 11–13 cm).

II.5. Statistical analysis

All statistical analyses were carried out using R software version 2022.02.0 (R Development Core Team). Normality and homoscedasticity were verified using Shapiro and Bartlett test, respectively. When necessary, the response variables were transformed by their square root. Parameters (CO₂ emissions, porosity, and water retention) were analyzed using a two-way ANOVA with eight levels of earthworms and three levels of soils. When significant effects ($p < 0.05$) were found, comparisons among means were performed using Least Significant Difference (LSD) test (“agricolae” package). In the case of a non-normal distribution of the data, as in the case of total porosity between the different layers, the non-parametric Wilcoxon test was applied to illustrate the differences in the table. The graphics were made with the "ggplot2" package.

III. Results

III.1. Porosity analysis

The average porosity was 17.4% ($\pm 15.3\%$) of the total volume of soils. The mean value of biopores larger than 7 mm was 26.7% ($\pm 17.5\%$), while 12% ($\pm 10.8\%$) was corresponded smaller biopores (Table 2). The pores related to earthworms mainly depended on their assemblages, but soil type conditioned the amplitude of earthworm effects (Figure 1). Biopores related to monospecific treatment of *L. castaneus* was not significantly different from control, while porosity related to the presence of *A. chlorotica* was about 15.3% ($\pm 11.1\%$), significantly different from control in both sandy loamy and loamy soils. It was similar to the binary mixtures of the 2 smaller species. However, when both species were assembled with *L. terrestris*, the average value of small biopores increased to 22.5% (± 11), being significant in all soils. It was about 47% higher than in monospecific treatment with *A. chlorotica*. In binary mixtures with *L. terrestris*, the pores associated to *L. castaneus* became significant different from control ($p < 0.05$). Its biopores were threefold greater than monospecific treatments in sandy loam ($16.5\% \pm 10.2\%$). However, pores associated to *A. chlorotica* did not change from the monospecific treatment when it interacted. On the other hand, pores associated to *L. terrestris* tended to increase in binary mixtures with both species depending on the type of soil, but not in trinary mixtures. In sandy soils, its biopores were slightly greater with *L. castaneus* ($p < 0.05$), and in loamy soils it was slightly greater with *A. chlorotica* ($p < 0.05$). The individual effects of each species and the influence of each soils are clearly different in the tomographic images (Figure 1).

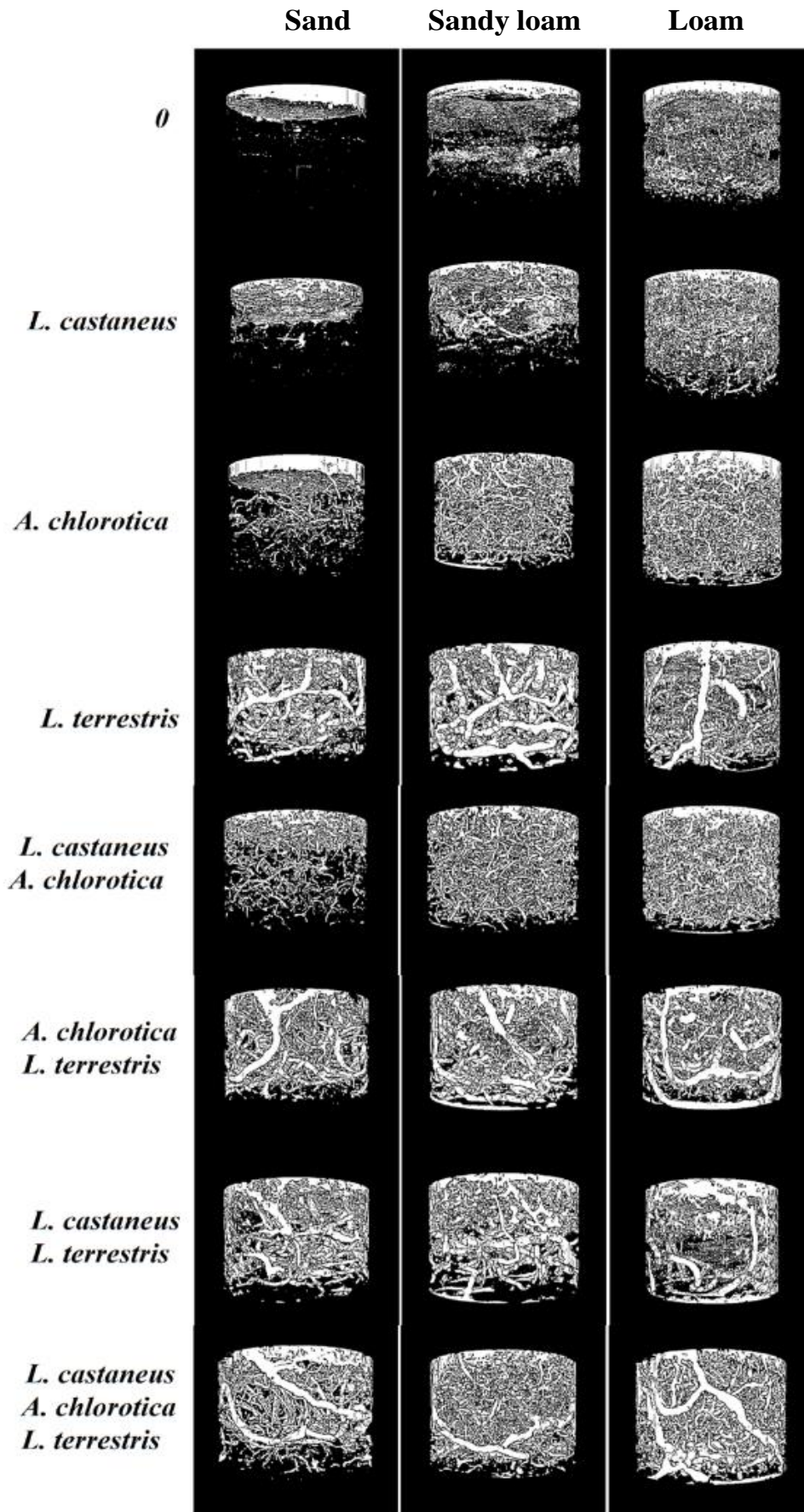


Figure 1. Tomographic images of samples arranged horizontally according to soils (sand, sandy loam and loam) and vertically according to earthworm compositions.

Sandy soils had 39% less biopores than sandy loamy soils and 47% less biopores than loamy soils ($p < 0.01$). Porosity in monospecific treatments with *A. chlorotica* was the most affected by soil texture (Figure 2). Only 4.6% of the volume of sandy soils corresponded to biopores, versus 18% and 23.3% in sandy loamy and loamy soils. In contrast, porosity attributed to *L. terrestris* activity was quite similar between sandy and sandy loamy soils (23.2 and 25%, respectively), but it was higher in loamy soil (33.5%).

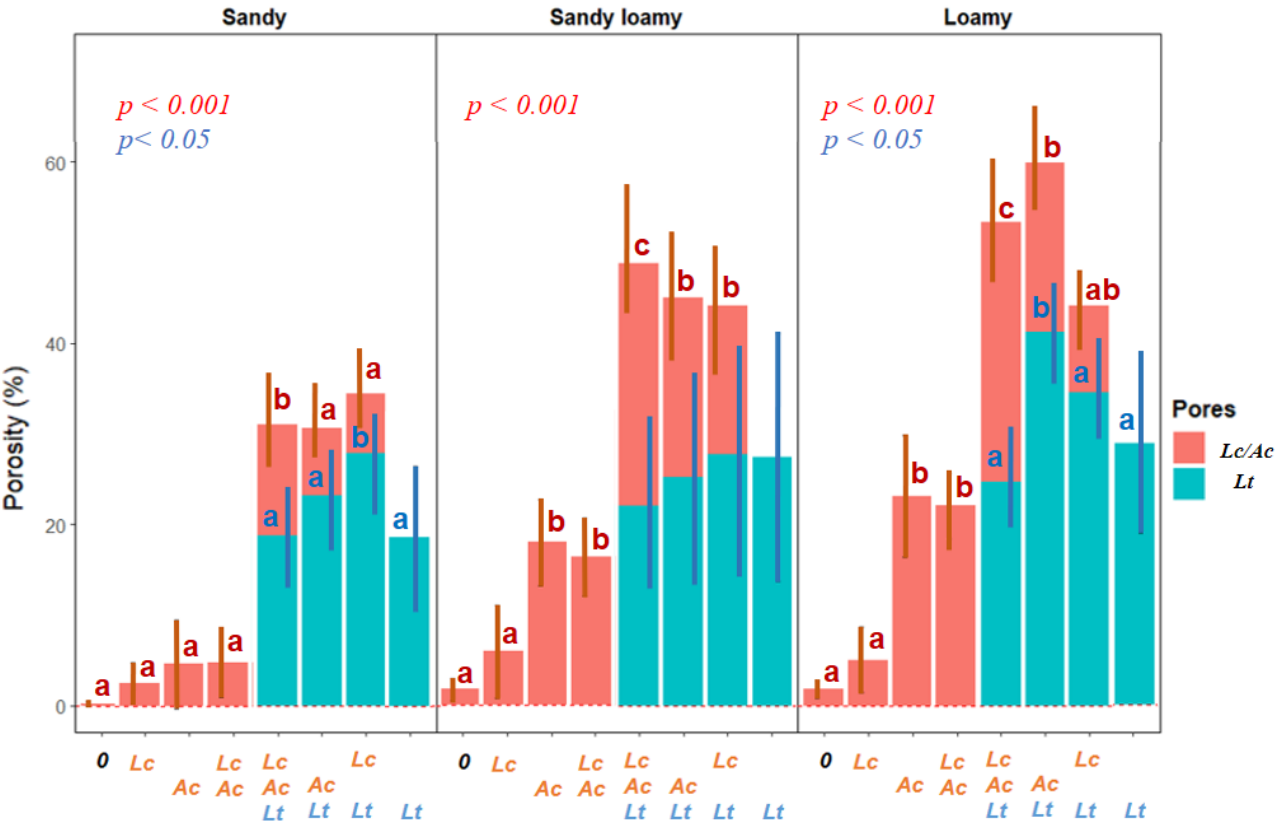


Figure 2. Total porosity estimated by tomographic images according to earthworm treatments for each soil. Letters in red represent differences between pores attributed to either *L. castaneus* or *A. chlorotica*, and letters in blue for pores associated with *L. terrestris* ($p < 0.05$).

Table 2. Mean and standard deviation of the parameters analyzed: pores related to *L. terrestris*, pores related to *L. castaneus* or *A. chlorotica*, cumulative CO₂ emissions and water retention loss. Parameters are displayed horizontally and earthworm community vertically. All earthworms' treatments are nested within each soil type. Different letters indicate differences between earthworm treatments in each soil ($p < 0.05$).

Soil texture	Earthworms (n=3)	LT pores (%) r ² =0.06	Lc / Ac pores (%) r ² =0.71	CO2 (% C of compost) r ² =0.32	Water retention (%) r ² =0.60
Sandy	0		0.2 ± 0.4 cd	19.0 ± 1.4 b	-0.7 ± 0.5 c
	Lc	NA	2.5 ± 3.3 cd	20.7 ± 0.8 ab	-1.0 ± 0.5 c
	Ac		4.6 ± 7.0 bc	20.2 ± 1.8 ab	-1.2 ± 1.1 bc
	Lc*Ac		4.8 ± 5.5 bc	20.5 ± 2.3 ab	-2.3 ± 0.3 ab
	Lc*Lt	27.9 ± 13.5 a	6.6 ± 4.7 b	21.8 ± 1.6 a	-2.4 ± 0.4 ab
	Lt	18.6 ± 11.4 b	NA	21.7 ± 0.8 a	-3.0 ± 0.9 a
	Ac*Lt	23.2 ± 14.4 ab	7.3 ± 4.8 ab	18.6 ± 0.9 b	-2.3 ± 0.9 ab
	Lc*Ac*Lt	18.7 ± 11.6 b	12.2 ± 6.1 a	21.9 ± 0.7 a	-2.7 ± 0.5 a
	All	22.1 ± 13.1	5.5 6.0	20.5 ± 1.7	-2.0 ± 1.0
Sandy loamy	0		1.7 ± 1.7 c	20.8 ± 1.2 b	-0.1 ± 0.3 d
	Lc	NA	5.9 ± 7.4 c	20.6 ± 0.6 b	-2.1 ± 0.1 c
	Ac		18.0 ± 6.9 ab	20.3 ± 1.3 b	-2.0 ± 1.8 cd
	Lc*Ac		16.4 ± 6.2 b	22.1 ± 1.1 ab	-2.0 ± 0.5 cd
	Lc*Lt	27.7 ± 17.8	16.5 ± 10.2 b	22.2 ± 0.3 ab	-2.6 ± 0.8 bc
	Lt	27.6 ± 19.6	NA	23.1 ± 1.7 a	-2.8 ± 1.6 bc
	Ac*Lt	25.2 ± 16.6	19.8 ± 7.6 ab	23.5 ± 2.3 a	-4.1 ± 1.0 ab
	Lc*Ac*Lt	22.1 ± 12.2	26.8 ± 10.0 a	23.4 ± 1.4 a	-4.7 ± 1.5 a
	All	25.6 ± 16.6	15.0 10.8	22.0 ± 1.7	-2.6 ± 1.6
Loamy	0		1.8 ± 1.4 c	22.0 ± 1.3 ab	-1.5 ± 0.2 c
	Lc	NA	5.1 ± 5.1 c	22.0 ± 1.1 ab	-2.5 ± 1.0 bc
	Ac		23.3 ± 9.6 b	20.1 ± 1.2 c	-3.6 ± 1.8 ab
	Lc*Ac		22.2 ± 5.2 b	20.9 ± 3.2 ab	-3.9 ± 0.4 ab
	Lc*Lt	34.6 ± 20.0 ab	9.5 ± 7.2 bc	22.0 ± 0.9 bc	-4.1 ± 1.1 ab
	Lt	29 ± 14.2 ab	NA	22.5 ± 2.2 ab	-4.3 ± 1.8 ab
	Ac*Lt	41.3 ± 27.0 a	18.6 ± 7.2 b	21.1 ± 0.6 bc	-5.0 ± 0.8 a
	Lc*Ac*Lt	24.7 ± 16.1 b	28.6 ± 8.6 a	23.6 ± 1.4 a	-5.1 ± 1.0 a
	All	32.4 ± 20.5	15.6 11.5	21.8 ± 1.7	-3.7 ± 1.5
All	0		1.2 ± 1.4 c	20.6 ± 1.7 cd	-0.8 ± 1.3 c
	Lc	NA	4.5 ± 5.6 c	21.1 ± 1.0 bcd	-1.8 ± 1.7 bc
	Ac		15.3 ± 11.1 b	20.2 ± 1.3 d	-2.3 ± 1.0 bc
	Lc*Ac		14.5 ± 9.2 b	21.2 ± 2.1 bcd	-2.8 ± 2.5 abc
	Lc*Lt	30.0 ± 17.3 a	10.9 ± 8.6 b	22.0 ± 0.9 abc	-3.0 ± 2.1 abc
	Lt	25.1 ± 15.9 b	NA	22.5 ± 1.6 ab	-3.3 ± 0.9 ab
	Ac*Lt	29.9 ± 21.3 a	15.3 ± 8.7 b	21.1 ± 2.5 bcd	-3.8 ± 1.6 a
	Lc*Ac*Lt	21.8 ± 13.4 c	22.5 ± 11.1 a	23.0 ± 1.3 a	-4.2 ± 1.3 a

Ac: *A. chlorotica*/ Lc: *L. castaneus*/ Lt: *L. terrestris*

The porosity variability was relatively well controlled when the soil depth factor was taken into account ($r^2 = 0.52$). The pores attributed to *L. terrestris* were concentrated in the upper part of the cores (0-5 cm) when no other species were present (Figure 3), especially in sandy and sandy loamy soils. In contrast, *L. terrestris* pores tended to concentrate deeper, at around 9 and 11 cm depth, when it was combined with *L. castaneus* or *A. chlorotica*, regardless of the species and the soil type (Figure 4a). In the mesocosms with the combination of 3 species, the proportion of *L. terrestris* pores were reduced in the upper layer, but, no significant increase of porosity with depth was observed.

The vertical distribution of smaller biopores also changed in function of the different earthworm assemblages. In all soils, pores attributed to small species increased in each layers when the three species were together (Table 2). Most of smaller biopores along the depth was attributed to the effects of *A. chlorotica*. Its combination with *L. terrestris* or with *L. castaneus* increased the importance of smaller biopores in deeper layers, in sandy and loamy soils (Figure 4b). The combination of the three species increased the amount of small biopores in the different layers, especially in the sandy soils, where biopores increased in all layers except the top. The amount of pores associated with *L. castaneus* in deeper layers tended to be higher when this species interacted both with *L. terrestris* and with *A. chlorotica* (Figure 4c). By the way, the biopores related to smaller earthworms increased in all layers, when all species were combined, in particular in loamy soils.

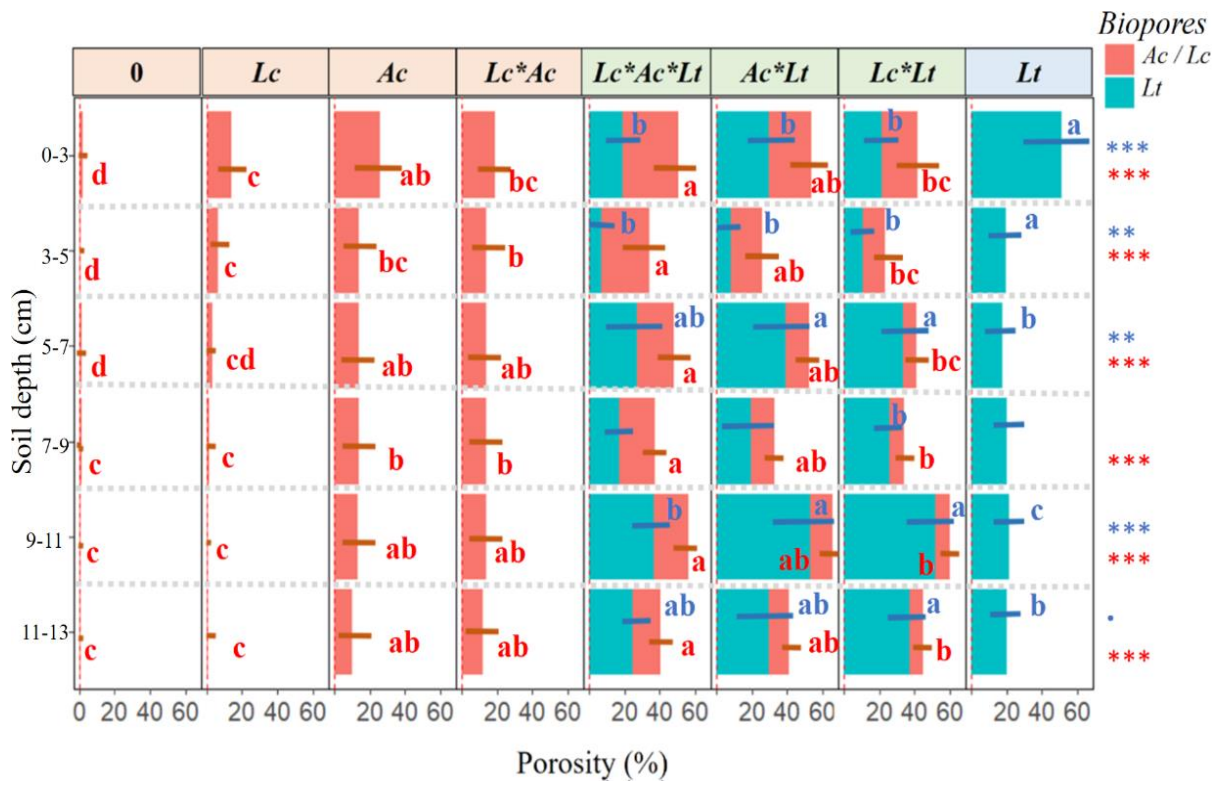
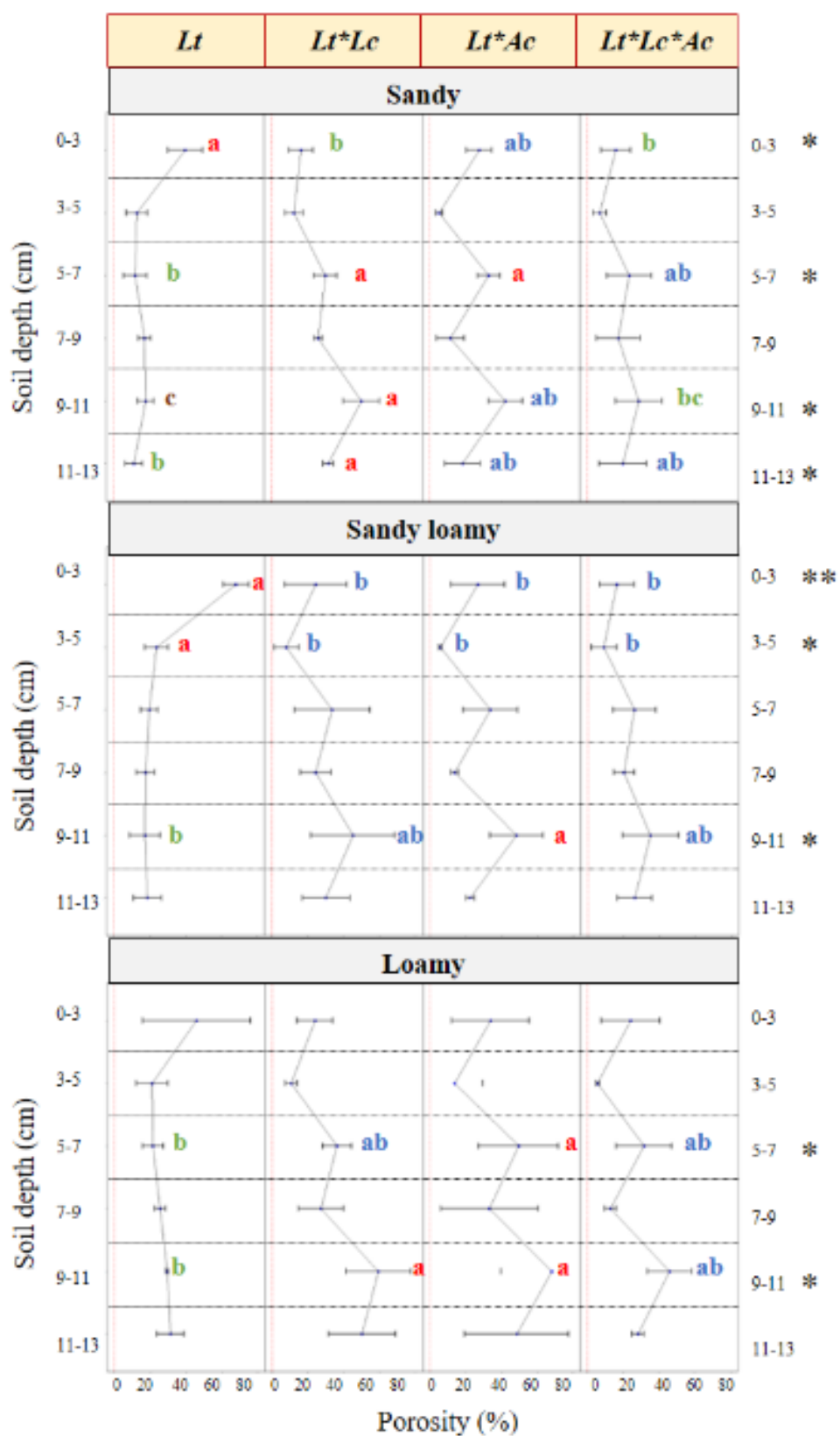


Figure 3. Mean distribution of biopores along the soil depth according to the combinations of earthworms. Red color represent pore larger than 7mm, and blue represent smaller pores.

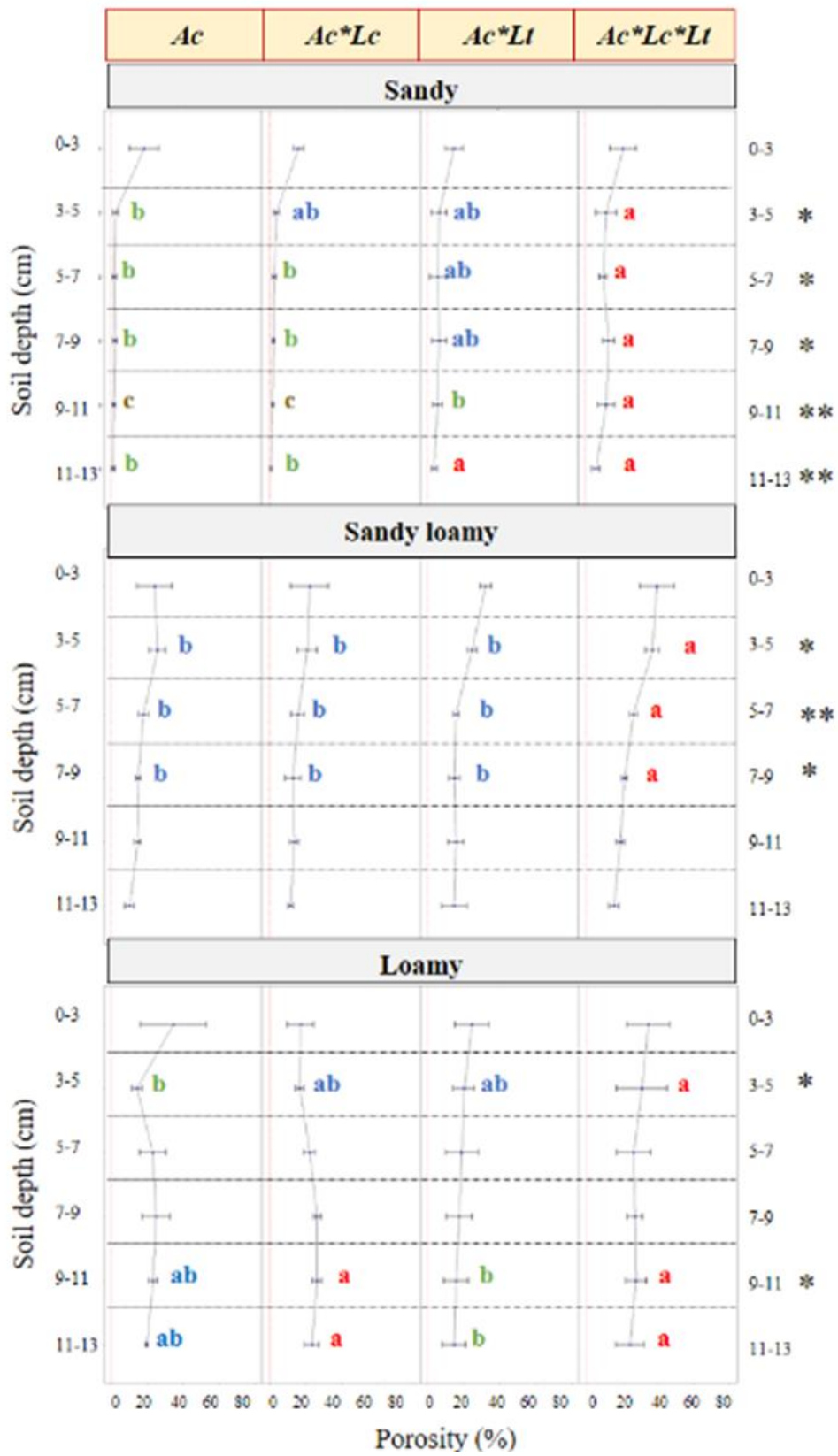
a)

Large biopores ($\geq 7\text{mm}$) in all treatments with *L. terrestris*
 $(r^2 = 0.52, n=3)$



b)

Small biopores (<7 mm) in all treatments with *A. chlorotica*
(r²=0.86, n=3)



c) **Small biopores (<7 mm) in all treatments with *A. castaneus***
(r²=0.86, n=3)

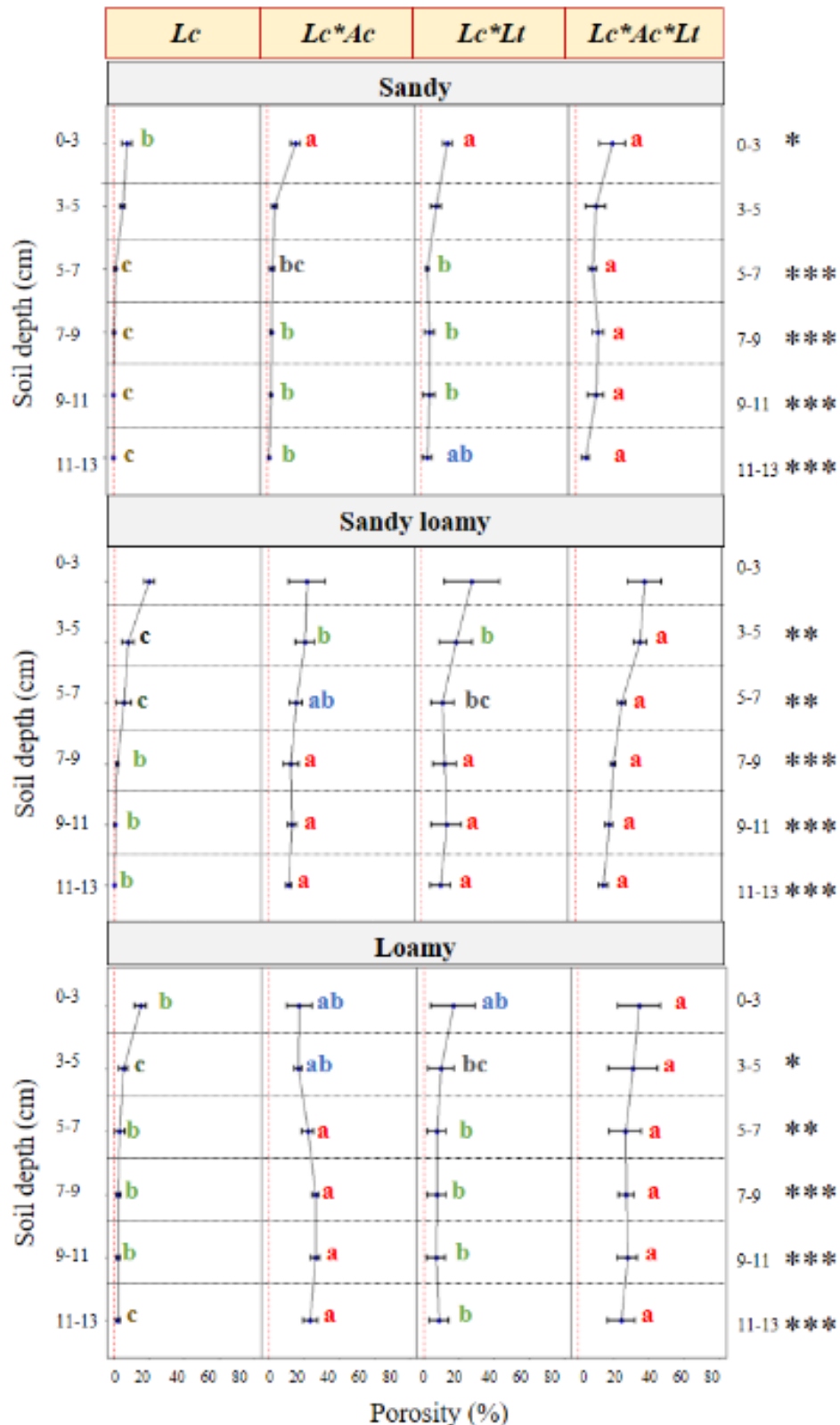


Figure 4. Porosity associated with each species in each soil at different depths (top to bottom). Comparisons are made based on earthworm communities (side by side). The three graphics represent all the treatments with a) *L. terrestris*, b) *A. chlorotica*, and c) *L. castaneus*. (Lt: *L. terrestris*; Lc: *L. castaneus*; Ac: *A. chlorotica*). Significant codes: ‘*’ 0.05, ‘**’ 0.01, ‘***’ 0.01).

III.2. CO₂ emissions associated with soil type and with earthworms

The biological activity of soils was altered by the activity of earthworms and that depended on soil type. It was estimated that 21.4% (± 1.8) of the total amount of carbon added to each core as compost was mineralized in the form of CO₂ on average. The CO₂ flux was higher in the beginning and have reduced over time, regardless of soil type (Figure 5). We postulated that most of the CO₂ emitted comes from the mineralization of the compost, and there was no priming effect related to the soil. Then, the estimate of total CO₂ emitted from the cores could be normalized from all measurements made during the experiment. CO₂ emissions had a significant and positive correlation with total pores created by earthworms, regardless its size (Pearson $r = 0.37$, $p < 0.01$).

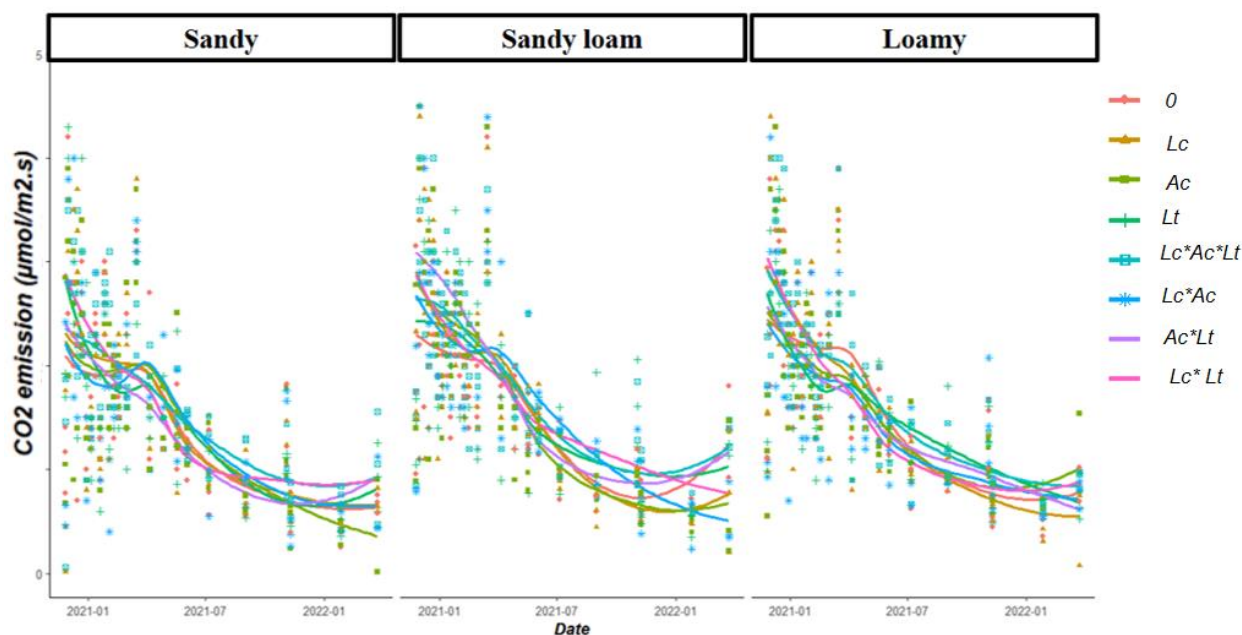


Figure 5. Evolution of CO₂ emission during 14 months for all treatments in each soil.

Cumulative emissions from sandy soils were about 20.5% of the added C, which is slightly lower than from other soils (Table 2). They were 22% from sandy loam and 21.8% from loam. Along the experience, the variation explained by earthworms was 32% in sand, 34% in sandy loam, and only 6% in loam. Overall, the trinary combination of species tended to be the most biologically active treatments, although significant differences only appeared when

they are compared to treatment with *A. chlorotica* as single species and to the control without earthworms (Table 2). CO₂ emissions were 14% higher in the first case and 11% higher in the second. Actually, the most influent species on CO₂ emission was *L. terrestris*, followed by *A. chlorotica*. However, they seem to have opposite effects. *L. terrestris* stimulated soil respiration, regardless the soil and *A. chlorotica* inhibited it, especially in loamy soil, in which CO₂ emission were lower than in control.

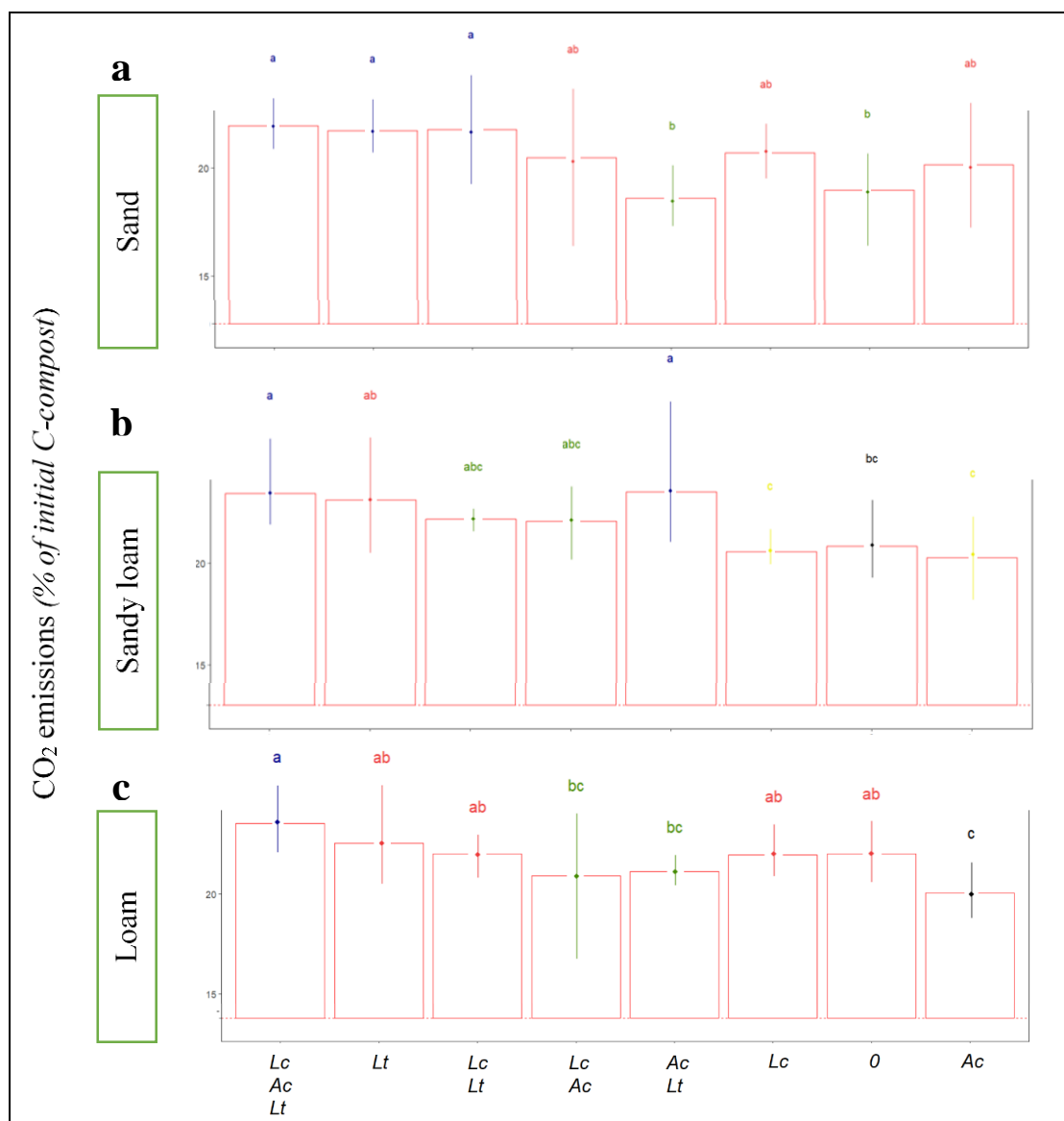


Figure 6. Cumulative CO₂ emissions (expressed as a percentage of the total amount of carbon contained in the compost) for each combination of earthworms in the x-axis, for each soil: a) Sand, b) Sandy loam, and c) Loam. Earthworm treatments are ranked in descending order of overall CO₂ emission, from highest on the left, when all species were combined, to lowest on the right, with monospecific *A. chlorotica*. Different letters indicate significant differences in CO₂ emissions between earthworms for each soil ($p < 0.05$). (Ac: *A. chlorotica*/ Lc: *L. castaneus*/ Lt: *L. terrestris*).

In all cases, soils containing *L. terrestris* as single species tended to emit as much CO₂ as soils containing all three species (Figure 11). In contrast, monospecific treatments of *A. chlorotica* alone tended to inhibit CO₂ mineralization in loamy soils, but in sand and sandy loam, emissions were quite similar to the control without earthworms. Binary combination of *A. chlorotica* with *L. terrestris* had two distinctive effects according to the soil considered, two negative effects and one positive. In sand, this binary combination reduced total CO₂ emissions to the level of treatments without earthworms, and in loam the respiration was reduced to the level of treatments with *A. chlorotica* alone. On the other hand, in sandy loam, the cumulative emissions were as high as the trinary combination.

III.3. Water retention

Globally, all soils retained less water in the presence of earthworms, but loamy soils were the most impacted by earthworms (Figure 7). The reduction in the amount of water retained after irrigation was 42% lower in loam than in sandy loam, and 55% lower than the reduction in sand. Changes in the water retention had a moderately negative correlation with accumulated CO₂ emissions (Pearson $r = -0.35$, $p < 0.01$), and a strong negative correlation with total porosity related to earthworms (Pearson $r = -0.74$, $p < 0.0001$).

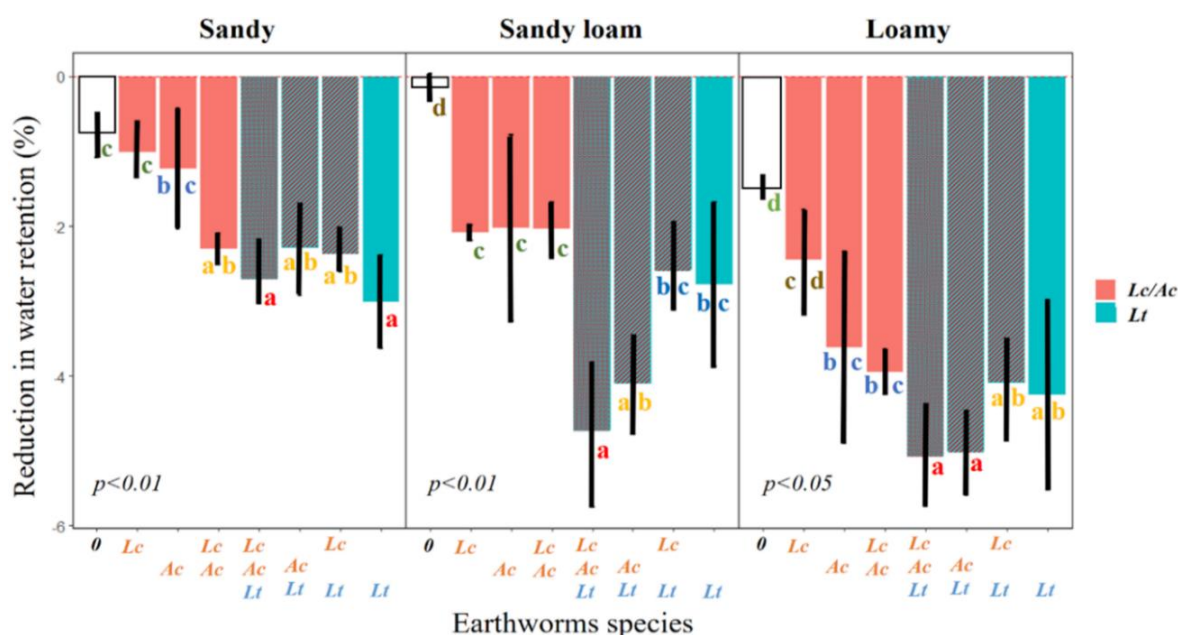


Figure 7. Reduction in total amount of water retained at saturate state according to treatments. Different letters represent differences between earthworm communities within each soil type.

IV. Discussion

IV.1. Types of interactions depend on community composition

Interactions within communities can be antagonistic, commensal or mutualistic (Thompson, 1988). The type of relationship between earthworm species depend on the degree of their niche overlap (Butt, 1998; Lowe and Butt, 2002). The separation of earthworm ecological niches is determined by spatial and temporal factors. The abundance of populations changes according to environmental conditions. Throughout the seasons, species occupy different trophic niches defined by food specialization and species size (Lavelle, 1983).. In temperate soils, competition for litter is an important interacting factor (Bouché, 1983; Lavelle, 1983), which is also temporary because it depends on the resource limitation or the life cycle stage of the species (Curry, 1998).

The body size is one of the main functional traits determining the influence of organisms in the ecosystems (Wang and Brose, 2018). The earthworms body size determines the burrows dimension of an organism, of the particles it can ingest and the casts it produces. In this study, *L. terrestris* was a keystone species much because of its larger body size comparing to the others. The biopores related to *L. terrestris*, which specimens were about tenfold bigger than the 2 other species, were in average 53% more abundant than biopores related to the other species. The analyze of tomographic images evidenced that the kind of interactions varied according to the species it was associated. Yet, in any case, the presence of another species influenced the burrowing activity of *L. terrestris* to concentrate deeper in the soil. However, when *L. terrestris* was associated with *L. castaneus*, some small biopores created by the latter could be seen connected with large burrows. In contrast, the *L. terrestris* burrows were rather intact when it was associated with *A. chlorotica*. So, *L. castaneus* seemed to employ a competitive or commensalism strategy to profit of *L. terrestris* burrows to better explore the soil profile and resources, whereas *A. chlorotica* may have avoided them. Such a burrows

avoidance of *A. chlorotica*, was already observed when it was combined with *Aporrectodea nocturna* (Capowiez and Belzunces, 2001). However, this may depend on its maturity because hatchlings of *A. chlorotica* can also profit from the interactions with *L. terrestris* to develop (Lowe and Butt, 2002)..

Unfortunately, we could not assess neither survival nor biomass of specimens at the end of the experience to evaluate the impact of interactions on their fitness. Nevertheless, the two *Lumbricus* species are known to feed on the same resource. While *L. castaneus* is a typical epigeic, *L. terrestris* is an epi-aneic (Bottinelli et al., 2020). The burrows of *L. terrestris* improves environmental conditions for its own survival, because they are internally coated with OM (Pey et al., 2013), which buffers temperature and moisture variations from the surrounding environment. These better conditions may have attracted the *L. castaneus*. This has already been observed in the field for other epigeic species, *Dendrodrilus rubidus* and *D. mammalis*, which takes advantage of the burrows of *L. terrestris* (Saussey, 1957; Phillipson et al., 1976). This kind of interaction was reported as commensalism. On the other hand, mutualistic interactions have been reported between *A. chlorotica* and *Aporrectodea longa*, either in laboratory and in the field (Butt et al. 1997; 1999). Their combination improved cocoons production and hatchlings of both species. In our study, the interaction between *A. chlorotica* and *L. terrestris* seems to depend on soil texture, because its effects on soil physical structure and CO₂ depended on it. However, we could not assess the consequence on their fitness.

IV.2. Different kind of interactions differently impact soil functions

L. terrestris was a keystone species for both soil CO₂ emissions and changes on water retention. This is explained, in part, by the disproportionate biomass between treatments. At least, this may explain its greater impact on CO₂ emissions than *L. castaneus*, which feeds exclusively on organic matter. (Bouché, 1977). In any case, we expected these two species to stimulate CO₂ emissions more than *A. chlorotica*, which feeds on soil minerals. Indeed, the CO₂

emission from the treatments with *A. chlorotica* was even lower than the control in loamy soils. In this soil, the results of the combination of *A. chlorotica* and *L. terrestris* seem to be a balance of their opposite effects. Such an interaction effect is therefore different from the assumption of complementarity between different functional groups on nutrient cycling (Sheehan et al., 2006). This may change in the presence of plants that may interact differently with each type of earthworm structure (Andriuzzi et al., 2016). To shed light on the effects and interaction with plants, we have planted ryegrass seeds on the mesocosms and are considering a new tomographic image analysis.

The total emissions of CO₂ are somehow negatively correlated with those of water retention (*Pearson r*= -0.35, *p*<0.01). So, the compost decomposition partly explains the reduction of the water retention capacity in the soils. Nonetheless, such a reduction is more correlated with the increase in soil macroporosity (*Pearson r*= -0.74, *p*<0.0001), and that is because of the characteristics of burrows. Therefore, only 2 species impacted it because *L. castaneus* is thought not to burrow. Although, the biopores related to *L. castaneus* increased in combination with *L. terrestris*, they had no impact on soil retention capacity. In contrast, *L. terrestris* had. Its burrows are known to facilitate water flow along the soil profile because they are large and stable (Edwards et al., 1990; Capowiez and Belzunces, 2001; Pey et al., 2013). This feature is not recognized for *A. chlorotica* burrows, which are ephemeral and dispersed. The combination of large and small pathways, respectively associated with each species burrows, seem to have increased the flow of water into the soil, even though they were maybe not directly connected. The reduction of water retention after irrigation concerns only the range of macropores, which is defined as pores that do not form capillary menisci and therefore do not retain water against gravitation (Kutlek, 2004). In micropore scale, both burrows of *A. chlorotica* and *L. terrestris* may have increased water holding capacity (Hallam and Hodson, 2020). Moisture is essential for the survival of earthworms, and the water in the burrows and casts of *L. terrestris* is more strongly bound than in the bulk soil (Görres et al., 2001). Thus, the

changes on water retention in our experience reflect the better water flow of water throughout the soil. In this case, the effects of combining species was complementary.

IV.3. Soil texture modulates interaction effects

The interaction between *L. terrestris* and *A. chlorotica* was a major factor in the change in water retention in the two finer-textured soils, although only the loamy soils actually favored *A. chlorotica* biopores. Coarser soils are known to be unsuitable for *A. chlorotica* activity (Lapied et al., 2009), and we confirmed this in a survival test, in which 40% of the specimens died after 3 weeks in the sandy soil (Annexe 3). Moreover, the stability of biopores depends on the mechanical properties of materials, especially the clay content (Lado et al., 2004). Therefore, the results of interactions between these species on soil water properties vary with soil texture.

The influence of earthworms on the increase of CO₂ emissions depended mainly on the presence of *L. terrestris* and how it was affected by *A. chlorotica*. *L. terrestris* is likely to stimulate the nitrifying microbial community (Speratti and Whalen, 2008), which enhanced the decomposition of the green compost added on the surface. This microbial activity, which was very strong in the beginning of the experience, reduced over time. This is because the more labile carbon compounds decomposed first, but also because the association of OM with mineral particles in aggregates formed in the earthworm gut can protect C from degradation in the long term (Barois et al., 1993; Brown et al., 2000; Lubbers et al., 2017).

In *A. chlorotica* casts, OM is a minor part and therefore its biological activity may be less intense than in the casts of litter-feeding earthworms. However, in our study, the differences between earthworm treatments depended on soil texture, probably because of the amount of clay in the soil, which is crucial for the dynamics of soil C (Six et al., 2002). Therefore, mineral protection of C in finer textured soils may explain the inhibition of CO₂ emissions by *A. chlorotica*. On the other hand, in coarser textured soils, *A. chlorotica* had no effect when it was

in monoculture. However, in combination with *L. terrestris*, it also inhibited CO₂ emissions. In order to explain this behavior, one must reconsider the avoidance behavior of *A. chlorotica* or consider the possibility that they have become juveniles (Bouché, 1977) due to the harsher conditions of sandy soils (Lapied et al., 2009). In this case, they may have profited of *L. terrestris* burrows to improve its fitness (Lowe and Butt, 2002). Indeed, the burrow walls are likely to contain more clay and less sand than the surrounding soil because of selective ingestion (Brown et al. 2000). So, *A. chlorotica* may have explored the burrows of *L. terrestris*, what could explain the higher proportion of small biopores in deeper layers when the 2 species were combined (Figure 13). This may have had an impact on the microbial community and its activity in the burrows.

V. Conclusion and perspectives

This study evidenced that interactions between earthworms influence the effects of earthworms on soil physical structure and on soil biological activity. Future studies on the functional role of earthworms must consider interactions, as they modulate the effects of species, either positively or negatively. The kind of interaction seems to be related to their functional traits, specially body size, diet and foraging stratum. According to their functional traits, the investigated species fit into 3 functional groups: epigeic, endogeic and epi-anecic. The intermediate category of the latter may explain its plasticity when interacting with other species. The species concerned had a determinant impact on soil physical structure and water properties, and its effects were influenced by interspecific interactions, especially with the endogeic species. Their interaction effect was opposite with respect to CO₂ emissions, but complementary on water properties. However, the results cannot be generalized to functional groups because these species do not represent all diversity within each category. Such species are abundant in urban environments and are considered pioneers because their recognized resistance to many disturbances (Rushton, 1986; Judd and Mason, 1995)

Based on morphological traits, it has been recommended to adopt a classification with 7 functional groups to place earthworm species according to their effects in the soil. (Bottinelli et al., 2020). Several species within each group need to be studied to assess the coherence of such a classification (Sheehan et al., 2006). However, if we are considering predicting the response of species to the environment, these functional groups may be different because the effect functional traits may differ from the response functional traits (Violle et al., 2007). Response functional traits of earthworms have been successfully used as bioindicator of soil disturbances and functioning (Pérès et al., 2011; Hedde et al., 2012; Pelosi et al., 2014). In this case, the functional groups of earthworms may represent strategies in relation to environmental stress and disturbance, which may be analogous to the strategies of plant communities. Plants have 3

strategies: competitive, stress-tolerant and ruderal (Grime, 1977). Low stress favors the competitive strategy, high stress favors the stress tolerance strategy, and high disturbance favors the ruderal strategy. Their transposition to earthworm communities can possibly match with their 3 ecological groups (Bouché, 1977). Anecic would be associated with the competitive strategy because of its size and long-life cycle. Endogeic would present a high stress strategy because of its ability to develop with the low resources available into the soil. The ruderal strategy would be adopted by epigeics because of its facility to migrate and its rapid life cycle.

This study was conducted on a larger scale of time and space than most earthworm experiments, but we must consider that some determinant factors occurring in the field were controlled, such as seasonal variation, predation and water stress. Such environmental factors may determine the population dynamics of earthworm communities and the kind of interactions between species. In addition, the dimension of the experiment could not avoid overdensity, which is known to affect earthworms (Curry, 2004). Moreover, it may have forced some interactions that would be spatially avoided in natural conditions. In temperate soils, horizontal and temporal separation and feeding specialization are the main factors of niche separation (Lavelle, 1983). In spite of these limitations, we were able to show that interspecific interactions and the texture of soils influence of species impact on soil. Positive or negative effects on soil functions may arise from these interactions, depending on the functional traits involved and on the function considered. Therefore, the effects of earthworms on soil cannot be considered in isolation from their community composition, neither of the environmental context.

Chapitre 3 :

**L'effet des interactions des vers de terre sur le sol est
modulé par la quantité de matière organique**

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que la structure physique du sol est impactée différemment selon les traits morphologiques fonctionnels des espèces de vers de terre, et que leur influence dépend de la composition de la communauté. *L. terrestris* a une influence prépondérante sur le fonctionnement du sol grâce à sa taille et la stabilité de ses structures. En revanche, son comportement et effets sur le sol changent en fonction de l'interaction avec les autres espèces. Ces interactions augmentent l'hétérogénéité structurelle du sol, ce qui influence à la fois l'activité microbienne du sol et ses propriétés hydriques. Dans la perspective de l'ingénierie écologique, nous avons montré que les matériaux parentaux minéraux jouent un rôle important dans la formation des structures des vers de terre, la texture fine conditionnant les effets des organismes de petite taille. Ce qu'il faudrait savoir également c'est quel est le rôle de la quantité de matière organique (MO) sur ces interactions. La MO étant à la fois un composant structurel et énergétique, elle peut influencer les flux hydriques du sol et toute sa chaîne trophique. La connaissance de l'impact de la quantité de MO incorporée dans le sol construit est donc très importante pour prévoir son fonctionnement à court et à long terme.

Dans ce chapitre, nous avons examiné les effets des 3 espèces (*Lumbricus terrestris*, *Lumbricus castaneus* et *Allolobophora chlorotica* du morphotype rose L1) sur l'agrégation des sols construits et sur le développement d'une plante de prairie (*Lolium perenne*). Nous testons les 3 espèces séparément et dans une combinaison ternaire. Les effets des vers de terre sont évalués sur des sols construits avec 10, 20 et 30% de compost incorporé dans la terre excavée. Nous avons également évalué les effets de l'interaction entre différentes espèces de vers de terre et des racines (*Lolium perenne*) sur l'agrégation des nouveaux sols. Les résultats ont été présentés à l'oral au Congrès Mondial de la Science du Sol à Glasgow (WCSS-22), et l'article sera soumis à la revue Plant and Soil.

The effect of earthworm interactions on the soil is modulated by the amount of organic matter.

I. Introduction

Soils are fundamental ecosystems for supporting human development, and they will be even more so in the near future. In terms of food supply, climate change mitigation or biodiversity support, soils are designated as an essential tool to implement humanity's development strategies (Calicioglu et al., 2019; Pörtner et al., 2022). However, soils have been severely degraded by human activities, especially in the heart of human settlements, where soils are often unable to perform the functions expected of them (Morel et al., 2015). In urban renewal projects involving the creation of green spaces, it is usually necessary to replace *in-situ* topsoil with more natural soils to support vegetation. So far, there has been a surplus of natural topsoil coming from new urban areas, where topsoil must be removed to make way for infrastructure. However, if the policies to preserve soils are efficiently applied (Freluh-Larsen and Bowyer, 2022), natural topsoil will be scarce resources to meet such a demand. In contrast, the primary materials needed to construct new soils are widely available resources in cities.

Soil creation techniques have improved over the past decade and have become a promising practice in modern urbanization because it allows the valorization of unpolluted urban mineral waste (Fabbri et al., 2021). Indeed, mineral wastes are very abundant resources issued from urban development (Magnusson et al., 2015). Current soil construction techniques are based on mixtures of materials with complementary physicochemical properties, often binary mixtures of a local excavated material and a local organic waste compost (Coussy and Moutier, 2020; Damas and Coulon, 2016; Deeb et al., 2020; Rokia et al., 2014). A third component are eventually incorporated to improve the physical conditions of the product, especially if it is intended to create a public green space for walking or a substrate for planting trees (Deeb et al., 2020; Pruvost et al., 2020). However, the formation of stable organo-mineral

aggregates, which ultimately structure the soil, remains a challenge. Aggregation of organic and mineral materials is an essential process for the soil functioning (Gobat et al., 2010), and can be formed under the action of abiotic (wetting/drying cycle, frost, etc.) and biotic factors (roots, microorganisms and soil fauna). Both factors require time, which can be longer or shorter according to the environmental context and the other pedogenetic factors, i.e. climate, biodiversity, topography and geology (Dokuchaev, 1883; Jenny, 1941). In engineered soils, aggregation is stimulated by the mixing of small particles of the different parent materials, which favors the surface contact between them to accelerate the formation of bonds. The kind of bonds between organic and mineral particles can be ligand exchange, bonding with polyvalent cations and weak interactions (Lützow et al., 2006). The strength of the bonds formed by the simple mixing of the materials is rather weak, and very susceptible to breakage under the energy of raindrops. Indeed, the rupture of these fragile aggregates leads to the accumulation of fine particles on the surface, which eventually leads to the formation of superficial crusts, preventing the roots from penetrating the soil (Valentin and Bresson, 1998). This is a problem that we have observed on these soils, and which constitutes a limit to their functioning. Thus, the idea of inoculating earthworms is, in great part, related to their capacity to increase aggregation and reduce the susceptibility of crust formation (Kladivko et al., 1986).

On the other hand, pedogenetic factors have a strong effect on constructed soils and their structure can change rapidly (Séré et al., 2010). That is in great part related to the colonization of soil organisms, especially plants and earthworms (Jangorzo et al., 2014), a long recognized pedogenetic factor (Dokuchaev, 1883; Darwin, 1881). Because of their impact on soil structure and influence on others organisms, plants and earthworms are ecosystem engineers (Jones et al., 1994), which are assumed to regulate soil self-organization. Many ecosystem processes related to OM transformation take place in the structures they create, called functional domains (Lavelle, 2002). Different species produces different functional domains, and their mosaic in the horizon links processes that occur at the microscopic scale to those at the landscape level

(Lavelle et al., 2016). Therefore, ecosystem engineers play a key role in ecosystem services, such as soil formation.

It has been shown that earthworms and plants are able to modify the physical structure of constructed soils, especially when the two interact (Araujo et al., 2022; Deeb et al., 2017). The interaction between different functional domains may modulate each other's effects, but little is known about it, specially within earthworms community (Uvarov, 2009). Anyway, it is well known that earthworms, in general, affect plants development (Bertrand et al., 2015) and that some key taxa of microorganisms only exists in the presence of both earthworms and plants (Medina-Sauza et al., 2019). Nevertheless, earthworms are quite different organisms with at least 3 different feeding behaviors (Bouché, 1977; Curry and Schmidt, 2007). It is therefore very likely that the amount of OM incorporated into constructed soils will influence the activities of species differently, and thus the interactive effects between them and with plants. For example, the effects on plants of *A. caliginosa*, which belongs to the endogeic category, seem to be indifferent to the amount of compost (Deeb et al., 2017). In contrast, the effects of *L. terrestris*, which is assigned to the epianecic category, is more stimulated when compost constitute 30% of the mixture (Araujo et al., 2022). Thus, the consequences of the amount of compost used in soil construction on the earthworm community need to be better assessed.

In this study, we ask whether the functional diversity of earthworms can improve the physical structure of constructed soils, and what influence the amount of compost has on the effects of the community. To do so, we test mixtures made of a common kind of excavated deep horizon (EDH) from the Parisian basin and green waste compost (GWC) produced according to quality standards. These mixtures were inoculated with 3 different ecological categories of earthworms, whose effects on aggregation were evaluated alone and in association with plants. Finally, we measured plants development, both in terms of biomass production and roots physiology. We postulate that the different species combined have a complementary effect on

the physical structure of the soil that ultimately benefits plant development. We also believe that the aggregation of organic and mineral materials will be enhanced by the interaction with plants. Finally, we believe that the quantity of compost modulates the effects of earthworms on the development of plants.

II. Materials and methods

II.1. Parent materials

Soils were constructed by mixing three different amounts of excavated deep horizons of soil (EDH), and green waste compost (GWC). EDH are mainly composed of carbonated rock from regolith deposited during Eocene and characteristic of the Parisian Basin. For this study, the material was obtained from an excavation in the north of Paris (Saint Ouen - 48.9119° N, 2.3338° E). The materials were supplied by the landfill enterprise ECT. EDH contained about 75% of carbonates (CaCO_3), which was mainly present in the form of calcite (Appendix 1). In this mineral, sepiolite was detected (Appendix 2), a fibrous clay that was not detected in previous studies with quite similar materials coming from the same region (Deeb et al., 2016b, 2017; Pruvost et al., 2020) (Table 1). Sepiolite is present in environments with high evaporation, but not usually in soils (Bowles et al., 1971). EDH bulk density was 1.3 g.cm^{-3} , pH was 8.6 (soil/water suspension 1:5, NF ISO 10390), the organic carbon content was $11.0 \pm 0.1 \text{ g.kg}^{-1}$, and no nitrogen was detected. The scanning electron microscope revealed the presence of 2 distinguished elements: more or less delimited polygons, and fibrous elements (Appendix 3). The fibers look like quite pronounced "fibrous clays", corresponding to sepiolite. In some places, borders are visible on which polygons and fibers are visible on both sides of a carbonate barrier. A spiral shape was seen on the fill rock corresponding to a gastropod fossil, imperceptible to the naked eye, of the order of $200 \mu\text{m}$.

GWC was produced from turf grass mowing and trimmings from trees and shrubs, meeting the quality standard NFU 44-051. It was provided by BIODPEPE, a subsidiary of ECT (Ahuy, France). The bulk density of the GWC was $0.5 \pm 0.1 \text{ g.cm}^{-3}$, pH was 7.9 ± 0.1 (1:5 waste: water suspension, NF ISO 10 390), the organic carbon content was $381.7 \pm 4.1 \text{ g.kg}^{-1}$, the total nitrogen was $19.9 \pm 0.1 \text{ g.kg}^{-1}$ (C/N ratio of 19.2).

Table 1. Physiochemical properties of the three constructed soils, according to compost proportion.

	Compost proportion		
	10%	20%	30%
hcc (%)	0.39 ± 0.02	0.41 ± 0.02	0.41 ± 0.01
Bulk density (g/cm³)	1.38 ± 0.01	1.30 ± 0.01	1.21 ± 0.01
pH (H₂O)	8.47 ± 0.06	8.53 ± 0.07	8.60 ± 0.02
Carbonates totaux o/oo	654 ± 6	577 ± 9	500 ± 13
Carb. organique (o/oo)	26.9 ± 1.7	48.7 ± 4.4	68.1 ± 1.9
Matière organique (o/oo)	46.6 ± 2.9	84.4 ± 7.5	117.3 ± 3.2
P2O5 Joret Hébert o/oo	0.26 ± 0.01	0.42 ± 0.04	0.57 ± 0.05
CEC Metson me/Kg	63 ± 3	104 ± 9	136.3 ± 11
K₂O (o/oo)	0.83 ± 0.01	1.59 ± 0.08	2.30 ± 0.10
MgO (o/oo)	0.41 ± 0.01	0.58 ± 0.03	0.73 ± 0.03
CaO (o/oo)	10.9 ± 0.7	11.0 ± 0.3	11.6 ± 0.5
Na₂O (o/oo)	0.18 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.20 ± 0.01

II.2. Experimental design

The mesocosms consisted of rectangular pots filled with 1.5 L (10 cm high) of binary mixtures of GWC and EDH both previously sieved to 4 mm. 3 mixtures were made with different proportions of GWC incorporated into EDH: 10%, 20% and 30% (v/v). On the top, a layer of 2cm of compost (about 170 g) was added to provide a habitat for the epigeic species and resource for the epianecic ones. A layer of geotextile was added to the bottom and a 1 mm mesh cloth covered each pot (Appendix 4). Each mixture was tested with and without *Lolium perenne* (about 50 seeds per pot, corresponding to approximately 3000 seed m⁻²), resulting in 6 treatments. They were all subjected to 5 earthworm treatments: a control with no earthworms, 3 monospecific treatments of the pink morphotype L1 of *Allolobophora chlorotica* (~0.29 ±

0.02 g/per ind.), *Lumbricus castaneus* ($\sim 0.3 \pm 0.02$ g/per ind.) and *Lumbricus terrestris* (~ 3.2 g ± 0.04 /ind.), and a trinary combination with all species. All treatments with *A. chlorotica* and *L. castaneus* had 2 individuals (corresponding to 118 ind./m²), and *L. terrestris* had only one (59 ind./m²). Plants were sown one week after mixing the materials and earthworms were introduced 5 days after the plants. In total, there were 30 treatments with 3 replicates, thus 90 samplings. Mesocosms with plants and without plants were separated between two climate chambers to accommodate all mesocosms. Both chambers had the same controlled environmental conditions: day/night cycles (15°/10 C), 12-hour light (500 $\mu\text{mol photons m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), 75% air humidity. The experiment lasted 15 weeks, before destructive analyses.

All mesocosms were kept moistened up to the field capacity. Every week, the mesocosms were placed in plastic trays and irrigated with excess water. The leached water remained in contact with the soils for about 6 hours. Then the leached water was discarded and one hour later the pots were weighed. The retained water was considered the total soil holding capacity, and the difference with the measurements one week later was considered the total water loss.

II.3. Plant biomass and roots size distribution

At the end, all cores were divided in two parts to perform different analysis. Plant shoots were measured separately for both parts to ensure that they were equal. To do so, shoots were cut off at ground level and dried for 1 week at 60°C. The primary production is thus represented as shoot dry biomass. The roots biomass was estimated by the weight of dry roots in half of the pot. The portion used for root biomass estimation was hand washed and dried for one week at 60°C. As shoots biomass did not differ between the two parts, the final root biomass was also assumed to be similar in both parts. Then, the measured biomass was multiplied by two to estimate the proportion related to shoot production. Roots were scanned using Win-RHIZO root scanning equipment and software, and root volumes were measured from the scanned images (Wang and Zhang, 2009). Root system was evenly spread apart in a water layer on a transparent

tray (30 cm × 20 cm) and imaged at a resolution of 200 dpi (dots per inch) with an Epson Expression 836 × L scanning system. Then, all root segments were uniformly spread and imaged. Root lengths were analyzed using WinRHIZO software (V5.0, Regent Instruments, Quebec, Canada). They were separated into 10 length categories (in mm): 1= 0.0–0.1, 2= 0.1–0.2, 3= 0.2–0.3, 4 =0.3–0.4, 5= 0.4–0.5, 6= 0.5–0.6, 7= 0.6–0.7, 8= 0.7–0.8, 9=0.8–0.9, 10 >0.9. The results are expressed as proportion for each length.

II.4. Aggregates size distribution

The last quarter of each soil core was gently disassembled by hand and aggregates were separated into four groups according to their size: large macro-aggregates (> 5 mm); medium macro-aggregates (between 3.15 and 5 mm); small macro-aggregates (between 3.15 and 2 mm); micro-aggregates and non-aggregated materials under 2 mm (Velasquez et al., 2007). Aggregates were dried in an oven at 40 °C and weighed to determine their relative proportion with respect to the whole soil. Then, aggregates under 2 mm were dry-sieved (Gartzia-Bengoetxea et al., 2009) into 8 more different aggregates sizes: 800µm, 630µm, 500µm, 400µm, 200µm, 100µm, 50µm and <50µm. The sieve vibration was set for 1.5 minutes.

II.5. Statistical analysis

All statistical analyses were carried out using RStudio software version 2022.02.0 (R Development Core Team).¹ After normality and homoscedasticity verifications (Shapiro and Bartlett test). Graphics representing the evolution of retention and primary production were done with GGLOT2 package. Water retention analyses were done separately for mesocosms with plants and those without plants. For each category, the analyses also used a two-way ANOVA with three levels of compost and five levels of earthworms as parameters. Likewise, root and shoot biomass production was analyzed using a two-way ANOVA with compost and earthworms as factors. Significant difference was considered as $p < 0.05$. Differences among treatments were performed using Least Significant Difference (LSD) test (“agricolae”

package). The multivariate data related to roots size (9 response variables), as well as the distribution of aggregates (11 response variables) were exploited by a principal component analysis (PCA), using the package R “FactoMineR. The variation of both aggregation and roots physiology were decomposed according to earthworms and amount of compost. Aggregation was also assessed with and without plants. Significance of data distribution were estimated by a Monte-Carlo analysis ($p\text{-value}<0.05$). Finally, the most relevant variables in the axis were analyzed with a two-way ANOVA, with a significance threshold of 0.05.

III. Results

III.1. Primary production

The biomass production, both of shoots and roots, was most impacted by the presence of *L. terrestris* (Figure 1). Shoots production was in average 170% higher with *L. terrestris* than without earthworms, and the difference concerning roots biomass was about 250%. The shoots biomass of plants growing in the presence of *L. terrestris* alone did not significantly differ from those growing with the 3 species together. However, the root biomass of plants growing in soils containing 30% GWC in the ternary combination was about 60% higher than in soils containing only *L. terrestris*. On the other hand, the effects of both *A. chlorotica* and *L. castaneus* as single species treatment on the production of shoots and roots were only observed when plants grew with only 10% GWC. They were quite similar between both species: shoots biomass was about 40% higher than without earthworms and roots biomass was in average 70% higher.

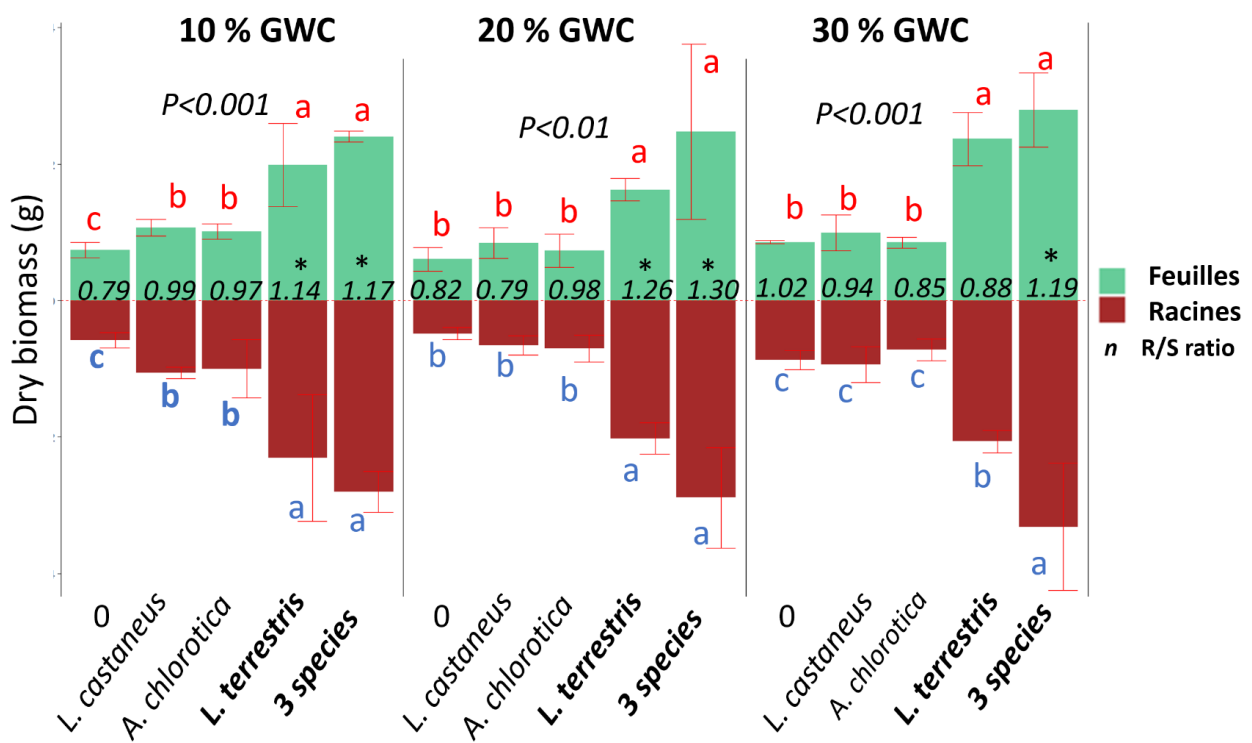


Figure 1. Shoots and roots biomass of ryegrass according to the earthworm communities for all the three soils. Green color represents shoots, brown color roots and numbers are the ratio between roots and shoots. Different letters indicate significant differences between treatments within each soil.

III.2. Water content dynamics

The amount of water lost in one week was similar between the three soils when plants and earthworms were not present. Without plants, no species in monospecific treatments influenced this water dynamic. However, the combination of species slightly reduced the loss of water in soils with 30% GWC ($p < 0.05$). The difference in the amount of water lost in one week, compared to control or soils containing only small earthworms, was about 12%. In contrast, the presence of plants globally increased the water loss after a week. This was the case only in soils with 30% GWC when there were no earthworms. When plants were combined with *L. terrestris*, water loss in all soils was faster, but even faster with higher amounts of GWC. The effects of *L. terrestris* were the same in monospecific treatment or in combination with other species. (Table 2). The amount of water lost in one week was about 26% higher in soils containing plants combined with *L. terrestris* than in soils containing only plants ($p < 0.01$).

The evolution of these two opposed results conditioned by the presence of plants could be observed along the weeks (Appendix 5). In the first few weeks, soils with plantings in the early stages of development retained more water than soils without plants, but over time this trend gradually reversed.

Table 2. Proportion of soil weight lost as water in a week. Different letters indicate differences in between earthworm's treatments for each soil ($p < 0.05$), either with plants or without.

		Water loss (g of water)		
		10% GWC	20% GWC	30% GWC
Plant	Earthworms	mean \pm sd	mean \pm sd	mean \pm sd
0	0	0.18 \pm 0.04 a	0.17 \pm 0.01 a	0.18 \pm 0.01 ab
	<i>Lc</i>	0.17 \pm 0.01 a	0.17 \pm 0.02 a	0.20 \pm 0.01 a
	<i>Ac</i>	0.19 \pm 0.02 a	0.16 \pm 0.00 a	0.19 \pm 0.01 ab
	<i>Lt</i>	0.17 \pm 0.01 a	0.18 \pm 0.02 a	0.18 \pm 0.02 bc
	Mix	0.15 \pm 0.03 a	0.16 \pm 0.01 a	0.16 \pm 0.01 c
1	0	0.17 \pm 0.01 c	0.16 \pm 0.02 b	0.21 \pm 0.00 b
	<i>Lc</i>	0.19 \pm 0.00 bc	0.20 \pm 0.04 b	0.21 \pm 0.02 b
	<i>Ac</i>	0.18 \pm 0.02 c	0.20 \pm 0.02 b	0.19 \pm 0.02 b
	<i>Lt</i>	0.23 \pm 0.04 a	0.26 \pm 0.01 a	0.28 \pm 0.04 a
	Mix	0.22 \pm 0.01 ab	0.27 \pm 0.03 a	0.25 \pm 0.03 a

Lc: *Lumbricus castaneus*, *Ac*: *Allolobophora chlorotica*, *Lt*: *Lumbricus terrestris*

III.3. Roots size distribution

The amount of GWC incorporated into the soil had a clear influence on the root physiology, and it influenced effects of earthworms. The soils containing 10% GWC stimulated the production of the finest and longest roots in the measured range, which contrasted with the sizes of roots in the other two soils. (Figure 2). However, only soils containing 20% and 30% GWC were influenced by earthworms. Species effects were accentuated with 30% GWC, where the effects of combining species were quite distinct of others (Figure 3).

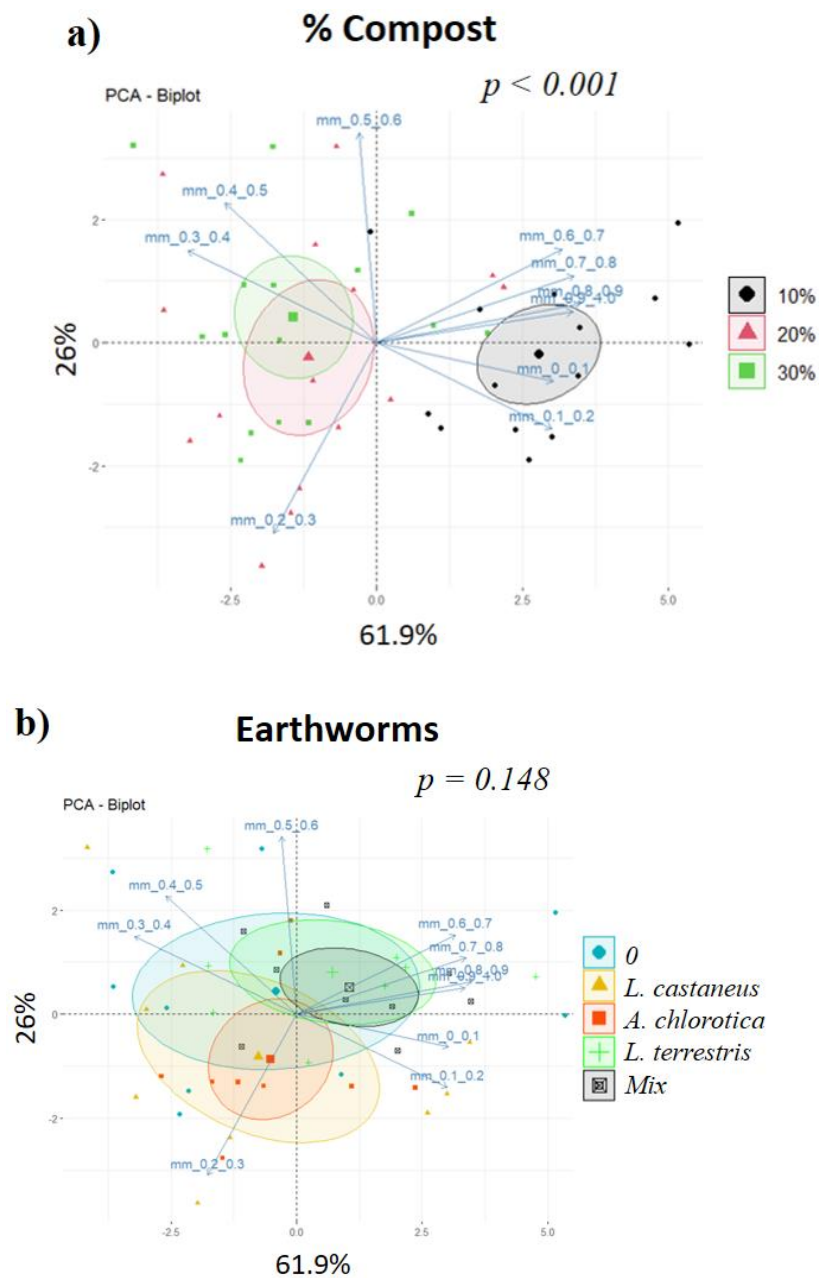


Figure 2. PCA of root lengths according to a) Doses of GWC and b) Earthworms.

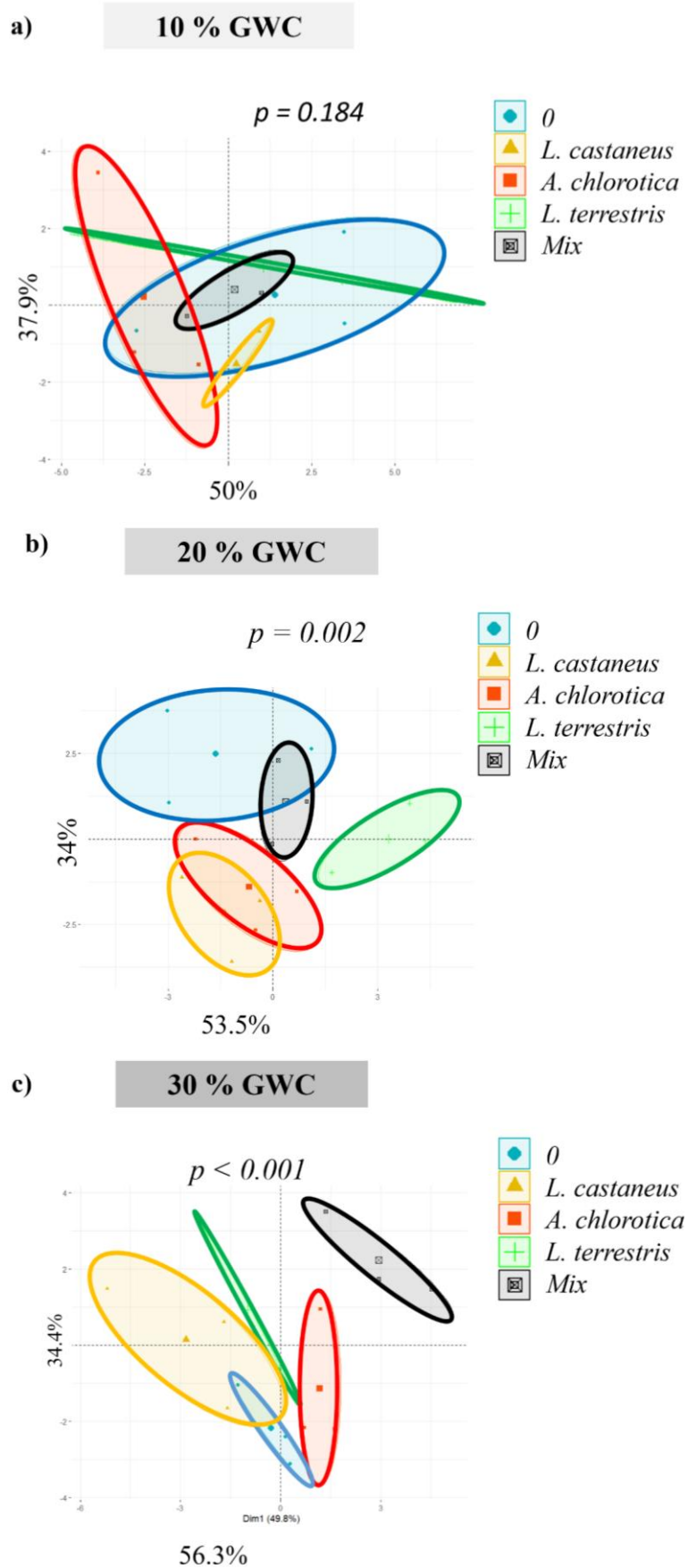


Figure 3. PCA of root lengths according to earthworms in each soil. a) 10% GWC, b) 20% GWC, c) 30% GWC

III.4. Soil aggregation

Most aggregates in the constructed soils were greater than 2 mm, accounting for about 42% in soil with 10% GWC and 36% in the other two soils, which did not differ from each other. When plants were not present the most influencing variable in the principal component analysis of the different aggregate sizes was the largest aggregates, those larger than 3 mm (Figure 4). In soils with 10% GWC, the largest aggregates were associated with the presence of *L. terrestris* in monospecific treatment. However, in soils with 30% GWC, the most significant differences were rather associated with the combination of species. *L. castaneus* tended to improve the proportion of aggregates larger than 800µm and 2 mm, while *A. chlorotica* did not differ from the control. Nevertheless, global differences in earthworm aggregations could no longer be distinguished when plants were present (Figure 5). Plants reshaped the size of the aggregates, notably reducing the larger aggregates (>3 mm) by 23% and increasing those in the range of 800µm by 9%.

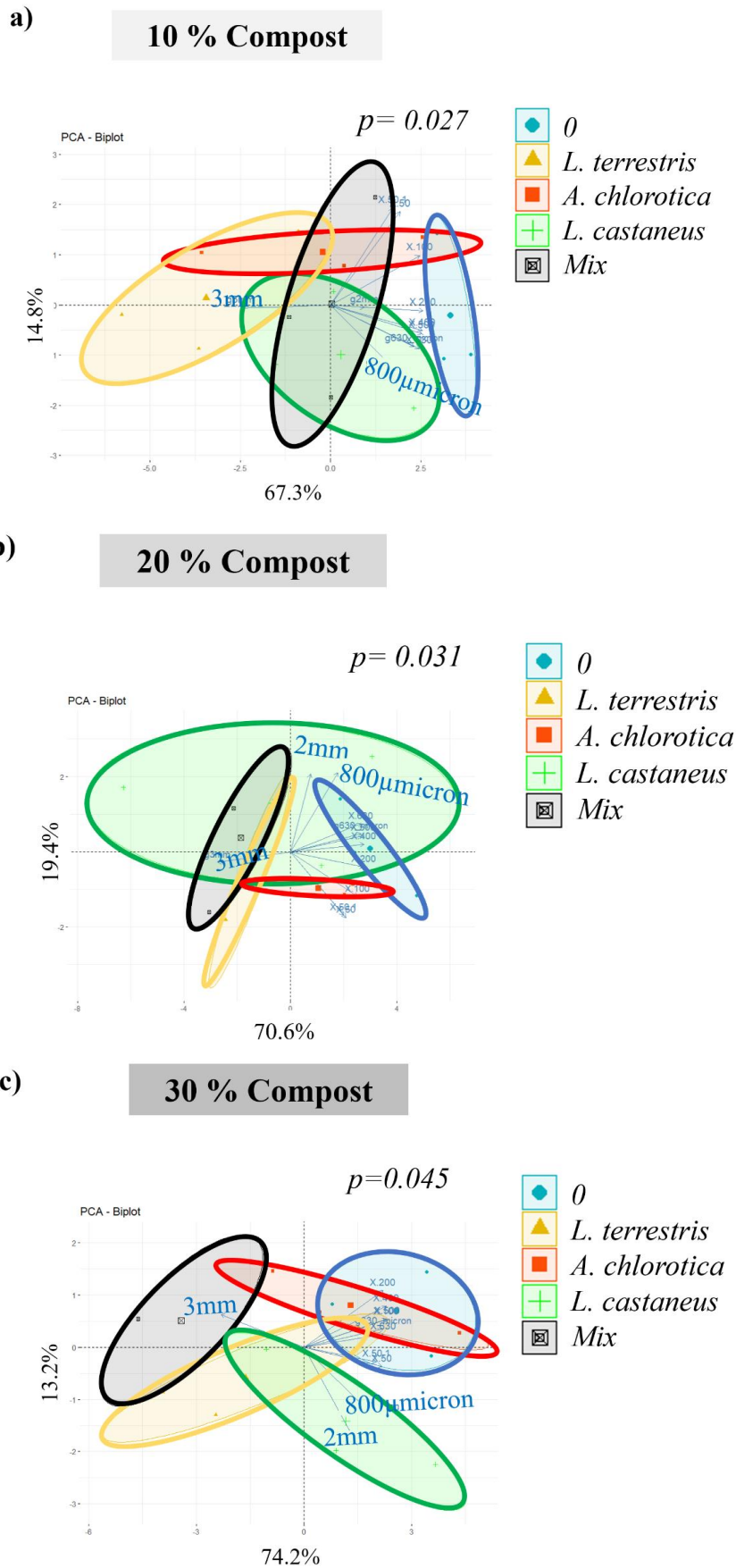


Figure 4. PCA of multivariate size aggregates according to earthworms without plants. The different soils are: a) 10% GWC, b) 20% GWC and c) 30% GWC.

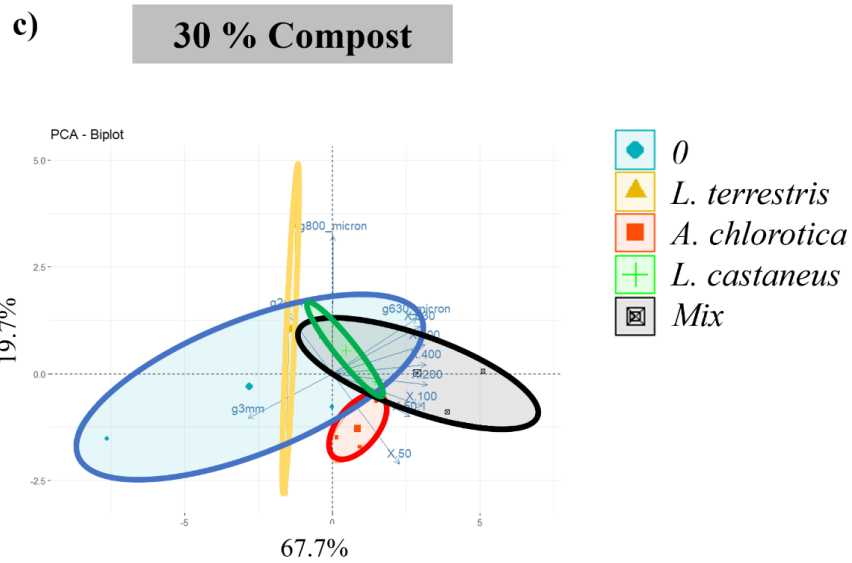
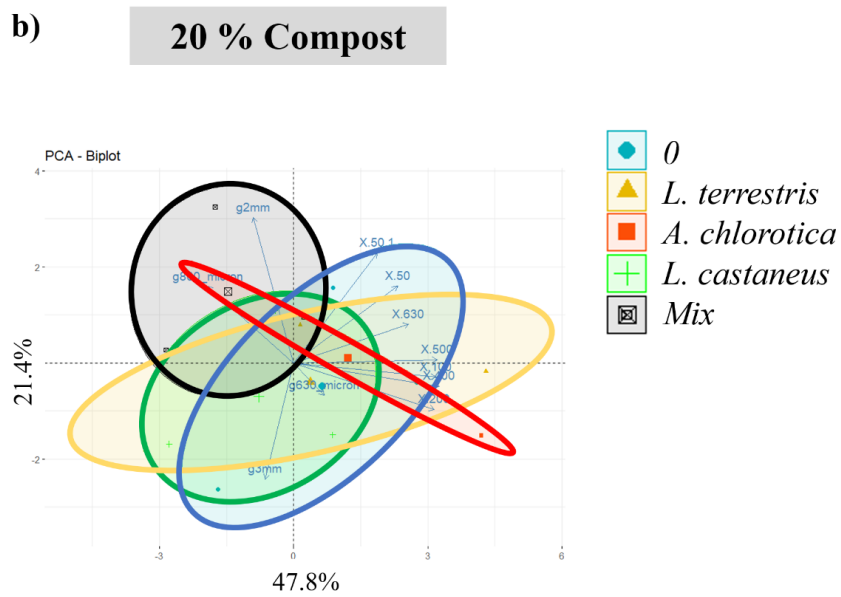
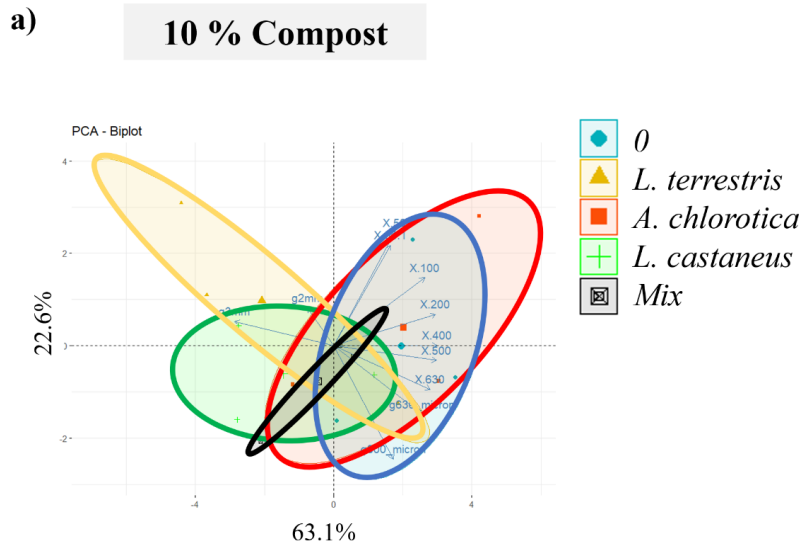


Figure 5. PCA of multivariate size aggregates according to earthworms with plants. The different soils are: a) 10% GWC, b) 20% GWC and c) 30% GWC.

IV. Discussion

IV.1. Earthworms interactions determine soil physical structure

Earthworms are important aggregate-forming agents through the production of casts in the soil and on the surface, transforming up to one quarter of the organic rich layer in a year. (Lee, 1985). Their structures are extended phenotypes that may influence all soil community (Jones et al., 1994; Anderson, 1995). So, interspecific interactions are likely to happen and it may influence the impact of earthworm communities on soil structure. Given their co-occurrence and abundance, one species is likely to ingest the castings of another. When it passes through the earthworm's gut, the soil structure is completely disrupted, rearranged and new aggregates are formed (Barois et al., 1993). In some tropical soils, these interspecific interactions are essential to maintain soil functioning (Blanchart et al., 1997; Chauvel et al., 1999). In temperate soils, a more indirect interaction has been documented, in which the foraging and burrowing behavior of one anecic exposes the casts of another species to raindrop impact (Shuster et al., 2000). In contrast, a laboratory experiment suggested that interactions between endogeics (*Octolasion tyrtaeum* and *Aporrectodea turgica*) and anecics (*L. terrestris*) enhance soil development (Shaw and Pawluk, 1986). Our study corroborated with this positive interaction. The combination of *L. castaneus*, *A. chlorotica*, and *L. terrestris* resulted in a singular aggregate size range, which enhanced root development. This was evidenced by the roots biomass and also by singular architecture of roots.

IV.2. Organic matter influences earthworm's interaction effects

The quality and quantity of soil litter is known to be a major factor determining competition within Lumbricidae communities, which live primarily in the top few centimeters of soil (Lavelle, 1983). In the perspective of soils construction, the quality of parent materials are commonly controlled (Damas and Coulon, 2016). GWC, which is one of the most abundant urban organic resources, has been shown to be suitable for some species. 30% GWC was the

best dose to stimulate the *L. terrestris* effects on plants development (Araujo et al., 2022). In the present study, quantity affected the influence of small species, whose effects on plant development were significant only in soils with 10% GWC, especially. However, the effect of interaction between the 3 species increased with increasing amounts of GWC.

The stability of earthworm casts is commonly associated with organic carbon content (Shipitalo and Protz, 1988; Schrader and Zhang, 1997). This is because OM may be itself a binding agent or it may promote microbial activity that leads to soil aggregation (Guggenberger et al., 1996; Lützow et al., 2006). Microbial activity is stimulated in the casts and stronger associations between organic and mineral materials are promoted at a finer scale (Beare et al., 1994). The reproduction of these process in the several cooccurring casts in the soil regulates several ecosystem services provided by soils (Lavelle et al., 2016). The influence of the amount of organic matter on the hydro-structural properties of constructed soils was already characterized in laboratory (Deeb et al., 2016b). Higher amounts of GWC increased macropores water content, but water in micropores was more important with only 10% GWC (Deeb et al., 2016b). The water in the micropores is bound to elementary particles whose binding forces are much stronger than the water retained in the macropores (Braudeau et al., 2004). Thus, the microsite conditions with 10% GWC may be more stable, and this may explain why the smaller earthworm species (i.e. *A. chlorotica* and *L. castaneus*) had an effect on plant development only in soils with 10% GWC, when they were in single-species treatments. In a similar study using the endogeic earthworm *Aporrectodea caliginosa*, the stability of its aggregates was greater with lower doses of GWC and expressed better the effects of earthworms (Deeb et al., 2017). A future aggregate stability test (Le Bissonnais, 1995) would allow us to test this hypothesis.

The effects on plants development was most impacted by the presence of *L. terrestris* probably because of its large galleries concentrated in OM, what constitute good conditions for roots growth (Pey et al., 2013). As we have seen in the chapter 2, the interaction of *L. terrestris*

with others make it move downwards, possibly to avoid contact. The confinement of *L. terrestris* in the bottom of the pot may have favored the formation of aggregates protected from the impact of watering, resulting in a globally higher proportion of big aggregates. Higher doses of GWC favored the stability of these large aggregates, what probably explain the higher biomass of roots in such a soil with the 3 species combined. Besides, *L. castaneus* activity was stimulated when it is combined with *L. terrestris* because it may profit from the assimilable organic compounds made available by microorganisms associated to *L. terrestris* (Swift et al., 1979). A metabarcoding analysis can confirm this hypothesis by checking which microorganisms are shared by the different species.

IV.3. Plants reshape earthworms structure

In our study, the structures of different earthworms changed the distribution of organic matter in the soil, notably through the incorporation of the compost added on the surface into the burrows of *L. terrestris*. It influenced the architecture of *Lolium perenne* roots. In turn, the roots disrupt the largest aggregates and reshaped the aggregates created by the different earthworms. A previous a study in laboratory conditions observed the same interactive effects (Deeb et al., 2017). *A. caliginosa* stimulated the growth of *L. perenne* that have also disrupted the earthworms casts, especially with higher doses of GWC. In our study, that was particularly true for *L. terrestris*, whose burrows were well explored by *L. perenne* roots (Appendix 6).

V. Conclusion

The inoculation of species presenting different functional traits in the construct soils increased their fertility for plants. The architecture of the roots was influenced by interactions between earthworms, which in turn were modulated by the amount of GWC incorporated in the soils. That was illustrated by the influence of GWC on soil aggregation without plants. The presence of plants reshaped the earthworms aggregates.

Conclusions générales et perspectives

I. Les sols construits sont déjà une réalité

La problématique à l'origine du partenariat de cette thèse CIFRE, à savoir le recyclage des terres excavées inertes dans la construction de sols fertiles, est encore plus d'actualité que jamais et justifie la quête de connaissances pour améliorer les techniques. En effet, durant ces trois années, la réglementation a évolué pour favoriser le déploiement de l'activité. D'abord, par la suppression du statut de déchet pour les terres excavées. Puis, avec l'annonce de la stratégie de réduction de l'artificialisation des sols avec la loi Climat et Résilience. Dans le même temps, les politiques publiques d'adaptation au changement climatique ont renforcé la nécessité d'investir dans la création d'espaces végétalisés. Ainsi, la demande de terre végétale augmente alors que l'offre de sols décapés diminue. Ce besoin d'alternatives aux sols naturels pour végétaliser les villes pousse le développement de la filière de la construction de sols, comme j'ai pu le constater lors de mon expérience au sein d'une collectivité.

J'ai été invité, en tant que représentant d'Est-Ensemble, au congrès Intersol 2021 pour présenter les expériences menées sur le territoire par iEES-Paris. J'ai participé à une table ronde avec des représentants de l'EPT Grand-Orly Seine Bièvre et de la région Ile-de-France. L'une met en place une grande plateforme pour faciliter le recyclage des matériaux provenant des travaux publics, y compris des terres excavées. L'autre soutient des initiatives pour le réemploi de ces matériaux. Le marché est en croissance et la gouvernance favorise sa structuration. Afin de préparer les agents d'Est-Ensemble à ces nouvelles offres qui arrivent sur le marché public, j'ai coorganisé avec mes responsables une matinée de formation avec la participation de scientifiques, de gestionnaires publics et de chefs d'entreprise. Le partage des expériences des professionnels du domaine témoigne du fait que la construction de sols fertiles se répand dans plusieurs grandes villes du pays. Il est donc très important de prévoir, voire de moduler, la manière dont ces nouveaux sols vont évoluer car ils vont moduler les paysages urbains.

II. Etat de lieu sur l'écologie fonctionnelle des vers de terre

La problématique scientifique de cette thèse, portée sur l'importance de la diversité des communautés de vers de terre sur le fonctionnement des sols, est un sujet très actuel en écologie fonctionnelle. La classification écologique fondée sur 3 catégories écologiques est à présent remise en question car la perception des groupes fonctionnels par la communauté scientifique a évolué au cours de ces trois dernières années. Dorénavant, il serait plus judicieux, en tenant compte des caractéristiques morphologiques fonctionnelles, de considérer les intermédiaires entre les 3, ce qui fait 7 groupes (Bouché, 1977; Bottinelli et al., 2020). Chacun représenterait une stratégie de vie différente qui pourrait avoir un impact différent sur le fonctionnement du sol. Cependant, d'après notre revue de la littérature, nous n'avons pas assez de connaissances pour associer les groupes fonctionnels aux fonctions qu'ils rempliraient (Figure 1).

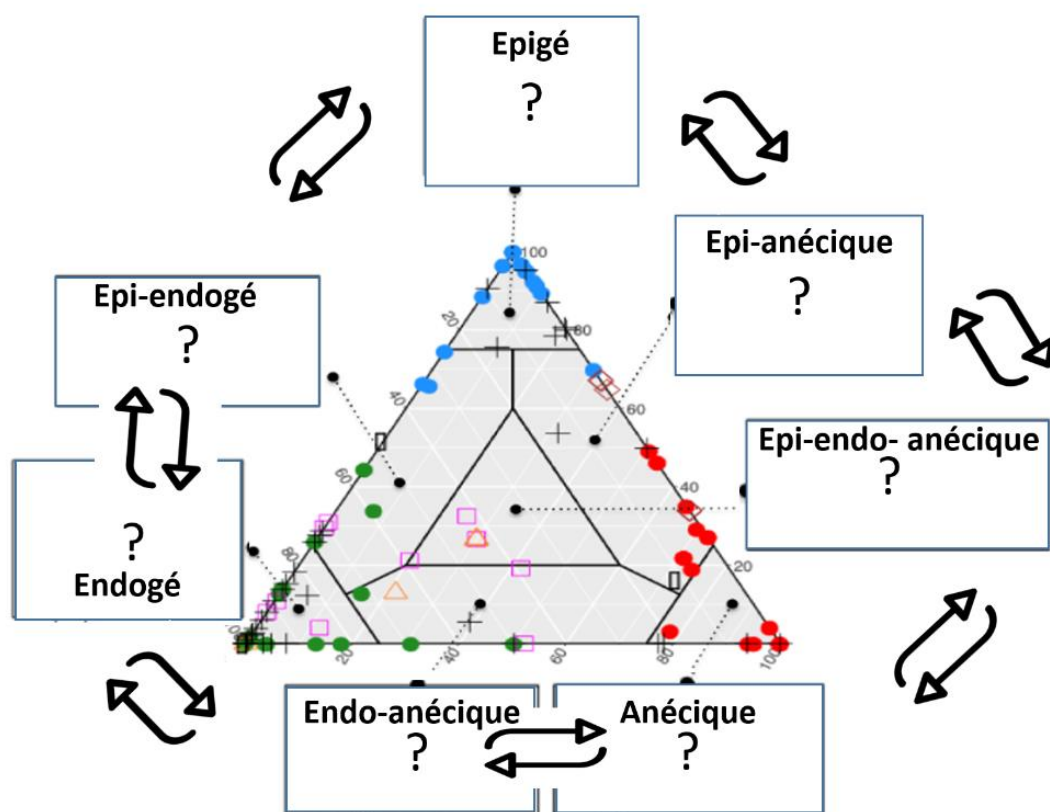


Figure 1. Afin de prévoir les effets de la diversité fonctionnelle des vers de terre, il est nécessaire de connaître quelles fonctions sont remplies par chaque groupe fonctionnel. Puis, il faut prendre en compte les effets des interactions entre eux.

Notre revue de la littérature a révélé un manque d'études sur les fonctions dépendantes de la diversité des vers de terre. Le peu d'études testant plusieurs espèces au sein d'un même groupe laissent croire une complémentarité dans la décomposition de la MO. Néanmoins, la fonctionnalité des groupes fonctionnels n'est toujours pas avérée. Nous constatons que les fonctions attribuées aux vers de terre, comme un tout, sont biaisées par l'étude de très peu d'espèces, sans prendre en compte leur interaction. La plupart des expériences prétendant tester un groupe fonctionnel n'étudient qu'une seule espèce, et on ne peut donc pas généraliser les résultats pour l'ensemble de la catégorie. Pour bien comprendre l'importance de la diversité fonctionnelle des vers de terre, il faudrait élaborer un plan expérimental dans lequel le nombre d'espèces de chaque groupe fonctionnel soit manipulé dans un environnement donné. Des processus écosystémiques seraient les mesures du résultat de leur interaction. Cela permettrait de relier la classification fonctionnelle aux fonctions que chaque catégorie remplit et de prédire les effets des interactions entre ces catégories.

Pour les expériences de cette thèse, nous avons postulé que des espèces morphologiquement différentes et abondantes dans le même paysage occupent des niches suffisamment différentes pour coexister. Il était encore question de savoir si elles interagissent avant d'estimer les conséquences. Les images tomographiques ont révélé l'existence d'interactions interspécifique et un changement dans la distribution des biopores résultant de ces interactions. L'espèce ayant la plus grande taille corporelle était la clé de voûte. La façon dont les autres espèces interagissent avec elle semble être liée à leurs traits fonctionnels. L'espèce qui se nourrit de MO peut explorer ses galeries dans le sol dans une stratégie compétitive ou commensale. L'interaction avec l'espèce qui se nourrit de sol est moins évidente.

Les effets significatifs des interactions entre vers de terre sur les émissions de CO₂ et les propriétés hydriques du sol ont émergé uniquement avec l'inoculation des 2 espèces qui

creusent des galeries dans la matrice du sol, l'endogé et l'épi-anécique. Les résultats de ces interactions sont contrastés. Sur les propriétés hydriques, les résultats sont complémentaires, puisqu'ils augmentent la porosité globale du sol et ainsi la dynamique de l'eau dans l'ensemble du sol. En revanche, les effets des espèces sur les émissions de CO₂ ont été opposés, l'une stimule les émissions, l'autre inhibe. Le résultat de leur interaction semble dépendre de la texture du sol. L'équilibre entre les effets stabilisateurs ou stimulants des émissions de CO₂ par les vers de terre reste un sujet de débat en raison de leur dynamique dans le temps (Brown et al., 2000; Lubbers et al., 2017). Nous apportons comme piste de recherche que les effets stimulants ou stabilisants des émissions de CO₂ peuvent être liés aux traits fonctionnels des organismes. Dans ce cas, les espèces endogées stabilisent le carbone et les espèces épi-anéciques stimulent sa minéralisation. Bien entendu, pour étendre ces résultats à des groupes fonctionnels, il faudrait tester plusieurs espèces dans les mêmes conditions que dans cette étude.

Les résultats de cette thèse portent sur 3 aspects dans le modèle d'auto organisation des sols : interaction entre domaines fonctionnels, l'influence de la texture et l'influence de la MO (Lavelle et al., 2016). D'abord, nous démontrons que les interactions entre différents domaines fonctionnels des vers de terre existent et que les effets peuvent être complémentaires ou opposés selon les espèces impliquées et le type de processus étudié. Nous démontrons également que les effets des interactions entre espèces de vers de terre sont modulés par la texture du sol. En l'occurrence, les effets des interactions sur les émissions de CO₂ et sur les propriétés hydriques du sol varient avec la texture, probablement à cause des propriétés mécaniques des structures physiques créées par les vers de terre. En complément, nous avons démontré dans l'expérience avec des sols construits que la quantité de compost présente dans le sol module les effets des vers de terre sur l'agrégation. Cela peut avoir une conséquence directe sur la structure racinaire des plantes qui vont les coloniser. Ces différents facteurs sont interconnectés et soutiennent l'idée d'auto-renforcement de l'écosystème, selon laquelle les processus les structures du

paysage supportent les processus écosystémiques qui le forment (Perry, 1995).

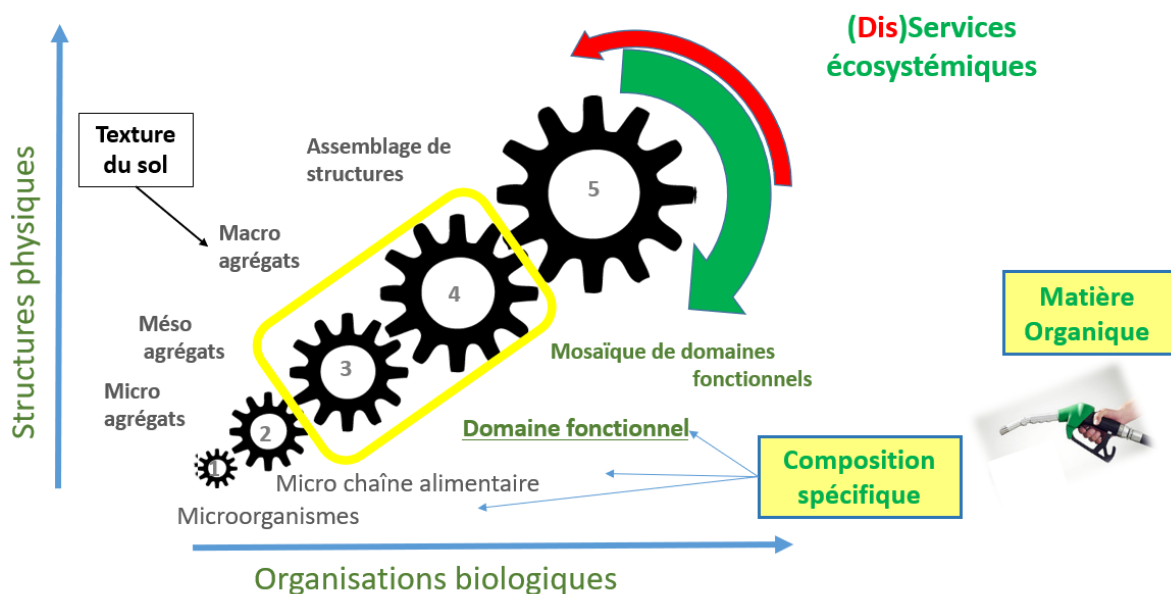


Figure 2. Fonctionnement autoorganisé des sols. Sur l'axe des ordonnées, sont représentées les différentes échelles de structures régulant les processus de l'écosystème, des microagrégats (1) jusqu'au paysage (5). La texture a un impact majeur sur la stabilité des structures, notamment les macroagrégats. La représentation sur l'axe des abscisses concerne la taille de l'organisation biologique, des microorganismes jusqu'à l'écosystème (5). Une structure physique créée par les vers de terre, comme par d'autres ingénieurs de l'écosystème, est appelée un domaine fonctionnel. Il est supposé être au centre du fonctionnement du sol car ils régulent les processus microscopiques, notamment la transformation de la MO. L'assemblage des différents domaines et structures fonctionnels donne lieu à des services écosystémiques (modifié de Lavelle et al. 2016).

III. Apports à l'ingénierie écologique

Cette thèse atteste que le rôle de la diversité des vers de terre dans la fonctionnalité des sols est très important et doit être intégré dans les pratiques d'ingénierie écologique. Cependant, elle met en évidence que les connaissances sur la diversité des vers de terre est insuffisante pour pouvoir mettre en œuvre une stratégie d'inoculation favorisant leurs effets. Les futures études en écologie fonctionnelle de vers de terre doivent considérer les conséquences des interactions sur les fonctions du sol pour permettre d'avancer ces connaissances pratiques.

Nous avons démontré à l'aide d'images tomographiques que les interactions interspécifiques augmentent l'aération dans les profils de sol plus profonds. Les mésocosmes semblent limiter le mouvement vertical des vers de terre, et s'il y avait eu plus d'espace, ils se seraient probablement déplacés plus loin. La meilleure aération des profils profonds du sol favorise notamment le développement des racines des arbustes et des arbres, qui sont souvent impactés par l'imperméabilité des sols urbains. Il serait certainement possible de prélever de grandes carottes de sol directement sur le terrain pour voir jusqu'où les interactions poussent les vers épi-anéciques à creuser.

La construction du sol repose principalement sur le choix des matériaux parentaux, et nous avons pu démontrer qu'ils ont un impact majeur sur la trajectoire évolutive de la communauté. En effet, la texture semble déterminer la nature des relations interspécifiques et par conséquent ses effets sur le sol. D'autre part, la quantité de compost influence également les effets des vers de terre sur l'agrégation du sol, les milieux plus riches favorisant les interactions. Cependant, seule la transposition de ces résultats à l'échelle réelle pourrait confirmer son application. Par contre, l'inoculation des sols construits avec une diversité d'espèces n'est pas faisable car seuls les vers canadiens (*L. terrestris*) sont élevés à grande échelle. Ainsi, il faut miser sur leur potentiel de colonisation C'est pourquoi l'une des perspectives de ce travail est de pouvoir évaluer l'attractivité des sols construits vis-à-vis d'une communauté. Nous aimerions

savoir si la quantité de compost vert influence la colonisation du sol. Nous postulons que plus de compost favorise globalement moins d'espèces car l'augmentation des ressources favoriserait les espèces les plus compétitrices. Néanmoins, cela peut dépendre des occupations des sols voisins, notamment de l'artificialisation qui constitue une barrière pour les organismes. Une expérience conçue pour répondre à cette question est en place depuis plus d'un an (Annexe 10), et nous envisageons des prélèvements réguliers pour suivre la colonisation des sols.

La diversité des vers de terre joue un rôle important dans la structuration physique du sol, également de manière indirecte, par son influence sur la croissance des plantes. Ainsi, il serait envisageable de combiner ces deux types d'ingénieurs de l'écosystème afin qu'ils interagissent de manière positive. Les synergies peuvent émerger car les vers de terre peuvent stimuler l'activité des bactéries *Rhizobium* fixatrices d'azote qui s'associent aux légumineuses (Kim et al., 2017). Une expérience semi-contrôlée a donc été lancée au cours de la thèse pour répondre à cette question, mais les résultats restent en perspective (Annexe 11).

Enfin, une autre perspective pour profiter de l'action des vers de terre est en utilisant directement leurs produits, comme le lombricompost, qui peut être directement mélangé aux terres excavées. L'importance des vers de terre épigés est presque exclusivement attribuée à leur rôle dans la dégradation de la matière organique, où ils vivent et se nourrissent. Les produits transformés par les espèces de cette catégorie écologique a une grande valeur commerciale car ils sont reconnus nutritifs pour les cultures. Le lombricompost est un engrais organique qui a fait ses preuves en tant que promoteur et protecteur de la croissance des plantes cultivées.(Adhikary, 2012). Serait-il aussi bénéfique pour la faune du sol ? Plus que les autres composts ? On pourrait s'attendre à une plus grande appétence de la MO digérée par les vers épigés pour les autres catégories de vers de terre qui ne digèrent pas la MO fraîche ou difficile à digérer. Si cela s'avère être le cas, le sol construit peut être colonisé plus rapidement et l'inoculation dans ce type de substrat a plus de chances de réussir.

Références bibliographiques

- ADEME, 2020. Déchets - Chiffre clés - Édition 2020 80.
- Adhikary, S., 2012. Vermicompost, the story of organic gold: A review 2012. <https://doi.org/10.4236/as.2012.37110>
- Agence Bio, 2020. Les chiffres clés. Agence Bio. URL <https://www.agencebio.org/vos-outils/les-chiffres-cles/> (accessed 5.10.22).
- Alain, K., Querellou, J., 2009. Cultivating the uncultured: limits, advances and future challenges. *Extremophiles* 13, 583–594. <https://doi.org/10.1007/s00792-009-0261-3>
- Anderson, J.M., 1995. Soil Organisms as Engineers: Microsite Modulation of Macroscale Processes, in: Jones, C.G., Lawton, J.H. (Eds.), *Linking Species & Ecosystems*. Springer US, Boston, MA, pp. 94–106. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1773-3_10
- Andriuzzi, W.S., Schmidt, O., Brussaard, L., Faber, J.H., Bolger, T., 2016. Earthworm functional traits and interspecific interactions affect plant nitrogen acquisition and primary production. *Appl. Soil Ecol.* 104, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.09.006>
- Araujo, J.H.R., Pando-Bahuon, A., Hartmann, C., Aroui-Boukbida, H., Desjardins, T., Lerch, T.Z., 2022. Making green (s) with black and white: constructing soils for urban agriculture using earthworms, organic and mineral wastes. *Front. Ecol. Evol.* 464.
- Armstrong, C.G., Miller, J.E.D., McAlvay, A.C., Ritchie, P.M., Lepofsky, D., 2021. Historical Indigenous Land-Use Explains Plant Functional Trait Diversity. <https://doi.org/10/ES-2021-12322.pdf>
- Asshoff, R., Scheu, S., Eisenhauer, N., 2010. Different earthworm ecological groups interactively impact seedling establishment. *Eur. J. Soil Biol.* 46, 330–334. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.06.005>
- Atlan, H., 2016. L'Organisation biologique et la théorie de l'information. Média Diffusion.
- Bachelier, G., 1978. La faune des sols: son ecologie et son action. ORSTOM, Paris (France).
- Ballet, B., 2021. L'occupation du sol entre 1982 et 2018 (agreste No. 3), Les dossiers.
- Barles, S., 2005. L'invention des déchets urbains: France, 1790-1970. Editions Champ Vallon.
- Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P., Toutain, F., 1993. Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta) intestinal tract, in: Brussaard, L., Kooistra, M.J. (Eds.), *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships*. Elsevier, Amsterdam, pp. 57–66. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81490-6.50010-8>
- Barrett, G.E., Alexander, P.D., Robinson, J.S., Bragg, N.C., 2016. Achieving environmentally sustainable growing media for soilless plant cultivation systems – A review. *Sci. Hortic.* 212, 220–234. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.030>
- Bart, S., Pelosi, C., Barraud, A., Péry, A.R.R., Cheviron, N., Grondin, V., Mougin, C., Crouzet, O., 2019. Earthworms Mitigate Pesticide Effects on Soil Microbial Activities. *Front. Microbiol.* 10.
- Basile-Doelsch, I., Balesdent, J., Pellerin, S., 2020. Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences* 17, 5223–5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
- Beare, M.H., Hendrix, P.F., Cabrera, M.L., Coleman, D.C., 1994. Aggregate-Protected and Unprotected Organic Matter Pools in Conventional- and No-Tillage Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58, 787–795. <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800030021x>
- Beaujon, A., 2021. Artificialisation des sols: quatre questions pour comprendre [WWW Document]. *Challenges*. URL https://www.challenges.fr/green-economie/artificialisation-des-sols-quatre-questions-pour-comprendre-ce-phenomene-preoccupant_750650 (accessed 5.11.22).
- Beca, G., Valentine, L.E., Galetti, M., Hobbs, R.J., 2022. Ecosystem roles and conservation status of bioturbator mammals. *Mammal Rev.* 52, 192–207.

- <https://doi.org/10.1111/mam.12269>
- Bender, S.F., Wagg, C., van der Heijden, M.G.A., 2016. An Underground Revolution: Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability. *Trends Ecol. Evol.* 31, 440–452. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016>
- Bennett, J.W., 2005. The Ecological Transition: From Equilibrium to Disequilibrium, in: *The Ecological Transition*. Routledge.
- Bertrand, M., Barot, S., Blouin, M., Whalen, J., de Oliveira, T., Roger-Estrade, J., 2015. Earthworm services for cropping systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 553–567. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0269-7>
- Blakemore, R.J., 2009. Cosmopolitan Earthworms—A Global and Historical Perspective, in: Shain, D.H. (Ed.), *Annelids in Modern Biology*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA, pp. 257–283. <https://doi.org/10.1002/9780470455203.ch14>
- 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.*, 5th International Symposium on Earthworm Ecology 29, 431–439. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00042-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00042-9)
- Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100, 223–231. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>
- 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: Earthworm impact on ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.* 64, 161–182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
- Bongers, F.J., Schmid, B., Bruelheide, H., Bongers, F., Li, S., von Oheimb, G., Li, Y., Cheng, A., Ma, K., Liu, X., 2021. Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nat. Ecol. Evol.* 5, 1594–1603. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01564-3>
- Bottinelli, N., Capowiez, Y., 2021. Earthworm ecological categories are not functional groups. *Biol. Fertil. Soils* 57, 329–331. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01517-1>
- Bottinelli, N., Hedde, M., Jouquet, P., Capowiez, Y., 2020. An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché’s triangle revisited. *Geoderma* 372, 114361. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114361>
- Bouché, M., 1983. The establishment of earthworms communities, in: *Earthworm Ecology*. Springer, Dordrecht, pp. 431–448.
- Bouché, M., 1977. Strategies lombriciennes. *Ecol. Bull.* 25, 122–132.
- Bouché, M., 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et Systématique*. INRA, Paris.
- Bowles, F.A., Angino, E.A., Hosterman, J.W., Galle, O.K., 1971. Precipitation of deep-sea palygorskite and sepiolite. *Earth Planet. Sci. Lett.* 11, 324–332. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(71\)90187-7](https://doi.org/10.1016/0012-821X(71)90187-7)
- Braudeau, E., Frangi, J.-P., Mohtar, R.H., 2004. Characterizing Nonrigid Aggregated Soil–Water Medium Using its Shrinkage Curve. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 359–370. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.3590>
- Brigatti, M.F., Galán, E., Theng, B.K.G., 2013. Chapter 2 - Structure and Mineralogy of Clay Minerals, in: Bergaya, F., Lagaly, G. (Eds.), *Developments in Clay Science, Handbook of Clay Science*. Elsevier, pp. 21–81. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098258-8.00002-X>
- Briones, M.J.I., 2014. Soil fauna and soil functions: a jigsaw puzzle. *Front. Environ. Sci.* 2.
- Brown, G., Edwards, C.A., Brussaard, L., 2004. Chapter 2: How Earthworms Affect Plant Growth: Burrowing into the Mechanisms, in: *Earthworm Ecology*. Presented at the International Symposium on Earthworm Ecology, CRC Press, Boca Raton, Fla.
- Brown, G.G., Barois, I., Lavelle, P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic

- functional domains
- §§Paper presented at the 16th World Congress of Soil Science, 20–26 August 1998, Montpellier, France. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 177–198. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01062-1](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01062-1)
- Brussaard, L., 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Appl. Soil Ecol.* 9, 123–135. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00066-3)
- Bünemann, E.K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R.E., De Deyn, G., de Goede, R., Fleskens, L., Geissen, V., Kuyper, T.W., Mäder, P., Pulleman, M., Sukkel, W., van Groenigen, J.W., Brussaard, L., 2018. Soil quality – A critical review. *Soil Biol. Biochem.* 120, 105–125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Burrow, C., Pernin, C., Lepretre, A., 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>
- Butt, K.R., 2008. Earthworms in Soil Restoration: Lessons Learned from United Kingdom Case Studies of Land Reclamation. *Restor. Ecol.* 16, 637–641. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00483.x>
- Butt, K.R., 1998. Interactions between selected earthworm species: A preliminary, laboratory-based study. *Appl. Soil Ecol.* 9, 75–79. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00057-2](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00057-2)
- Byers, J.E., Cuddington, K., Jones, C.G., Talley, T.S., Hastings, A., Lambrinos, J.G., Crooks, J.A., Wilson, W.G., 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol. Evol.* 21, 493–500. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.002>
- Calicioglu, O., Flammini, A., Bracco, S., Bellù, L., Sims, R., 2019. The Future Challenges of Food and Agriculture: An Integrated Analysis of Trends and Solutions. *Sustainability* 11, 222. <https://doi.org/10.3390/su11010222>
- Cameron, E.K., Decaëns, T., Lapied, E., Porco, D., Eisenhauer, N., 2016. Earthworm databases and ecological theory: Synthesis of current initiatives and main research directions. *Appl. Soil Ecol.* 104, 85–90. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.11.012>
- Cameron, E.K., Martins, I.S., Lavelle, P., Mathieu, J., Tedersoo, L., Bahram, M., Gottschall, F., Guerra, C.A., Hines, J., Patoine, G., Siebert, J., Winter, M., Cesarz, S., Ferlian, O., Kreft, H., Lovejoy, T.E., Montanarella, L., Orgiazzi, A., Pereira, H.M., Phillips, H.R.P., Settele, J., Wall, D.H., Eisenhauer, N., 2019. Global mismatches in aboveground and belowground biodiversity. *Conserv. Biol.* 33, 1187–1192. <https://doi.org/10.1111/cobi.13311>
- Capowiez, Y., Belzunces, L., 2001. Dynamic study of the burrowing behaviour of *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* : interactions between earthworms and spatial avoidance of burrows. *Biol. Fertil. Soils* 33, 310–316. <https://doi.org/10.1007/s003740000327>
- Capowiez, Y., Gilbert, F., Vallat, A., Poggiale, J.-C., Bonzom, J.-M., 2021. Depth distribution of soil organic matter and burrowing activity of earthworms—mesocosm study using X-ray tomography and luminophores. *Biol. Fertil. Soils* 57, 337–346. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01536-y>
- Cardinale, B.J., 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472, 86–89. <https://doi.org/10.1038/nature09904>
- 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>
- Carlile, W.R., 2008. The use of composted materials in growing media. *Acta Hort.* 321–328. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.779.39>
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000.

- Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Chauvel, A., Grimaldi, M., Barros, E., Blanchart, E., Desjardins, T., Sarrazin, M., Lavelle, P., 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398, 32–33. <https://doi.org/10.1038/17946>
- Chrétien, J., Pédro, G., 1987. Granulométrie, porosité et spectre poral de sols développés sur formations détritiques : cas des terrasses alluviales de la Saône. *Cah. Orstom, Pédologie* 23, 43–54.
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., Chhabra, A., DeFries, R., Galloway, J., Heimann, M., 2014. Carbon and other biogeochemical cycles, in: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, pp. 465–570.
- Clause, J., Barot, S., Forey, E., 2016. Earthworms promote greater richness and abundance in the emergence of plant species across a grassland-forest ecotone. *J. Plant Ecol.* 9, 703–711. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw008>
- Clause, J., Barot, S., Forey, E., 2015. Effects of cast properties and passage through the earthworm gut on seed germination and seedling growth. *Appl. Soil Ecol.* 96, 108–113. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.007>
- Clause, J., Barot, S., Richard, B., Decaëns, T., Forey, E., 2014. The interactions between soil type and earthworm species determine the properties of earthworm casts. *Appl. Soil Ecol.* 83, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.12.006>
- Clunies-Ross, T., Hildyard, N., 2019. *The Politics of Industrial Agriculture*. Routledge, London. <https://doi.org/10.4324/9781315066851>
- Coleman, D.C., Wall, D.H., 2015. Chapter 5 - Soil Fauna: Occurrence, Biodiversity, and Roles in Ecosystem Function, in: Paul, E.A. (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry (Fourth Edition)*. Academic Press, Boston, pp. 111–149. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00005-0>
- Commission européenne, 2006. Proposition de directive du Parlement européen et du Conseil définissant un cadre pour la protection des sols et modifiant la directive 2004/35/CE, COD 2006/0086.
- Cotrufo, M.F., Lavalley, J.M., 2022. Chapter One - Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration, in: Sparks, D.L. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 1–66. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2021.11.002>
- Coussy, S., Moutier, L., 2020. Guide de valorisation hors site des terres excavées non issues de sites et sols pollués dans des projets d'aménagement. Ministère de la Transition Écologique et Solidaire.
- Curry, J., 2004. Factors affecting the abundance of earthworms in soils, in: *Earthworm Ecology - Second Edition*. CRC Press LLC, Washington, DC (USA), pp. 91–113.
- Curry, J.P., Schmidt, O., 2007. The feeding ecology of earthworms – A review. *Pedobiologia* 50, 463–477. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.09.001>
- Damas, O., Coulon, A., 2016. *Créer des sols fertiles: du déchet à la végétalisation urbaine*. Éditions “Le Moniteur,” Antony.
- Darwin, C., 1881. *The Formation of Vegetable Mould, Through the Action of Worms: With Observations on Their Habits*. J. Murray.
- Decaëns, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities: Soil community macroecology. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 287–302. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00517.x>
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G.J., Lavelle, P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. *Eur. J. Soil Biol., ICSZ* 42, S23–S38.

- <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.001>
- Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M., Bureau, F., 2008. Assembly rules within earthworm communities in North-Western France—A regional analysis. *Appl. Soil Ecol.* 39, 321–335. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.01.007>
- Decaëns, T., Porco, D., James, S.W., Brown, G.G., Chassany, V., Dubs, F., Dupont, L., Lapied, E., Rougerie, R., Rossi, J.-P., Roy, V., 2016. DNA barcoding reveals diversity patterns of earthworm communities in remote tropical forests of French Guiana. *Soil Biol. Biochem.* 92, 171–183. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.009>
- Deeb, M., 2016. Influence des plantes, des vers de terre et de la matière organique sur la structure de technosols construits (These de doctorat). Paris Est.
- Deeb, M., Desjardins, T., Podwojewski, P., Pando, A., Blouin, M., Lerch, T.Z., 2017. Interactive effects of compost, plants and earthworms on the aggregations of constructed Technosols. *Geoderma* 305, 305–313. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.06.014>
- Deeb, M., Grimaldi, M., Lerch, T.Z., Pando, A., Gigon, A., Blouin, M., 2016a. Interactions between organisms and parent materials of a constructed Technosol shape its hydrostructural properties. *SOIL* 2, 163–174. <https://doi.org/10.5194/soil-2-163-2016>
- Deeb, M., Grimaldi, M., Lerch, T.Z., Pando, A., Podwojewski, P., Blouin, M., 2016b. Influence of Organic Matter Content on Hydro-Structural Properties of Constructed Technosols. *Pedosphere* 26, 486–498. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(15\)60059-5](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(15)60059-5)
- Deeb, M., Groffman, P.M., Blouin, M., Egender, S.P., Vergnes, A., Vasenev, V., Cao, D.L., Walsh, D., Morin, T., Séré, G., 2020. Using constructed soils for green infrastructure – challenges and limitations. *SOIL* 6, 413–434. <https://doi.org/10.5194/soil-6-413-2020>
- Delgermaa, B., Sunjidmaa, O., 2015. A survey of microorganism and its biological effects in the straw covered field. *Mong. J. Agric. Sci.* 15, 86–90. <https://doi.org/10.5564/mjas.v15i2.552>
- Dokuchaev, V., 1883. Russian Chernozem, Selected works of V. V. Dokuchaev.
- Dominati, E.J., 2013. Natural capital and ecosystem services of soils, in: *Ecosystem Services in New Zealand – Conditions and Trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand, p. 11.
- Domínguez, J., Aira, M., Breinholt, J.W., Stojanovic, M., James, S.W., Pérez-Losada, M., 2015. Underground evolution: New roots for the old tree of lumbricid earthworms. *Mol. Phylogenet. Evol.* 83, 7–19. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.10.024>
- Dörfliger, N., Gascuel, C., 2014. Le sol et l'eau, un couple : Connaître et gérer les sols pour préserver l'eau. *Géosciences, BRGM* 24–31.
- Duchaufour, P., 1977. *Pedology: pedogenesis and classification*. Allen and Unwin, London (UK).
- Dupont, L., Lazrek, F., Porco, D., King, R.A., Rougerie, R., Symondson, W.O.C., Livet, A., Richard, B., Decaëns, T., Butt, K.R., Mathieu, J., 2011. New insight into the genetic structure of the *Allolobophora chlorotica* aggregate in Europe using microsatellite and mitochondrial data. *Pedobiologia* 54, 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.03.004>
- Dupont, L., Pauwels, M., Dume, C., Deschins, V., Audusseau, H., Gigon, A., Dubs, F., Vandenbulcke, F., 2019. Genetic variation of the epigeic earthworm *Lumbricus castaneus* populations in urban soils of the Paris region (France) revealed using eight newly developed microsatellite markers. *Appl. Soil Ecol.* 135, 33–37. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.11.004>
- Edwards, C.A., Arancon, N.Q., Sherman, R.L. (Eds.), 2019. *Vermiculture technology: earthworms, organic wastes, and environmental management*, CRC press. ed.
- Edwards, W.M., Shipitalo, M.J., Owens, L.B., Norton, L.D., 1990. Effect of *Lumbricus terrestris* L. burrows on hydrology of continuous no-till corn fields. *Geoderma* 46, 73–

84. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(90\)90008-W](https://doi.org/10.1016/0016-7061(90)90008-W)
- Eisenhauer, N., Scheu, S., 2008. Earthworms as drivers of the competition between grasses and legumes. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2650–2659. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.07.010>
- Erktan, A., Or, D., Scheu, S., 2020. The physical structure of soil: Determinant and consequence of trophic interactions. *Soil Biol. Biochem.* 148, 107876. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107876>
- Ernst, W.G., 2000. *Earth Systems: Processes and Issues*. CUP Archive.
- Evenson, R.E., Gollin, D., 2003. Assessing the Impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science* 300, 758–762. <https://doi.org/10.1126/science.1078710>
- Fabbri, D., Pizzol, R., Calza, P., Malandrino, M., Gaggero, E., Padoan, E., Ajmone-Marsan, F., 2021. Constructed Technosols: A Strategy toward a Circular Economy. *Appl. Sci.* 11, 3432. <https://doi.org/10.3390/app11083432>
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Forey, E., Chauvat, M., Coulibaly, S.F.M., Langlois, E., Barot, S., Clause, J., 2018. Inoculation of an ecosystem engineer (Earthworm: *Lumbricus terrestris*) during experimental grassland restoration: Consequences for above and belowground soil compartments. *Appl. Soil Ecol.* 125, 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.021>
- Foti, L., Barot, S., Gignoux, J., Grimaldi, M., Lata, J.-C., Lerch, T.Z., Nold, F., Nunan, N., Raynaud, X., Abbadie, L., Dubs, F., 2021. Topsoil characteristics of forests and lawns along an urban–rural gradient in the Paris region (France). *Soil Use Manag.* 37, 749–761. <https://doi.org/10.1111/sum.12640>
- Frazão, J., de Goede, R.G.M., Capowiez, Y., Pulleman, M.M., 2019. Soil structure formation and organic matter distribution as affected by earthworm species interactions and crop residue placement. *Geoderma* 338, 453–463. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.033>
- Freluh-Larsen, A., Bowyer, C., 2022. Soil Protection Policies in the European Union, in: *Global Degradation of Soil and Water Resources: Regional Assessment and Strategies*. Springer Nature, Singapore, pp. 335–350. https://doi.org/10.1007/978-981-16-7916-2_22
- Friederichs, K., 1958. A Definition of Ecology and Some Thoughts About Basic Concepts. *Ecology* 39, 154–159. <https://doi.org/10.2307/1929981>
- Frouz, J., 2020. Chapter 1 - Soil biodiversity conservation for mitigating climate change, in: Prasad, M.N.V., Pietrzykowski, M. (Eds.), *Climate Change and Soil Interactions*. Elsevier, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818032-7.00001-1>
- Gans, J., Wolinsky, M., Dunbar, J., 2005. Computational Improvements Reveal Great Bacterial Diversity and High Metal Toxicity in Soil. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1112665>
- Gartzia-Bengoetxea, N., González-Arias, A., Merino, A., Martínez de Arano, I., 2009. Soil organic matter in soil physical fractions in adjacent semi-natural and cultivated stands in temperate Atlantic forests. *Soil Biol. Biochem.* 41, 1674–1683. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.05.010>
- Gaston, K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques.
- Gong, X., Jiang, Y., Zheng, Y., Chen, X., Li, H., Hu, F., Liu, M., Scheu, S., 2018. Earthworms

- differentially modify the microbiome of arable soils varying in residue management. *Soil Biol. Biochem.* 121, 120–129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.011>
- Gong, X., Wang, S., Wang, Z., Jiang, Y., Hu, Z., Zheng, Y., Chen, X., Li, H., Hu, F., Liu, M., Scheu, S., 2019. Earthworms modify soil bacterial and fungal communities through enhancing aggregation and buffering pH. *Geoderma* 347, 59–69. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.043>
- Görres, J.H., Savin, M.C., Amador, J.A., 2001. Soil micropore structure and carbon mineralization in burrows and casts of an anecic earthworm (*Lumbricus terrestris*). *Soil Biol. Biochem.* 33, 1881–1887. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00068-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00068-2)
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Guggenberger, G., Thomas, R.J., Zech, W., 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl. Soil Ecol.* 3, 263–274. [https://doi.org/10.1016/0929-1393\(95\)00081-X](https://doi.org/10.1016/0929-1393(95)00081-X)
- Hallam, J., Hodson, M.E., 2020. Impact of different earthworm ecotypes on water stable aggregates and soil water holding capacity. *Biol. Fertil. Soils* 56, 607–617. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01432-5>
- Harper, J.L., Hawksworth, D.L., 1994. Biodiversity: measurement and estimation. Preface. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 345, 5–12. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0081>
- Haynes, R.J., 2005. Labile Organic Matter Fractions as Central Components of the Quality of Agricultural Soils: An Overview, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 221–268. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(04\)85005-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(04)85005-3)
- Hedde, M., van Oort, F., Lamy, I., 2012. Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Environ. Pollut.* 164, 59–65. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.01.017>
- Heemsbergen, D.A., 2004. Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. *Science* 306, 1019–1020. <https://doi.org/10.1126/science.1101865>
- Hillel, D., 2003. 1 - Soil Physics and Soil Physical Characteristics, in: Hillel, D. (Ed.), *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press, Burlington, pp. 3–17. <https://doi.org/10.1016/B978-012348655-4/50002-2>
- Hobbie, J., Hobbie, E., 2013. Microbes in nature are limited by carbon and energy: the starving-survival lifestyle in soil and consequences for estimating microbial rates. *Front. Microbiol.* 4.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hua, J.-F., Lin, X.-G., Bai, J.-F., Shao, Y.-F., Yin, R., Jiang, Q., 2010. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Earthworm on Nematode Communities and Arsenic Uptake by Maize in Arsenic-Contaminated Soils. *Pedosphere* 20, 163–173. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(10\)60004-5](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(10)60004-5)
- Huggett, R.J., 1998. Soil chronosequences, soil development, and soil evolution: a critical review. *CATENA* 32, 155–172. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(98\)00053-8](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(98)00053-8)
- 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>
- Jangorzo, N.S., Watteau, F., Hajos, D., Schwartz, C., 2014. Nondestructive monitoring of the

- effect of biological activity on the pedogenesis of a Technosol. *J. Soils Sediments* 15, 1705–1715. <https://doi.org/10.1007/s11368-014-1008-z>
- Jégou, D., Capowiez, Y., Cluzeau, D., 2001. Interactions between earthworm species in artificial soil cores assessed through the 3D reconstruction of the burrow systems. *Geoderma* 102, 123–137. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(00\)00107-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00107-5)
- Jégou, D., Cluzeau, D., Balesdent, J., Tréhen, P., 1998. Effects of four ecological categories of earthworms on carbon transfer in soil. *Appl. Soil Ecol.* 9, 249–255. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(97\)00057-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(97)00057-7)
- Jenny, H., 1941. *Soil Formation*, McGraw-Hill. ed. Courier Corporation, New York.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers, in: *Ecosystem Management*. Springer New York, New York, NY, pp. 130–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14
- Jouquet, P., Blanchart, E., Capowiez, Y., 2014. Utilization of earthworms and termites for the restoration of ecosystem functioning. *Appl. Soil Ecol.* 73, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.08.004>
- Jouquet, P., Huchet, G., Bottinelli, N., Thu, T.D., Duc, T.T., 2012. Does the influence of earthworms on water infiltration, nitrogen leaching and soil respiration depend on the initial soil bulk density? A mesocosm experiment with the endogeic species *Metaphire posthuma*. *Biol. Fertil. Soils* 48, 561–567. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0652-3>
- JRC & Soil Mission Board, 2020. JRC support to the European Joint Programme for soil (EJP SOIL): datasets, technical advice and scientific guidance. Publications Office, LU.
- Jusselme, M.D., Poly, F., Miambi, E., Mora, P., Blouin, M., Pando, A., Rouland-Lefèvre, C., 2012. Effect of earthworms on plant *Lantana camara* Pb-uptake and on bacterial communities in root-adhering soil. *Sci. Total Environ.* 416, 200–207. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.10.070>
- Kauffman, S.A., 1993. *The Origins of Order: Self-organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press.
- Keddy, P.A., 1992. A Pragmatic Approach to Functional Ecology. *Funct. Ecol.* 6, 621. <https://doi.org/10.2307/2389954>
- Kemp, R., Loorbach, D., Rotmans, J., 2007. Transition management as a model for managing processes of co-evolution towards sustainable development. *Int. J. Sustain. Dev. World Ecol.* 14, 78–91. <https://doi.org/10.1080/13504500709469709>
- Kim, Y.-N., Robinson, B., Lee, K.-A., Boyer, S., Dickinson, N., 2017. Interactions between earthworm burrowing, growth of a leguminous shrub and nitrogen cycling in a former agricultural soil. *Appl. Soil Ecol.* 110, 79–87. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.10.011>
- Kladivko, E.J., Mackay, A.D., Bradford, J.M., 1986. Earthworms as a Factor in the Reduction of Soil Crusting. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50, 191–196. <https://doi.org/10.2136/sssaj1986.03615995005000010036x>
- Köhler, J., Geels, F.W., Kern, F., Markard, J., Onsongo, E., Wiczorek, A., Alkemade, F., Avelino, F., Bergek, A., Boons, F., Fünfschilling, L., Hess, D., Holtz, G., Hyysalo, S., Jenkins, K., Kivimaa, P., Martiskainen, M., McMeekin, A., Mühlemeier, M.S., Nykvist, B., Pel, B., Raven, R., Rohrer, H., Sandén, B., Schot, J., Sovacool, B., Turnheim, B., Welch, D., Wells, P., 2019. An agenda for sustainability transitions research: State of the art and future directions. *Environ. Innov. Soc. Transit.* 31, 1–32. <https://doi.org/10.1016/j.eist.2019.01.004>
- Kutílek, M., 2004. Soil hydraulic properties as related to soil structure. *Soil Tillage Res., Soil Physical Quality* 79, 175–184. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.07.006>
- Lado, M., Ben-Hur, M., Shainberg, I., 2004. Soil Wetting and Texture Effects on Aggregate Stability, Seal Formation, and Erosion. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 1992–1999. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1992>

- Lambin, E.F., Geist, H.J., Lepers, E., 2003. Dynamics of Land-Use and Land-Cover Change in Tropical Regions. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 205–241. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105459>
- Lapied, E., Nahmani, J., Rousseau, G.X., 2009. Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities. *Appl. Soil Ecol.* 43, 241–249. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.08.004>
- Larney, F.J., Angers, D.A., 2012. The role of organic amendments in soil reclamation: A review. *Can. J. Soil Sci.* 92, 19–38. <https://doi.org/10.4141/cjss2010-064>
- Lavelle, P., 2002. Functional domains in soils. *Ecol. Res.* 17, 441–450.
- Lavelle, P., 1983. The structure of earthworm communities, in: Satchell, J.E. (Ed.), *Earthworm Ecology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 449–466. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5965-1_39
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., 1993. A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25, 130–150. <https://doi.org/10.2307/2389178>
- Lavelle, P., Lattaud, C., Trigo, D., Barois, I., 1995. Mutualism and biodiversity in soils. *Plant Soil* 170, 23–33. <https://doi.org/10.1007/BF02183052>
- Lavelle, P., Mathieu, J., Spain, A., Brown, G., Fragoso, C., Lapied, E., De Aquino, A., Barois, I., Barrios, E., Barros, M.E., Bedano, J.C., Blanchart, E., Caulfield, M., Chagueza, Y., Dai, J., Decaëns, T., Dominguez, A., Dominguez, Y., Feijoo, A., Folgarait, P., Fonte, S.J., Gorosito, N., Huerta, E., Jimenez, J.J., Kelly, C., Loranger, G., Marchão, R., Marichal, R., Praxedes, C., Rodriguez, L., Rousseau, G., Rousseau, L., Ruiz, N., Sanabria, C., Suarez, J.C., Tondoh, J.E., De Valença, A., Vanek, S.J., Vasquez, J., Velasquez, E., Webster, E., Zhang, C., 2022. Soil macroinvertebrate communities: A world-wide assessment. *Glob. Ecol. Biogeogr.* geb.13492. <https://doi.org/10.1111/geb.13492>
- Lavelle, P., Spain, A., Blouin, M., Brown, G., Decaëns, T., Grimaldi, M., Jiménez, J.J., McKey, D., Mathieu, J., Velasquez, E., Zangerlé, A., 2016. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions. *Soil Sci.* 181, 91–109. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000155>
- Lavelle, P., Spain, A., Fonte, S., Bedano, J.C., Blanchart, E., Galindo, V., Grimaldi, M., Jimenez, J.J., Velasquez, E., Zangerlé, A., 2020. Soil aggregation, ecosystem engineers and the C cycle. *Acta Oecologica* 105, 103561. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103561>
- Le Bissonnais, Y., 1995. Mesurer la stabilité structurale des sols pour évaluer leur sensibilité à la battance et à l'érosion. *Étude Gest. Sols* 13.
- Lee, K.E., 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use.*, Academic Press Inc. ed. Academic Press Inc., London (UK).
- 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>
- Li, H., Wang, C., Li, X., Xiang, D., 2013. Inoculating maize fields with earthworms (*Aporrectodea trapezoides*) and an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) improves mycorrhizal community structure and increases plant nutrient uptake. *Biol. Fertil. Soils* 49, 1167–1178. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0815-5>
- Lin, B.B., Meyers, J., Beaty, R.M., Barnett, G.B., 2016. Urban Green Infrastructure Impacts on Climate Regulation Services in Sydney, Australia. *Sustainability* 8, 788. <https://doi.org/10.3390/su8080788>
- Liu, T., Chen, X., Gong, X., Lubbers, I.M., Jiang, Y., Feng, W., Li, X., Whalen, J.K.,

- Bonkowski, M., Griffiths, B.S., Hu, F., Liu, M., 2019. Earthworms Coordinate Soil Biota to Improve Multiple Ecosystem Functions. *Curr. Biol.* 29, 3420-3429.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.045>
- Loreau, M., 2004. Does functional redundancy exist? *Oikos* 104, 606–611. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12685.x>
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Lowe, C.N., Butt, K.R., 2002. Growth of hatchling earthworms in the presence of adults: interactions in laboratory culture. *Biol. Fertil. Soils* 35, 204–209. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0471-7>
- Lubbers, I.M., Pulleman, M.M., Van Groenigen, J.W., 2017. Can earthworms simultaneously enhance decomposition and stabilization of plant residue carbon? *Soil Biol. Biochem.* 105, 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.11.008>
- Lützow, M. v., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., Flessa, H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *Eur. J. Soil Sci.* 57, 426–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Magnusson, S., Lundberg, K., Svedberg, B., Knutsson, S., 2015. Sustainable management of excavated soil and rock in urban areas – A literature review. *J. Clean. Prod.* 93, 18–25. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2015.01.010>
- Manusset, S., 2012. Impacts psycho-sociaux des espaces verts dans les espaces urbains. *Dév. Durable Territ. Économie Géographie Polit. Droit Sociol.* <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.9389>
- Markard, J., Raven, R., Truffer, B., 2012. Sustainability transitions: An emerging field of research and its prospects. *Res. Policy, Special Section on Sustainability Transitions* 41, 955–967. <https://doi.org/10.1016/j.respol.2012.02.013>
- Mathieu, J., Barot, S., Blouin, M., Caro, G., Decaëns, T., Dubs, F., Dupont, L., Jouquet, P., Nai, P., 2010. Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment. *Soil Biol. Biochem.* 42, 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.018>
- Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W., 1972. The limits to growth: a report to the club of Rome. Club de Rome, Rome, Italy.
- Medina-Sauza, R.M., Álvarez-Jiménez, M., Delhal, A., Reverchon, F., Blouin, M., Guerrero-Analco, J.A., Cerdán, C.R., Guevara, R., Villain, L., Barois, I., 2019. Earthworms Building Up Soil Microbiota, a Review. *Front. Environ. Sci.* 7, 81. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00081>
- Mégnién, C., 1980. Synthèse géologique du Bassin de Paris (No. 101–103). BRGM, Paris.
- Mehdi, L., Weber, C., Pietro, F.D., Selmi, W., 2012. Évolution de la place du végétal dans la ville, de l'espace vert a la trame verte. *Vertigo - Rev. Électronique En Sci. Environ.* <https://doi.org/10.4000/vertigo.12670>
- Milcu, A., Schumacher, J., Scheu, S., 2006. Earthworms (*Lumbricus terrestris*) affect plant seedling recruitment and microhabitat heterogeneity. *Funct. Ecol.* 20, 261–268. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01098.x>
- Minasny, B., Malone, B.P., McBratney, A.B., Angers, D.A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B.S., Field, D.J., Gimona, A., Hedley, C.B., Hong, S.Y., Mandal, B., Marchant, B.P., Martin, M., McConkey, B.G., Mulder, V.L., O'Rourke, S., Richer-de-Forges, A.C., Odeh, I., Padarian, J., Paustian, K., Pan, G., Poggio, L., Savin, I., Stolbovoy, V., Stockmann, U., Sulaeman, Y., Tsui, C.-C., Vågen, T.-G., van Wesemael, B., Winowiecki, L., 2017. Soil carbon 4 per mille. *Geoderma* 292, 59–86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>

- Ministry of Ecological Transition, 2022. Artificialisation des sols [WWW Document]. Ministère Transit. Écologique. URL <https://www.ecologie.gouv.fr/artificialisation-des-sols> (accessed 5.11.22).
- Mitsch, W.J., 2012. What is ecological engineering? *Ecol. Eng.* 45, 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.04.013>
- Mora, P., Miambi, E., Jiménez, J.J., Decaëns, T., Rouland, C., 2005. Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil Biol. Biochem.* 37, 1043–1048. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.10.019>
- 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>
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., Jabot, F., Jarne, P., Joly, D., Julliard, R., Kéfi, S., Kergoat, G.J., Lavorel, S., Le Gall, L., Meslin, L., Morand, S., Morin, X., Morlon, H., Pinay, G., Pradel, R., Schurr, F.M., Thuiller, W., Loreau, M., 2015. REVIEW: Predictive ecology in a changing world. *J. Appl. Ecol.* 52, 1293–1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12482>
- Naeem, S., Loreau, M., Inchausti, P., 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework, in: *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. pp. 3–11.
- Oades, J.M., 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76, 319–337.
- Odum, E.P., 1975. *Ecology, the link between the natural and the social sciences*, 2d ed. ed, Modern biology series. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 164, 262–270.
- Odum, H.T., 1962. Ecological tools and their use. *Man and the ecosystem.*, in: *Proceedings of the Lockwood Conference on the Suburban Forest and Ecology.*, The Connecticut Agricultural Experiment Station. New Haven, pp. 57–75.
- Orgiazzi, A., Bardgett, R.D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M.J.I., Chotte, J.L., Deyn, G.B. de, Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N.C., Jones, A., Kandeler, 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., Putten, W.H. van der, Wall, D.H., 2016. *Global soil biodiversity atlas*. European Union. <https://doi.org/10.2788/2613>
- Palm, J., van Schaik, N.L.M.B., Schröder, B., 2013. Modelling distribution patterns of anecic, epigeic and endogeic earthworms at catchment-scale in agro-ecosystems. *Pedobiologia* 56, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.08.007>
- Paradelo, R., Lerch, T.Z., Houot, S., Dignac, M.-F., 2019. Composting modifies the patterns of incorporation of OC and N from plant residues into soil aggregates. *Geoderma* 353, 415–422. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.07.025>
- Parfitt, R.L., Giltrap, D.J., Whitton, J.S., 1995. Contribution of organic matter and clay minerals to the cation exchange capacity of soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 26, 1343–1355. <https://doi.org/10.1080/00103629509369376>
- Pellerin, S., Bamière, L., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., BASILE-DOELSCH, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Daroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., Gilbert, D., Graux, A.-I., Guenet, B., Houot, S., Klumpp, K., LETORT, E., Litrico, I., Martin, M., Menasseri-Aubry, S., Meziere, D., Morvan, T., Mosnier, C., ROGER-ESTRADE, J., Saint-André, L., Sierra, J., Therond, O., Viaud, V., Grateau, R., Le Perchec, S., Savini, I., Rechauchère, O., 2020. Stocker du carbone dans les sols français.

- Quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ? (Other). INRA. <https://doi.org/10.15454/nhxt-gn38>
- Pelosi, C., Pey, B., Hedde, M., Caro, G., Capowiez, Y., Guernion, M., Peigné, J., Piron, D., Bertrand, M., Cluzeau, D., 2014. Reducing tillage in cultivated fields increases earthworm functional diversity. *Appl. Soil Ecol.* 83, 79–87. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.10.005>
- Pérès, G., Vandenbulcke, F., Guernion, M., Hedde, M., Beguiristain, T., Douay, F., Houot, S., Piron, D., Richard, A., Bispo, A., Grand, C., Galsomies, L., Cluzeau, D., 2011. Earthworm indicators as tools for soil monitoring, characterization and risk assessment. An example from the national Bioindicator programme (France). *Pedobiologia*, 9th International Symposium on Earthworm Ecology Xalapa, Veracruz, Mexico, 5th – 10th September 2010 54, S77–S87. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.09.015>
- Perry, D.A., 1995. Self-organizing systems across scales. *Trends Ecol. Evol.* 10, 241–244. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89074-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89074-6)
- Pey, B., Cortet, J., Watteau, F., Cheynier, 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., Laporte, M.-A., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Caro, G., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Dubs, F., Joimel, S., Guernion, M., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, B., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M., 2014a. A Thesaurus for Soil Invertebrate Trait-Based Approaches. *PLoS ONE* 9, e108985. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108985>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., 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., Santorufo, 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.baae.2014.03.007>
- Porco, D., Chang, C.-H., Dupont, L., James, S., Richard, B., Decaëns, T., 2018. A reference library of DNA barcodes for the earthworms from Upper Normandy: Biodiversity assessment, new records, potential cases of cryptic diversity and ongoing speciation. *Appl. Soil Ecol.* 124, 362–371. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.001>
- Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Adams, H., Adler, C., Aldunce, P., Ali, E., Begum, R.A., Betts, R., Kerr, R.B., Biesbroek, R., Birkmann, J., Bowen, K., Castellanos, E., Cissé, G., Constable, A., Cramer, W., Dodman, D., Eriksen, S.H., Fischlin, A., Garschagen, M., Glavovic, B., Gilmore, E., Haasnoot, M., Harper, S., Hasegawa, T., Hayward, B., Hirabayashi, Y., Howden, M., Kalaba, K., Kiessling, W., Lasco, R., Lawrence, J., Lemos, M.F., Lempert, R., Ley, D., Lissner, T., Lluch-Cota, S., Loeschke, S., Lucatello, S., Luo, Y., Mackey, B., Maharaj, S., Mendez, C., Mintenbeck, K., Vale, M.M., Morecroft, M.D., Mukherji, A., Mycoo, M., Mustonen, T., Nalau, J., Okem, A., Ometto, J.P., Parmesan, C., Pelling, M., Pinho, P., Poloczanska, E., Racault, M.-F., Reckien, D., Pereira, J., Revi, A., Rose, S., Sanchez-Rodriguez, R., Schipper, E.L.F., Schmidt, D., Schoeman, D., Shaw, R., Singh, C., Solecki, W., Stringer, L., Thomas, A., Totin, E., Trisos, C., Viner, D., Aalst, M. van, Wairiu, M., Warren, R., Yanda, P., Ibrahim, Z.Z., 2022. *Climate change 2022: impacts, adaptation and vulnerability*. IPCC, Switzerland.
- Postma-Blaauw, M.B., Bloem, J., Faber, J.H., van Groenigen, J.W., de Goede, R.G.M., Brussaard, L., 2006. Earthworm species composition affects the soil bacterial community and net nitrogen mineralization. *Pedobiologia* 50, 243–256. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.02.001>
- Powlson, D.S., Whitmore, A.P., Goulding, K.W.T., 2011. Soil carbon sequestration to mitigate climate change: a critical re-examination to identify the true and the false. *Eur. J. Soil Sci.* 62, 42–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01342.x>

- Pruvost, C., 2018. Potentiel de la Biodiversité dans la construction de Technosols à partir de déchets urbains (These de doctorat). Paris Est.
- 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>
- Puga-Freitas, R., Barot, S., Taconnat, L., Renou, J.-P., Blouin, M., 2012. Signal Molecules Mediate the Impact of the Earthworm *Aporrectodea caliginosa* on Growth, Development and Defence of the Plant *Arabidopsis thaliana*. *PLOS ONE* 7, e49504. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049504>
- Quéré, C., Andrew, R.M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Hauck, J., Pongratz, J., Pickers, P.A., Ivar Korsbakken, J., Peters, G.P., Canadell, J.G., Arneeth, A., Arora, V.K., Barbero, L., Bastos, A., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Doney, S.C., Gkritzalis, T., Goll, D.S., Harris, I., Haverd, V., Hoffman, F.M., Hoppema, M., Houghton, R., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A.K., Johannessen, T., Jones, C.D., Kato, E., Keeling, R.F., Klein Goldewijk, K., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lienert, S., Liu, Z., Lombardozzi, D., Metzl, N., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S., Neill, C., Olsen, A., Ono, T., Patra, P., Peregon, A., Peters, W., Peylin, P., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rocher, M., Rödenbeck, C., Schuster, U., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Steinhoff, T., Sutton, A., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F.N., Van Der Laan-Luijkx, I.T., Van Der Werf, G.R., Viovy, N., Walker, A.P., Wiltshire, A.J., Wright, R., Zaehle, S., Zheng, B., 2018. Global Carbon Budget 2018. <https://doi.org/10.5194/essd-10-2141-2018>
- Rasse, D.P., Rumpel, C., Dignac, M.-F., 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant Soil* 269, 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Rekacewicz, P., 2005. Soil degradation | GRID-Arendal [WWW Document]. URL <https://www.grida.no/resources/5507> (accessed 5.6.22).
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461, 472–475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- Rokia, S., Séré, G., Schwartz, C., Deeb, M., Fournier, F., Nehls, T., Damas, O., Vidal-Beaudet, L., 2014. Modelling agronomic properties of Technosols constructed with urban wastes. *Waste Manag.* 34, 2155–2162. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2013.12.016>
- Scholes, R., Brainich, A., Barger, N., Cantele, M., Gardner, T., Holland, T.G., Kohler, F., Kotiaho, J.S., Maltitz, G.V., 2018. Summary for policymakers of the thematic assessment report on land degradation and restoration of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Plenary of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Medellin, Colombia.
- Schrader, S., Zhang, H., 1997. Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? *Soil Biol. Biochem.*, 5th International Symposium on Earthworm Ecology 29, 469–475. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00103-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00103-4)
- Seastedt, T.R., 1984. The Role of Microarthropods in Decomposition and Mineralization Processes. *Annu. Rev. Entomol.* 29, 25–46. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.000325>
- Seilacher, A., Bose, P.K., Pfluger, F., 1998. Triploblastic animals more than 1 billion years ago: trace fossil evidence from India. *Science* 282, 80–83.
- Séré, G., Schwartz, C., Ouvrard, S., Renat, J.-C., Watteau, F., Villemin, G., Morel, J.L., 2010.

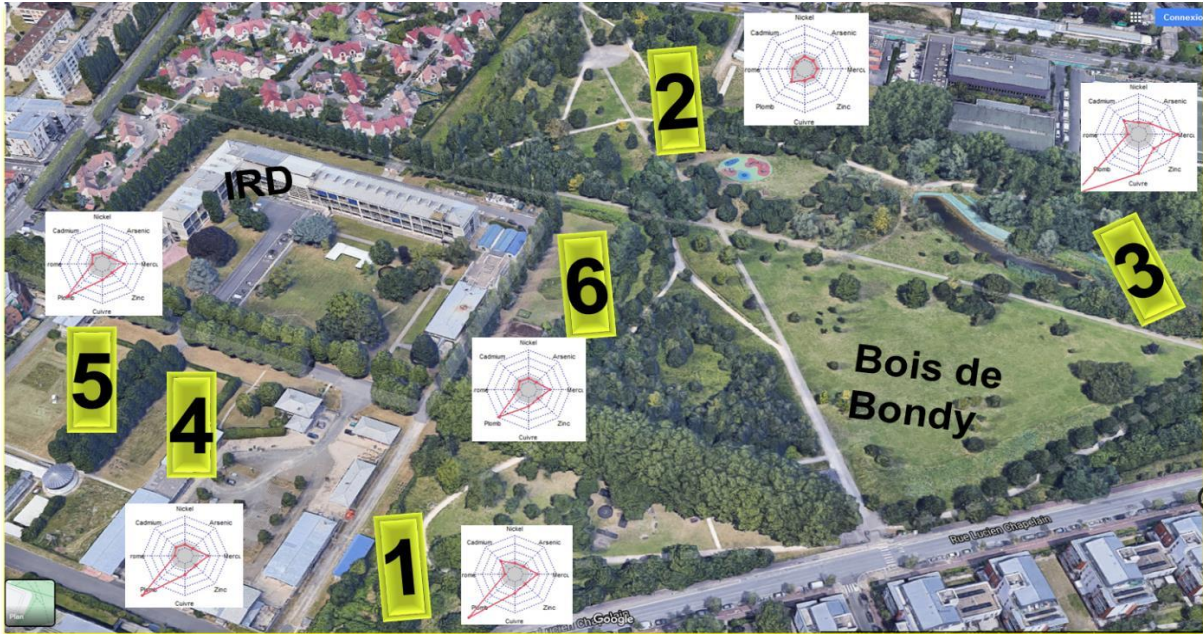
- Early pedogenic evolution of constructed Technosols. *J. Soils Sediments* 10, 1246–1254. <https://doi.org/10.1007/s11368-010-0206-6>
- Shaw, C., Pawluk, S., 1986. The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes. *Pedobiol. Jena* 29, 327–339.
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J., Bolger, T., 2007. The effects of earthworm functional diversity on microbial biomass and the microbial community level physiological profile of soils. *Eur. J. Soil Biol.* 44, 65–70. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.09.004>
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J., Bolger, T., 2006. The effects of earthworm functional group diversity on nitrogen dynamics in soils. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2629–2636. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.015>
- Shipitalo, M.J., Protz, R., 1988. Factors Influencing the Dispersibility of Clay in Worm Casts. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 764–769. <https://doi.org/10.2136/sssaj1988.03615995005200030030x>
- Sims, R.W., Gerard, B.M., 1985. Earthworms: keys and notes for the identification and study of the species, Synopses of the British fauna (New series). Brill, London Leiden Köln [etc.].
- Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A., Paustian, K., 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant Soil* 241, 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Six, J., Paustian, K., 2014. Aggregate-associated soil organic matter as an ecosystem property and a measurement tool. *Soil Biol. Biochem.* 68, A4–A9. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.014>
- 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>
- Soliveres, S., van der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Renner, S.C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K., Blaser, S., Blüthgen, N., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Heinze, J., Hölzel, N., Jung, K., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Morris, E.K., Müller, J., Oelmann, Y., Overmann, J., Pašalić, E., Rillig, M.C., Schaefer, H.M., Schloter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrumpf, M., Sikorski, J., Socher, S.A., Solly, E.F., Sonnemann, I., Sorkau, E., Steckel, J., Steffan-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Wolters, V., Wubet, T., Wurst, S., Fischer, M., Allan, E., 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature* 536, 456–459. <https://doi.org/10.1038/nature19092>
- Soltner, D., 2017. Les bases de la production végétale: phytotechnie générale : le sol, le climat, la plante. Tome I, Tome I.
- Speratti, A.B., Whalen, J.K., 2008. Carbon dioxide and nitrous oxide fluxes from soil as influenced by anecic and endogeic earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 38, 27–33. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.08.009>
- Steckley, J., 2020. Cash cropping worms: How the *Lumbricus terrestris* bait worm market operates in Ontario, Canada. *Geoderma* 363, 114128. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.114128>
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.-L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants: SCALING COMMUNITY-LEVEL PROCESSES. *Glob. Change Biol.* 14, 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, Jonathan Michael, Anderson, J. M., 1979. Decomposition

- in Terrestrial Ecosystems. University of California Press.
- Szabolcs, I., 1994. The concept of soil resilience, in: *Soil Resilience and Sustainable Land Use, Proceedings of a Symposium Held in Budapest*. CAB International, Wallingford (UK).
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Sci. New Ser.* 277, 1300–1302.
- Tsiros, I.X., 2010. Assessment and energy implications of street air temperature cooling by shade trees in Athens (Greece) under extremely hot weather conditions. *Renew. Energy* 35, 1866–1869. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2009.12.021>
- Umarov, M.M., Striganova, B.R., Kostin, N.V., 2008. Specific features of nitrogen transformation in the gut and coprolites of earthworms. *Biol. Bull.* 35, 643–652. <https://doi.org/10.1134/S1062359008060125>
- United Nations, 2019. *World Urbanization Prospects 2018: Highlights (Population Division No. ST/ESA/SER.A/421)*. United Nations, Department of Economic and Social Affairs, New York, NY.
- Uvarov, A.V., 2009. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia* 53, 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2009.05.001>
- Valentin, C., Bresson, L.M., 1998. Soil Crusting, in: *Methods for Assessment of Soil Degradation, Advances in Soil Science*. CRC Press, Boca Raton, Fla, pp. 89–107.
- van Groenigen, J.W., Lubbers, I.M., Vos, H.M.J., Brown, G.G., De Deyn, G.B., van Groenigen, K.J., 2014. Earthworms increase plant production: a meta-analysis. *Sci. Rep.* 4, 6365. <https://doi.org/10.1038/srep06365>
- Van Groenigen, J.W., Van Groenigen, K.J., Koopmans, G.F., Stokkermans, L., Vos, H.M.J., Lubbers, I.M., 2019. How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma* 338, 525–535. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.11.001>
- Velasquez, E., Pelosi, C., Brunet, D., Grimaldi, M., Martins, M., Rendeiro, A.C., Barrios, E., Lavelle, P., 2007. This ped is my ped: Visual separation and near infrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates. *Pedobiologia* 51, 75–87. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.01.002>
- 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>
- 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.0030-1299.2007.15559.x>
- Voroney, R.P., Heck, R.J., 2015. Chapter 2 - The Soil Habitat, in: Paul, E.A. (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry (Fourth Edition)*. Academic Press, Boston, pp. 15–39. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00002-5>
- 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.* 111, 5266–5270. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>
- Wall, D.H., Adams, G., Parsons, A.N., 2001. Soil Biodiversity, in: Chapin, F.S., Sala, O.E., Huber-Sannwald, E. (Eds.), *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century, Ecological Studies*. Springer, New York, NY, pp. 47–82. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0157-8_4
- Walsh, D., McRae, I., Zirngibl, R., Chawla, S., Zhang, H., Alfieri, A., Moore, H., Bailey, C.,

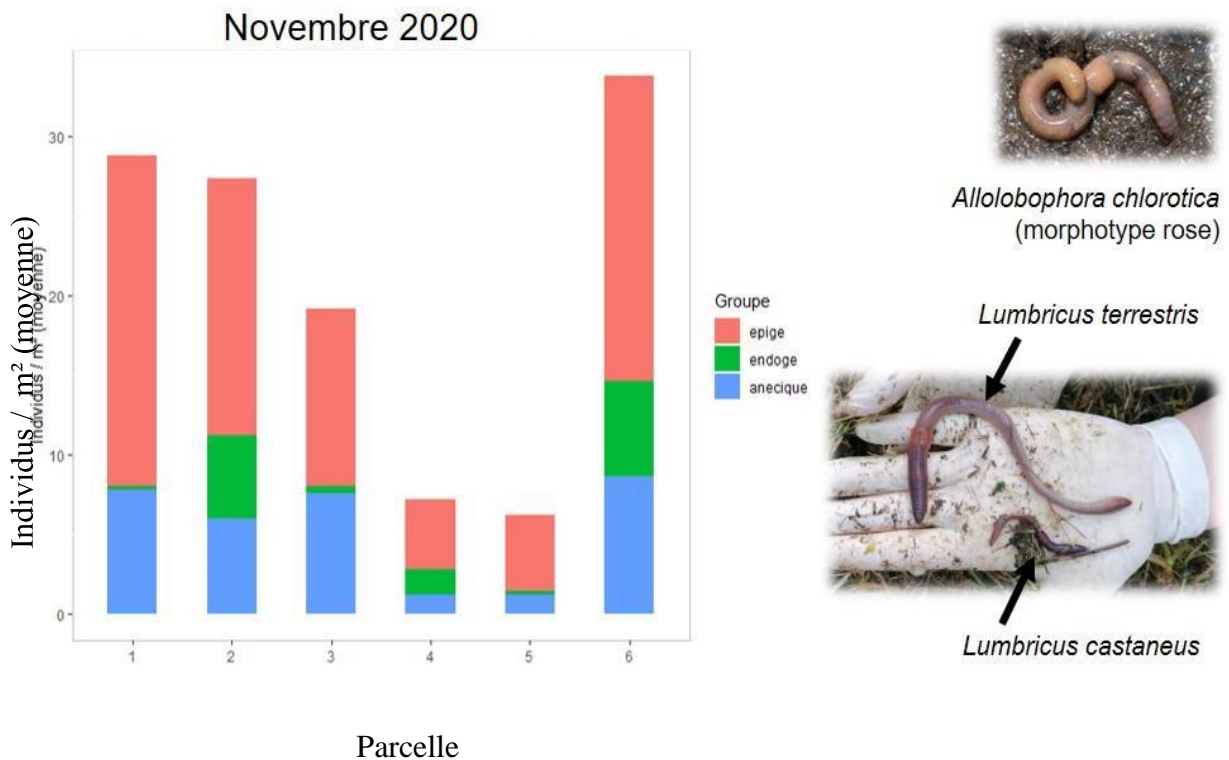
- Brooks, A., Ostock, T., Pong, S., Hard, T., Sullivan, C., Wilding, J., 2019. Generation rate and fate of surplus soil extracted in New York City. *Sci. Total Environ.* 650, 3093–3100. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.284>
- Wang, M.-B., Zhang, Q., 2009. Issues in using the WinRHIZO system to determine physical characteristics of plant fine roots. *Acta Ecol. Sin.* 29, 136–138. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2009.05.007>
- Wang, S., Brose, U., 2018. Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecol. Lett.* 21, 9–20. <https://doi.org/10.1111/ele.12865>
- Wang, Y., Akbari, H., 2016. The effects of street tree planting on Urban Heat Island mitigation in Montreal. *Sustain. Cities Soc.* 27, 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.scs.2016.04.013>
- Wang, Z., Gong, X., Zheng, Y., Jin, N., Chen, X., Hu, F., Liu, M., 2020. Soil protist communities in burrowing and casting hotspots of different earthworm species. *Soil Biol. Biochem.* 144, 107774. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107774>
- Wang-Erlandsson, L., Tobian, A., van der Ent, R.J., Fetzer, I., te Wierik, S., Porkka, M., Staal, A., Jaramillo, F., Dahmann, H., Singh, C., Greve, P., Gerten, D., Keys, P.W., Gleeson, T., Cornell, S.E., Steffen, W., Bai, X., Rockström, J., 2022. A planetary boundary for green water. *Nat. Rev. Earth Environ.* <https://doi.org/10.1038/s43017-022-00287-8>
- Wattel-Koekkoek, E.J.W., Buurman, P., Van Der Plicht, J., Wattel, E., Van Breemen, N., 2003. Mean residence time of soil organic matter associated with kaolinite and smectite. *Eur. J. Soil Sci.* 54, 269–278. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2003.00512.x>
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D., 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 273–309.
- Zaller, J.G., Wechselberger, K.F., Gorfer, M., Hann, P., Frank, T., Wanek, W., Drapela, T., 2013. Subsurface earthworm casts can be important soil microsites specifically influencing the growth of grassland plants. *Biol. Fertil. Soils* 49, 1097–1107. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0808-4>
- Zangerlé, A., Pando, A., Lavelle, P., 2011. Do earthworms and roots cooperate to build soil macroaggregates? A microcosm experiment. *Geoderma* 167–168, 303–309. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.09.004>
- Zangerlé, A., Renard, D., Iriarte, J., Jimenez, L.E.S., Montoya, K.L.A., Juilleret, J., McKey, D., 2016. The Surales, Self-Organized Earth-Mound Landscapes Made by Earthworms in a Seasonal Tropical Wetland. *PLOS ONE* 11, e0154269. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154269>

Annexes

Annexe 1 : Inventaire des espèces les plus abondantes dans le parc de Bondy



Plan des différentes parcelles autour desquels 5 points de prélèvements de vers de terre ont été réalisés. Les graphiques représentent des analyses de métaux traces, avec des niveaux élevés de plomb sur 5 des 6 parcelles.



Nombre moyen d'individus par parcelle (n=6) de prélèvement. Les vers de terre sont classés selon les catégories écologiques : épigé (rouge), endogé (vert) et anécique (bleu).

Annexe 2 : Protocole pour évaluer la survie et l'activité des 3 espèces de vers de terre dans les 6 sols étudiés.

Le but de cette expérience est de connaître le taux de survie des vers dans les conditions utilisées pour les expériences en laboratoire.

Le design expérimental comprend 3 espèces de ver de terre testées dans 6 sols, avec 5 répétitions. Les 3 espèces sont les plus abondantes dans le bois de Bondy au mois de novembre : *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus castaneus* et *Allolobophora chlorotica* (morphotype rose L1).

Les sols comprennent les 3 sols naturels utilisés dans l'expérience du chapitre 2, et les 3 sols construits utilisés dans l'expérience du chapitre 3. Ils sont donc : Sableux (orig. Foljuif), sablolimoneux (orig. Versailles), limoneux (orig. Saint-cyr) et 3 mélanges binaires de terres excavées et compost vert (10%, 20%, 30%).

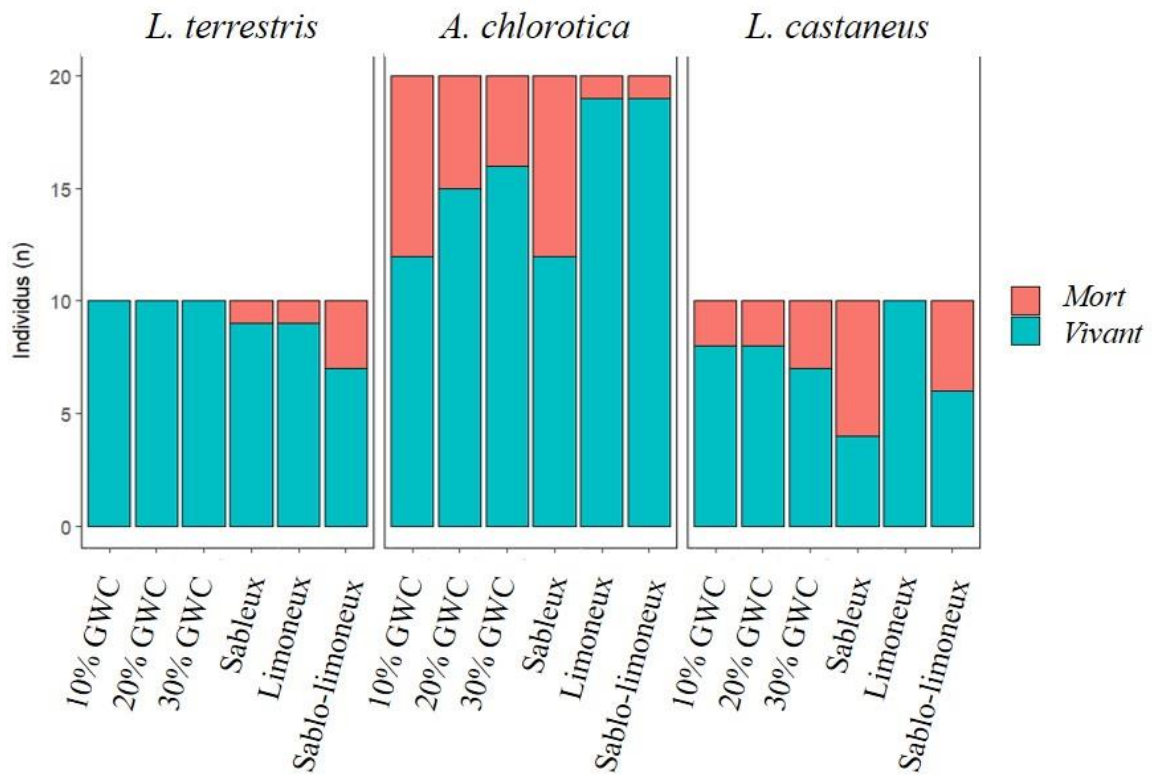
Mésocosmes : 90 pots (60 de 1L pour *L. terrestris* et *A. chlorotica* et 30 de 0,5L pour *L. castaneus*). Afin que les conditions soient similaires à celles des autres expériences en cours, une couche de 2cm de compost a été déposée à la surface de chaque pot. Le nombre d'individus inoculés dans chaque pot était de 2 *L. terrestris*, 2 *L. castaneus*, et 4 *A. chlorotica*, pour un total de 10, 10, et 20 dans chaque traitement respectif. Avant leur introduction, chaque ver a été pesé (on note la somme du poids des vers pour chaque pot car on ne marquera pas les individus).

Les pots ont ensuite été laissés 3 semaines dans une pièce avec une périodicité lumineuse de 12h-12h, une température de 15°C et certaine humidité (mesurée mais pas contrôlée). L'humidité a été maintenue en vaporisant 20 ml d'eau 3 fois par semaine.

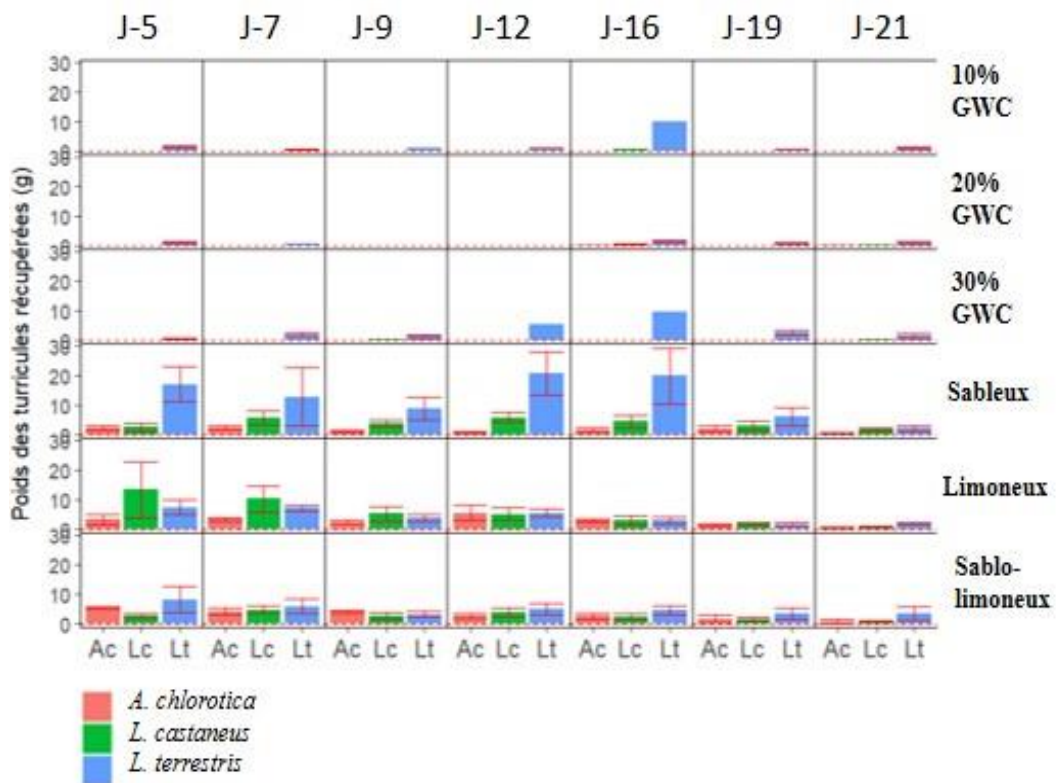
Après 3 semaines, les pots ont été pesés puis vidés afin de récupérer les vers de terre, de constater leur état ainsi que les peser.

Annexe 3 : Survie et activité des 3 espèces de vers de terre dans les 6 sols étudiés.

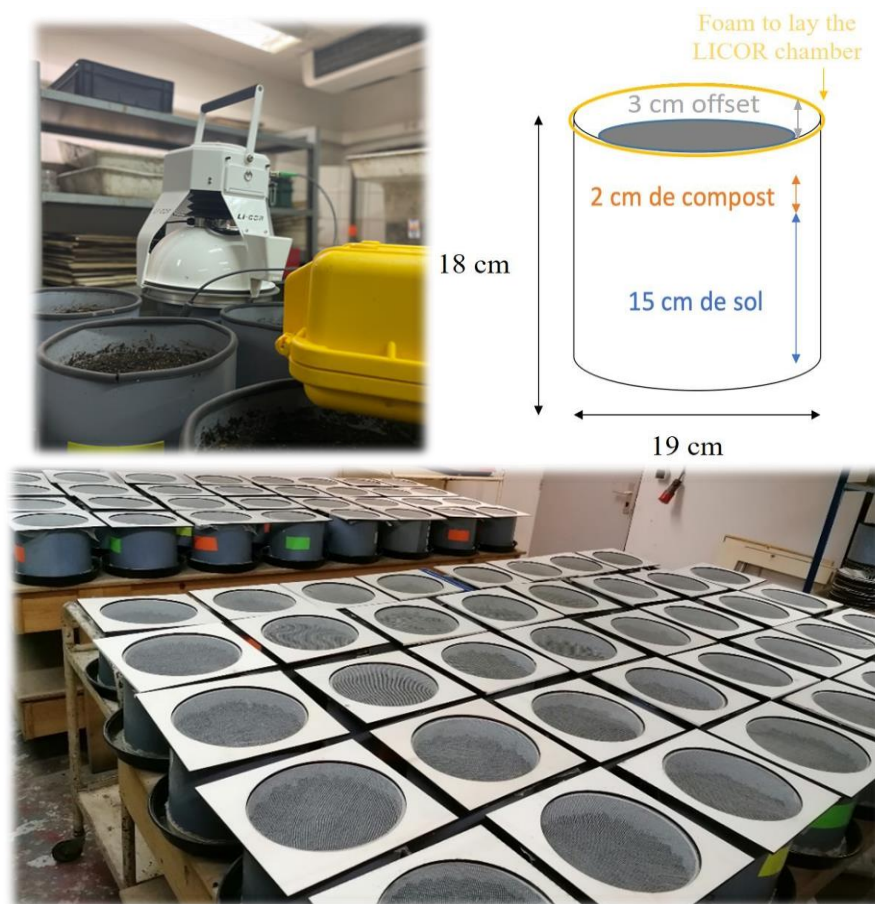
Test de survie des vers de terre en fonction du type de sol



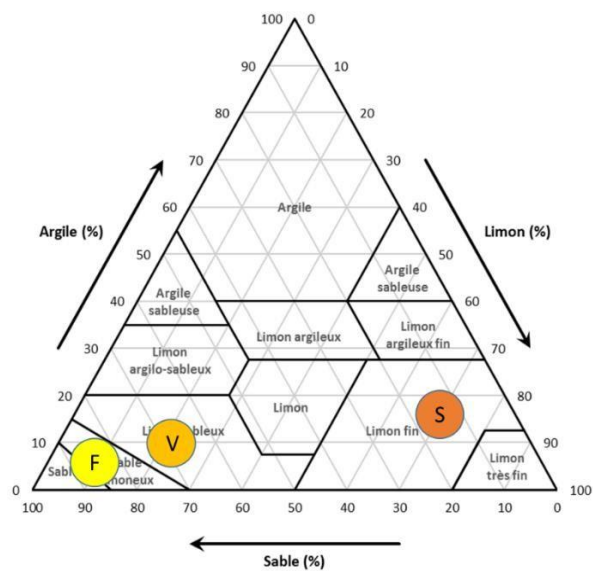
Nombre de turricules produites par période dans chaque traitement



Annexe 4 : Mésocosmes de l'expérience avec des sols naturels (chapitre 2)

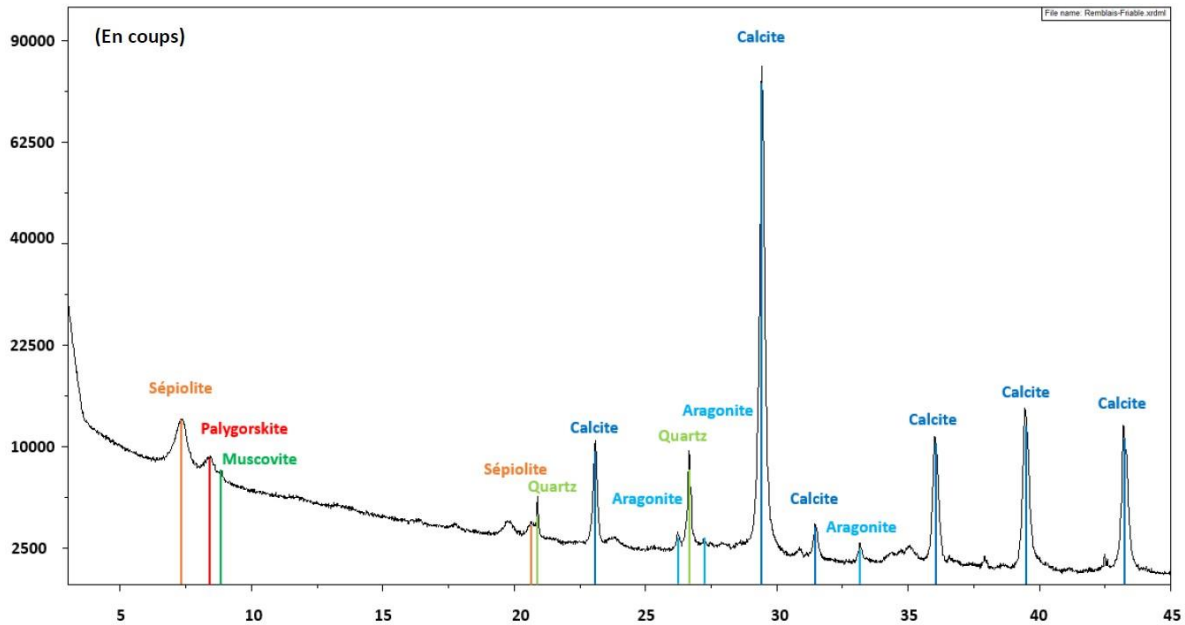


72 mésocosmes de 4,3L recouvert avec une voile de protection contre la fuite des vers de terre.

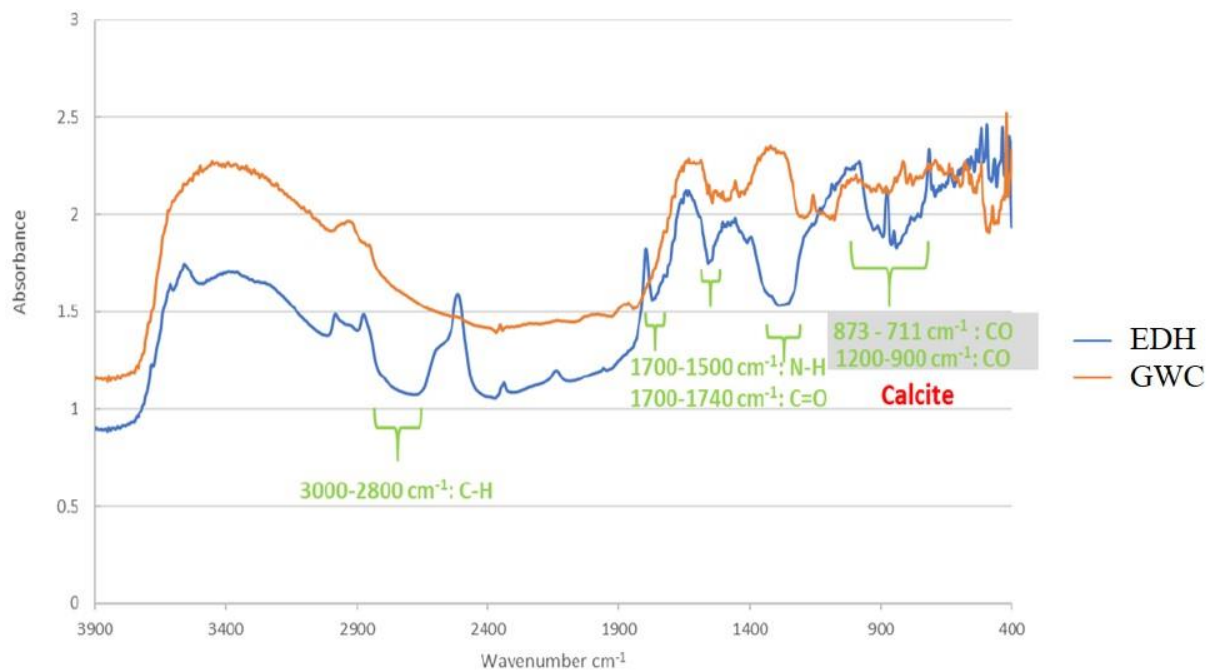


Projection des 3 types des sols sur le triangle de texture. F: Foljuif = sableux, V: Versailles = sablo-limoneux loam, S: Saint-Cyr = limoneux

Annexe 5 : Diffraction des rayons X et spectrométrie infrarouge des terres excavées

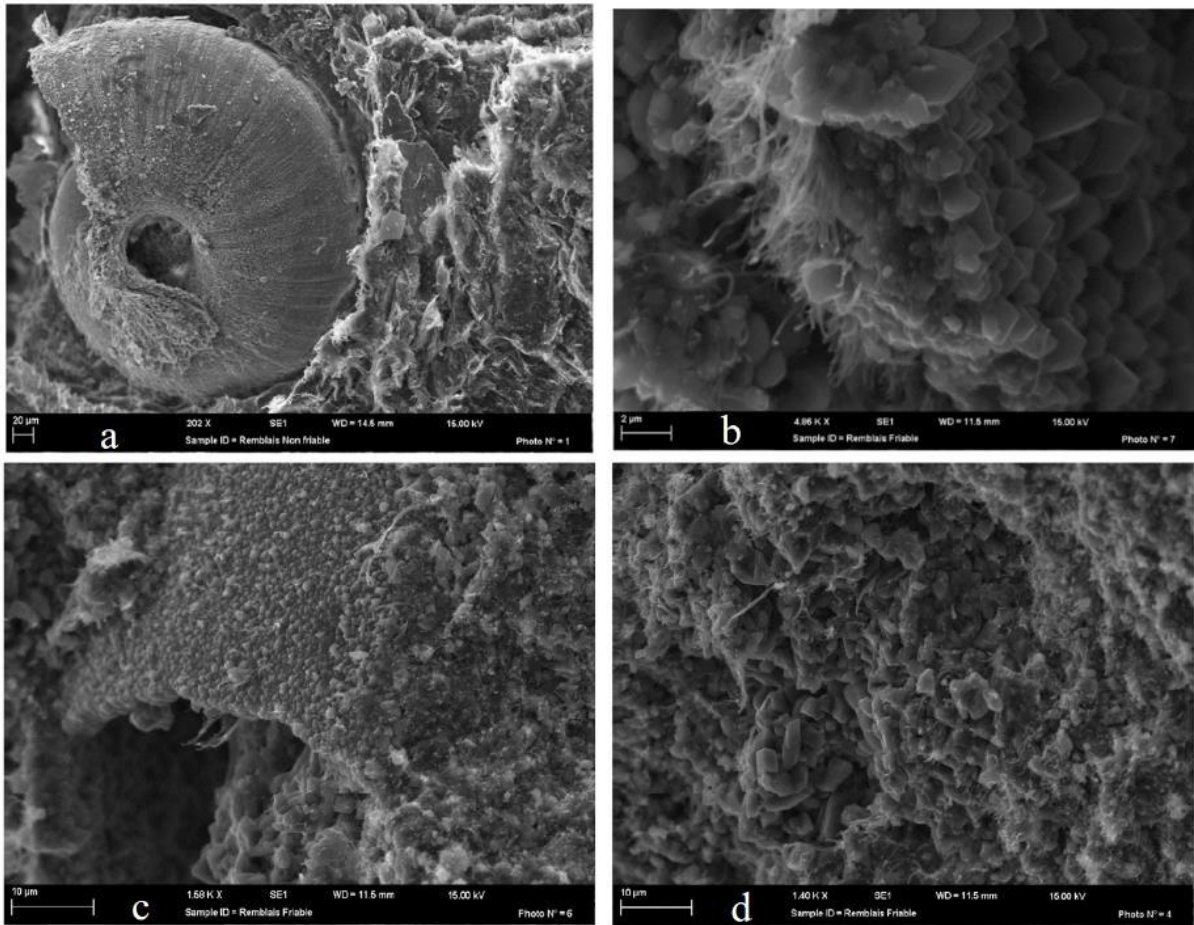


Un échantillon d'EDH montre qu'il est composé principalement de calcite, de sépiolite, de polygorskite et de muscovite. La diffraction des rayons X a été réalisée avec un diffractomètre Siemens D500. (Cu-Ka, 40 kV, 30 mA)



Spectre d'absorption du spectromètre à mi-infrarouge de EDH et GWC.

Annexe 6 : Photographie de fragments d'EDH observés par MEB



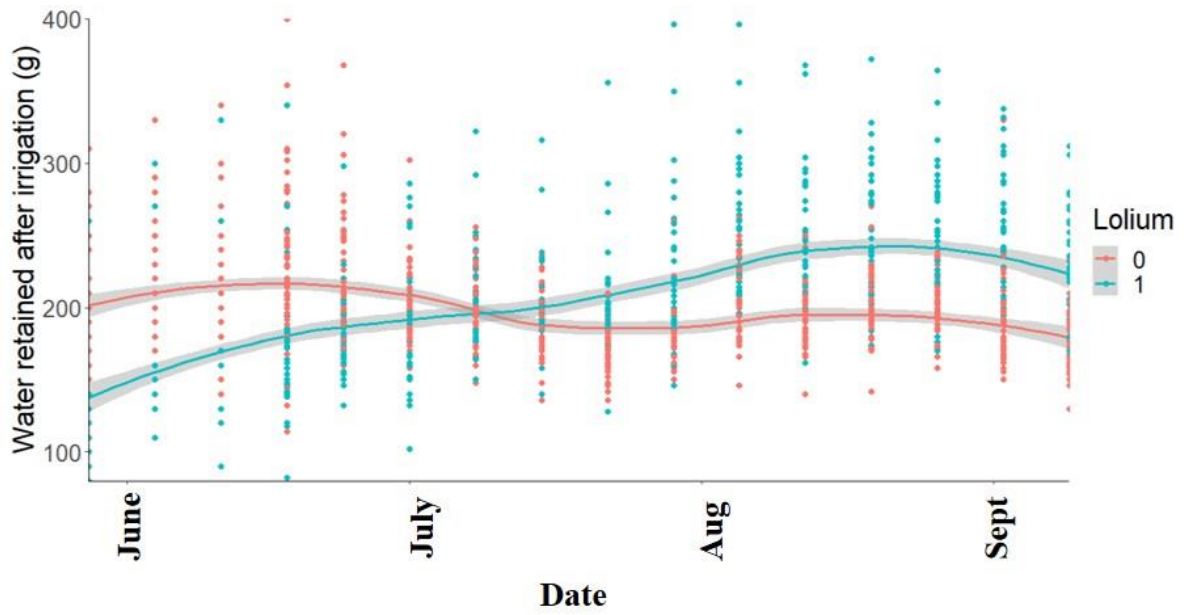
Photographie de fragments d'EDH ($\approx 1,5$ cm) observés par MEB : a) échelle 20 μm , WD = 14,5 mm, grossissement 202X ; b) échelle 2 μm , WD = 11,5 mm, grossissement 4,86X ; c) échelle 10 μm , WD = 11,5 mm, grossissement 1,58X ; d) échelle 10 μm , WD = 11,5 mm, grossissement 1,40X.

Annexe 7. Mésocosmes de l'expérience avec des sols construits (chapitre 3)



Les phytotrons mésocosmes étaient constitués de pots rectangulaires, placés les uns à côté des autres, recouverts d'un tissu de 1 mm, et remplis de 1,5 L de mélanges de sols.

Annexe 8 : Evolution de la demande en eau des sols construits.



La présence de plantations (Lolium) a d'abord augmenté la rétention d'eau dans un intervalle d'une semaine, puis ils ont demandé plus d'eau que les sols sans plantes.

Annexe 9 : Structure racinaire et agrégation des sols du chapitre 3.



Une galerie du *L. terrestris* entourée de racines dans un sol construit.

Annexe 10 : Expérience in situ de colonisation des sols construits

Les objectifs sont 1) de déterminer le potentiel de colonisation naturelle des sols construits par des vers de terre et 2) d'évaluer l'impact de cette colonisation sur le fonctionnement des sols.

Questions et hypothèses :

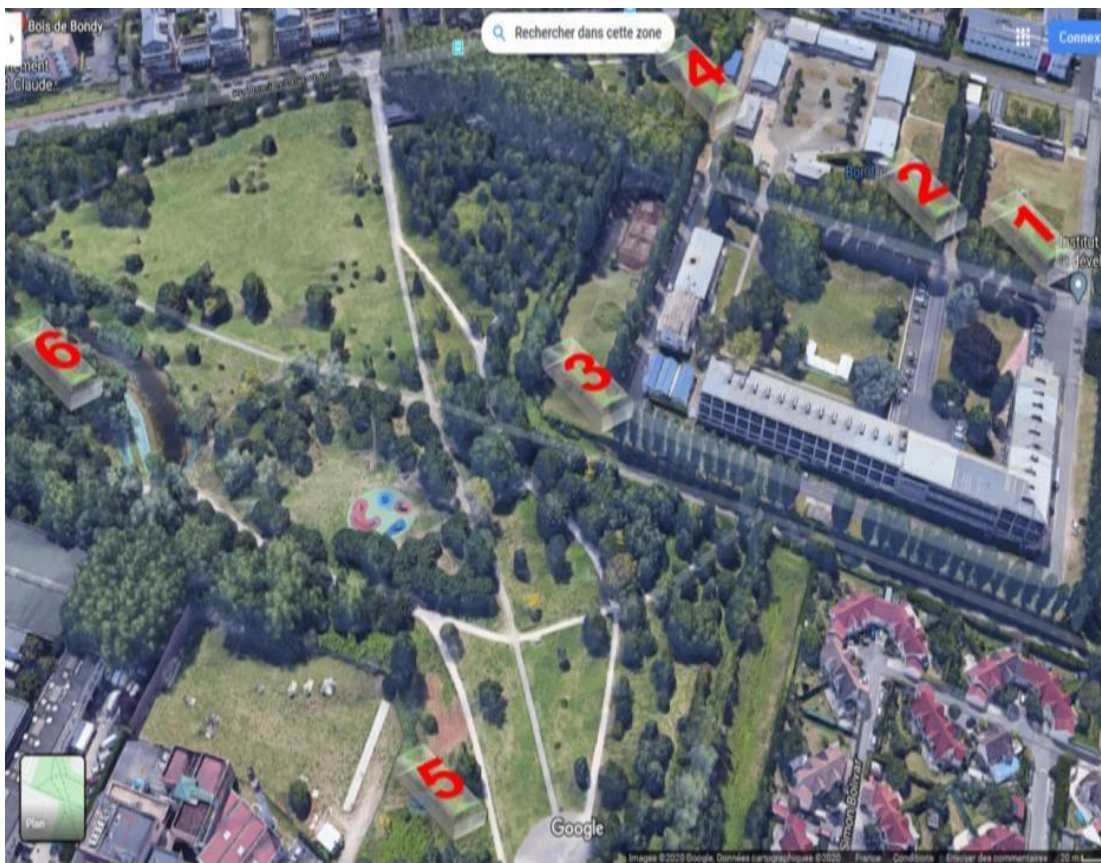
Q1. Les sols construits sont-ils attractifs pour la communauté des vers ?

Hypothèse : Le taux de colonisation dépend de la quantité de MO incorporé.

Q2. La diversité des vers de terre impacte la fertilité des sols construits ?

Hypothèse : les sols colonisés par le plus grand nombre d'espèces seront les plus fertiles.

Zones d'étude



Campus de l'IRD et bois de Bondy:

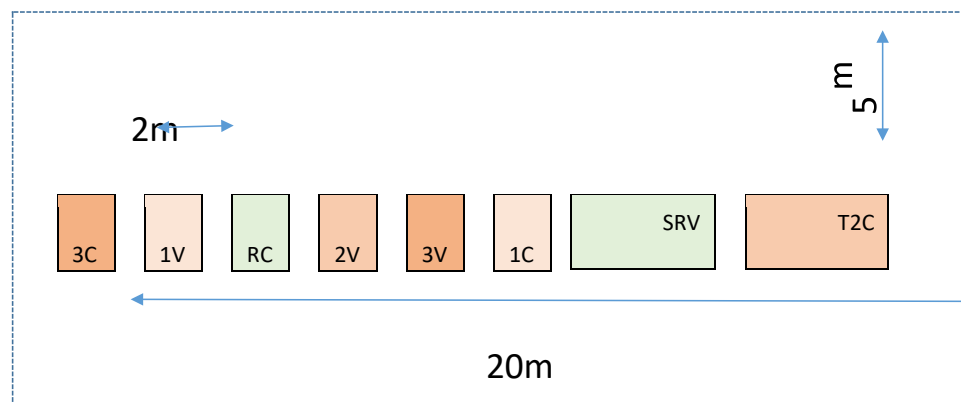
Typologie des sols construits

3 sols ont été construits à partir des mélanges de terres excavées du Grand Paris et compost de déchets verts (NFU 44 051). Les terres utilisées sont issues d'horizons profonds de sols situés dans les zones calcaires de l'Eocène et de l'Oligocène, majoritaires en Ile de France. Les 3 mélanges sont constitués en incorporant 10, 20 ou 30% de compost (notés T1, T2 et T3, respectivement). Ces mélanges (environ 75kg) ont été placés directement dans des trous de 50x50cm sur 30cm de profondeur dans les zones expérimentales déterminées (cf Zones d'étude) pour favoriser le contact avec le sol en place. Un sol de référence (prélevé dans le Bois de Bondy lors de la création des trous) est utilisé comme témoin (noté SR). L'ensemble de ces mélanges ont été préparés après séchage et tamisage à 10mm des matériaux. Cette expérience a utilisé 1200 kg de sol par site, soit en tout 7200 kg. La même quantité de sol de référence a été utilisée en parallèle.



Afin de d'évaluer l'effet potentiel des vers de terre colonisant, certains mélanges (suffixe V : vers ou C : control) comprennent un grillage ne permettant pas le passage des vers. Cette modalité s'applique également aux sols de référence. Dispositif expérimental

L'expérimentation est organisée en bloc contenant toutes les modalités et répliquée plusieurs fois dans les zones dédiées du parc de Bondy et du campus de l'IRD. Chacune des 8 modalités (T1V, T1C, T2C, T2V, T3C, T3V, SRV et SRC) disposée de manière aléatoire dans chaque bloc par zone expérimentale selon le schéma suivant (surface de 100m² dont 2m² de trous comblés) :



Mesures :

Chaque placette a été plantée avec une communauté végétale composée de plantes de prairie. Des mesures de couverture végétale (imagerie) et de paramètres physiques et chimiques sont envisagées. Un inventaire de vers de terre sur chaque saison sera réalisé autour des unités expérimentales pour estimer le potentiel de colonisation des nouveaux substrats. Après 3 ans d'expérimentation, des mesures biologiques (inventaire faunistique, extraction d'ADN, mesure de CO₂) et physiques (porosité, structure) seront effectués.

Annexe 11 : Expérience sur bacs de culture



Design expérimental : 3 sols construits (10%, 20%, 30% compost vert)

5 légumineuses (contrôle, luzerne, sainfoin, trèfle, lotier)

2 vers de terre (présence/absence)

4 répétitions



Making Green(s) With Black and White: Constructing Soils for Urban Agriculture Using Earthworms, Organic and Mineral Wastes

J. H. R. Araujo, A. Pando-Bahuon, C. Hartmann, H. Aroui-Boukbidia, T. Desjardins and Thomas Z. Lerch*

Institute of Ecology and Environmental Sciences—Paris, UMR 7618 (CNRS-SU-IRD-UPEC-UPC-INRAe), Bondy, France

OPEN ACCESS

Edited by:

Bryant Schammbroch,
University of Wisconsin–Stevens
Point, United States

Reviewed by:

Michael McTavish,
University of Toronto, Canada
Jérôme Cortat,
Université Paul Valéry, Montpellier II,
France

*Correspondence:

Thomas Z. Lerch
thomas.lerch@u-pec.fr

Specialty section:

This article was submitted to
Urban Ecology,
a section of the journal
Frontiers in Ecology and Evolution

Received: 25 February 2022

Accepted: 28 April 2022

Published: 18 May 2022

Citation:

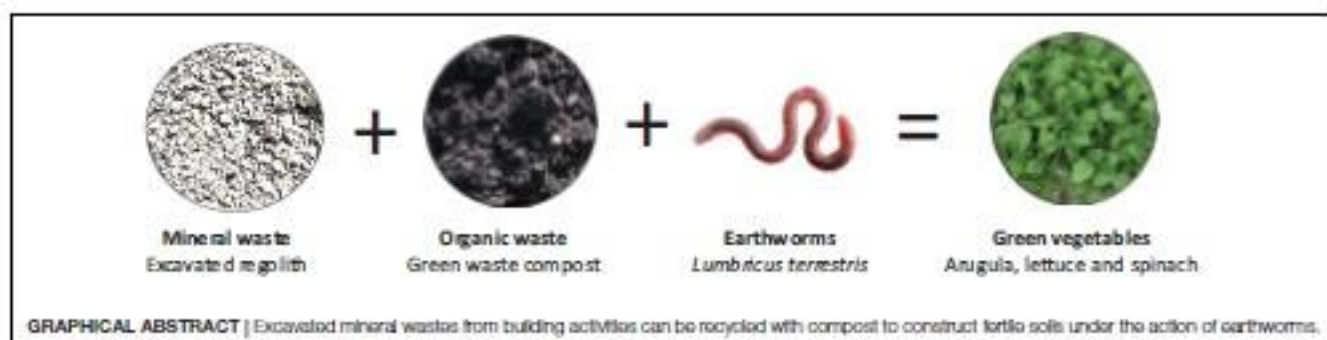
Araujo JHR, Pando-Bahuon A,
Hartmann C, Aroui-Boukbidia H,
Desjardins T and Lerch TZ (2022)
Making Green(s) With Black
and White: Constructing Soils
for Urban Agriculture Using
Earthworms, Organic and Mineral
Wastes. *Front. Ecol. Evol.* 10:884134.
doi: 10.3389/feco.2022.884134

Urban agriculture has been of growing interest for a decade because it can address many economic and societal issues in the development of modern cities. However, urban agriculture is often limited by the availability of fertile and non-contaminated soils in the cities. Recycling excavated mineral wastes from building activities to construct fertile soils may be a more sustainable alternative than the importation of topsoils from rural zones. The present study aims to evaluate the possibility to grow green vegetables on soils made with excavated deep horizon of soils and green waste compost. During three consecutive seasons, we tested *in situ* the effects of different amounts of compost (10, 20, and 30%) and the addition of an earthworm species (*Lumbricus terrestris*) on the production of lettuce (*Lactuca sativa* L.), arugula (*Eruca sativa* Mill.), and spinach (*Spinacia oleracea* L.) in mono- and co-culture. Our results demonstrate that it is possible to reuse mineral and organic urban wastes to engineer soils adapted to agriculture. Here, we observed that higher doses of compost significantly increased plant biomass, especially when earthworms were introduced. For example, in the autumn, going from 10 to 30% of compost in the soil mixture allows to multiply by 2 the arugula biomass, and even by 4 in the presence of earthworms. These results were partly due to the positive effects of these two factors on soil physical properties (micro- and macro-porosity). This preliminary study also showed that some plants (arugula) are more adapted than others (lettuce) to the soil properties and that it only takes few months to get the highest yields. These promising results for the development of urban agricultures encourage to test many other combination of plant and earthworm species but also to conduct experiments over long-term periods.

Keywords: constructed technosols, excavated deep soil horizon, green waste compost, earthworm, green vegetables

INTRODUCTION

Since 2007, half of the world population is leaving in urban environments, and this ratio is expected to reach 60% before the end of the decade (United Nations [UN], 2019). The huge development of urban populations consumes so much resource that natural provision cannot be sustained any more (Swilling, 2011). That is particularly the case of topsoil, which is imported to the cities from



rural areas for the creation of green spaces. Concomitantly, urban agriculture has flourished in developed countries, bearing more and more weight in the local urbanism plans and in public policies. The services provided by urban agriculture strengthened its potential to contribute to quality of life in cities (Zasada, 2011; Lin et al., 2015). However, the soil quality in cities is often severely degraded (Morel et al., 2015) due to harsh environmental conditions, which may limit the development of such agronomic activities. Urban soils often bear strong legacies of human land-use, road traffic and industrialization, which can be quantified by the degree of various organic and/or mineral pollutants found at different depths. For instance, a study along a gradient of urban pressure in public green spaces of the Paris region (France) showed that most of the soils were highly contaminated with trace metals such cadmium (Cd), lead (Pb), copper (Cu), and Zinc (Zn), especially in woods (Foti et al., 2017). These contaminations make soils unsuitable for gardening or food production. Urban gardeners are particularly exposed to sanitary risks, either through the consumption of their own food that may accumulate harmful substances or by contact and inhalation of the contaminated soil.

To face the problem of soil pollution and lack of available space, soil-less agriculture as hydroponics, aquaponics or other artificial substrates are sometimes considered as an alternative. However, these technical solutions are limited by their high cost and the suboptimal nutrient supply to plants (Yep and Zheng, 2019). Moreover, they cannot entirely replace essential ecosystem services that are associated to soil biodiversity, such as nutrients cycle and water purification (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Thus, cities stakeholders often import huge quantity of topsoils from rural area to recover or replace urban soils. In France, the quantity of soil imported for the creation of green spaces has been estimated to 3 million m³ each year (Damas and Coulon, 2016). These practices, which are dependent of the availability of natural soils, are poorly sustainable since they rely on the extension of artificial land. The ecological and economic costs of importing soils from rural areas are continuously increasing. Therefore, alternatives that are more virtuous have to be found. Paradoxically, a solution may result from the increasing activities of construction and demolition in the cities. Indeed, urban renewal sites generate huge quantities of mineral wastes. In particular, the construction of foundations for buildings, garages or subways requires the excavation of large volumes of deep soil horizons or bedrocks that have no

immediate use. Treated as wastes, such materials are commonly exported and managed outside the cities, because the urban space is scarce. In Paris, more than 15 Mt of excavated deep horizons (EDH) are treated in landfill sites every year (Ile-de-France, 2019). Should a small fraction of the latter be reuse as a substitute of natural soil, it could avoid the importation from rural areas. In New York City, it has been estimated that 1.7 Mt of surplus native soil is generated each year (Walsh et al., 2019).

Creating fertile soils by combining organic and mineral anthropogenic materials may have appeared a challenge as it takes several hundred years to obtain a few centimeters of fertile soil in natural conditions. However, during the last 15 years (Lehmann, 2011), a number of studies published in this field of research showed promising results. Most of these constructed soils may be qualified as constructed Technosols. According to the World Reference Base, Technosols are defined by soils subjected to a strong human influence and containing at least 20% of artifacts (IUSS Working Group WRB, 2014). Not all engineered soils can be included in this definition. For example, human-transported natural soil material does not qualify as Technosol (Schad, 2018). Regardless of the soil classification used, engineered soils have been shown to provide a wide variety of functions and ecosystem services (Morel et al., 2015). Urban mineral wastes such as EDH have been successfully used in several urban forestry projects (Cannavo et al., 2018; Yilmaz et al., 2018; Pruvost et al., 2020), however, very few demonstrations have been made regarding their use for urban agriculture. Yet, it has been demonstrated that excavated sediments in New York city can be used as constructed soils to reduce contamination risks for urban residents (Egendorf et al., 2018).

The objective of the present study was to evaluate the effect of compost addition and earthworms inoculation to improve the agronomic properties of EDH. Laboratory experiments performed on the same materials with ryegrass showed that the combination of compost and earthworms increased both soil water retention and plant biomass productivity (Deeb et al., 2016a,b). Here we tested *in situ* (1) the dose effect of green waste compost, (2) the influence of earthworm introduction and (3) the interactions between these two factors on the production of green vegetables. For this study, three types of salads were tested in mono- and co-culture. The experience was repeated three times in spring, summer and autumn. We hypothesis that

the highest biomass productivity will be reached on the highest concentration of compost in presence of earthworms.

MATERIALS AND METHODS

Parent Materials

The excavated materials found in Paris region are generally made of unconsolidated carbonated bedrock (regolith) originated from alluvial sediments deposited during the Eocene. Here, the EDH came from an underground parking construction in the north of Paris (48° 54' 13.208" N 2° 19' 58.98" E). We used around 8 tons of materials for the experiment. After sieving at 10 mm, four samples were collected randomly to perform chemical analyses. EDH was composed of $714 \pm 35 \text{ g.kg}^{-1} \text{ CaCO}_3$. The texture was $373 \pm 23 \text{ g.kg}^{-1}$ sand, $427 \pm 23 \text{ g.kg}^{-1}$ silt and $199 \pm 6 \text{ g.kg}^{-1}$ clay (method NFX 31-107). The X-ray diffraction performed with a Siemens D500 diffractometer (CuK α , 40 kV, 30 mA) identified quartz, calcite and dolomite as major minerals, and also, sepiolite, a fibrous clay mineral of sedimentary origin. The pH (ISO 10390) was high, 8.3 ± 0.1 , the organic C content was $3.8 \pm 0.1 \text{ g.kg}^{-1}$, the total N was $0.3 \pm 0.1 \text{ g.kg}^{-1}$ and the bulk density was $1.3 \pm 0.1 \text{ g.cm}^{-3}$. The green waste compost (GWC) was produced from turf grass mowing and trimmings from trees and shrubs. The pH (ISO 10390) of the GWC was 7.9 ± 0.1 , the organic C content was $322.4 \pm 15.8 \text{ g.kg}^{-1}$, the total N was $21.8 \pm 1.9 \text{ g.kg}^{-1}$ (C/N ratio of 14.8), and the bulk density was $0.6 \pm 0.1 \text{ g.cm}^{-3}$. The water holding capacity (pF 2.5) was estimated to 28% for EDH and 56% for GWC, respectively. Both parent materials were provided by ECT Company, which is specialized in the management of excavated materials from construction and tunneling sites.

Experimental Design

The experimental site was located at the IRD Campus, Bondy, France (48°54'52"N 2°29'14"E). The experiment started in April 2017 and consisted in 96 wooden garden pots, divided into four blocks. Each block contains all 24 treatments randomly distributed (Supplementary Figure 1): 4 Cultures (3 monocultures, 1 co-culture) on 3 different mixtures of soils (with gradual amount of GWC) with or without (earthworms). Before mixing, both materials (EDH and GWC) were passed through an automatic screener with a limited grain size of 10 mm. Then, three different soils (named T10, T20, and T30) were prepared by adding 10, 20, or 30% of GWC (V/V), respectively. Each mixture of materials (39 L) was homogenized (27 rpm for about 5 min long) using 100 L electric concrete mixer and then put in a garden wooden pot (44 × 44 cm; 28 cm depth) internally coated with a permeable geotextile and previously filled with 8 cm of gravel to allow drainage. So, the depth of the Technosol was initially 20 cm. The initial bulk density of the soils was 1.26, 1.19, and 1.11 g.cm^{-3} , respectively, for T10, T20 and T30 modalities. One week after filling the pots, half of them (48 in total) were inoculated with 8 adult earthworms of the species *Lumbricus terrestris*. The number of individuals per m^2 is higher than the natural density

found in arable lands in northwestern France (Decaëns et al., 2008). It was an intended choice to counterbalance the possible escape of earthworms from pots. A previous study assured the suitability of GWC as food source (Pey et al., 2014). This species is native and widespread species in Europe, although it is commonly known as the "Canadian Nightcrawler" bait worm (Steckley, 2020). The specimens were purchased from a company (LombriCarraz, Mery, France).

Plant Growth Conditions

The plants used in this study are three species that are commonly included in a mixed crop of salads sold as mesclun, in France. They are lettuce (*Lactuca sativa* L.), arugula (*Eruca sativa* Mill.) and spinach (*Spinacia oleracea* L.), who belong to the families Asteraceae, Brassicaceae, and Amaranthaceae, respectively. Those three species are commonly integrated in mixed salad produced and consumed in France, under the name of "mesclun." They are all suitable for spring, summer and fall cultivation. All seeds were purchased from an organic seed company (Agrosemens, Rousset, France). One week after the addition of earthworms, around 220 seeds per pot were sown for monocultures and 73 seeds of each plant for the co-cultures. Three harvest cycles were done, each one following 5 weeks of growth in a different season. The first harvest took place in the spring (May 19th), the second in the summer (June 27th), and the last one in autumn (October 25th). Between each harvest, the eventual late germinated seeds and weeds were removed and the soil labored for a new sowing. The rainfall and temperature were recorded at meteorological station situated near the experimental site (Le Bourget; 48°96'15"N; 2°43'75"E) (see Supplementary Figure 2). The rainfall accumulation in the first period was 60.9 mm and the mean temperature varied between 7 and 17 degrees. In the second period, the rainfall was 32.6 mm and the mean temperature varied between 15 and 27 degrees. In the third period, the rainfall was 43.8 mm and the mean temperature varied between 11 and 20 degrees. All pots were irrigated every 2 days in the case of no rainfall (1.2 L per pot).

Plant Analyses

Germination rate was calculated by the ratio of harvested plants and the number of seeds sown. The evolution of vegetal covering was monitored by image analysis of surface pictures taken every 5 days. Images were analyzed in the software "imageJ" (version 1.53c), which quantifies the proportion of green area. When it was necessary, light and contrast were adjusted using the software "Gimp" (version 2.10). Results obtained in function of time allowed a broad visualization of the growth rates. Plants production are expressed as dry shoot biomass per meter square, which was calculated by multiplying the production within a pot (0.193 m^2) by its corresponding meter square surface. Individual biomass was calculated as the ratio between biomass and plants number in each pot. The fresh biomass was obtained by weighting leaves right after the harvest. The conversion to dry biomass (obtained after a week of drying at 60°C) is given in Supplementary Figure 3. The co-culture biomass evenness (E) was calculated using the Simpson-Yule index: $E = 1/\sum p_i^2$, where p_i is the proportion of biomass of each plant (Magurran, 1988).

Soil Analyses

The soil parameters were measured after the last harvest. The soil water content was measured with a dielectric sensor WET-AT (Delta-T Devices, Cambridge, United Kingdom), a probe consisting of three metal rods, which have been inserted vertically into the soil. The pH analysis of all experimental units (pH-meter Hanna HI 221) was measured as described above. Under stirring, the values were registered when the pH measurement stabilized. The bulk density was determined by two different methods. One using a graduated cylinder and another using the petrol method. The first one measures the soil weight extracted with a 100 cm³ stainless cylinder. Samples are weighted fresh and after drying at 150°C for 48 h. The second method is the measure of the Archimedes' buoyancy from aggregates within petrol, which allow the estimation of macro and micro pores (Monnier et al., 1973).

Statistics

All statistical analyses were carried out using R software version 3.3.1 (R Development Core Team).¹ After normality and homoscedasticity verifications (Shapiro and Bartlett test), plants parameters (germination rate, area covered, and shoot biomass) were analyzed using a two-way ANOVA with three levels of compost and two levels of worms for each plant treatment and each season of culture. When significant ($P < 0.05$) effect were found, comparisons among means were performed using Least Significant Difference (LSD) test ("agricolae" package). Graphics and linear regressions realized on soil parameters (pH, soil density, moisture, macro- and micro-porosity) were done using SigmaPlot 14.0 (Systat Software Inc.).

RESULTS

Plants Germination and Development

The germination rate varied greatly with the plant species and the season (Supplementary Figure 4). In the spring, the overall germination rate was the highest with more than 80% for all cultures, and the lowest in the summer with only 51%. Globally, the influence of compost was only significant for the monocultures of arugula and spinach in spring and autumn (Table 1 and Supplementary Table 1). For arugula in spring, increasing compost dose from 10 to 30% increased by 12 or 30% the germination rate, without or with earthworms, respectively. In contrast, for arugula in the autumn, an increase in germination rate with compost content was only observed in the absence of earthworms. It improved by 88% between soils with 10 and 30% of the compost dose (Supplementary Figure 4). Besides, earthworms have very little impact on germination. They reduced by 7% the spinach germination in spring and offset the effect of compost for the arugula in autumn (Supplementary Figure 4). The highest dose of compost improved spinach germination by approximately 5% compared to the lowest dose.

As for the germination rate, the leaves coverage also varied with the plant species and the season. The overall area covered

by leaves was higher in the spring (55%) than in the summer (24%) and autumn (43%), which followed the seasonal variation in the germination rate (Supplementary Figure 5). The lettuce development contrasts with others during spring and summer, with only 33 and 13% of area covered, while other cultivars and the co-culture had similar means, with 57–63% in the spring and 25–29% in the summer. Compost dose and earthworms significantly affected plant coverage, but to different degrees depending on season and cultivar. In autumn, the addition of compost increased significantly the area covered for all cultures (+29, +65, +53, +49%, respectively, for lettuce, arugula, spinach and co-culture) (Supplementary Figure 5). The addition of earthworms positively influenced co-culture and arugula monoculture, but exclusively in the soil containing 30% compost. The area covered by the co-culture and arugula were, respectively, 17 and 60% higher with earthworms. In spring, the effect of compost only influenced spinach and the co-culture. While the effects of compost on spinach cover were negatives (51% less coverage with 30% compost compared to 10%), it was positive on the leaf coverage in the co-culture (40% higher with 30% compost compared to 10%). In the summer, only spinach and arugula leaves were influenced by the studied factors (Table 1). Spinach was again negatively impacted by higher doses of compost (41% less in 30% compost compared to 10%), but on the other hand, they were positively affected by the addition of earthworms in soils with 10% (covered area was 50% higher). The arugula coverage positively responded to the increasing amounts of compost, but only with the addition of earthworms. In this case, the area covered by arugula with 30% compost was about 3 times higher than with 10% of compost.

Final Biomass Production

Globally, the final biomass production followed the same trend as the area covered for each culture. High correlations ($0.63 < r^2 < 0.98$) were found between the final area covered and the dry biomass (Supplementary Figure 6). For all cultivars, the slope of the linear regressions were much higher in the summer than in autumn and spring, indicating higher biomass per area covered at this season. The final biomass measurement also showed the effects of compost and earthworms on plants production according to the season (Figure 1). The biomass production tended to be different between soils with only 10% compost and the two others, when earthworms were not considered. With earthworms, the soil containing 30% compost tended to be considerably more productive (Figure 1). The effect of compost as a single factor was mainly observed in the autumn, when increasing doses of compost positively influenced all cultures (+54, +123, +86, 109%, respectively, for lettuce, arugula and spinach monocultures, and for co-culture). Compost also influenced the co-culture biomass in the summer (+66% production). On the other hand, the earthworms in the soils containing 30% compost boosted arugula production in all seasons (+215, +416, 130%, respectively, for spring, summer, and autumn). Earthworms also accentuated the effects of compost when added at a 30% level on the biomass of co-culture, both in summer (+153%) and autumn (+31%). In the co-cultures, the arugula and the spinach dominated the shoot

¹<http://www.R-project.org>

TABLE 1 | Proportion (%) of the variance explained by the relative amount of compost, the presence of earthworms and the interactions between the two latter factors for each monoculture and the co-culture of all plants ($n = 4$).

		Germination rate			Area covered			Shoot biomass		
		Spring	Summer	Autumn	Spring	Summer	Autumn	Spring	Summer	Autumn
Lettuce	Compost	0.4	5.3	17.7	2.8	3.2	27.1*	7.8	12.3	30.2*
	Earthworms	0.2	7.4	2.0	1.9	0.9	0.5	2.4	0.2	0.3
	Interaction	9.7	1.1	13.8	0.0	10.9	6.1	1.4	9.6	6.5
Arugula	Compost	21.8*	0.6	35.7**	10.5	14.2	55.4**	12.2	18.7*	61.9***
	Earthworms	0.8	2.2	0.0	1.6	3.2	9.2*	0.5	5.2	5.4*
	Interaction	11.8	10.8	22.4*	19.6	26.5*	10.7*	25.3*	25.8*	10.5*
Sphach	Compost	38.8**	10.5	22.9*	33.0*	34.2*	36.6*	10.6	7.2	52.2**
	Earthworms	12.4*	0.1	0.7	1.1	7.5	0.0	0.7	3.3	0.1
	Interaction	6.0	10.7	1.1	5.6	15.2*	2.1	14.1	15.2	1.2
Co-culture	Compost	4.4	0.1	0.4	14.2**	6.0	46.8***	3.6	14.8**	33.0***
	Earthworms	2.6	1.7	0.1	0.9	2.9	0.9	0.3	1.1	0.2
	Interaction	3.9	0.1	0.3	0.1	3.0	7.6*	0.4	8.3*	5.1*

Significant effect are represented as followed: *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; $P < 0.1$). Bold values correspond to significant effect.

biomass, especially in the first two seasons (Figure 2). Changes in the relative proportion of each plant was revealed by the evenness index (Figure 2), which globally increased throughout the 3 seasons, from 71% in the spring to 81% in the autumn. In the summer, it could be mentioned that the evenness of the shoot biomass was higher in Technosol made with 10% compost in presence of earthworms, compared to those made with 20 and 30% compost.

Soil Properties

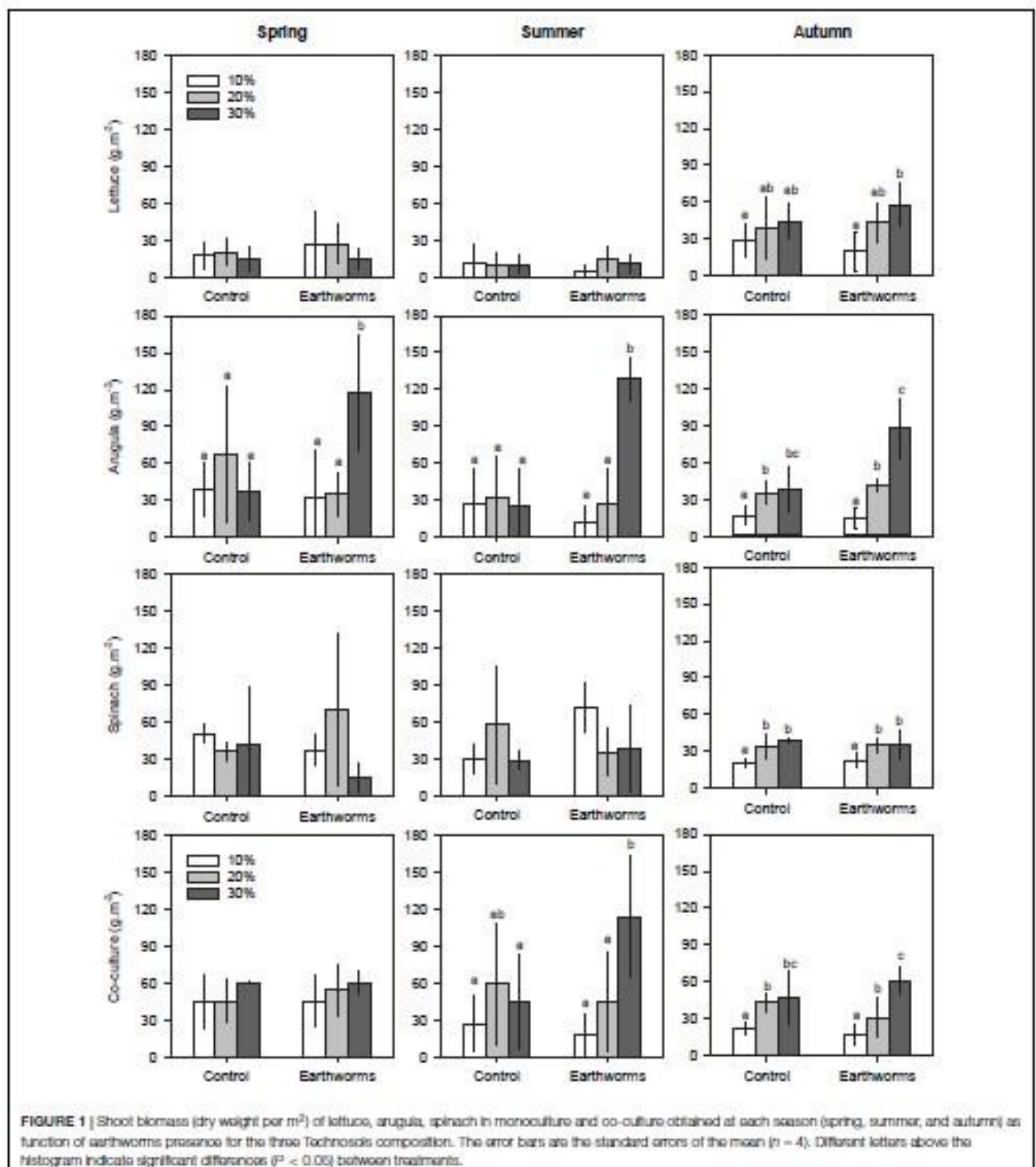
After 6 months of construction, the earthworms revealed or at least reinforced the effect of compost on soil properties (Figure 3). The pH of all Technosols was in average 8.3 ± 0.1 , which is approximately the same pH as the initial EDH used as parent material. The influence of the compost dose was not observed, excepted when earthworms were presents. In this case, the increase of compost proportion decrease slightly (0.1 unit) but significantly the pH. As expected, the higher the proportion of compost, the lower the density of the soil. This result can be related to the increase of the microporosity with compost (Figure 3). It can also be due to the increase of the macroporosity, but only in the presence of earthworms (+10% between 10 and 30% of compost in the mix). The increase of soil water content, measured at the end of the last harvest (late October), was also observed with the increasing amount of compost in the soil, but only in the pots containing earthworms (Figure 3), with about 12% more humidity between 10 and 30% of compost in the mix. It should also be noted that all soils were confronted with crusts formation after rainfall or irrigation, especially under high radiation. However, we did not quantified this phenomenon in the present study.

DISCUSSION

This study clearly demonstrated that compost and earthworms have strong interactive effects on soil fertility and plant growth.

As mentioned before, this hypothesis was already tested in laboratory and under controlled conditions with the same materials but a different earthworm's species (Deeb et al., 2016a,b). However, *in situ* demonstration of the positive interaction between organic matter addition and earthworms inoculation on soil quality and primary production are not so frequent. In a totally different context, Senapati et al. (1999) showed that a combination of organic matter inputs and earthworms (*P. corethrurus*), enhance the quality of a tropical soil in India and enhanced the production of tea by 80–276%. The present study confirm that earthworms inoculation can significantly improve the fertility of engineered soils. Here, arugula production was improved two to five times with earthworms in soil containing 30% compost, depending on the season. For comparison, it is estimated that the addition of earthworms in croplands improves yield by about 25% (van Groenigen et al., 2014). Inoculations of earthworms has been shown to accelerate the restoration of degraded soils (Butt, 2008; Edwards et al., 2019). Their role on ecosystem and their beneficial effects on crop systems are widely recognized (Blouin et al., 2013). Earthworms can improve soil structural stability that optimize nutrient cycling and improve plant growth and health (Bertrand et al., 2015). This positive effect on plant production could be due to the hydrostructural structural improvement of the soil as we observed an increased in the microporosity and moisture in the presence of the earthworm, which is in line with previous results obtained in laboratory with the endogenic earthworm species *A. caliginosa* and *L. perenne* plant (Deeb et al., 2016b).

In this study, we used *L. terrestris*, who feeds mainly with organic matter (Griffith et al., 2013) and creates a few large vertical burrows (Bastardie et al., 2003), which are well known for improving water infiltration (Edwards et al., 1990). When the organic matter is not sufficiently available, *L. terrestris*, tends to go into diapause (Bouché, 1977). This could explain why the effect of earthworm was lower or not significant in soils containing less than 30% of compost. Furthermore, *L. terrestris* burrowing volume and depth are strongly affected by soil bulk



density (Ducasse et al., 2021). Since the bulk density of EDH is about twice that of compost, soils containing 30% compost are significantly less compact than the others, so burrows are probably larger and deeper, which may stimulate both roots and microbial activities, as suggested by the small but significant effect

on the pH. If one of these assumptions is true, higher doses of compost may enhance the impact of this earthworm species, which is the most commercially available and best studied species for soil restoration (Steckley, 2020). The benefits of introducing earthworms and adding organic matter show the enormous

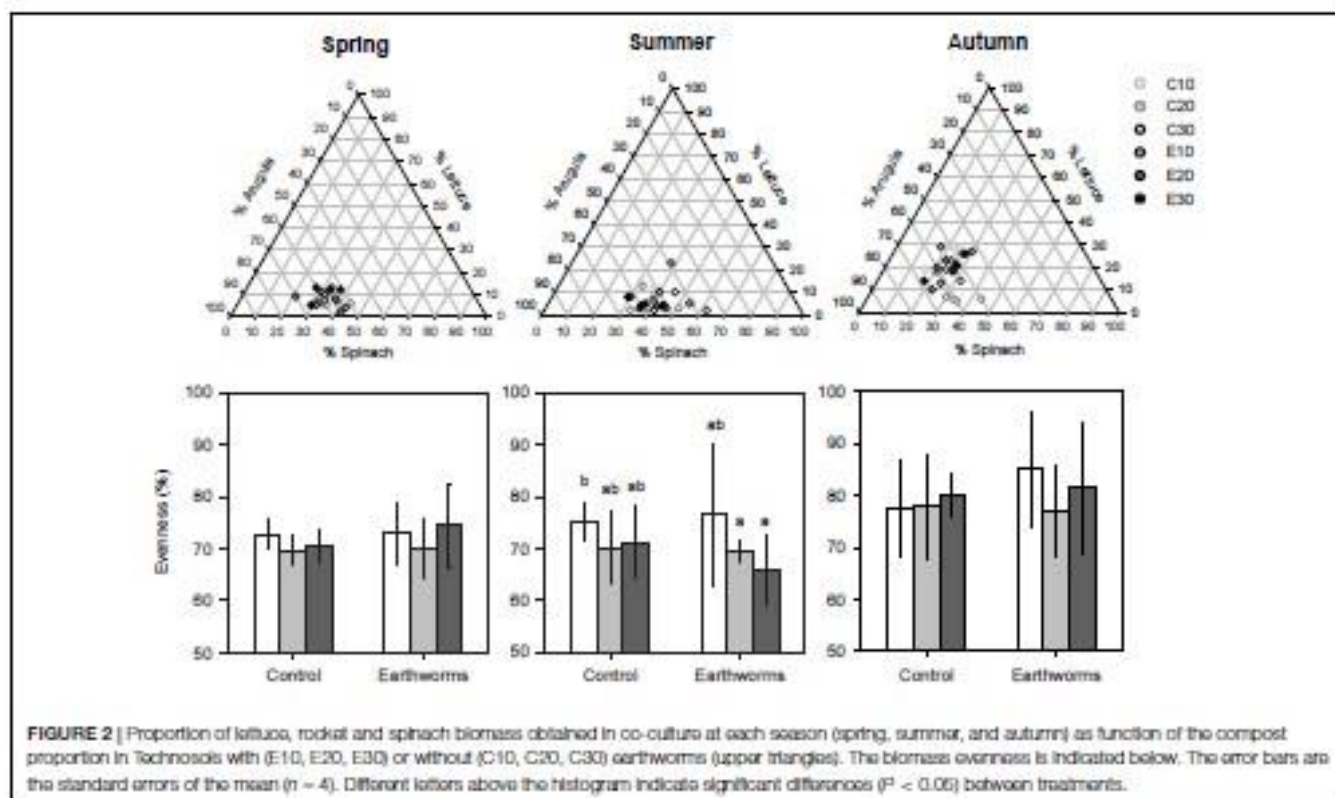


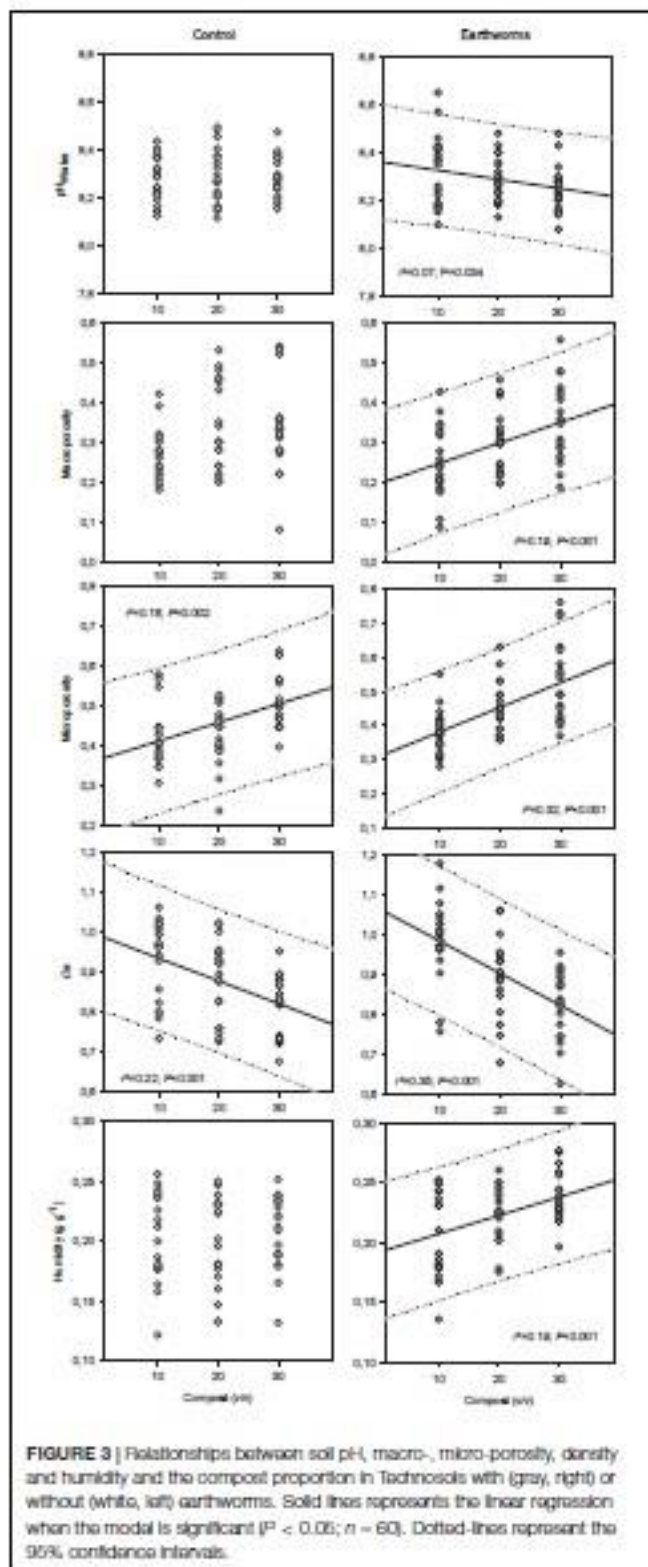
FIGURE 2 | Proportion of lettuce, arugula and spinach biomass obtained in co-culture at each season (spring, summer, and autumn) as function of the compost proportion in Technosols with (E10, E20, E30) or without (C10, C20, C30) earthworms (upper triangles). The biomass evenness is indicated below. The error bars are the standard errors of the mean (n = 4). Different letters above the histogram indicate significant differences (P < 0.05) between treatments.

potential of this approach for the restoration of degraded soils and soil engineering in general. Many more studies should be conducted to evaluate the survival and the potential effects of other earthworm species in combination with other sources of organic matter and taking into account possible toxic effects related to the presence of certain chemical compounds in the soil beneath. To date, very few studies have been carried out to test the influence of different earthworms on the functioning of Technosols (Pey et al., 2013).

A lot of research have been done to develop a quality standard for composted green wastes as amendments, especially in Europe (Carliè, 2008; Barrett et al., 2016). Contrastingly, few studies have investigated the agronomic capacity of mineral waste such as EDH with compost addition. Used alone as growing media, green waste compost provides ideal conditions for soilless agriculture (Hartz et al., 1996; Grard et al., 2018). Lettuce, arugula and spinach usually grow better in soils amended with compost and are even less vulnerable to biological diseases (Mafloun et al., 2005; Giménez et al., 2019). Cultivated during a short period, as in our study, the plants nutrient requirement is relatively low (Grahn et al., 2015) and we expected a rapid response to the compost addition as previously observed in laboratory conditions (Deeb et al., 2016a,b, 2017). That was also the case in this outdoor experiment, but only about 6 months after soils construction. For instance, going from 10 to 30% of compost in the soil mixture allows to multiply by 2 the arugula biomass and even by 4 in the presence of earthworms. Again, the effects of compost are often either enhanced or enhanced by the presence of earthworms, depending on the type of plant or the season.

Here, the high amount of carbonates in the mineral materials used may also have limited the mineralization of the organic matter and delayed the nutrients feedback to the plant (Virto et al., 2018). Indeed, organic amendments are less effective in carbonate-rich soils than in non-calcareous soils (Romanyà and Rovira, 2009). In the present study, the soils experienced three different seasons and thus, several wet and dry cycles that conditioned the biological activity carried out by microorganisms and the roots. Both physical and biological phenomena are well-known factors on soil structuring (Oades, 1984; Degens and Sparling, 1995; Chenu and Cosentino, 2011). The stability of structures has probably been reinforced over time, though it is considered short in the pedogenesis scale. Nonetheless, other studies on constructed soils have already highlighted their rapid evolution, particularly those where macrofauna have colonized (Séré et al., 2010; Jangorzo et al., 2014).

Pure mineral materials have a low capacity to support plants development. Here, by simply mixing EDH with organic matter such as compost, we were able to produce an average of nearly half a kilogram of vegetables per m² across all crops and seasons, including all types of soil with and without earthworms. The constructed soils assured a high rate of germination of all leafy vegetables when climate was wet. However, in the summer when temperature and radiation were elevated, the germination rate of the lettuce was considerably more impacted than the other two plants. This is may be due to the fragility of lettuce seedlings, which may have been more affected by surface crusting quickly in the summer. Crusts formation is a common problem in these soils and the reason is probably the high amount of carbonates in



the parent material (Valentin and Bresson, 1998). Moreover, the high pH of the soils may have slowed the root development of all plants (Tang and Turner, 1999), but arugula to a lesser extent,

as this plant is less sensitive to soil alkalinity (Garg and Sharma, 2014). These first results encourage the testing of many other crops adapted to this type of soil, including also aromatic plants or flower crops.

CONCLUSION

In this outdoor study, we demonstrated for the first time that mixtures of excavated deep horizons of soils and green waste compost are able to support the development of green vegetables. After 6 months of soil construction and three growing seasons, we could observe a significant effect of both compost dose and earthworms inoculation on plant production, especially for arugula. These promising results encourage further researches to improve engineered soils for urban agriculture by testing different organic amendments and/or mineral wastes as well as more demanding cultures (e.g., tomatoes or eggplants). Moreover, the impact of different earthworms species on soils restoration is still poorly explored now. It would be interesting to investigate the effect of combining species belonging to different functional groups. Finally, we show in this preliminary study that it was necessary to wait few months to observe a significant effect of compost on soil fertility. Therefore, monitoring these engineered soils over long-term period is a mandatory step to assess their evolution and thus, better inform decision makers about the choice of substrate for urban agriculture.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

TZL conceived the study, directed research, performed some statistical analyses. JHRA performed the experiment under the supervision of TZL and CH. AP-B, HA-B, and TD contributed to the analyses. TL and JHRA wrote the article. All authors contributed substantially to revisions.

FUNDING

The authors thank the French National Research Institute for Sustainable Development (IRD) for its financial support.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the IRD for hosting the experiment and for the financial support. Also, we thank all colleagues who participated in the construction of the soils and in the harvest of the salads. The following list is not exhaustive: Hugues Boucher, Emilie Brunet, Sandrine Caquineau, Camille Clovez, Annabelle de Oliveira, Georges Denoni, Marie-Therese D'hier, Caroline

Doucouré, Ninon Duval, Véronique Fournier, Laurence Goury, Marie-Christine Layrolle, Françoise Leuiller, Magloire Mandeng-Yogo, Mercedes Mendez, Hana Nabil, Margot Neyret, Thierry Pilorge, Frank Renaud, Camille Ribler, Norbert Silvera, Lotfi Smaili, Brigitte Surugue, and Christine Tournadre.

REFERENCES

- Barrett, G. E., Alexander, P. D., Robinson, J. S., and Bragg, N. C. (2016). Achieving environmentally sustainable growing media for soilless plant cultivation systems – A review. *Sci. Hortic.* 212, 220–234. doi: 10.1016/j.scienta.2016.09.030
- Bastardie, F., Capowiez, Y., de Dreuzy, J.-R., and Cluzan, D. (2003). X-ray tomographic and hydraulic characterization of burrowing by three earthworm species in repacked soil cores. *Appl. Soil Ecol.* 24, 3–16. doi: 10.1016/S0929-1393(03)00071-4
- Bertrand, M., Barot, S., Blouin, M., Whalen, J., de Oliveira, T., and Roger-Estrade, J. (2015). Earthworm services for cropping systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 553–567. doi: 10.1007/s13593-014-0260-7
- Blouin, M., Hodson, M. E., Delgado, E. A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K. R., et al. (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services: earthworm impact on ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.* 64, 161–182. doi: 10.1111/ejss.12025
- Bouché, M. (1977). Stratégies lombriciennes. *Ecol. Bull.* 25, 122–132.
- Butt, K. R. (2008). Earthworms in Soil Restoration: lessons Learned from United Kingdom Case Studies of Land Reclamation. *Restor. Ecol.* 16, 637–641. doi: 10.1111/j.1526-100X.2008.00483.x
- Cannavo, P., Guénon, R., Galopin, G., and Vidal-Beaudet, L. (2018). Technosols made with various urban wastes showed contrasted performance for tree development during a 3-year experiment. *Environ. Earth Sci.* 77:650. doi: 10.1007/s12665-018-7848-x
- Carhle, W. B. (2008). The use of composted materials in growing media. *Acta Hortic.* 779, 321–328. doi: 10.17660/ActaHortic.2008.779.39
- Chenu, C., and Cosentino, D. (2011). "Microbial regulation of soil structural dynamics," in *The Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space*, eds K. Bitz and I. Young (Wallingford: CABI), 37–70. doi: 10.1079/9781845935320.0037
- Damas, O., and Coulon, A. (2016). *Créer des sols fertiles : du déchet à la végétalisation urbaine*. Paris: Editions Le Moniteur, 335.
- Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M., and Bureau, F. (2008). Assembly rules within earthworm communities in North-Western France – a regional analysis. *Appl. Soil Ecol.* 39, 321–335. doi: 10.1016/j.apsoil.2008.01.007
- Doeb, M., Desjardins, T., Podwojewski, P., Pando, A., Blouin, M., and Lerch, T. Z. (2017). Interactive effects of compost, plants and earthworms on the aggregations of constructed Technosols. *Geoderma* 305, 305–313. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.06.014
- Doeb, M., Grimaldi, M., Lerch, T. Z., Pando, A., Gigon, A., and Blouin, M. (2016a). Interactions between organisms and parent materials of a constructed Technosol shape its hydrostructural properties. *Soil* 2, 163–174. doi: 10.5194/soil-2-163-2016
- Doeb, M., Grimaldi, M., Lerch, T. Z., Pando, A., Podwojewski, P., and Blouin, M. (2016b). Influence of Organic Matter Content on Hydro-Structural Properties of Constructed Technosols. *Pedosphere* 26, 486–498. doi: 10.1016/S1002-0160(15)60059-5
- Degens, B. P., and Sparling, G. P. (1995). Repeated wet-dry cycles do not accelerate the mineralization of organic C involved in the macro-aggregation of a sandy loam soil. *Plant Soil* 175, 197–203. doi: 10.1007/BF00011355
- Ducasse, V., Darboux, F., Auclerc, A., Lagout, A., Ranger, J., and Capowiez, Y. (2021). Can *Lumbricus terrestris* be released in forest soils degraded by compaction? Preliminary results from laboratory and field experiments. *Appl. Soil Ecol.* 168:104131. doi: 10.1016/j.apsoil.2021.104131
- Edwards, C. A., Arancon, N. Q., and Sherman, R. L. (eds) (2019). *Vermiculture technology: earthworms, organic wastes, and environmental management*. Boca Raton: CRC press.
- Edwards, W. M., Shipitalo, M. J., Owens, L. B., and Norton, L. D. (1990). Effect of *Lumbricus terrestris* L. burrows on hydrology of continuous no-till corn fields. *Geoderma* 46, 73–84. doi: 10.1016/0016-7061(90)90008-W
- Egendorf, S. P., Cheng, Z., Doeb, M., Flores, V., Palkseva, A., Walsh, D., et al. (2018). Constructed soils for mitigating lead (Pb) exposure and promoting urban community gardening: the New York City Clean Soil Bank pilot study. *Landsc. Urban Plan.* 175, 184–194. doi: 10.1016/j.landurbplan.2018.03.012
- Fott, L., Dubs, F., Gignoux, J., Lata, J.-C., Lerch, T. Z., Mathieu, J., et al. (2017). Trace element concentrations along a gradient of urban pressure in forest and lawn soils of the Paris region (France). *Sci. Total Environ.* 598, 938–948. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.04.111
- Garg, G., and Sharma, V. (2014). *Bruca sativa* (L.): botanical Description, Crop Improvement, and Medicinal Properties. *J. Herbs Spices Med. Plants* 20, 171–182. doi: 10.1080/10496475.2013.848254
- Giménez, A., Fernández, J. A., Pascual, J. A., Ros, M., López-Serrano, M., and Egea-Gilbert, C. (2019). An agrindustrial compost as alternative to peat for production of baby leaf red lettuce in a floating system. *Sci. Hortic.* 246, 907–915. doi: 10.1016/j.scienta.2018.11.080
- Grahn, C. M., Benedict, C., Thornton, T., and Miles, C. A. (2015). *Baby-leaf salad green production guide for western Washington*. Pullman, Washington: Washington State University.
- Grand, B. J.-P., Chenu, C., Manouchehr, N., Houot, S., Frascaria-Lacoste, N., and Aubry, C. (2018). Rooftop farming on urban waste provides many ecosystem services. *Agron. Sustain. Dev.* 38:2. doi: 10.1007/s13593-017-0474-2
- Griffith, B., Türke, M., Weissner, W. W., and Eisenhauer, N. (2013). Herbivore behavior in the anoxic earthworm species *Lumbricus terrestris* L.? *Eur. J. Soil Biol.* 55, 62–65. doi: 10.1016/j.ejsobi.2012.12.002
- Hartz, T. K., Costa, F. J., and Schrader, W. L. (1996). Suitability of Composted Green Waste for Horticultural Uses. *HortScience* 31, 961–964. doi: 10.21273/HORTSCI.31.6.961
- Île-de-France (2019). *PRPGD – Conseil Régional – Novembre 2019*. Paris: Île-de-France.
- IUSS Working Group WRB (2014). *World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. (World Soil Resources no. 106). Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Jangorzo, N. S., Watteau, F., Hajos, D., and Schwartz, C. (2014). Nondestructive monitoring of the effect of biological activity on the pedogenesis of a Technosol. *J. Soils Sediments* 15, 1705–1715. doi: 10.1007/s11368-014-1008-z
- Lehmann, S. (2011). Optimizing Urban Material Flows and Waste Streams in Urban Development through Principles of Zero Waste and Sustainable Consumption. *Sustainability* 3, 155–183. doi: 10.3390/su3010155
- Lin, B. B., Philpott, S. M., and Jha, S. (2015). The future of urban agriculture and biodiversity-ecosystem services: challenges and next steps. *Basic Appl. Ecol.* 16, 189–201. doi: 10.1016/j.baec.2015.01.005
- Mafoun, M., Moshiri, F., Karimian, N., and Ronaghi, A. M. (2005). Effects of Two Organic Wastes in Combination with Phosphorus on Growth and Chemical Composition of Spinach and Soil Properties. *J. Plant Nutr.* 27, 1635–1651. doi: 10.1081/PLN-200026005
- Magurran, A. E. (ed.). (1988). "Why diversity?," in *Ecological diversity and its measurement* (Dordrecht: Springer), 1–5. doi: 10.1007/978-94-015-7358-0
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Monnier, G., Stengel, P., and Fiés, J. C. (1973). Une méthode de mesure de la densité apparente de petits agglomérats terreux. Application à l'analyse des systèmes de porosités du sol. *Ann. Agron.* 24, 533–545.
- Morel, J. L., Chenu, C., and Lorenz, K. (2015). Ecosystem services provided by soils of urban, industrial, traffic, mining, and military areas (SUTMAs). *J. Soils Sediments* 15, 1659–1666. doi: 10.1007/s11368-014-0926-0

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2022.884134/full#supplementary-material>

- Oades, J. M. (1984). Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76, 319–337.
- Pey, B., Cortet, J., Capowiez, Y., Nahmani, J., Walleau, F., and Schwartz, C. (2014). Technosol composition affects *Lumbricus terrestris* surface cast composition and production. *Ecol. Eng.* 67, 238–247. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.03.039
- Pey, B., Cortet, J., Walleau, F., Cheymor, K., and Schwartz, C. (2013). Structure of earthworm burrows related to organic matter of a constructed Technosol. *Geoderma* 202–203, 103–111. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.03.010
- Pruvost, C., Mathieu, J., Numan, N., Gilon, A., Pando, A., Lerch, T. Z., et al. (2020). Tree growth and macrofauna colonization in Technosols constructed from recycled urban wastes. *Ecol. Eng.* 153:105886. doi: 10.1016/j.ecoleng.2020.105886
- Romanya, J., and Rovira, P. (2009). Organic and inorganic P reserves in rain-fed and irrigated calcareous soils under long-term organic and conventional agriculture. *Geoderma* 151, 378–386. doi: 10.1016/j.geoderma.2009.05.009
- Schad, P. (2018). Technosols in the World Reference Base for Soil Resources – history and definitions. *Soil Sci. Plant Nutr.* 64, 138–144. doi: 10.1080/00380768.2018.1432973
- Senapati, B. K., Lavelle, P., Giri, S., Pashanasi, B., Alegre, J., Decaens, T., et al. (1999). "In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems," in *Earthworm management in tropical agroecosystems*, eds P. Lavelle, L. Brussaard, and P. Hendrix (Wallingford: CAB International), 199–237.
- Séré, G., Schwartz, C., Ouyraud, S., Renal, J.-C., Walleau, F., Villemin, G., et al. (2010). Early pedogenic evolution of constructed Technosols. *J. Soils Sediments* 10, 1246–1254. doi: 10.1007/s11368-010-0206-6
- Stockley, J. (2020). Cash cropping worms: how the *Lumbricus terrestris* bait worm market operates in Ontario, Canada. *Geoderma* 363:114128. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.114128
- Swilling, M. (2011). Reconceptualizing urbanism, ecology and networked infrastructures. *Soc. Dyn.* 37, 78–95. doi: 10.1080/02533952.2011.569997
- Tang, C., and Turner, N. C. (1999). The influence of alkalinity and water stress on the stomatal conductance, photosynthetic rate and growth of *Lupinus angustifolius* L. and *Lupinus pilosus* Murr. *Aust. J. Exp. Agric.* 39, 457–464.
- United Nations [UN] (2019). *World Urbanization Prospects 2018: Highlights* (Population Division No. ST/ESA/SER/A/421). United Nations, Department of Economic and Social Affairs: New York, NY.
- Valentin, C., and Bresson, L. M. (1998). "Soil Crusting," in *Methods for Assessment of Soil Degradation, Advances in Soil Science*, eds R. Lal, W. H. Blum, C. Valentine, and B. A. Stewart (Boca Raton, Fla: CRC Press), 89–107.
- van Groenigen, J. W., Lubbers, I. M., Vos, H. M. J., Brown, G. G., De Deyn, G. B., and van Groenigen, K. J. (2014). Earthworms increase plant production: a meta-analysis. *Sci. Rep.* 4:6365. doi: 10.1038/srep06365
- Virto, I., Antón, R., Apestegua, M., and Plante, A. (2018). "Role of Carbonates in the Physical Stabilization of Soil Organic Matter in Agricultural Mediterranean Soils," in *Soil Management and Climate Change*, eds M. Muñoz and R. Zornoza (Amsterdam: Elsevier), 121–136. doi: 10.1016/B978-0-12-812128-3.00009-4
- Walsh, D., McIlrae, I., Zirngibl, R., Chawla, S., Zhang, H., Allieri, A., et al. (2019). Generation rate and fate of surplus soil extracted in New York City. *Sci. Total Environ.* 650, 3093–3100. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.09.284
- Yep, B., and Zheng, Y. (2019). Aquaponic trends and challenges – A review. *J. Clean. Prod.* 228, 1586–1599. doi: 10.1016/j.jclepro.2019.04.290
- Yilmaz, D., Cannavo, P., Séré, G., Vidal-Beaudet, L., Legret, M., Damas, O., et al. (2018). Physical properties of structural soils containing waste materials to achieve urban greening. *J. Soils Sediments* 18, 442–455. doi: 10.1007/s11368-016-1524-0
- Zasada, I. (2011). Multifunctional peri-urban agriculture—A review of societal demands and the provision of goods and services by farming. *Land Use Policy* 28, 639–648. doi: 10.1016/j.landusepol.2011.01.008

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's Note: All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2022 Anzueto, Pando-Bahson, Hartmann, Arout-Boukbidia, Desjardins and Lerch. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.