

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT AGRO MONTPELLIER ET DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA

UMR Éco&Sols

Traits fonctionnels des nématodes bactérivores du sol : leurs rôles pour optimiser le recyclage du phosphore et son utilisation par les plantes

Présentée par Margot BRONDANI

Le 9 décembre 2024

Sous la direction de Jean TRAP, Claude PLASSARD et Mickaël HEDDE

Devant le jury composé de

Jean TRAP, HDR, Chargé de Recherche, IRD UMR Éco&Sols

Mickaël HEDDE, HDR, Directeur de Recherche, INRAE UMR Éco&Sols

Cécile VILLENAVE, HDR, Responsable scientifique, ELISOL Environnement

Laurent AUGUSTO, HDR, Directeur de Recherche, UMR ISPA

Brigitte BRUNEL, HDR, Professeure, L'institut Agro Montpellier UMR Éco&Sols

Nabil MAJDI, HDR, Chargé de Recherche, Universität Bielefeld

Chiara PISTOCCHI, Professeure associée, L'institut Agro Montpellier UMR Éco&Sols

Claude PLASSARD, HDR, Directrice de Recherche, INRAE UMR Éco&Sols

Directeur de thèse

Encadrant de thèse

Rapporteuse

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Membre invité

Membre invité



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

 L'INSTITUT
agro Montpellier

« Si je vous ai raconté ces détails sur l'astéroïde B 612 et si je vous ai confié son numéro, c'est à cause des grandes personnes. Les grandes personnes aiment les chiffres. Quand vous leur parlez d'un nouvel ami, elles ne vous questionnent jamais sur l'essentiel. Elles ne vous disent jamais : « Quel est le son de sa voix ? Quels sont les jeux qu'il préfère ? Est-ce qu'il collectionne les papillons ? » Elles vous demandent : « Quel âge a-t-il ? Combien a-t-il de frère ? Combien pèse-t-il ? Combien gagne son père ? » Alors seulement elles croient le connaître. Si vous dites aux grandes personnes : « J'ai vu une belle maison en briques roses, avec des géraniums aux fenêtres et des colombes sur le toit... », elles ne parviennent pas à s'imaginer cette maison. Il faut leur dire : « J'ai vu une maison de cent mille francs. » Alors elles s'écrient : « Comme c'est joli ! »

Ainsi, si vous leur dites, « La preuve que le petit prince a existé c'est qu'il était ravissant, qu'il riait et qu'il voulait un mouton. Quand on veut un mouton, c'est la preuve qu'on existe », elles hausseront les épaules et vous traiteront d'enfant ! Mais si vous leur dites : « La planète d'où il venait est l'astéroïde B 612 », alors elles seront convaincues, et vous laisseront tranquille avec leurs questions. Elles sont comme ça. Il ne faut pas leur en vouloir. Les enfants doivent être très indulgents envers les grandes personnes. »

Antoine de Saint-Exupéry, Le Petit Prince

Résumé

Bien que le phosphore soit essentiel pour la croissance végétale, sa faible biodisponibilité dans les sols représente une contrainte majeure en agriculture. Pour compenser cette carence, l'agriculture conventionnelle se repose sur l'utilisation d'engrais minéraux phosphatés, dont les réserves s'épuisent et l'usage excessif engendre des effets néfastes sur les fonctions du sol et l'environnement. Le sol contient de grandes quantités de phosphore organique qui ne sont pas directement accessibles aux plantes. Développer des stratégies permettant aux végétaux d'accéder à ces réserves pourrait constituer une alternative durable. Les microorganismes et leurs prédateurs jouent un rôle essentiel dans la disponibilité du phosphore à travers la boucle microbienne du sol. En consommant les bactéries, les organismes bactériovores régulent ces processus et libèrent les nutriments séquestrés dans la biomasse microbienne, les rendant ainsi accessibles aux plantes. Les nématodes bactériovores des sols sont des acteurs clés de la boucle microbienne du sol en raison de leur abondance et de leur omniprésence. Ils stimulent l'activité et le renouvellement de la biomasse microbienne, augmentant ainsi la concentration de phosphore dans les plantes. Cependant, ils peuvent avoir des effets variables, positifs ou nuls, sur la minéralisation du phosphore dans le sol, sans que les facteurs de contrôle aient été clairement identifiés. Jusqu'à présent, les études n'ont examiné qu'une seule espèce de nématode à la fois, ce qui rend difficile d'établir une réponse générale. L'influence des nématodes sur les processus du sol implique également de se concentrer sur leurs caractéristiques fonctionnelles, c'est-à-dire les traits fonctionnels. Malgré la diversité des formes et des fonctions des nématodes, les approches basées sur leurs traits fonctionnels ont été peu utilisées jusqu'à présent. L'objectif de cette thèse est d'identifier les mécanismes par lesquels les nématodes bactériovores augmentent la disponibilité du phosphore dans le sol grâce au recyclage du phosphore organique, et de caractériser les conséquences sur la croissance et la nutrition des plantes à l'aide d'une approche basée sur les traits. La première partie de la thèse porte sur la caractérisation de l'effet global des nématodes bactériovores, à l'aide d'une méta-analyse, sur les fonctions clés des écosystèmes terrestres, notamment la croissance et l'activité microbiennes, le recyclage des nutriments et les effets sur la croissance et la nutrition des plantes. La deuxième partie de la thèse est consacrée à la caractérisation des effets spécifiques des espèces de nématodes bactériovores sur les fonctions du sol et de la plante, notamment le recyclage du phosphore à partir de sources organiques. Une approche combinant l'identité des nématodes bactériovores, leur stratégie démographique et leurs traits fonctionnels a été adoptée pour déterminer lequel de ces éléments explique le mieux leurs effets sur le recyclage du phosphore. Une expérience en conditions contrôlées a suivi la croissance et la nutrition du pin maritime en présence de huit genres de nématodes bactériovores dans un sol argileux. La troisième partie porte sur l'identification des mécanismes par lesquels les nématodes bactériovores influencent la minéralisation du phosphore organique et la disponibilité du phosphore pour les plantes. Une expérience en conditions contrôlées a été menée pour suivre la minéralisation dans un sol sableux enrichi en isotope ^{18}O , en présence de deux nématodes bactériovores. Enfin, la dernière partie de la thèse propose une discussion des résultats obtenus dans les différents chapitres et des perspectives de recherche pour améliorer notre compréhension du rôle des nématodes bactériovores dans les fonctions écosystémiques.

Abstract

Although phosphorus is essential for plant growth, its low bioavailability in soils represents a major constraint in agriculture. To compensate for this deficiency, conventional agriculture relies on the use of mineral phosphate fertilizers, whose reserves are being depleted and whose excessive use has detrimental effects on soil functions and the environment. The soil contains large quantities of organic phosphorus that are not directly accessible to plants. Developing strategies to allow plants to access these reserves could constitute a sustainable alternative. Microorganisms and their predators play an essential role in the availability of phosphorus through the soil microbial loop. By consuming bacteria, bacterivorous organisms regulate these processes and release the nutrients sequestered in the microbial biomass, making them accessible to plants. Soil bacterivorous nematodes are key players in the soil microbial loop due to their abundance and ubiquity. They stimulate the activity and turnover of the microbial biomass, thus increasing the concentration of phosphorus in plants. However, they can have variable, positive or null, effects on the mineralization of phosphorus in the soil, without the controlling factors having been clearly identified. So far, studies have only examined one nematode species at a time, making it difficult to establish a general response. The influence of nematodes on soil processes also involves focusing on their functional characteristics, *i.e.* functional traits. Despite the diversity of nematode forms and functions, trait-based approaches have been little used so far. The objective of this thesis is to identify the mechanisms by which bacterivorous nematodes increase the availability of phosphorus in the soil through the recycling of organic phosphorus, and to characterize the consequences on plant growth and nutrition using a trait-based approach. The first part of the thesis focuses on the characterization of the overall effect of bacterivorous nematodes, using a meta-analysis, on the key functions of terrestrial ecosystems, in particular microbial growth and activity, nutrient recycling and the effects on plant growth and nutrition. The second part of the thesis is dedicated to the characterization of the specific effects of bacterivorous nematode species on soil and plant functions, particularly the recycling of phosphorus from organic sources. An approach combining the identity of bacterivorous nematodes, their demographic strategy and their functional traits was adopted to determine which of these elements best explains their effects on phosphorus recycling. A controlled experiment followed the growth and nutrition of maritime pine in the presence of eight genera of bacterivorous nematodes in a clay soil. The third part deals with the identification of the mechanisms by which bacterivorous nematodes influence the mineralization of organic phosphorus and the availability of phosphorus for plants. A controlled experiment was conducted to monitor mineralization in a sandy soil enriched with ^{18}O isotope, in the presence of two bacterivorous nematodes. Finally, the last part of the thesis proposes a discussion of the results obtained in the different chapters and research perspectives to improve our understanding of the role of bacterivorous nematodes in ecosystem functions.

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement Jean Trap et Claude Plassard, mes directeurs de thèse, ainsi que Mickaël Hedde, mon encadrant. Leur soutien et leur disponibilité tout au long de ces trois années ont été essentiels pour mener à bien ce projet. Leurs conseils et leur expertise m'ont aidée à relever de nombreux défis et à approfondir mes connaissances. Leur confiance et leur accompagnement m'ont permis de vivre une expérience enrichissante, autant sur le plan scientifique que personnel. Je les remercie également, ainsi que Chiara Pistocchi, pour leur aide précieuse dans la rédaction de ce manuscrit, qui a bénéficié de leurs relectures et de leurs remarques constructives.

Je remercie également Laurent Cournac, directeur de l'UMR Éco&Sols, ainsi qu'Isabelle Bertrand et Christophe Jourdan, directrice et directeur adjoints de l'unité, pour m'avoir offert la possibilité de réaliser ma thèse au sein de cette structure.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux membres du jury, Cécile Villenave, Laurent Augusto, Brigitte Brunel, Nabil Majdi et Chiara Pistocchi, pour l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant d'évaluer mon travail de thèse, ainsi que pour nos échanges enrichissants et leurs critiques bienveillantes et constructives sur mon travail.

Un remerciement chaleureux à Stefan Hättenschwiller, Juliana Almario et Agnès Robin, membres de mon comité de thèse, pour leur présence bienveillante et leurs conseils précieux tout au long de mon parcours.

Ma gratitude va également au personnel technique de l'UMR Éco&Sols : Josiane Abadie, Laurie Amenc, Gabrielle Daudin, Damien Dezette, Aline Personne, Nancy Rakotondrazafy, Carlos Trives, Didier Rocheteau et Cyril Versavel. Leur expertise et leur disponibilité ont été essentielles au bon déroulement de mes expérimentations et ont considérablement facilité la réalisation de mes travaux. Je remercie aussi Federica Tamburini, chercheuse à l'ETH Zürich, ainsi que Nicolas Patris, ingénieur à HydroSciences Montpellier, pour m'avoir accueillie au sein de leur laboratoire et supervisée lors des analyses isotopiques.

Je souhaite également remercier tous mes collègues de l'UMR Éco&Sols et toutes les personnes avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer et d'échanger au cours de ces trois années. Leur soutien et leurs partages d'expertise ont enrichi cette expérience, tant sur le plan scientifique que personnel.

Un grand merci également aux étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer : Remi Arassus, Maëlle Maestrali et Léa Bataille. Leur implication, leur rigueur, leur gentillesse et la

bienveillance qu'ils ont montrées ont rendu ces premières expériences d'encadrement très enrichissantes.

Enfin, je remercie du fond du cœur mon père Vincent, ma mère Nathalie, mes frères Armand et Constant, mes grands-parents Giuseppe et Béatrice, ainsi que mes ami.e.s : Ludivine, Marie, Maxime, Nicolas, Charlotte, Camille, Aurore, Léa, Charles, Valentin, Célia, Aurélien, et tous ceux qui m'ont soutenue de près ou de loin au cours de ces trois années. Merci pour votre présence dans les moments de joie comme dans les périodes de doute. Votre soutien a été essentiel pour mener cette thèse à bien, et elle n'aurait sûrement pas été la même sans vous.

Table des matières

Table des matières	9
Table des figures	13
Table des tables	19
INTRODUCTION GÉNÉRALE	21
Références bibliographiques.....	27
CHAPITRE 1 : Cycle biogéochimique du phosphore et généralités sur les nématodes du sol	29
Présentation du Chapitre 1	31
1. Le phosphore : un élément peu disponible mais essentiel à la vie.....	33
1.1. Importance du phosphore dans les écosystèmes	33
1.2. Formes biogéochimiques et spéciation du phosphore dans le sol	33
1.2.1. <i>Phosphore minéral</i>	33
1.2.2. <i>Phosphore dans la solution du sol</i>	35
1.2.3. <i>Phosphore organique</i>	37
1.3. Processus biogéochimiques impliqués dans le cycle du phosphore	39
1.4. Facteurs biologiques influençant la disponibilité et la biodisponibilité du phosphore dans le sol.....	41
2. Intensifier les processus écologiques du sol comme alternative à la fertilisation phosphatée minérale	44
2.1. Fertilisation minérale phosphatée : enjeux socio-économique et environnementaux	44
2.1.1. <i>Du fumier aux engrais minéraux : historique de la fertilisation phosphatée</i>	44
2.1.2. <i>État des ressources, de la production et de la demande en phosphore minéral</i>	44
2.1.3. <i>Problèmes environnementaux liés à la fertilisation minérale phosphatée</i>	45
2.2. Principes de l'intensification des processus écologiques.....	47
2.3. Mobiliser le phosphore grâce à la boucle microbienne du sol	47
3. Les nématodes bactérovores : acteurs clés de la boucle microbienne du sol	48
3.1. Généralités sur les nématodes	48
3.1.1. <i>Biologie des nématodes</i>	48
3.1.2. <i>Écologie des nématodes</i>	51
3.2. Classifications des nématodes	52
3.2.1. <i>Guildes trophiques</i>	52
3.2.2. <i>Stratégie démographique et classes cp</i>	53
3.2.3. <i>Guildes fonctionnelles et indices nématofauniques</i>	55
3.3. Traits fonctionnels des nématodes bactérovores du sol	57
3.3.1. <i>Intérêt de l'approche fonctionnelle en nématologie des sols</i>	57
3.3.2. <i>Historique de l'utilisation des approches fonctionnelles en nématologie des sols</i>	58
3.3.3. <i>Relations entre les traits des nématodes du sol et leurs contributions aux fonctions écosystémiques</i>	60
3.3.4. <i>Exploration des traits fonctionnels des nématodes bactérovores du sol et de leurs rôles écologiques</i>	61

4. Synthèse du Chapitre 1	64
5. Objectifs et Travail de thèse	66
Références bibliographiques.....	69
CHAPITRE 2 : Fonctions écosystémiques portées par les nématodes bactérivores du sol.....	83
Présentation du Chapitre 2	85
1. Introduction	91
2. Methods.....	94
2.1. Global approach	94
2.2. Literature search	94
2.3. Inclusion criteria and data collection	96
2.4. Statistical analyses.....	97
3. Functional roles of soil bacterivorous nematodes	98
3.1. Bacterivorous nematodes are reservoirs of carbon and nutrients	98
3.2. Bacterivorous nematodes as promoters of microbial biomass.....	100
3.3. Bacterivorous nematodes as stimulators of microbial activity.....	103
3.4. Bacterivorous nematodes as degrading agents of soil contaminants.....	105
3.5. Bacterivorous nematodes as regulators of bacterial community	105
3.6. Bacterivorous nematodes as promoters of nutrient cycling	107
3.7. Bacterivorous nematodes as promoters of plant nutrition	110
3.8. Bacterivorous nematodes as promoters of plant growth.....	111
3.9. Bacterivorous nematodes as regulators of root traits.....	112
3.10. Bacterivorous nematodes as promoters of plant mutualistic symbiosis	114
3.11. Bacterivorous nematodes as regulators of soil and plants pathogens	115
3.12. Bacterivorous nematodes as regulators of carbon sequestration	116
3.13. Bacterivorous nematodes as supporters of functional stability	117
4. Conclusion and Perspectives.....	117
Supplementary Materials	119
Synthèse du Chapitre 2	123
Références bibliographiques.....	125
CHAPITRE 3 : Variabilité intra-gilde de l'effet de huit espèces de nématodes bactérivores sur les fonctions de la plante.....	141
Présentation du Chapitre 3	143
1. Introduction	149
2. Material and Methods	151
2.1. Plant material.....	151
2.2. Nematode strains	151
2.3. Nematode traits	151
2.4. Soil preparation	152
2.5. Experimental device and design	152
2.6. Plant analyses at the end of the experiment	153
2.7. Soil nematode and microbial analyses	153

2.8. Statistical analyses.....	155
2.8.1. Assessing the effects of nematode species.....	155
2.8.2. Assessing the effects of “cp” classes.....	155
2.8.3. Assessing the effects of nematode traits.....	156
2.8.4. Assessing the direct versus indirect effects of nematodes using Structural Equation Modeling (SEM).....	156
2.8.5. Additional analyses.....	157
3. Results.....	157
3.1. Density of nematodes at the end of the experiment.....	157
3.2. Plant biomass and nutrition.....	158
3.3. Root traits.....	161
3.4. Soil bacterial community composition.....	161
3.5. Biological metrics fitting the effects of nematodes on plant functions and soil bacterial community.....	163
3.6. Direct <i>versus</i> indirect effects of nematodes on plant nutrition using SEM.....	164
4. Discussion.....	166
4.1. Density of nematodes at the end of the experiment.....	166
4.2. Are the effects of nematodes on plant growth and nutrition direct or related to bacterial community composition?.....	166
4.3. Bacterial-feeding nematodes and root ramification: the non-nutritional hypothesis.....	168
4.4. Traits surpass cp classes and species identity to fit nematode-functions relationships.....	169
5. Limits and perspective.....	170
Supplementary Informations.....	171
Synthèse du Chapitre 3.....	179
Références bibliographiques.....	181
CHAPITRE 4 : Augmentation de la disponibilité en phosphore induite par les nématodes bactérivores : les mécanismes impliqués.....	191
Présentation du Chapitre 4.....	193
1. Introduction.....	199
2. Material and Methods.....	201
2.1. Site description and soil sampling.....	201
2.2. Soil preparation.....	201
2.3. Nematode species.....	202
2.4. Experimental design and sampling.....	202
2.5. Chemical and biological analyses of the soil.....	203
2.5.1. Soil properties and phosphatase activity.....	203
2.5.2. Oxygen isotopic values in soil water and phosphate.....	204
2.5.3. Soil nematode analyses.....	205
2.5.4. Soil microbial analyses.....	206
2.6. Statistical analysis.....	207
3. Results.....	207
3.1. Nematode density.....	207
3.2. Nitrogen pools and labile carbon in soil.....	209

3.3. Soil phosphorus pools and $\delta^{18}\text{O}-\text{P}_{\text{mic}}$	211
3.4. Phosphatase activity	213
3.5. ^{18}O incorporation and $\delta^{18}\text{O}-\text{P}_{\text{mic}}$ distance to $\delta^{18}\text{O}-\text{P}_{\text{eq}}$	213
3.6. Bacterial community composition	214
4. Discussion	216
4.1. Nematode population dynamics through incubation	216
4.2. Mineralization of organic N and P in soil.....	217
4.2.1. <i>Phosphorus mineralization and phosphatase activity</i>	217
4.2.2. <i>Nitrogen mineralization</i>	219
4.3. Do bacterivorous nematodes enhance the mineralization of organic P through the promotion of organic P hydrolysis or by stimulating intracellular microbial turnover?	220
4.4. Bacterial community composition	221
5. Conclusion: Does nematode diet responsible for their functional roles?	222
Synthèse du Chapitre 4	225
Références bibliographiques.....	227
DISCUSSION GÉNÉRALE, PERSPECTIVES ET CONCLUSION	237
1. Synthèse des résultats et validation des hypothèses	239
1.1. Quantification des fonctions écosystémiques portées par les nématodes bactérivores du sol	239
1.2. Variabilité intra-gilde de l'effet des nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et de la plante	240
1.3. Mécanismes impliqués dans l'augmentation de la disponibilité en P induite par les nématodes bactérivores	241
2. Perspectives de recherche	242
2.1. Flexibilité du régime alimentaire des nématodes bactérivores	243
2.2. Microbiomes des nématodes bactérivores : préférences alimentaires et régulation des communautés microbiennes du sol	243
2.3. Traits racinaires des plantes : effets nutritionnels ou hormonaux des nématodes bactérivores ?	244
2.4. Dynamiques des populations, seuil de densité et temporalité des effets des nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et de la plante	245
2.5. Effet de la disponibilité en phosphore sur les communautés de nématodes du sol et conséquences sur les fonctions du sol et de la plante	246
2.6. Assemblage d'espèces : la complexification des modèles d'étude pour une gestion durable de la fertilité des sols à long terme	247
2.7. Une autre approche fonctionnelle en nématologie des sols : une voie prometteuse pour mieux comprendre le rôle des nématodes bactérivores dans les écosystèmes.....	248
3. Conclusion Générale	248
Références bibliographiques.....	251

Table des figures

Figure 1. Représentation simplifiée du cycle du P et des processus de transformation dans le sol (modifié d'après Burns & Slater, 1982 dans McBeath, 2006). Pi : P inorganique, Po : P organique, Pm : P minéral. Les différents processus impliqués sont : altération des minéraux primaires (1), précipitation (2), dissolution et solubilisation (3), adsorption (4), désorption (5), immobilisation (6), minéralisation (7), prédation (8), lyse cellulaire (9), humification (10), dégradation (11), assimilation du Pi par les racines (12) et décomposition, dégradation (13).	34
Figure 2. Spéciation des ions orthophosphates (exprimés en fraction molaire du P total) dans la solution du sol en fonction du pH (Hinsinger, 2001).	36
Figure 3. Diagramme des formes de Po du sol (d'après Huang <i>et al.</i> , 2017). Myo-, scyllo-, D-chiro- et néo- sont quatre formes isomériques d'inositol phosphates ; ADN : acide désoxyribonucléique ; ARN : acide ribonucléique ; AEP : acide 2-aminoéthylphosphonique ; ADP : adénosine diphosphate ; ATP : adénosine triphosphate.	38
Figure 4. A. Courbe indicative du pic de production de P. Les points noirs représentent la production annuelle de phosphore observée, et la ligne rouge la production annuelle de phosphore modélisée d'après la production actuelle (Cordell <i>et al.</i> , 2009a). B. Distribution des réserves mondiales en roches phosphatées par les pays en 2024 (d'après U.S. Geological Survey, 2024).	45
Figure 5. Schéma conceptuel de la boucle microbienne du sol induite par les nématodes bactériophages. Les boîtes vertes représentent les organismes vivants interagissant au sein de la boucle microbienne du sol ; les boîtes jaunes, les différents pools de P faiblement disponibles pour les plantes, et les boîtes bleues, le pool de P disponible pour les plantes dans la solution du sol sous forme d'ions. Les flèches en pointillé et les flèches pleines correspondent aux flux liés au cycle du C et du P, respectivement, et les termes en italiques indiquent le nom des processus liés aux différents flux.	48
Figure 6. Photographie au microscope optique d'un individu femelle appartenant à la famille des Panagrolaimidae (© Eco&Sols).	49
Figure 7. Cycle de vie de <i>Caenorhabditis elegans</i> à 22 °C (©WormAtlas).	50
Figure 8. Distribution mondiale de l'abondance des nématodes des sols (van den Hoogen <i>et al.</i> , 2019).	51

Figure 9. Classification des nématodes en fonction de leurs pièces buccales. a : bactérivores, b : fongivores, c : herbivores, d : carnivores et e : omnivores. Ed Zaborski, Université de l'Illinois.	53
Figure 10. A. Les 16 guildes fonctionnelles des nématodes libres du sol en fonction des groupes trophiques et des stratégies de vie. B. Guildes fonctionnelles de nématodes du sol caractérisées par leurs habitudes alimentaires (groupe trophique) et par leurs caractéristiques d'histoire de vie exprimées le long d'une échelle colonisateur-persistant (d'après Ferris <i>et al.</i> , 2001).	56
Figure 11. A. Représentation des différentes morphologies d'œsophages au sein du groupe des bactérivores. B. Micrographies électroniques à balayage de la région des lèvres de femelles de Cephalobidae (le numéro de l'isolat suit l'espèce). (A) <i>Eucephalobus</i> sp., (B) <i>Pseudacrobeles</i> sp., (C) <i>Zeldia punctata</i> , (D) <i>Zeldia</i> sp., (E) <i>Acromoldavicus mojaviensis</i> , (F) <i>Nothacrobeles borregi</i> , (G) <i>Cervidellus doorsselaeri</i> , (H) <i>Cervidellus alutus</i> , (I) <i>Acrobeles</i> sp. (Nadler <i>et al.</i> , 2006).	62
Figure 12. A. Morphologie des Rhabditida illustrée par les quatre infra-ordres les plus courants : Panagrolaimomorpha, Cephalobomorpha, Diplogasteromorpha et Rhabditomorpha. A. Stoma et ses sections ; B. Pharynx et ses sections ; C. Région caudale mâle (Manzanilla-Lopez <i>et al.</i> , 2012).	63
Figure 13. A. Phylogenetic tree of bacterivorous nematodes (source Open Tree of Life) with example of mouth shapes. B. Different pharynx types found in bacterivorous nematode taxa.	93
Figure 14. PRISMA flow diagram of the meta-analysis.	95
Figure 15. A. Number of studies included in the meta-analysis (total and per criteria). B. Mean effect size of bacterivorous nematodes on soil and plant functions. The total number of observations and studies for one summary effect size are indicated on the left and right side of the slash symbol, respectively. Values are the mean $\pm$ 95% confidence intervals. Green rounds indicate significant positive effects at the 5% threshold. Grey circles are not significantly different from zero. Soil available N content and available P content refers, respectively, to ammonium + nitrate content and P Olsen content.	99
Figure 16. Mechanisms involved in microbial compositional shift under BN grazing. Direct trophic effects included passive selection such as contact probability, preferential choice or bacterial traits-selection (size-selectivity). Active selection is a potential mechanism but appears unlikely at our current knowledge. Indirect effects correspond to (i) dispersion of bacterial cells by BN through defecation or by phoretic transport and (ii) through excretion of nutrients and defecation of labile carbon.	107

Figure S17. Funnel plots showing publication bias in meta-analyses of treatment effects on various soil and plant functions. Each red dot represents an individual study, with the y-axis showing the standard error and the x-axis representing the effect size. The white areas indicate confidence zones. The parameters analyzed include: A. microbial biomass, B. microbial respiration, C. soil mineral N content, D. soil available P content, E. shoot biomass, F. total plant biomass, G. shoot N content, H. root N amount, I. shoot P amount, and J. root P amount. 121

Figure 18. Nematode density (number of individuals per g of dry soil) at the end of the experiment (50 days). The bars and whiskers correspond to mean and standard error (n = 5), respectively. Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 8 species of nematodes added: « Osc »: *Oscheius akosreti*; « Bre »: *Brevibucca* sp.; « Dip »: *Diploscapter* sp.; « Pan »: *Panagrellus redivivus*; « Pri »: *Pristionchus pacificus*; « Acr »: *Acrobelloides butschlii*; « Zel »: *Zeldia* sp.; « Cep »: *Cephalobus* sp. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Letters (a, b, c and d) indicate significant paired t-test comparison at 5% threshold after one-way ANOVA. 158

Figure 19. Effect of nematode treatments on plant biomass (A), shoot:root ratio (B), total plant amount of N (C) and P (D). The bars and whiskers correspond to mean and standard error (n=5), respectively. Nematode treatments are the same as in Figure 18. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Horizontal black dashed lines correspond to average initial N and P amounts in seeds. Letters (a, b, c and d) indicate significant pairwise comparison at 5% threshold after one-way ANOVA. 159

Figure 20. Violin plot of (A) total plant N amount and (B) total plant P amount according to life strategy cp classes. The black circle and whiskers correspond to mean and standard deviation, respectively. Letters (a and b) indicates significant differences at 5% threshold after t test. 160

Figure 21. Major Axis Regression (MAR) between recycled organic N and P rate expressed in percentage between net amounts of N or P accumulated in plants and initial amount of N (glutamate) and P (phytate) supplied in the microcosm according to nematode treatments. The black line is the regression line and the grey dotted lines correspond to 95% confidence interval. 160

Figure 22. Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) with Bray-Curtis distance on soil bacterial composition. Clusters of individual scores by cp classes (A) or by nematode species (B). 162

Figure 23. Relationships between soil bacterial community composition (response variables) and nematode traits (explicative variables). (A) PLS-regression parameters (R^2 , Q^2 , VIP). The scores of species on the two dimensions from the NMDS were used as response variables.

Linear regression (black line) between observed and predicted distance among communities on the first dimension (B) and the second dimension (C). The grey area corresponds to the 95% confidence interval..... 164

Figure 24. Structural equation modelling estimate using the maximum likelihood method on our a priori model (see Figure S26). The hypothesized causal structure included four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root architecture (RA)” and “plant N and P nutrition (PN)”. BFN was proxied by the maximal width of procorpus, the ratio c and the ability to produce dauer larvae. For BC, we selected the effective number of taxonomic richness, Shannon and Simpson indices (Hill numbers $q = 0, 1$ and 2 , respectively) of the bacterial taxa significantly associated to nematode species and the first axis of a Principal Component Analysis performed on the whole bacterial community. RD was proxied by root area, the number of tips and cross. Total N and P accumulated in plant were used as manifest variables to construct the PN latent variable. Standardized path coefficients are shown between parentheses. Grey and black arrows indicate non-significant and significant cause-effect relationships, respectively. The grey box includes the fit measures, Chi-square and its probability level (p -value), the Comparative Fit Index (CFI), the Tucker-Lewis index (TLI), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and its probability level (p -value). 165

Figure S25. Microscopic images of the anterior end of the eight bacterial-feeding nematodes species used in the experimental study, *i.e.*, (A) *Acrobelloides butschlii* (DWF1107), (B) *Brevibucca* sp. (SB261), (C) *Cephalobus* sp. (PS1197) (D) *Diploscapter* sp. (JU359), (E) *Oscheius akosreti* (CEW1), (F) *Panagrellus redivivus* (PS1163), (G) *Pristionchus pacificus* (PS312) and (H) *Zeldia* sp. (DWF1701). The black line indicates the scale (100 μ m)..... 171

Figure S26. A priori model tested with latent variables shown in ellipses and observed variables shown in rectangles. Our hypothesized causal structure included four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root growth (RG)” and “plant nutrition (PN)”. Because we manipulated nematode species in this experiment, the latent BFN variable was an exogenous variable in the model; yet the other constructs were endogenous variables. The model implies that bacterial-feeding nematodes can affect plant nutrition directly through the supply of available N and P (arrows 1, *e.g.* excretion) or indirectly through the soil bacterial community composition (arrows 2 and 3, *e.g.* selection feeding of active N- and P-mineralizing bacteria). These relationships (arrows 1, 2 and 3) suppose that nematodes increase nutrient availability for plant without inducing more root growth, *i.e.*, higher nutrient-acquisition efficiency. However, nematodes may affect plant nutrition also by improving root growth, either directly by the supply of excreted compounds supporting high root growth (arrows 4 and 6) either

indirectly through shift in bacterial composition (arrows 5 and 6). Arrows indicate cause-effect relationships. 173

Figure S27. Principal Component Analyses (first two axes) on nematode traits. Nematode taxa are *Oscheius akosreti* (Osc), *Brevibucca* sp. (Bre), *Diploscapter* sp. (Dip), *Panagrellus redivivus* (Pan), *Pristionchus pacificus* (Pri), *Acrobelloides butschlii* (Acr), *Zeldia* sp. (Zel) and *Cephalobus* (Cep). The traits are: body length (bo_lg), body width (bo_wd), mouth length (mo_lg), mouth width (mo_wd), the maximal width of the procorpus (pc_wd), the basal bulb length (bb_lg) and width (bb_wd), the demanian ratios a (body length relative to body width), b (pharynx length relative to body length), c (whole digestive tract length relative to body length), c' (tail length relative to body width at tail position), e (pharynx length relative to the length of the whole digestive tract) and V (relative vulva position to body anterior), the presence of a glottoid apparatus (ar_ga), minute teeth (ar_mt), denticles (ar_dt) or warts (ar_wa), the ability to produce dauer larvae (dauer) and the egg size relative to adult size (egg). 175

Figure S28. Root branching (number of tips per root length) and the distribution (slope of the line) of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes at the end of the experiment (50 days). The bars and whiskers correspond to mean and standard error (n=5), respectively. Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 8 species of nematodes added: « Osc »: *Oscheius akosreti*; « Bre »: *Brevibucca* sp.; « Dip »: *Diploscapter* sp.; « Pan »: *Panagrellus redivivus*; « Pri »: *Pristionchus pacificus*; « Acr »: *Acrobelloides butschlii*; « Zel »: *Zeldia* sp.; « Cep »: *Cephalobus* sp. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. The letter “a” indicate non-significant pairwise comparison at 5% threshold after one-way ANOVA according to the ‘predictmeans’ function. 177

Figure 29. Nematode density (number of individuals per g of dry soil) according to nematode treatments and microcosm sampling date (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison. 208

Figure 30. Dissolved organic C (A), dissolved organic N (B), ammonium-N (C) and nitrate-N (D) content in mg of C or N per Kg of dry soil according to nematode treatments and incubation duration (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental

data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison... 210

Figure 31. P Olsen (A), Pi resin (B), microbial P biomass (C) content in soil, expressed in mg kg⁻¹ of dry soil, and $\delta^{18}\text{O}$ of microbial P biomass (D), expressed in ‰, according to nematode treatments and incubation duration (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Black dashed line indicated soil P Olsen initial amount and different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison..... 212

Figure 32. Km (A) and V_{max} (B) of soil phosphatases according to nematode treatments after 28 days of incubation. The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 5). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison..... 213

Figure 33. Incorporation of ¹⁸O in P_{mic} (A) and distance to $\delta^{18}\text{O}$ -P_{eq} (B) according to nematode treatments after 14 and 50 days of incubation. The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 5). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison... 214

Figure 34. Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) with Bray-Curtis distance on soil bacterial composition. Clusters of individual scores by nematode treatments (Nematode) and incubation duration (Duration). 215

Table des tables

Table 1. Quelques traits fonctionnels des nématodes du sol, interprétations écologiques et pertinence fonctionnelle (modifié d'après Zhang <i>et al.</i> , 2024).	61
Table 2. Results of the meta-regressions for soil and plant functions according to moderators.	101
Table 3. Bacterivorous nematodes effect on enzymatic activity.	103
Table 4. Effects of bacterivorous nematodes on plant root traits. Significant positive effects between control and treatment groups are indicated by "+", while significant negative effects are indicated by "-" and "n.s." represents non-significant effects.	113
Table S5. List of studies included in the meta-analysis.	119
Table 6. Mean (se) of root parameters (length, area, tips and forks) according to nematode treatments.	161
Table 7. Significant association (function 'multipatt' from 'Indicspecies' package) between the bacterial taxa occurrence and nematode species treatments.	162
Table 8. Fitting linear models for plant variables as responses variables, <i>i.e.</i> , root architecture (root length, root area, number of tips and forks), plant biomass (shoot and root biomass) and plant nutrition (plant N and P amounts) and cp classes, nematode species identity or traits as explicative variables. ADONIS (permutational multivariate analyses of variance using Bray-Curtis distance) or Partial Least Squared (PLS) regression were used.	163
Table 9. Results of statistics (general linear model, GLM).	208
Table 10. Significant association (function 'multipatt' from 'Indicspecies' package) between the bacterial taxa occurrence and nematode species treatments.	215

INTRODUCTION GÉNÉRALE



L'alchimiste découvrant le phosphore par Joseph Wright, 1771

Avec une population mondiale qui devrait atteindre près de 9 milliards d'individus d'ici 2050 (Cohen, 2003), assurer la sécurité alimentaire et éviter la malnutrition est devenu un défi crucial du XXI^e siècle (Burns *et al.*, 2010 ; Lobell *et al.*, 2008 ; McGuire, 2015). Selon la définition établie lors du Sommet mondial de l'alimentation de 1996 par l'Organisation des Nations Unies (ONU) pour l'alimentation et l'agriculture, la sécurité alimentaire signifie que *« toutes les personnes, en tout temps, ont un accès physique et économique à une nourriture suffisante, saine et nutritive pour répondre à leurs besoins alimentaires et à leurs préférences, afin de mener une vie saine et active »*. Il ne s'agit donc pas uniquement d'accroître durablement la production alimentaire, dont la demande devrait doubler d'ici 2050 pour nourrir la population mondiale croissante (Alexandratos & Bruinsma, 2012 ; Keating & Carberry, 2010 ; Pardey *et al.*, 2014 ; Valin *et al.*, 2014), mais aussi de garantir que cette nourriture soit physiquement et économiquement accessible à toutes et à tous. En 2015, l'ONU a fait de la sécurité alimentaire une priorité centrale de son programme de développement durable avec l'adoption des 17 Objectifs de Développement Durable. L'objectif n°2, intitulé *« Faim Zéro »*, met l'accent sur l'élimination de la faim, l'amélioration de la nutrition et la promotion d'une agriculture durable, démontrant l'engagement renouvelé de l'organisation à faire de la sécurité alimentaire une priorité mondiale pour les années à venir.

Pour répondre à la demande alimentaire croissante tout en respectant les Objectifs de Développement Durable, il est primordial de se concentrer sur les ressources qui soutiennent directement la production agricole. Les sols jouent un rôle central dans les agrosystèmes, représentant la base même d'une production alimentaire durable. Outre leur importance pour la croissance des cultures, ils assurent également des services écosystémiques cruciaux comme le recyclage des nutriments, la régulation de l'eau, ainsi que la séquestration du carbone et la régulation du climat – autant d'éléments indispensables à une production alimentaire durable (Dominati *et al.*, 2010 ; Kibblewhite *et al.*, 2008). Néanmoins, la capacité des sols à fournir ces services écosystémiques dépend grandement des communautés biologiques qui y vivent, de leur diversité ainsi que des interactions complexes qu'elles entretiennent entre elles et avec leur environnement (Mikola *et al.*, 2002 ; Turbé *et al.*, 2010). Les sols abritent environ 59% de la biodiversité mondiale (Anthony *et al.*, 2023), comprenant plus d'un million d'espèces et des milliards d'organismes appartenant à des groupes aussi variés que les bactéries, les champignons, les protistes, les nématodes, les acariens, les insectes, les vers de terre et les racines (Bardgett & van der Putten, 2014). Cette biodiversité assure de nombreuses fonctions au sein des écosystèmes terrestres, faisant de sa compréhension une priorité majeure (Eisenhauer *et al.*, 2017). Parmi les organismes du sol, les nématodes jouent des rôles clefs au sein des écosystèmes. Ils assurent notamment, via la boucle microbienne des sols (Clarholm, 1985), la minéralisation des nutriments et la nutrition

de la plante, contribuant ainsi à la croissance végétale et à la productivité. Ils sont également impliqués dans l'apport de carbone dans le sol en stimulant la rhizodéposition (Sundin *et al.*, 1990) et en stimulant l'activité microbienne des sols (Anderson *et al.*, 1978 ; Coleman *et al.*, 1978). Les nématodes peuvent également participer à la régulation des pathogènes et à la dégradation des polluants. Cependant, malgré leur importance capitale, des lacunes persistent dans notre connaissance des interactions complexes entre les organismes du sol et des facteurs susceptibles d'influencer ces interactions (Cameron *et al.*, 2018).

La biodiversité des sols n'est pas exempte de l'extinction massive que connaît la biodiversité mondiale actuelle (Veresoglou *et al.*, 2015). Les sols et les organismes qui les habitent sont confrontés à de nombreuses menaces qui compromettent leur capacité à remplir des fonctions fondamentales. Les activités anthropiques, comme l'intensification agricole, l'expansion urbaine, la fragmentation de l'habitat, la déforestation à grande échelle et l'industrialisation, exercent une pression considérable sur les sols (Aksoy *et al.*, 2017 ; Gardi *et al.*, 2013 ; Orgiazzi *et al.*, 2016 ; Tibett *et al.*, 2020 ; Turbé *et al.*, 2010). Ces pratiques contribuent à une dégradation accélérée des sols, provoquant notamment l'érosion, une perte importante de matière organique, une pollution due à l'utilisation excessive de pesticides et d'engrais, ainsi qu'une compaction résultant de l'emploi intensif de machinerie lourde. De plus, elles entraînent des déséquilibres nutritifs, l'acidification et la salinisation consécutive à une irrigation inadéquate. En parallèle, les changements climatiques, caractérisés par des périodes de sécheresse prolongées, des précipitations excessives et une augmentation du CO₂ atmosphérique, exacerbent ces menaces. Cela favorise des phénomènes tels que la désertification et les inondations, accentuant davantage la vulnérabilité de ces ressources naturelles. Par ailleurs, la fertilisation est une des pratiques affectant le plus la biodiversité des sols (Puissant *et al.*, 2021). Elle est néanmoins indispensable pour répondre aux besoins en nutriments (azote, phosphore et autres éléments majeurs) des cultures. Le phosphore, un élément indispensable pour tous les êtres vivants, très peu disponible et limitant fortement la productivité des cultures, figure parmi les nutriments ciblés par les pratiques de fertilisation. Les pratiques de fertilisation en phosphore peuvent directement influencer négativement les organismes des sols, alors que ces derniers sont potentiellement des acteurs de son recyclage. Il est ainsi essentiel de mettre en place des pratiques de gestion durable de la fertilité des sols qui permettront de préserver leur capacité à soutenir la production alimentaire et le fonctionnement des écosystèmes à long terme.

Dans ce contexte, la présente thèse vise à approfondir notre compréhension du fonctionnement des sols et du rôle des organismes qui y vivent, dans le but de développer des pratiques agricoles plus durables. L'accent est mis plus particulièrement sur les nématodes bactérivores et leurs interactions avec les communautés bactériennes du sol sur la fonction

de recyclage du phosphore organique et l'acquisition du phosphore disponible par la plante. L'objectif est d'étudier principalement le cycle du phosphore, élément indispensable à la croissance et la nutrition des plantes. Le manuscrit est divisé en 4 chapitres. Le **Chapitre 1** présente une revue de la littérature des connaissances actuelles sur le cycle du phosphore, la fertilisation phosphatée et des généralités sur les nématodes du sol. Le **Chapitre 2** présente une méta-analyse portant sur les fonctions écosystémiques assurées par les nématodes bactérivores. Le **Chapitre 3** examine la variabilité des effets des nématodes bactérivores au sein de leur guildes sur les fonctions du sol et de la plante. Le **Chapitre 4** propose d'identifier les mécanismes par lesquels ces nématodes améliorent ces fonctions. Enfin, la dernière partie de la thèse résume les principaux résultats afin de mieux comprendre le rôle des nématodes bactérivores dans l'amélioration des fonctions du sol et de la plante, tout en proposant des perspectives de recherche.

Références bibliographiques

- Aksoy, E., Louwagie, G., Gardi, C., Gregor, M., Schröder, C., & Löhnertz, M. (2017). Assessing soil biodiversity potentials in Europe. *Science of the Total Environment*, 589, 236-249.
- Alexandratos, N., & Bruinsma, J. (2012). World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision. ESA Working paper No. 12-03. Rome, FAO.
- Anderson, R. V., E. T. Elliott, J. F. McClellan, D. C. Coleman, C. V. Cole & H. W. Hunt (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. 3. Biotic interactions of bacteria, amebas, and nematodes. *Microbial Ecology*, 4, 361-371.
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120.
- Bardgett, R. D., & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505-511.
- Burns, A., Gleadow, R., Cliff, J., Zacarias, A., & Cavagnaro, T. (2010). Cassava: the drought, war and famine crop in a changing world. *Sustainability*, 2(11), 3572-3607.
- Cameron, E. K., Martins, I. S., Lavelle, P., Mathieu, J., Tedersoo, L., Gottschall, F., ... & Eisenhauer, N. (2018). Global gaps in soil biodiversity data. *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1042-1043.
- Clarholm, M. (1985). Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry*, 17(2), 181-187.
- Cohen, J. E. (2003). Human population: the next half century. *Science*, 302(5648), 1172-1175.
- Coleman, D. C., R. V. Anderson, C. V. Cole, E. T. Elliott, L. Woods & M. K. Campion (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-380.
- Dominati, E., Patterson, M., & Mackay, A. (2010). A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*, 69(9), 1858-1868.
- Eisenhauer, N., Antunes, P. M., Bennett, A. E., Birkhofer, K., Bissett, A., Bowker, M. A., ... & Powell, J. R. (2017). Priorities for research in soil ecology. *Pedobiologia*, 63, 1-7.
- Gardi, C., Jeffery, S. & Saltelli, A. (2013-). An estimate of potential threats levels to soil biodiversity in EU. *Global Change Biology*, 19, 1538-1548.
- Keating, B. A., & Carberry, P. S. (2010). Sustainable production, food security and supply chain implications. *Aspect of Applied Biology*, 102, 7-20.

- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (2008). Soil health in agricultural systems. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 685-701.
- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., & Naylor, R. L. (2008). Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science*, 319(5863), 607-610.
- McGuire, S. (2015). FAO, IFAD, and WFP. The state of food insecurity in the world 2015: meeting the 2015 international hunger targets: taking stock of uneven progress. Rome: FAO, 2015. *Advances in Nutrition*, 6(5), 623-624.
- Mikola, J., Bardgett, R. D., & Hedlund, K. (2002). Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, pp. 169-180.
- Orgiazzi, A., Panagos, P., Yigini, Y., Dunbar, M. B., Gardi, C., Montanarella, L., & Ballabio, C. (2016). A knowledge-based approach to estimating the magnitude and spatial patterns of potential threats to soil biodiversity. *Science of the Total Environment*, 545, 11-20.
- Pardey, P. G., Beddow, J. M., Hurley, T. M., Beatty, T. K., & Eidman, V. R. (2014). A bounds analysis of world food futures: Global agriculture through to 2050. *Australian Journal of Agricultural and Resource Economics*, 58(4), 571-589.
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., & Trap, J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108383.
- Sundin, P., A. Valeur, S. Olsson & G. Odham (1990) Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *Fems Microbiology Ecology*, 73, 13-22.
- Tibbett, M., Fraser, T. D., & Duddigan, S. (2020). Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ*, 8, e9271.
- Turbé, A., De Toni, A., Benito, P., Lavelle, P., Lavelle, P., Camacho, N. R., ... & Mudgal, S. (2010). Soil biodiversity: functions, threats and tools for policy makers. In: *Bio Intelligence Service, IRD, and NIOO, Report for European Commission* (DG Environment).
- Valin, H., Sands, R. D., Van der Mensbrugghe, D., Nelson, G. C., Ahammad, H., Blanc, E., ... & Willenbockel, D. (2014). The future of food demand: understanding differences in global economic models. *Agricultural Economics*, 45(1), 51-67.
- Veresoglou, S. D., Halley, J. M., & Rillig, M. C. (2015). Extinction risk of soil biota. *Nature Communications*, 6(1), 8862.

CHAPITRE 1 :

Cycle biogéochimique du
phosphore et généralités sur les
nématodes du sol

Présentation du Chapitre 1

Dans le contexte actuel des défis environnementaux et agricoles, la gestion du phosphore revêt une importance capitale pour garantir la durabilité des écosystèmes terrestres et la sécurité alimentaire. Cet élément est indispensable à la croissance des plantes, mais sa disponibilité dans le sol est souvent entravée par divers facteurs biotiques et abiotiques. Ce chapitre d'analyse bibliographique commence par examiner les différentes formes de phosphore présentes dans le sol, leur origine, leur devenir, ainsi que les mécanismes biogéochimiques qui régissent le cycle du phosphore à l'interface sol-plante. Il met également en lumière les principaux facteurs qui influencent la disponibilité du phosphore pour les plantes et les organismes du sol. La deuxième partie du chapitre traite de la fertilisation minérale phosphatée, en analysant ses limites socio-économiques et environnementales, tout en explorant des alternatives pour une gestion durable du phosphore. En effet, le sol abrite d'importants réservoirs de phosphore sous forme organique et inorganique adsorbé. Parmi les processus écologiques permettant de mobiliser le phosphore de ces réservoirs pour le rendre accessible aux plantes, la boucle microbienne du sol joue un rôle clé, avec les organismes bactériovores, notamment les nématodes, comme acteurs clés. Une troisième partie est consacrée aux nématodes du sol, en se focalisant sur les nématodes bactériovores, leurs traits fonctionnels et leur utilisation en tant qu'indicateurs biologiques de la qualité des sols. Enfin, la dernière section de ce chapitre présente en détail les objectifs de la thèse, les questions de recherche et les hypothèses associées.

1. Le phosphore : un élément peu disponible mais essentiel à la vie

1.1. Importance du phosphore dans les écosystèmes

Le phosphore (P) est un macronutriment essentiel pour le fonctionnement des écosystèmes en raison de son rôle crucial dans de nombreuses fonctions biologiques, telles que la photosynthèse, la respiration ou encore la croissance et la reproduction des plantes (Ashihara *et al.*, 1989 ; Bryce *et al.*, 1990 ; Fredeen *et al.*, 1990 ; Hammond & White, 2008 ; Lauer *et al.*, 1989). Il représente en effet un constituant clé des acides désoxyribonucléiques (ADN), des acides ribonucléiques (ARN) et des membranes cellulaires. Le phosphore intervient dans des molécules essentielles telles que l'adénosine triphosphate (ATP), l'adénosine diphosphate (ADP) et l'adénosine monophosphate (AMP), qui jouent un rôle crucial dans le stockage et le transfert de l'énergie (Cartensen *et al.*, 2018). De plus, l'activité et la fonctionnalité des protéines sont fortement influencées par des processus complexes de phosphorylation et de déphosphorylation (Stark, 2004). Par exemple, les protéines-kinases régulent l'activité cellulaire en contrôlant la croissance et la prolifération cellulaires grâce à la phosphorylation de diverses molécules, comme les MAP-kinases qui induisent la mitose dans les cellules eucaryotes (Lewis *et al.*, 1998). Cependant, contrairement à des éléments tels que le carbone (C) ou le l'azote (N), le cycle du P se distingue par l'absence d'une composante gazeuse et est exclusivement dérivé de la roche mère avant de subir diverses transformations (Filippelli, 2002). Cette singularité en fait un cycle biogéochimique complexe à comprendre pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes.

1.2. Formes biogéochimiques et spéciation du phosphore dans le sol

1.2.1. Phosphore minéral

Le phosphore minéral (Pm) est une forme de phosphore inorganique (Pi) présente dans les sols, classée en deux catégories principales : les minéraux phosphatés primaires (Pm primaire), et les précipités de phosphate (Pm secondaire) (Chang & Jackson, 1958) (**Figure 1**). Bien que le Pm soit généralement insoluble et donc non directement disponible pour les plantes et les microorganismes, l'érosion physico-chimique de la roche mère durant la pédogenèse peut libérer des anions phosphatés (P-ions) dans la solution du sol (processus 1, **Figure 1**). Ces P-ions dissous peut alors être adsorbés sur les surfaces des argiles, des oxydes (*i.e.*, oxydes de fer, hydroxydes de fer, oxydes d'aluminium et carbonates), ou de la matière organique (processus 4, **Figure 1**), mais aussi précipiter avec ces oxydes pour former des minéraux de phosphates secondaires (processus 2, **Figure 1**), qui peuvent à leur tour devenir stables par la formation d'agrégats (McBeath, 2006 ; Morel, 2002). La dissolution ultérieure de ces agrégats, incluant des phosphates de calcium (Ca), de fer (Fe) et

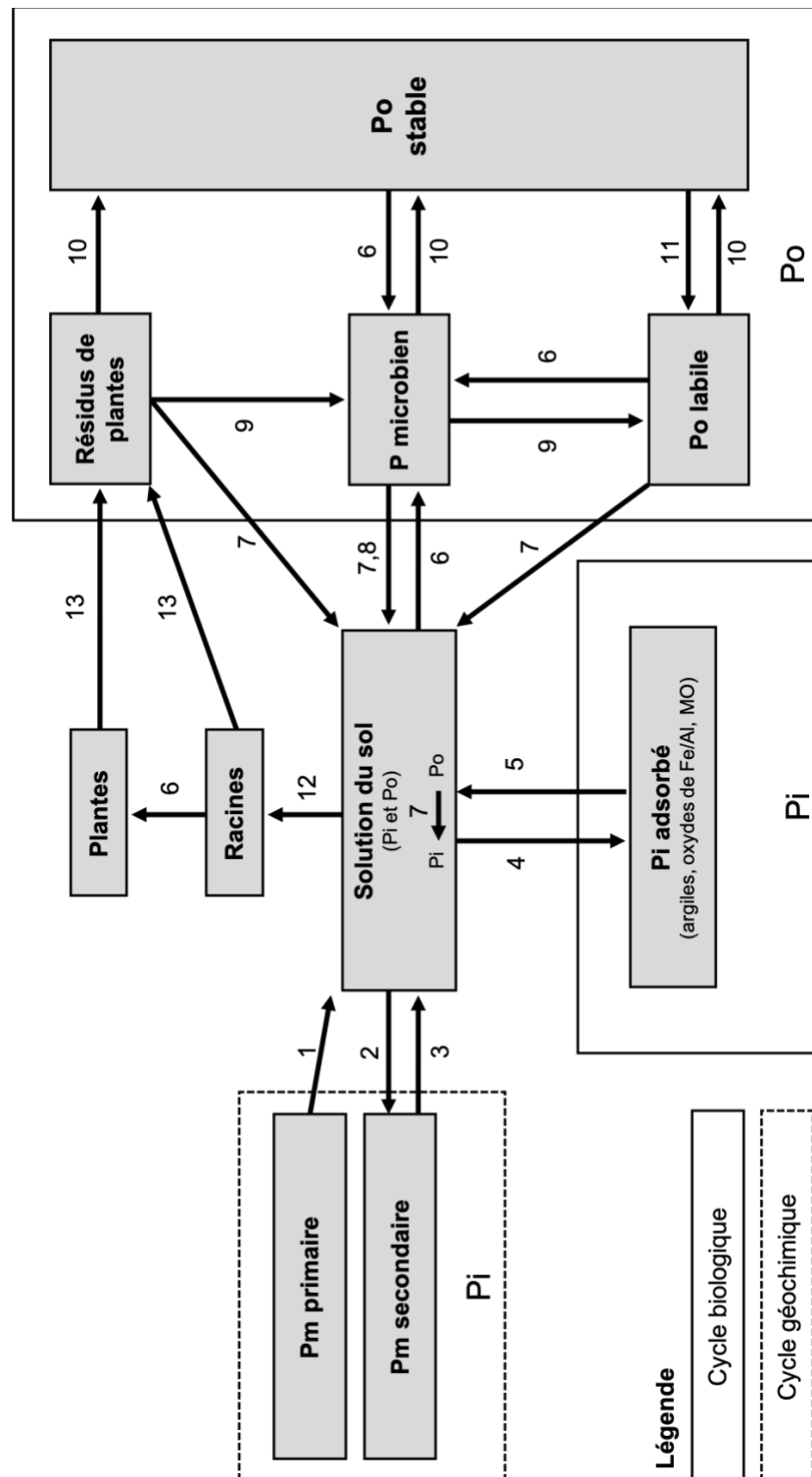


Figure 1. Représentation simplifiée du cycle du P et des processus de transformation dans le sol (modifié d'après Burns & Slater, 1982 dans McBeath, 2006). Pi : P inorganique, Po : P organique, Pm : P minéral. Les différents processus impliqués sont : érosion des minéraux primaires (1), précipitation (2), dissolution et solubilisation (3), adsorption (4), désorption (5), immobilisation (6), minéralisation (7), prédation (8), lyse cellulaire (9), humification (10), dégradation (11), assimilation du Pi par les racines (12) et décomposition, dégradation (13).

d'aluminium (Al), est fortement influencée par la taille des particules minérales et du pH du sol (processus 5, **Figure 1**) (Pierzynski *et al.*, 2005 ; Oelkers & Valsami-Jones, 2008).

Parmi les différentes formes de phosphore minéral présentes dans les sols, les phosphates de calcium prédominent dans les environnements neutres à alcalins. Ceux-ci incluent des minéraux tels que l'apatite, la brushite et la francolite, qui se caractérisent par une faible solubilité et une faible biodisponibilité pour les plantes en l'absence d'acidité. En revanche, dans les sols acides, le phosphore se trouve souvent sous forme de phosphates de fer, comme la strengite, et de phosphates d'aluminium, comme la variscite. Ces derniers s'adsorbent fortement aux surfaces des oxydes, réduisant ainsi leur accessibilité pour les végétaux. Les minéraux du groupe apatite ($\text{Ca}_5[\text{PO}_4]_3[\text{F}, \text{Cl}, \text{OH}]$), et en particulier la fluorapatite, constituent la forme de phosphore minéral la plus répandue à la surface de la Terre (McConnell, 2012 ; Oelkers & Valsami-Jones, 2008). L'apatite est donc présente dans diverses roches phosphatées, généralement à des teneurs comprises entre 0,1 et 1% en volume (Nash, 1984), pouvant atteindre jusqu'à 80% dans certains dépôts sédimentaires appelés phosphorites (Lacerda Silva & Bustin, 2020), qui sont fréquemment exploités en tant que minerais de phosphate (voir section « 2.1.2. État des ressources, de la production et de la demande en phosphore minéral »). Par conséquent, la majeure partie du P présente dans les écosystèmes du sol provient de l'érosion des roches apatitiques.

1.2.2. Phosphore dans la solution du sol

Le P dissout dans la solution du sol peut être retrouvé sous sa forme inorganique mais aussi sous sa forme organique. Cependant, en raison de leur faible solubilité et de leur fixation dans les sols, seule une petite fraction du P est réellement disponible pour les plantes dans la solution du sol. Le P dans la solution du sol est majoritairement retrouvé sous forme de P-ions (**Figure 1**), forme de P inorganique, dont la mobilité et l'immobilité dépend fortement du pH du sol (Holford & Patrick Jr, 1979). Le P organique retrouvé dans la solution du sol est issu de la décomposition de la matière végétale ainsi que de la lyse cellulaire des microorganismes et des organismes du sol. Les plantes, ainsi que les microorganismes, ont la capacité d'absorber uniquement le P sous forme d'ions orthophosphates (*i.e.*, HPO_4^{2-} et H_2PO_4^-), lesquels sont généralement présents en quantités limitées dans la solution du sol (Hinsinger, 2001 ; Mengel *et al.*, 2001). La concentration naturelle des ions orthophosphates dans la solution du sol varie généralement entre 0,1 et 10 μM en raison de leurs fortes interactions avec certains autres constituants du sol (Frossard *et al.*, 2000 ; Mengel & Kirkby, 1987 ; Ozanne, 1980 ; Raghothama, 1999). Néanmoins, la concentration en P dans les tissus des plantes se situe généralement entre 5 et 20 μM pour les espèces de plantes les plus demandeuses (Asher & Loneragan, 1967 ; Föhse *et al.*, 1988). Cette disparité entre la disponibilité du P dans la

solution du sol et les besoins plus élevés des plantes peut entraîner un ralentissement considérable de leur croissance et de leur développement, et par conséquent une baisse de la production dans les agrosystèmes.

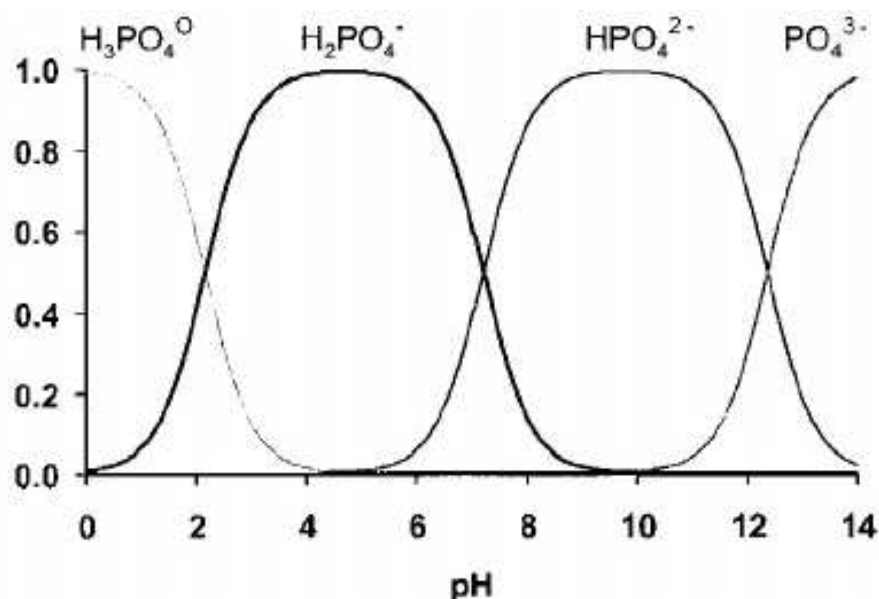


Figure 2. Spéciation des ions orthophosphates (exprimés en fraction molaire du P total) dans la solution du sol en fonction du pH (Hinsinger, 2001).

La spéciation du Pi, c'est-à-dire la distribution des P-ions entre diverses espèces en solution, est d'abord déterminée par le pH de la solution. En effet, les ions phosphates dans la solution du sol proviennent de la dissociation de l'acide orthophosphorique, avec trois valeurs de pK (2,15 ; 7,2 et 12,35) qui varient en fonction du pH (**Figure 2**). À pH acide, la forme prédominante de P-ions est l'acide orthophosphorique, tandis que lorsque le pH augmente, entre 2 et 12, les principales formes sont les ions orthophosphates. L'espèce trivalente ne se forme que lorsque le pH dépasse 12, et les deux espèces les plus fréquentes sont les ions HPO_4^{2-} et $H_2PO_4^-$ de par le fait que le pH de la solution du sol se situe généralement entre 4,5 et 8,2 (Morel, 2002). L'apport de P-ions dans la solution du sol résulte de différents processus géochimiques et biologiques (**Figure 1**). En outre, la quantité de P-ions dans la solution du sol diminue en raison de son immobilisation par les plantes et les microorganismes, ainsi que de sa complexation avec des cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , Fe^{3+} et Al^{3+}) en fonction du pH du sol (Hinsinger, 2001). Les sols acides sont généralement riches en fer (Fe^{2+} et Fe^{3+}) et en aluminium (Al^{3+}), tandis que les sols alcalins ont tendance à contenir davantage de calcium (Ca^{2+}) et de magnésium (Mg^{2+}). Le P complexé avec des cations et adsorbé sur la phase solide du sol peut ensuite être désorbé et retourner dans la solution du sol, en fonction du pH et des concentrations en P.

1.2.3. Phosphore organique

Le P organique (Po) désigne le P intégré dans des composés contenant des liaisons carbone-hydrogène (C-H) (Turner *et al.*, 2005a). Il constitue généralement de 20 à 80% du P total dans le sol (Anderson, 1980 ; Frossard *et al.*, 2000 ; Harrison, 1987), et son renouvellement constitue la majorité du P prélevé par les plantes en conditions naturelles (Attiwill & Adams, 1993 ; Cole *et al.*, 1977). Le Po résulte de processus biologiques au cours desquels les P-ions présents dans la solution du sol sont assimilés et immobilisés dans la biomasse des organismes qui les consomment (processus 6 et 12, **Figure 1**). Après la mort des organismes ou la lyse cellulaire des cellules bactériennes, le Po est relâché dans le sol sous forme de diverses molécules organiques complexes ou de matière organique morte (processus 9 et 13, **Figure 1**), qui pourront ensuite être dégradées et minéralisées par les microorganismes en Pi (processus 7, **Figure 1**). Similairement au Pi, le Po peut s'adsorber sur la surface des argiles, des oxydes et de la matière organique du sol, ce qui influence sa disponibilité pour les enzymes et sa minéralisation (Celi & Barberis, 2007 ; Celi *et al.*, 1999 ; Turner *et al.*, 2002). Des pourcentages plus élevés de Po sont généralement observés dans les horizons supérieurs des sols sous prairies ou forêts, par rapport à ceux des systèmes arables à gestion intensive (Stutter *et al.*, 2015). De plus, les sols des régions tempérées présentent également une plus grande quantité de Po par rapport à ceux des régions tropicales (Yang *et al.*, 2013). Le Po est généralement réparti en trois groupes, selon les différents types de liaisons du P : (i) les esters de phosphate, (ii) les phosphonates, et (iii) les anhydrides d'acide phosphorique, également appelés polyphosphates organiques (Condron *et al.*, 2005 ; Dalai, 1977 ; Harrison, 1987 ; Sanyal & De Datta, 1991 ; Stewart & Tiessen, 1987).

Les phosphates d'esters se divisent en deux catégories en fonction du nombre d'esters liés au groupement phosphate (Condron *et al.*, 2005) : i) les monoesters, caractérisés par une seule liaison entre une molécule organique carbonée (C) et un groupement phosphate (C-O-PO₃H₂), et ii) les diesters, qui en comportent deux liaisons (C-O-P-O-C). Les monoesters de phosphate représentent la forme dominante de Po dans les sols en conditions anaérobiques, où ils se présentent principalement sous forme d'inositol phosphate, aussi appelé phytate, et pouvant représenter 1 à 80% du Po présent dans le sol (**Figure 3**) (Condron *et al.*, 2005 ; Cosgrove & Irving, 1980 ; Harrison, 1987 ; McDowell & Stewart, 2008 ; Smernik & Dougherty, 2007). L'inositol peut être lié à un à six groupes phosphate, donnant ainsi quatre isomères (*i.e.*, *myo*-, *scyllo*-, *D-chiro*- et *néo*-inositol phosphate), chacun ayant une abondance variable dans les sols (**Figure 3**) (Turner *et al.*, 2002 ; Turner *et al.*, 2005b ; Turner, 2005). Le *myo*-inositol phosphate est le plus abondant des quatre isomères, il provient principalement des graines et peut représenter de 26 à 189 mg de P par kg de sol dans un sol de pâturage

(Cosgrove & Irving, 1980 ; Turner *et al.*, 2005b). En revanche, l'origine des autres isomères reste inconnue et pourrait potentiellement provenir des cellules microbiennes (L'Annunziata, 1975 ; Turner, 2007). D'autres monoesters de phosphate, comme les phosphates de sucre, les phosphoprotéines et les mononucléotides, se trouvent dans le sol en infimes quantités (**Figure 3**). Ces monoesters sont principalement des produits intermédiaires de la réaction de la glycolyse et sont majoritairement retrouvés dans les microorganismes (Bünemann *et al.*, 2011). Les diesters de phosphate incluent les acides nucléiques (*i.e.*, l'ADN et l'ARN), les phospholipides et les acides téichoïques (**Figure 3**) (Condron *et al.*, 2005). Ils constituent environ 10% du Po du sol (Turner *et al.*, 2005a) et la proportion de diesters de phosphate est généralement inférieure à celle des monoesters de phosphate (Condron *et al.*, 2005). En termes d'abondance dans les sols, les différents types de diesters de phosphate suivent généralement l'ordre décroissant des acides nucléiques, des phospholipides et des acides téichoïques.

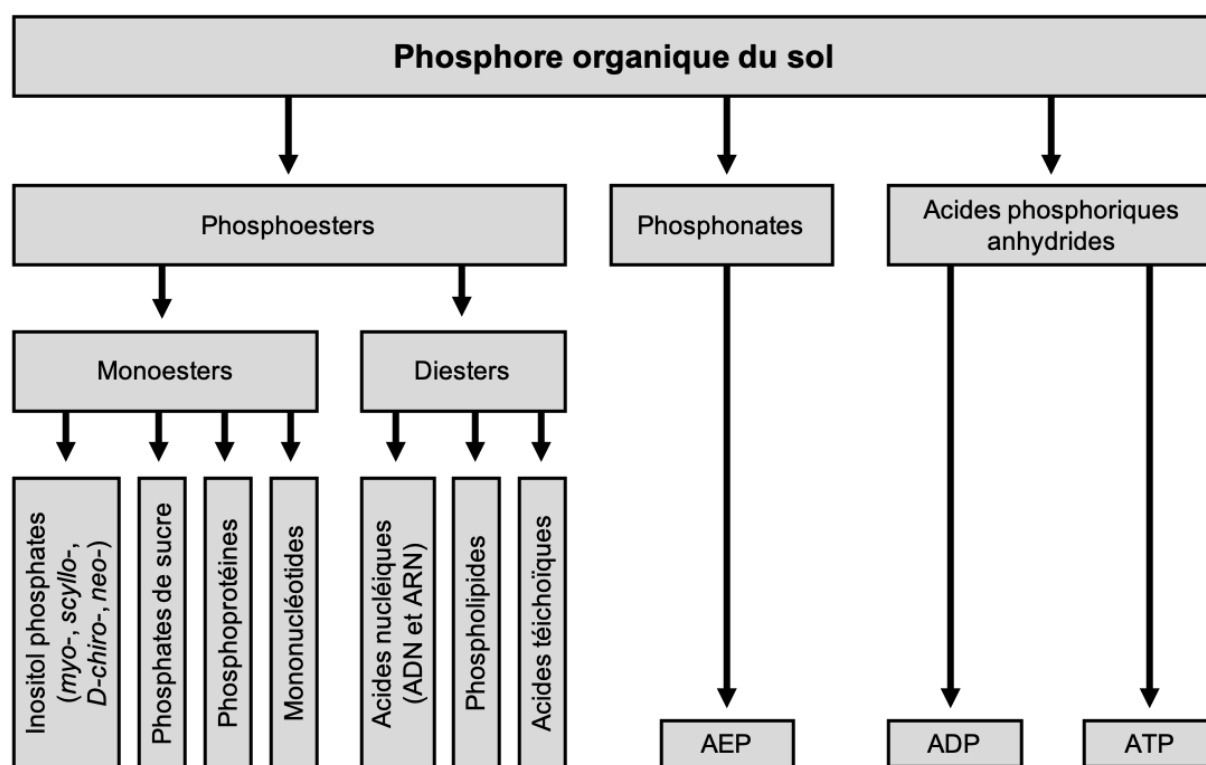


Figure 3. Diagramme des formes de Po du sol (d'après Huang *et al.*, 2017). Myo-, scyllo-, D-chiro- et néo- sont quatre formes isomériques d'inositol phosphates ; ADN : acide désoxyribonucléique ; ARN : acide ribonucléique ; AEP : acide 2-aminoéthylphosphonique ; ADP : adénosine diphosphate ; ATP : adénosine triphosphate.

Les anhydrides d'acide phosphorique, qui possèdent à la fois des liaisons monoester et des liaisons anhydrides de phosphate, jouent un rôle essentiel dans le transfert d'énergie biochimique (Corbridge, 2000 ; Emsley & Hall, 1976). Les anhydrides d'acide phosphorique

les plus couramment trouvés dans le sol sont l'ADP et l'ATP (**Figure 3**). Cependant, leur détection dans le sol est rare en raison de leur instabilité thermodynamique en milieu naturel (De Nobili *et al.*, 1996), et leur dégradation en pyrophosphates ou en polyphosphates, qui peuvent être détectés dans le sol, entraîne une surestimation du Po lors de la quantification (Turner *et al.*, 2005a). Enfin, les phosphonates, qui se caractérisent par des liaisons carbone-phosphore (C-P), diffèrent nettement des autres composés organiques du P présents dans le sol, qui contiennent des liaisons carbone-oxygène-phosphore (C-O-P) (Condon *et al.*, 2005). La forme la plus courante dans le sol est l'acide 2-aminoéthylphosphonique, qui est le premier phosphonate identifié dans l'environnement (Horiguchi & Kandatsu, 1959). Bien que les phosphonates soient réputés pour leur grande stabilité chimique en raison de leurs liaisons C-P, il a été démontré que certaines bactéries peuvent les utiliser comme substrats (Cook *et al.*, 1978). Ainsi, les phosphonates tendent à s'accumuler dans les sols humides, froids ou acides, où les enzymes phosphonates sont peu présentes (Cade-Menun *et al.*, 2000).

1.3. Processus biogéochimiques impliqués dans le cycle du phosphore

Les processus biogéochimiques jouent un rôle crucial dans la régulation de la disponibilité du P dans les sols. Dans la plupart des écosystèmes naturels, les processus géochimiques, tels que l'adsorption, la précipitation et la solubilisation, peuvent influencer la distribution du P à long terme. Cependant, à court terme, les processus biologiques, comme la minéralisation de la matière organique du sol et l'absorption racinaire, déterminent davantage la répartition du P biodisponible pour les plantes (Ballard, 1980 ; Smeck, 1985 ; Tate & Salcedo, 1988 ; Walbridge, 1991 ; Walbridge *et al.*, 1991 ; Wood *et al.*, 1984). Ces processus impliqués dans la mobilisation et l'immobilisation du P sont complexes et se concentrent principalement dans la rhizosphère, cette zone du sol entourant les racines et influencée par l'activité racinaire et microbienne (Darrah, 1993 ; Hinsinger, 1998). Les principaux processus biogéochimiques qui régulent le cycle du P sont :

- *Altération* (processus 1, **Figure 1**) – Processus biogéochimique impliquant la dégradation des formes minérales primaires de P sous l'action de l'eau, du dioxyde de carbone (CO₂) et de divers acides organiques et inorganiques présents dans le sol. Cette altération libère progressivement le Pi initialement piégé dans ces minéraux, le rendant ainsi accessible aux organismes du sol et aux plantes dans la solution du sol.
- *Dissolution* (processus 2, **Figure 1**) – Processus biogéochimique impliquant la solubilisation des composés phosphatés présents dans les minéraux secondaires, rendant le P accessible aux racines des plantes et aux organismes du sol dans la solution du sol. La dissolution peut se produire par l'action combinée de facteurs

chimiques, tels que l'altération des minéraux par les acides organiques et inorganiques, ainsi que par l'activité des microorganismes capables de solubiliser le P.

- *Précipitation* (processus 3, **Figure 1**) – Processus géochimique impliquant la formation de composés de P insolubles, tels que des phosphates de calcium, d'aluminium ou de fer, suite à des réactions chimiques avec des cations dissous dans la solution du sol. Ce processus permet de retenir le P sous forme solide dans le sol, le rendant moins disponible pour les organismes vivants. De plus, le P peut également être co-précipité avec d'autres minéraux, comme les oxydes et hydroxydes de Fe et d'Al, formant ainsi des complexes minéraux stables qui séquestrent le P.
- *Adsorption* (processus 4, **Figure 1**) – Processus géochimique impliquant l'adsorption du P lorsque le P_i de la solution du sol se fixe aux surfaces des particules minérales, comme les argiles et les oxydes de fer et d'aluminium, ainsi que sur la matière organique du sol. Ce processus limite grandement la disponibilité du P pour les plantes et les microorganismes.
- *Désorption* (processus 5, **Figure 1**) – Processus géochimique impliquant la désorption correspond à la libération du P adsorbé, le rendant ainsi plus biodisponible dans la solution du sol.
- *Immobilisation du P par les organismes* (processus 6 et 8, **Figure 1**) – Processus biologiques par lequel les microorganismes du sol, en particulier les bactéries et les champignons, assimilent le P présent dans le sol, sous forme inorganique ou après la minéralisation du P_o , afin de répondre à leurs besoins métaboliques. Les plantes absorbent également le P_i dissous dans la solution du sol à travers leurs racines (processus 12, **Figure 1**), puis l'incorporent dans leurs tissus végétaux. De plus, l'immobilisation du P par les organismes dans les niveaux trophiques supérieurs peut se faire via la prédation des microorganismes (processus 8, **Figure 1**).
- *Minéralisation du P organique* (processus 7, **Figure 1**) – Processus biologique impliquant la minéralisation du P_o , réalisé par les communautés microbiennes et enzymes présents dans le sol, permettant de décomposer et de transformer le P_o et P_i , qui intègre ensuite la solution du sol.
- *Prédation des microorganismes* (processus 8, **Figure 1**) – Processus biologique par lequel les organismes bactériovores, tels que les protozoaires et les nématodes, libèrent des P-ions par excrétion suite à la consommation de cellules bactériennes. De plus, la prédation de ces organismes sur les microorganismes accroît leur activité de minéralisation.

- *Lyse cellulaire des microorganismes* (processus 9, **Figure 1**) – Processus biologique impliquant la rupture de la membrane et la libération du contenu cellulaire, y compris les nutriments comme le P, qui deviennent alors disponibles pour les autres organismes du sol. Cette lyse peut être induite par divers facteurs, tels que les changements de pH, de température ou l'action d'enzymes lytiques produites par d'autres organismes tels que les virus bactériophages.
- *Humification et dégradation* (processus 10 et 11, **Figure 1**) – Processus biogéochimiques liés à la matière organique du sol impliquant la transformation et la stabilisation de la matière organique morte sous l'action conjuguée de nombreux agents biotiques et abiotiques du sol. Ce processus fait intervenir une succession de réactions enzymatiques et de transformations chimiques réalisées par les bactéries, les champignons, la mésofaune et la microfaune du sol. Il aboutit à la formation de l'humine, substance organique stable, ainsi que de substances humiques.
- *Décomposition* (processus 13, **Figure 1**) – Processus biologique impliquant la décomposition des résidus végétaux et leur retour au sol. Cela libère du Po, qui peut ensuite être minéralisé en Pi disponible pour les plantes et les microorganismes.

1.4. Facteurs biologiques influençant la disponibilité et la biodisponibilité du phosphore dans le sol

Bien que la quantité totale de P dans le sol puisse être élevée, elle est souvent présente sous des formes non disponibles ou sous des formes qui ne sont disponibles qu'en dehors de la rhizosphère. La disponibilité du P dans le sol correspond à la quantité de P présente dans la solution du sol, qui est immédiatement accessible à l'absorption par les organismes. Cette disponibilité inclut également la fraction de P susceptible de passer facilement en solution. Cependant, en raison de la forte rétention des ions phosphates par les constituants du sol, une grande partie du P reste sous forme non disponible et ne peut pas être directement absorbée par les organismes (Hinsinger, 2001 ; Vitousek *et al.*, 2010). Ainsi, le P disponible ne représente qu'une fraction minime du P total présent dans les sols (Harrison & Helliwell, 1979). Ce nutriment essentiel est considéré comme l'un des plus limitants pour la croissance et le développement des plantes dans de nombreux écosystèmes terrestres, car la grande majorité du P se trouve sous des formes non accessibles pour les organismes (Morel, 2000 ; Yang & Post, 2011). Par ailleurs, la biodisponibilité est un facteur crucial qui détermine la quantité de P pouvant réellement être absorbée par un organisme. Cette biodisponibilité dépend de plusieurs paramètres tels que le type de sol, les propriétés physico-chimiques qui influencent la spéciation et la mobilité du P, la durée d'exposition de l'organisme à ce sol ainsi

que les caractéristiques spécifiques de l'organisme telles que ses capacités d'absorption et d'assimilation (Comerford, 2005 ; Thien & Myers, 1992).

Après l'absorption des ions orthophosphates par les plantes, le phosphore inorganique (Pi) se déplace dans le sol pour compenser les ions absorbés, provoquant un épuisement progressif des ions disponibles près de la surface des racines (Hinsinger, 1998). La diffusion, régie par le gradient de concentration créé par cet épuisement, est le principal mécanisme de transport du P vers les racines. Cependant, ce processus est partiellement compensé par la libération de phosphore provenant d'autres réservoirs du sol, comme les minéraux ou la matière organique. De plus, les racines modifient plusieurs paramètres du sol, y compris le pH, les conditions redox (réactions d'oxydoréduction), ainsi que les caractéristiques biologiques et chimiques, influençant ainsi les propriétés physico-chimiques et biologiques du sol. En particulier, les variations de pH dans la solution du sol résultent des échanges de protons entre les cellules racinaires et les microorganismes du sol, dans des processus tels que l'absorption d'ammonium (NH_4^+). L'acidification de la solution du sol favorise la dissolution des phosphates de calcium, tout en rendant les phosphates de fer et d'aluminium moins disponibles pour les plantes (Lindsay & Moreno, 1960).

Les plantes disposent également de la capacité de libérer des acides organiques dans la rhizosphère. Ces acides résultent du métabolisme et sont produits à partir des produits de la photosynthèse. Une fois formés par la machinerie métabolique, les acides sont complètement dissociés dans le cytoplasme et se trouvent donc sous leur forme anionique, présentant une ou plusieurs charges négatives selon le composé. Ces acides organiques libérés par les racines solubilisent le P et peuvent s'échanger avec les groupes phosphate fixés à la surface des minéraux, afin de libérer des P-ions. De plus, ils peuvent se complexer avec les cations métalliques, permettant ainsi de diminuer l'immobilisation du Pi par ces derniers. En outre, les plantes ne sont pas les seuls organismes capables de modifier le pH du sol et de solubiliser le Pi en sécrétant des acides organiques dans le sol. Certains microorganismes du sol, tels que les bactéries, peuvent également sécréter une grande variété d'acides organiques, tels que l'acide malique ou l'acide oxalique, qui contribuent à la mobilisation du Pi dans la rhizosphère (Khan *et al.*, 2007). Cette acidification locale du milieu par les exsudats racinaires et microbiens joue ainsi un rôle essentiel dans la disponibilité du P pour les plantes et les autres organismes du sol. De plus, la rhizosphère abrite une grande diversité de bactéries appelées PGPR (« *Plant Growth Promoting Bacteria* »), qui sont particulièrement abondantes dans cette zone (Kloepper & Schroth, 1981). Ces bactéries ont la capacité de stimuler la croissance des plantes de manière significative. Elles produisent notamment des phytohormones telles que l'auxine et la cytokinine, qui favorisent l'allongement et la ramification des racines lorsqu'elles sont présentes dans la rhizosphère (Vacheron *et al.*,

2013). Cela permet une exploration plus efficace du volume de sol par les racines, améliorant ainsi l'absorption des nutriments essentiels par ces dernières. De plus, l'influence des racines sur le pH du sol ainsi que l'excrétion d'acides organiques accroissent le volume de sol soumis à ces modifications, étendant davantage la zone explorable par les plantes.

La minéralisation du P organique se produit par l'hydrolyse des substrats de phosphore organique, ce qui influe également sur la disponibilité des ions orthophosphates dans le sol. Ce processus est principalement réalisé par les microorganismes, en particulier par leur capacité à produire des enzymes intra- et extracellulaires, ainsi que par les plantes (Richardson & Simpson, 2011). Néanmoins, il a été démontré que les phosphatases peuvent également être produites par certains animaux (Richardson & Simpson, 2011). L'activité enzymatique est souvent plus élevée dans les zones influencées par les organismes vivants comme la rhizosphère des plantes. En ce qui concerne le P, les phosphatases jouent un rôle essentiel dans le recyclage du P organique en P inorganique, et leur activité semble être plus importante dans la rhizosphère que dans le sol non-rhizosphérique (Grierson & Comerford, 2000 ; Spohn & Kuzyakov, 2013). Les phosphatases sont introduites dans le sol par sécrétion active ou après lyse cellulaire (Tadano *et al.*, 1993), et la minéralisation du P organique peut être réalisée par des phosphatases extracellulaires qui soit restent liées à la paroi, soit sont libres dans le milieu (Jones & Oburger, 2011). Différents types de phosphatases, notamment les phosphomonoestérases, les phosphodiesterases, les monoesters hydrolases triphosphoriques et les enzymes agissant sur les anhydrides contenant du phosphoryle ainsi que sur les liaisons P–N, peuvent être trouvés (Nannipieri *et al.*, 2011). Concernant l'hydrolyse des esters, les phosphodiesters doivent d'abord être hydrolysés par des nucléases ou des phosphodiesterases pour libérer les phosphomonoesters qui serviront de substrats aux enzymes phosphatases afin de libérer le P_i libre. Parmi les différentes enzymes, les phosphomonoestérases ont été les plus étudiées, en particulier chez les micro-organismes solubilisant le phosphore (Jones & Oburger, 2011). Ces phosphatases sont souvent subdivisées selon leur pH optimal (Hoffmann, 1968). Tandis que les micro-organismes sont capables de produire des phosphatases acides et alcalines, les plantes ne produisent que des phosphatases acides (Nannipieri *et al.*, 2011).

2. Intensifier les processus écologiques du sol comme alternative à la fertilisation phosphatée minérale

2.1. Fertilisation minérale phosphatée : enjeux socio-économique et environnementaux

2.1.1. Du fumier aux engrais minéraux : historique de la fertilisation phosphatée

Pour compenser la faible disponibilité en P naturelle dans le sol, l'agriculture moderne utilise des engrais chimiques dérivés de roches phosphatées, des ressources non renouvelables. Historiquement, l'agriculture traditionnelle reposait sur la fertilité intrinsèque des sols et sur l'apport de MO telles que le fumier, les déchets humains ou le guano (Mårald, 1998 ; Smil *et al.*, 2000). Au XIX^e siècle, la découverte de procédés industriels pour produire des engrais chimiques à partir des roches phosphatées a conduit à une expansion de leur utilisation en Europe ainsi qu'en Amérique du Nord, provoquant des apports excessifs de P dans le sol par rapport aux besoins des plantes cultivées (Smil *et al.*, 2000 ; Buckingham & Jasinski, 2004). Par la suite, l'intensification mondiale de l'utilisation d'engrais chimiques durant le XX^e siècle a contribué à accroître la production agricole de nombreux pays, notamment en triplant les flux mondiaux de P vers la biosphère par rapport aux niveaux préindustriels (Smil *et al.*, 2000). La famine et la prévalence de la malnutrition ont ainsi pu être réduite malgré la croissance démographique rapide au cours de la seconde moitié du XX^e siècle (IFPRI, 2002). De nos jours, la production alimentaire à l'échelle mondiale dépend largement de l'utilisation d'engrais minéraux phosphatés, ce qui rend l'humanité fortement tributaire de ces ressources.

2.1.2. État des ressources, de la production et de la demande en phosphore minéral

Actuellement, près de 90% de la demande mondiale en P minéral est attribuée à la production alimentaire. Les prévisions suggèrent que cette demande devrait augmenter de 50 à 150% d'ici 2050 pour répondre aux besoins alimentaires de la population mondiale (Bouwman *et al.*, 2011 ; Metson *et al.*, 2012 ; Tilman *et al.*, 2001). Cependant, les réserves mondiales en P minéral diminuent rapidement face à la demande croissante en engrais phosphatés (Cordell *et al.*, 2009a ; Cordell *et al.*, 2009b). Il a été initialement estimé que l'humanité disposait d'environ 300 ans de réserves de P minéral (Cooper *et al.*, 2011 ; Scholz & Wellmer, 2013), mais similairement au pétrole, les réserves de P minéral deviennent de plus en plus difficiles à exploiter économiquement et technologiquement à mesure qu'elles diminuent (Cooper *et al.*, 2011 ; Van Kauwenbergh *et al.*, 2013). La diminution des réserves de P minéral pourrait donc avoir des répercussions économiques dans le futur en raison de l'augmentation du coût de production. En considérant ces éléments, des études ont estimé

que le pic de production de P pourrait se produire rapidement, et que les réserves seront finalement épuisées d'ici 50 à 100 ans si la production actuelle se maintient (**Figure 4.A**) (Cordell *et al.*, 2009a ; Cordell *et al.*, 2009b ; Steen, 1998).

En outre, environ 90% des réserves mondiales de P minéral sont concentrées dans un nombre limité de pays, dont le Maroc qui détient à lui seul près de 75% de ces réserves, soit 50 000 Mt de roches phosphatées (**Figure 4.B**) (Cooper *et al.*, 2011 ; U.S. Geological Survey, 2024). Malgré la découverte d'un gisement de 70 000 Mt en Norvège en 2023 par la société Norge Mining, qui estime que ces réserves permettront de maintenir la production d'engrais phosphatés pendant 50 ans, la répartition inégale des roches phosphatées à l'échelle mondiale constitue une source de tensions géopolitiques. En effet, si les pays qui abritent les principales réserves de P minéral réduisent leur production ou imposent des restrictions aux exportations, le coût global des engrais phosphatés pourrait connaître une hausse substantielle et pourrait restreindre l'accès à ces ressources pour de nombreux autres pays qui dépendent des engrais. Ce fut notamment le cas en 2008 lorsque la Chine a imposé des taxes à l'exportation en réponse à une forte demande, ce qui a entraîné une hausse du prix des engrais minéraux phosphatés de plus de 800% (Cordell *et al.*, 2009a ; Weber *et al.*, 2014).

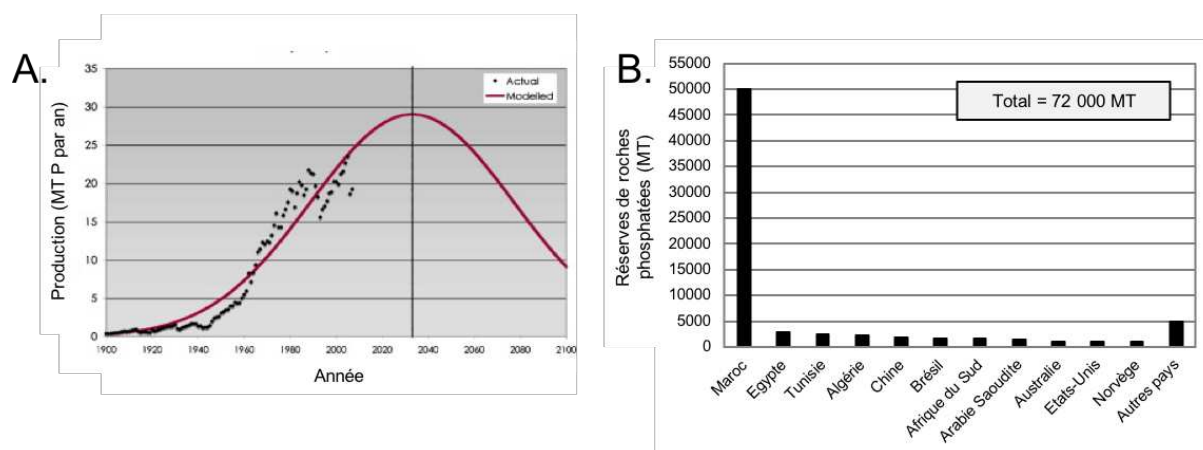


Figure 4. A. Courbe indicative du pic de production de P. Les points noirs représentent la production annuelle de phosphore observée, et la ligne rouge la production annuelle de phosphore modélisée d'après la production actuelle (Cordell *et al.*, 2009a). **B.** Distribution des réserves mondiales en roches phosphatées par les pays en 2024 (d'après U.S. Geological Survey, 2024).

2.1.3. Problèmes environnementaux liés à la fertilisation minérale phosphatée

Outre les enjeux socio-économiques et géopolitiques, la production et l'utilisation excessive des engrais minéraux phosphatés ont de nombreux effets néfastes sur l'environnement. L'industrie des fertilisants minéraux phosphatés est notamment responsable

de la production d'une importante quantité de phosphogypse ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), un sous-produit résultant du traitement des phosphates naturels avec de l'acide sulfurique pour obtenir de l'acide phosphorique. Selon les estimations, la production d'une tonne d'acide phosphorique génère en moyenne 5 tonnes de phosphogypse, ce qui représente environ 300 Mt de phosphogypse produites chaque année (Yang *et al.*, 2009). Cependant, à cause des impuretés présentes dans ce sous-produit, moins de 15% de la production de phosphogypse sont réemployés dans d'autres industries (Tayibi *et al.*, 2009). Les phosphogypses contiennent des métaux lourds ainsi que des nucléides radioactifs en concentrations variables, et dont le traitement pour le réemploi de ce sous-produit est coûteux (Rutherford *et al.*, 1995 ; Tayibi *et al.*, 2009). La production restante est donc généralement stockée à proximité des usines sans traitement, et engendre une pollution chimique et radioactive de l'atmosphère, du sol ainsi que des milieux aquatiques environnants (Bolivar *et al.*, 2000 ; Burnett & Elzerman, 2001 ; Al-Masri *et al.*, 2004 ; Lysandrou *et al.*, 2007 ; Pérez-López *et al.*, 2007). Une partie des métaux lourds et des nucléides radioactifs présents dans les roches phosphatées se retrouvent également dans l'acide phosphorique, et par conséquent, dans les engrais. Ainsi, l'épandage excessif et répété d'engrais minéraux phosphatés contribue à la contamination des sols agricoles en métaux lourds. Des études ont notamment démontré que la fertilisation phosphatée représente la première source de pollution des sols au cadmium en Europe (Cordell *et al.*, 2009a ; Pan *et al.*, 2010).

Les engrais minéraux phosphatés jouent également un rôle majeur dans l'eutrophisation des eaux de surface, tels que les lacs et les courants d'eau, mais aussi des écosystèmes lacustres et côtiers (Carpenter *et al.*, 1998 ; Delgado & Scalenghe, 2008). L'eutrophisation anthropique des milieux survient notamment lorsque les phosphates minéraux épandus sont lessivés vers les eaux de surface, entraînant ainsi leur accumulation dans les milieux aquatiques oligotrophes. Le P étant le principal élément limitant dans ces milieux, son accumulation favorise la prolifération excessive d'algues, aussi appelée efflorescence algale, qui constitue une importante source de matière organique permettant le développement de bactéries aérobies. D'importantes quantités d'oxygène sont alors consommées et conduisent à une anoxie du milieu dans les cas les plus extrêmes. Cette situation entraîne une perte de biodiversité végétale et animale à cause du manque de ressources (*i.e.*, oxygène et lumière), mais aussi par la diminution du nombre d'habitats disponibles. Il a été également démontré que l'utilisation excessive d'engrais minéraux phosphatés engendre un effet significatif sur le fonctionnement du sol, entraînant des conséquences néfastes sur la santé globale des sols (Trap *et al.*, 2021).

Les enjeux socio-économiques et environnementaux liés à la fertilisation phosphatée minérale sont nombreux, notamment en ce qui concerne les questions de ressources. Comme

mentionné dans la première partie du chapitre sur le cycle du P et ses différentes formes présentes dans le sol, d'importantes quantités de Po et de Pi adsorbé, représentant des réservoirs substantiels de P peu ou pas disponibles pour les plantes, sont présentes dans le sol (Mackay *et al.*, 2017 ; Koester *et al.*, 2021). Développer des stratégies visant à faciliter l'accès des plantes à ces réserves de P, notamment via l'intensification des processus écologiques, pourrait constituer une alternative durable à l'utilisation d'engrais minéraux phosphatés.

2.2. Principes de l'intensification des processus écologiques

Le fonctionnement des agro-écosystèmes est assuré par différents organismes du sol qui, par leurs activités, interviennent dans quatre principales fonctions écologiques des sols : i) la décomposition des matières organiques pour le recyclage du C, ii) le recyclage des nutriments, iii) le maintien de la structure du sol, et iv) le contrôle des bioagresseurs et des maladies (Kibblewhite *et al.*, 2008). Ainsi, l'intensification des fonctions écologiques réalisées par les organismes du sol offre une opportunité d'améliorer le fonctionnement des agro-écosystèmes et leur durabilité, et pourrait constituer une alternative durable aux engrais minéraux phosphatés pour soutenir la production alimentaire mondiale. L'intensification des processus écologiques pourrait permettre tout en maintenant des rendements élevés et en préservant l'environnement. Parmi les différents processus écologiques du sol liés au recyclage des nutriments, deux mécanismes prometteurs ont été proposés pour permettre aux plantes d'accéder aux réservoirs de Po et de Pi adsorbé qui leur sont peu ou pas disponibles. D'une part, les associations mycorhiziennes permettent une exploration plus étendue du sol et une meilleure absorption du P par les plantes. D'autre part, l'activité des organismes bactériovores du sol contribue à la minéralisation de la matière organique par les communautés bactériennes et à la libération du P sous forme soluble, le rendant ainsi plus disponible pour l'absorption par les plantes.

2.3. Mobiliser le phosphore grâce à la boucle microbienne du sol

Les microorganismes des sols étant plus compétitifs que les plantes pour immobiliser le P biodisponible, une grande partie du P rendu biodisponible par les processus microbiens est donc rapidement immobilisée dans la biomasse microbienne (Bünemann *et al.*, 2012). En effet, le P est minéralisé par les enzymes extracellulaires des microorganismes et les ions phosphates sont également désorbés de la phase solide du sol par solubilisation. Cependant, lorsque les organismes bactériovores tels que les nématodes et les protistes consomment ces microorganismes, ils libèrent une partie des nutriments immobilisés dans la biomasse microbienne et les rendent à nouveau biodisponibles pour les plantes. Ces mécanismes trophiques impliqués dans le recyclage des nutriments, résultant d'interactions complexes

entre les racines des plantes, les microorganismes et les organismes bactériovores, sont désignés par le terme de « boucle microbienne du sol » *sensu* Clarholm (**Figure 5**) (Clarholm, 1985 ; Bonkowski *et al.*, 2000 ; Bonkowski, 2004). En améliorant l'efficacité de la disponibilité des ressources dans l'espace et le temps, la boucle microbienne constitue une fonction clé des sols (Trap *et al.*, 2016).

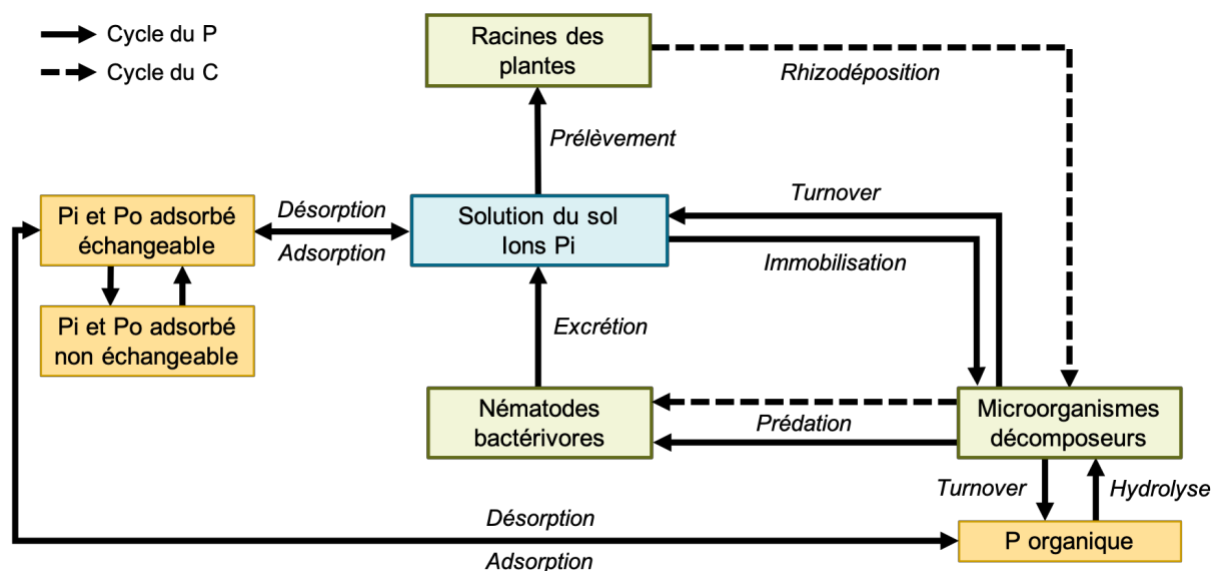


Figure 5. Schéma conceptuel de la boucle microbienne du sol induite par les nématodes bactériovores. Les boîtes vertes représentent les organismes vivants interagissant au sein de la boucle microbienne du sol ; les boîtes jaunes, les différents pools de P faiblement disponibles pour les plantes, et les boîtes bleues, le pool de P disponible pour les plantes dans la solution du sol sous forme d'ions. Les flèches en pointillé et les flèches pleines correspondent aux flux liés au cycle du C et du P, respectivement, et les termes en italiques indiquent le nom des processus liés aux différents flux.

3. Les nématodes bactériovores : acteurs clés de la boucle microbienne du sol

3.1. Généralités sur les nématodes

3.1.1. Biologie des nématodes

Les nématodes, également appelés vers ronds, sont des eucaryotes multicellulaires vermiformes appartenant à l'embranchement des Némathelminthes (**Figure 6**). Leur nom provient du grec « nema », signifiant « aiguille », et « eidos », signifiant « forme », en référence à leur forme allongée et effilée. Les nématodes forment un groupe monophylétique très diversifié avec près de 29 000 espèces décrites à ce jour. Cependant, certains auteurs estiment que seulement 1 à 5% du nombre total d'espèces existantes ont été répertoriés

jusqu'à présent (Hodda, 2022a ; Hodda, 2022b), faisant ainsi de ce groupe biologique l'un des moins bien documentés.



Figure 6. Photographie au microscope optique d'un individu femelle appartenant à la famille des Panagrolaimidae (© Eco&Sols).

Bien que les nématodes soient généralement de petite taille, certaines espèces peuvent atteindre plusieurs centimètres, voire plusieurs mètres de long. En règle générale, leur corps est incolore et transparent, sauf lorsque leur intestin est plein. En termes de classification, les nématodes sont triploblastiques, c'est-à-dire qu'ils possèdent trois couches embryonnaires. Ils présentent généralement une symétrie bilatérale et possèdent une cuticule ainsi qu'un pseudo-cœlome (phylum Nematoda Rudolphi, 1808). En revanche, les nématodes n'ont pas de systèmes circulatoire et respiratoire bien développés, et leur système nerveux est relativement simple. Leur cuticule peut être lisse ou fortement annelée, avec ou sans soies. En ce qui concerne le tube digestif des nématodes, il en existe une grande diversité avec de nombreuses caractéristiques. La bouche des nématodes peut être de différentes formes, allant d'un tube mince à un entonnoir, une cavité large voire très large, avec ou sans dents, avec ou sans un stylet, elle peut même être totalement absente. De plus, l'ouverture buccale est entourée de zéro, deux, trois, quatre ou six lèvres, et la longueur du pharynx peut varier, qu'il soit court, moyen ou long, avec différents niveaux de complexité. L'intestin des nématodes peut contenir un nombre de cellules variant de moins de vingt à plusieurs millions, et la présence ou l'absence de l'anus peut varier d'une espèce à l'autre. En ce qui concerne la

queue des nématodes, elle peut être de longueur variable, allant d'une courte queue à une très longue queue, ou comme la bouche, elle peut être totalement absente.

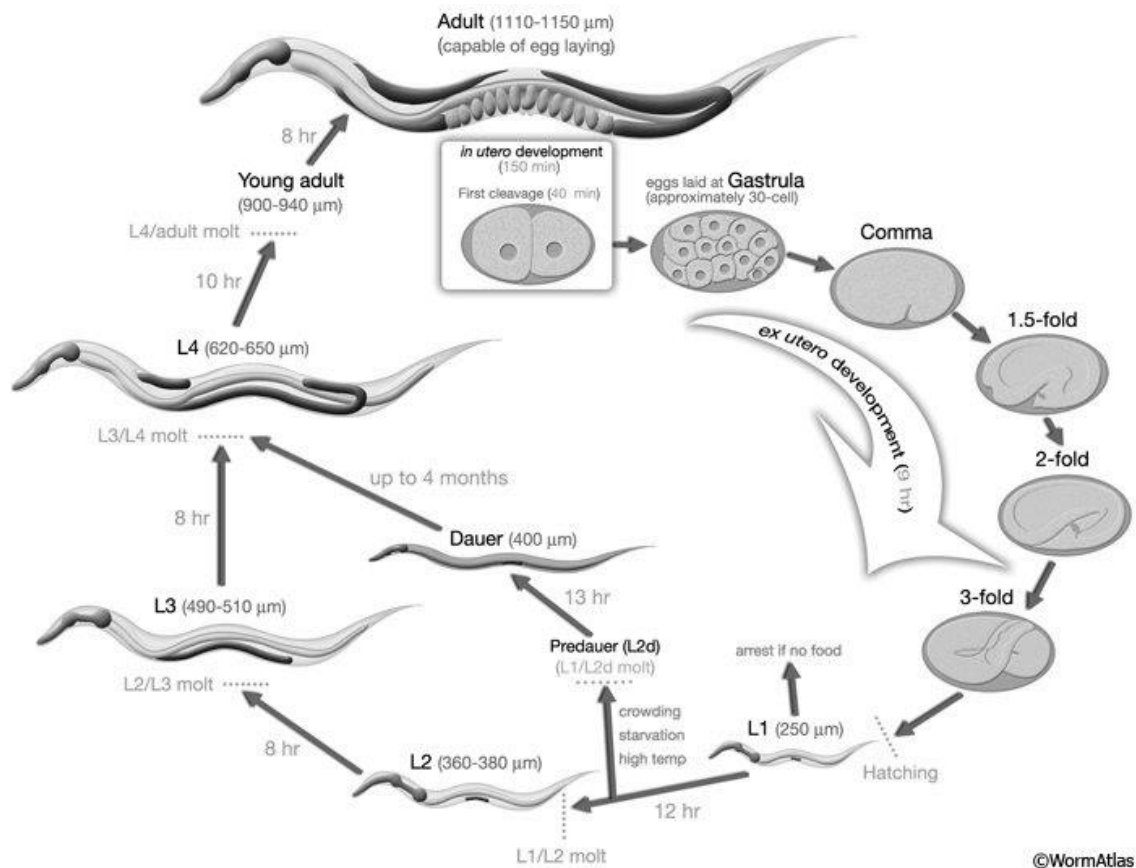


Figure 7. Cycle de vie de *Caenorhabditis elegans* à 22 °C (©WormAtlas).

La reproduction des nématodes peut se faire de manière sexuée ou asexuée, avec un cycle de vie comprenant un stade œuf suivi de quatre stades juvéniles, séparés par des mues, puis d'un stade adulte (Byerly *et al.*, 1976) (**Figure 7**). Les larves de certaines espèces ont la capacité de rentrer dans une stase aux stades L1 et L2, aussi appelées *larve dauer*, lorsque les conditions environnementales ne leur sont pas favorables. La durée de vie des nématodes peut être très variable, allant de quelques jours pour les espèces saprophages à plusieurs années pour certaines espèces parasites. Les caractéristiques génitales féminines présentent également des variations, avec une ouverture génitale qui peut être transversale, longitudinale ou semblable à un pore, située à l'avant, au milieu ou à l'arrière du corps. De plus, les femelles peuvent avoir un, deux ou plusieurs ovaires et utérus. Les mâles, en revanche, peuvent avoir un ou deux testicules et un ou deux spicules copulateurs, bien que cela varie d'une espèce à l'autre. Le dimorphisme sexuel peut être présent ou absent chez les mâles et les femelles d'une même espèce. Quant à la production d'œufs, elle est très variable selon les espèces, allant de quelques dizaines à plusieurs millions d'œufs par cycle de reproduction, ce qui témoigne de la grande diversité et de la complexité de la biologie des nématodes.

3.1.2. Écologie des nématodes

Les nématodes peuvent être soit libres, soit parasites. Ces derniers peuvent être obligatoires ou facultatifs, et vivre à l'extérieur ou à l'intérieur de leur hôte. Les nématodes peuvent parasiter un seul ou deux hôtes au cours de leur cycle de vie. On peut les retrouver dans des environnements très divers : la mer, les eaux douces, le sol, sur les plantes et chez les animaux vertébrés et invertébrés. Ils colonisent la surface du sol jusqu'à une profondeur de 1,3 km (Borgonie *et al.*, 2011), et ont même été observés à des altitudes de 6100 m sur les montagnes, dans des sources chaudes, ainsi que dans la glace antarctique et de l'océan Arctique, où ils ont pu être dégelés vivants (Tchesunov & Riemann, 1995).

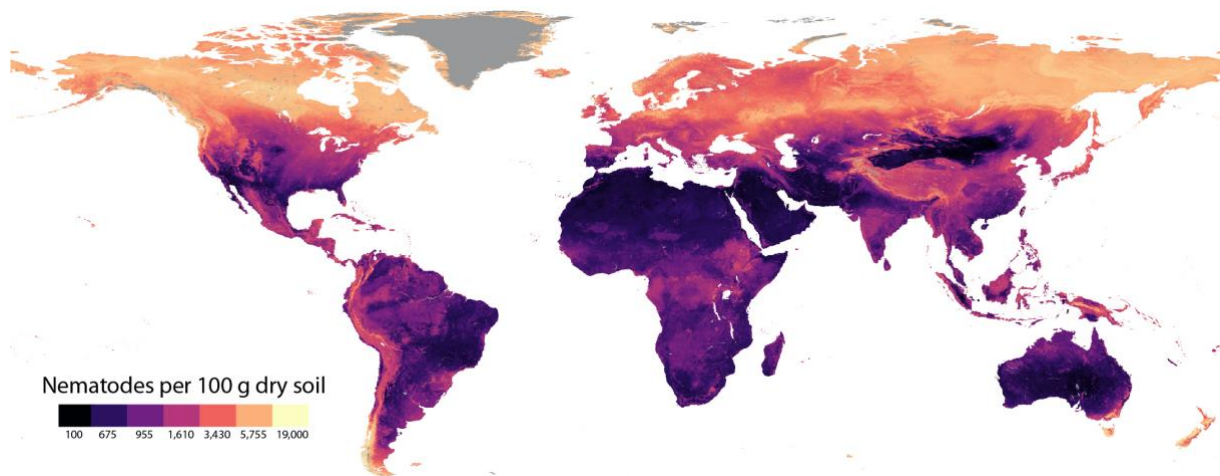


Figure 8. Distribution mondiale de l'abondance des nématodes des sols (van den Hoogen *et al.*, 2019).

Les nématodes sont extrêmement abondants dans les sols (**Figure 8**), avec plusieurs millions d'individus pouvant être dénombrés dans 1 m² de sol. Cela représente environ 1 000 à 2 000 nématodes dans un échantillon de 250 grammes de sol. De plus, les nématodes présentent une très grande diversité au sein des écosystèmes édaphiques. Jusqu'à 50 espèces différentes peuvent coexister dans un simple échantillon d'environ 100 grammes de sol. Cette diversité s'explique par la grande mobilité des nématodes, qui peuvent aisément se déplacer dans la solution du sol pour se procurer leur nourriture. Les nématodes possèdent une grande variété de stratégies pour s'adapter aux fortes fluctuations environnementales des sols. Ils peuvent par exemple entrer en diapause, une forme de dormance prédictive qui ne résulte pas nécessairement de conditions défavorables et qui perdure même avec le retour à la normale. Cette diapause touche principalement les œufs et les juvéniles encore sous forme d'œufs, permettant ainsi aux nématodes de traverser des périodes difficiles. Certaines espèces peuvent également entrer en quiescence, un état de ralentissement métabolique plus prononcé pouvant aller jusqu'à l'anabiose ou la cryptobiose lorsque les conditions deviennent

extrêmes. Ces différents degrés de dormance et de quiescence témoignent de la capacité d'adaptation des nématodes à leur environnement. Au sein des populations de nématodes, le sex-ratio peut fortement varier en raison de la production de mâles mobiles. Face aux stress environnementaux, les nématodes présentent diverses réponses rapides, comme l'enroulement, la formation de larves en diapause, ou encore l'agrégation en groupes.

3.2. Classifications des nématodes

3.2.1. Guildes trophiques

Basé sur la morphologie de leur cavité buccale et de leur pharynx, qui sont caractéristiques de leur comportement alimentaire, ainsi que sur des observations réalisées en conditions expérimentales, les nématodes ont été regroupés en cinq principales guildes trophiques distinctes (**Figure 9**) (Yeates *et al.*, 1993) : a) les nématodes bactérivores se nourrissent de cellules de procaryotes, qu'ils ingèrent grâce à une cavité buccale en forme de tube ou d'entonnoir, dont la largeur varie selon l'espèce, b) les nématodes fongivores consomment des champignons en perforant les tissus mycéliens pour aspirer leur contenu à l'aide d'un odontostylet ou d'un stomatostylet, en fonction des espèces (Arpin *et al.*, 1980), c) les nématodes herbivores peuvent être des parasites stricts ou facultatifs des plantes. Ils sont équipés d'un stomatostylet creux avec trois protubérances à sa base, également appelées boutons basaux, ou d'un odontostylet creux, d) les nématodes prédateurs, ou carnivores, se nourrissent d'autres nématodes ainsi que de petits invertébrés ou encore de protozoaires, à l'aide d'un odontostylet ou d'une cavité buccale large fortement sclérotisée avec des dents perforantes (Arpin *et al.*, 1980), et e) les nématodes omnivores sont généralement équipés d'un odontostylet et ont un régime alimentaire diversifié, se nourrissant à différents niveaux du réseau trophique du sol.

Yeates *et al.* (1993) ont proposé d'autres sous-groupes de nématodes, tels que les prédateurs facultatifs qui se nourrissent occasionnellement de proies, ou les consommateurs de substrats qui se concentrent sur la décomposition de la matière organique. Cependant, ces classifications plus fines n'ont été que très rarement utilisées jusqu'à présent par la communauté scientifique. Il est important de noter qu'il existe un certain degré de polyphagie, c'est-à-dire de diversité alimentaire, au sein de chaque groupe trophique de nématodes. Par exemple, les nématodes bactérivores peuvent non seulement consommer du substrat organique présent dans la solution du sol, mais aussi des levures ou des protistes (Cryan *et al.*, 1964 ; Nicholas, 1956 ; Nicholas *et al.*, 1959). De même, les nématodes fongivores peuvent se nourrir d'une grande variété de champignons, tels que les saprophytes impliqués dans la décomposition, les mycorhiziens en association avec les racines, mais également les champignons parasites des plantes et même les racines elles-mêmes.

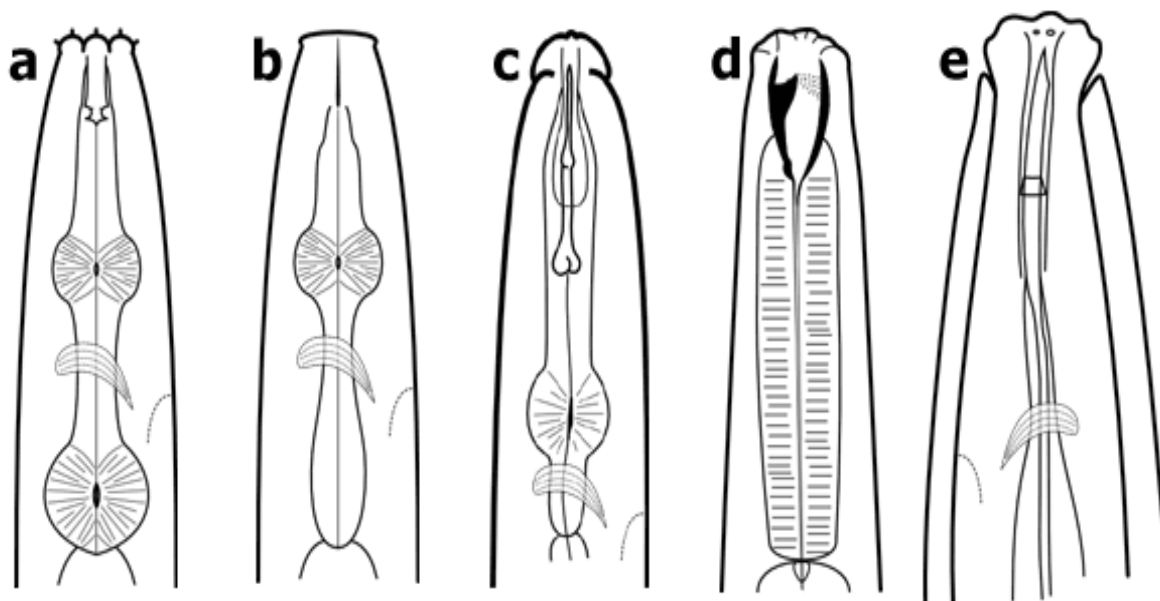


Figure 9. Classification des nématodes en fonction de leurs pièces buccales. a : bactérivores, b : fongivores, c : herbivores, d : carnivores et e : omnivores. Ed Zaborski, Université de l'Illinois.

3.2.2. Stratégie démographique et classes cp

Une classification des nématodes du sol a été établie en fonction d'un gradient démographique, qui prend en compte leur stratégie de développement, allant des taxons qualifiés de « colonisateurs » à ceux qualifiés de « persistants » (Bongers, 1990 ; Bongers, 1999). Les nématodes colonisateurs sont considérés comme des opportunistes, et se développent généralement dans milieux riches en nutriment. Ils sont très abondants dans les sols, se caractérisent par leur cycle de vie court, un taux de reproduction élevé, une capacité élevée de colonisation et une grande tolérance aux perturbations environnementales. Ils possèdent des gonades volumineuses et produisent un grand nombre de petits œufs. En revanche, les nématodes persistants indiquent la stabilité du système, ainsi que la complexité et la connectivité du réseau trophique. Ces derniers se caractérisent par un taux de reproduction faible, un cycle de vie long, une capacité de colonisation réduite et une grande vulnérabilité aux perturbations environnementales. Ils ont de grandes gonades et produisent de grands œufs. Une valeur de « cp » (colonisateur-persistant), échelonnée de 1 à 5, a été attribuée à chaque famille de nématodes libres (Bongers, 1990) :

- Les nématodes cp1 sont des organismes opportunistes caractérisés par un cycle de vie court, une activité métabolique élevée, et une tolérance aux perturbations environnementales. Ces nématodes sont généralement bactérivores et produisent en grande quantité de petits œufs, ce qui favorise une croissance démographique

importante lorsque les ressources sont abondantes. Ils présentent également un stade de développement alternatif appelé larve *dauer*, qui survient en réponse à une diminution de la biomasse et de l'activité microbienne dans leur environnement (Anderson & Kirchner, 2014 ; Sundin *et al.*, 1990). Pendant cette période, les nématodes entrent en quiescence, réduisent leur métabolisme et ralentissent leur croissance jusqu'à ce que les conditions redeviennent optimales pour leur développement. Ce groupe est considéré comme un indicateur d'enrichissement environnemental et est principalement composé de nématodes bactérivores appartenant aux familles des Rhabditidae, des Panagrolaimidae, des Monhysteridae, ainsi que des Diplogastridae.

- Les nématodes cp2 partagent certaines caractéristiques avec les cp1, comme un cycle de vie court, un taux de reproduction élevé, et une tolérance aux perturbations environnementales. Cependant, ils diffèrent des cp1 car ils n'ont pas la capacité de se transformer en larve *dauer*, et ils sont moins sensibles à la disponibilité des nutriments dans le sol. Ce groupe comprend principalement des nématodes bactérivores et fongivores, tels que les Cephalobidae et les Aphelenchidae, ainsi que de petits prédateurs.
- Les nématodes cp3 disposent de caractéristiques intermédiaires aux nématodes de type cp2 et cp4. Leur cycle de vie est généralement plus long que celui des cp2, et ils sont relativement sensibles aux perturbations environnementales. Ce groupe comprend des nématodes bactérivores, mais aussi de petits carnivores de la famille des Trypilidae, ainsi que des fongivores appartenant aux Diphtherophoridae.
- Les nématodes cp4 se distinguent par leur cycle de vie long, une cuticule perméable, et une vulnérabilité aux perturbations environnementales. Cette catégorie est principalement composée de grands carnivores, de bactérivores appartenant aux familles des Alaimidae ou des Bathyodontidae, ainsi que de petits nématodes de l'ordre des Dorylaimida.
- Les nématodes cp5 sont des nématodes persistants caractérisés par un cycle de vie long et un faible taux de reproduction, probablement dû à une activité métabolique réduite. Ils produisent peu d'œufs, généralement très gros, et présentent une faible mobilité dans le sol. Comme les nématodes cp4, ils possèdent une cuticule perméable, ce qui les rend particulièrement sensibles aux perturbations environnementales telles que la pollution. Ce groupe est composé de grands nématodes de l'ordre des Dorylaimida, qui peuvent être prédateurs ou omnivores.

3.2.3. Guildes fonctionnelles et indices nématofauniques

La combinaison des groupes trophiques avec les stratégies de vie conduit à la création de 16 guildes fonctionnelles de nématodes (**Figure 10.A**) (Bongers & Bongers, 1998 ; Ferris *et al.*, 2001). Différents indices basés sur ces guildes fonctionnelles ont été développés pour analyser la structure des communautés de nématodes. L'Indice de Maturité (MI) renseigne sur la maturité et la stabilité d'un environnement donné. Il est calculé comme la moyenne pondérée des valeurs cp des individus présents dans un échantillon de sol, en utilisant la formule suivante (Bongers, 1990) :

$$MI = \sum_{i=1}^n v_i * f_i$$

Avec v_i la valeur c-p du taxon i et f_i la fréquence de ce même taxon dans un échantillon donné. L'Indice de Maturité ne prenant pas en compte les taxons phytophages, l'Indice Parasites de Plantes (PPI) peut être calculé comme équivalent de l'Indice de Maturité pour les nématodes phytophages. Le PPI se calcule à partir de la même formule que celle proposée par Bongers (1990). L'Indice d'Enrichissement (EI), l'Indice de Structure (SI) et l'Indice Basal (BI) sont calculés à partir des formules suivantes :

$$EI = \frac{e}{(e + b)}$$

$$SI = \frac{s}{(s + b)}$$

$$BI = 100 * \left[\frac{b}{(e + s + b)} \right]$$

Avec la composante e de l'enrichissement et b du réseau basal calculé comme la fréquence pondérée des nématodes bactérivores de type cp1 et fongivores de type cp2, et la composante s calculée comme la fréquence pondérée des nématodes bactérivores, fongivores et prédateurs-omnivores. L'Indice d'Enrichissement donne des indications sur la disponibilité des ressources dans le milieu ainsi que sur l'activité des décomposeurs primaires. L'Indice de Structure (SI) fournit des informations sur la structure du réseau trophique du sol, reflétant ainsi la stabilité du milieu. En fonction des valeurs des indices, il est possible de placer les données d'un échantillon de sol dans l'une des quatre zones d'un plan, ce qui permet d'interpréter la santé du sol (**Figure 10.B**) (Ferris *et al.*, 2001). L'Indice Basal informe sur la prévalence des nématodes résistants au stress. Enfin, l'Indice des Voies de Décomposition (« *Nematode Channel Ratio* » ; NCR) permet d'exprimer les voies prédominantes de la décomposition de la matière organique. Il se calcule en divisant l'abondance des nématodes

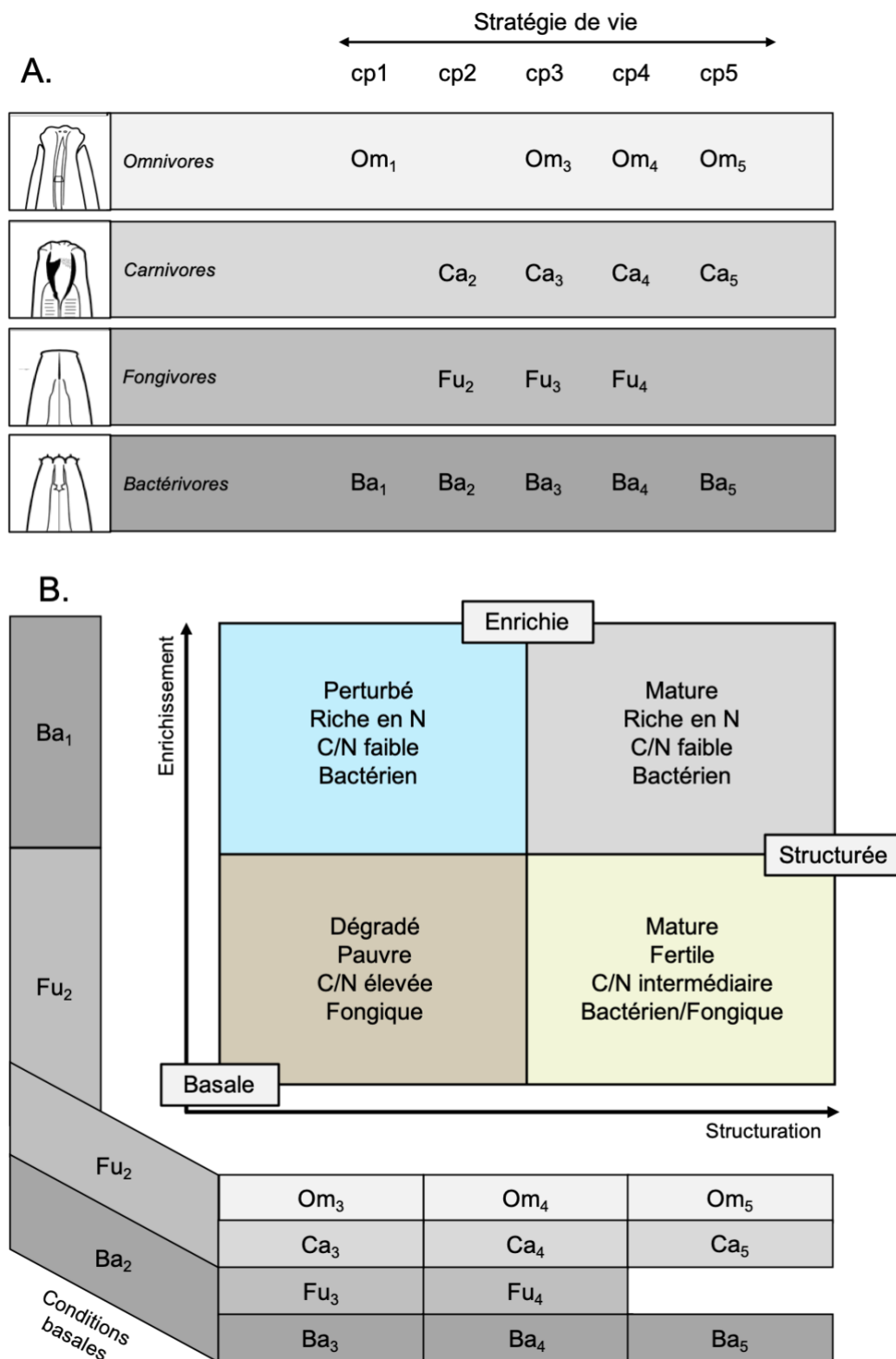


Figure 10. A. Les 16 guildes fonctionnelles des nématodes libres du sol en fonction des groupes trophiques et des stratégies de vie. **B.** Guildes fonctionnelles de nématodes du sol caractérisées par leurs habitudes alimentaires (groupe trophique) et par leurs caractéristiques d'histoire de vie exprimées le long d'une échelle colonisateur-persistant (d'après Ferris *et al.*, 2001).

bactérovores par la somme des nématodes bactérovores et fongivores présents dans l'échantillon (Ferris *et al.*, 2001).

3.3. Traits fonctionnels des nématodes bactérovores du sol

3.3.1. Intérêt de l'approche fonctionnelle en nématologie des sols

À ce jour, la plupart des recherches sur les nématodes sont basées sur la taxonomie et les classifications fonctionnelles proposées par Yeates *et al.* (1993), Bongers (1990, 1999) et Ferris *et al.* (2001). Cependant, l'une des principales limitations dans le domaine de la nématologie réside dans la complexité et la durée des procédures d'identification taxonomique, notamment lorsqu'il s'agit de parvenir à une résolution au niveau du genre et de l'espèce, ce qui requiert généralement l'expertise de taxonomistes qualifiés. L'introduction de nouvelles techniques moléculaires, telles que le metabarcoding de l'ADN environnemental, simplifient l'identification des nématodes, accélèrent le processus d'identification et améliorent la précision taxonomique. Malgré ses avantages, le séquençage de l'ADN environnemental présente des biais, tels que la surestimation de la diversité taxonomique due à la présence d'organismes morts ou d'ADN extracellulaire, l'indisponibilité de certaines amorces spécifiques, ainsi que le manque de bases de données génétiques complètes, ce qui nécessite une analyse minutieuse des données. La promesse du séquençage génétique en tant qu'alternative courante et moins coûteuse aux pratiques actuelles de biomonitoring ne s'est pas encore concrétisée et nécessiterait de développer des méthodes d'exploration de données plus simples d'utilisation.

L'utilisation des traits fonctionnels pourrait constituer une approche alternative intéressante pour pallier les limitations des différentes approches mentionnées précédemment. Les traits se réfèrent aux caractéristiques morpho-anatomiques, physiologiques, phénologiques, ou comportementales des organismes, qui sont liées à leur histoire de vie ainsi qu'à leurs effets sur les processus et services écologiques (Pey *et al.*, 2014 ; Violle *et al.*, 2007). Ils sont mesurables à l'échelle de l'individu, et peuvent être associés à la manière dont une espèce réagit aux conditions environnementales (trait de réponse) ou exploite son environnement (trait d'effet) (Moretti *et al.*, 2013). De plus, les traits sont considérés comme « fonctionnels » lorsqu'ils ont un effet direct sur les performances individuelles et, par conséquent, sur la valeur sélective de l'organisme (Violle *et al.*, 2007). La diversité taxonomique et morphologique des organismes du sol peut être abordée en les regroupant selon divers traits communs, communément appelés groupes fonctionnels, afin d'étudier leur effet sur le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes. Cette approche axée sur les traits fonctionnels permet une meilleure compréhension des liens entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, en s'affranchissant des limites

taxonomiques et en se concentrant sur les propriétés biologiques des organismes qui influencent les processus écologiques. Cependant, les objectifs de la création d'un groupe d'organismes et la façon d'assembler ces organismes en groupes homogènes font encore l'objet de nombreux travaux théoriques et empiriques en écologie (Jaillard *et al.*, 2018 ; Wilson, 1999).

Malgré leur simplicité biologique apparente, les nématodes présentent en réalité une grande diversité morphologique, anatomique et fonctionnelle, reflétant leur adaptation à une large gamme d'habitats et de niches écologiques (Soetaert *et al.*, 2002 ; Yeates *et al.*, 1993 ; Zhang *et al.*, 2024 ; Zullini & Semprucci, 2020). Cette variabilité se traduit notamment par des différences significatives dans leurs stratégies alimentaires, leurs modes de reproduction, leurs cycles de vie et leur rôle fonctionnel au sein des écosystèmes. Néanmoins, cette diversité n'est pas encore suffisamment considérée dans la plupart des recherches actuelles. En effet, alors que les études scientifiques se concentrent souvent sur des approches taxonomiques et fonctionnelles traditionnellement utilisées, l'approche axée sur les traits fonctionnels reste largement sous-exploitée en nématologie des sols (Hou *et al.*, 2023 ; Mulder & Vonk, 2011 ; Sechi *et al.*, 2017 ; Semprucci *et al.*, 2022 ; Vonk *et al.*, 2013 ; Zhang *et al.*, 2024 ; Zhang *et al.*, 2024). Cette approche offrirait une meilleure compréhension des liens entre la diversité des nématodes et le fonctionnement des écosystèmes, notamment en associant des traits morpho-anatomiques à des fonctions écosystémiques spécifiques ainsi qu'en caractérisant la réponse des nématodes aux perturbations environnementales et les effets de ces réponses sur le fonctionnement global des écosystèmes.

3.3.2. *Historique de l'utilisation des approches fonctionnelles en nématologie des sols*

Historiquement, les premières approches fonctionnelles en nématologie se sont concentrées sur les traits d'histoire de vie et l'Indice de Maturité des nématodes dans les années 1990 (Bongers, 1990 ; Bongers, 1999). Bien que cet indice ne mesure pas directement les changements au sein des communautés de nématodes, il permet de déterminer le niveau de perturbation d'un écosystème. Par la suite, les recherches ont élargi leur champ en incluant l'analyse des comportements alimentaires, à travers les groupes trophiques définis par Yeates *et al.* (1993). D'autres indices nématofauniques, basés sur les guildes fonctionnelles, ont été développés pour décrire la structure et le fonctionnement du réseau trophique du sol, mais sans refléter explicitement les flux de matière et d'énergie (voir « 3.2.3. *Guildes fonctionnelles et indices nématofauniques* ») (Ferris *et al.*, 2001). Depuis les années 2010, les études ont commencé à intégrer l'empreinte métabolique des nématodes, en se basant sur leur taille corporelle pour quantifier leur production et leur respiration en carbone (Ferris *et al.*, 2010). Bien que cette approche permette d'évaluer leur contribution aux fonctions écosystémiques,

elle ne prend pas en compte tous les processus écologiques auxquels ces organismes participent. Parallèlement, des recherches sur la biomasse, la masse individuelle ainsi que sur la largeur maximale et la longueur corporelle des nématodes ont progressivement émergé dans la littérature scientifique (Sechi *et al.*, 2017 ; Sechi *et al.*, 2018). Par exemple, l'étude de Sechi *et al.* (2018) examine la diversité fonctionnelle des nématodes du sol en fonction de l'occupation des sols, en se concentrant sur la répartition de la biomasse et des caractéristiques liées à la taille corporelle. Les résultats montrent que les indices fonctionnels varient selon les conditions environnementales et que la disponibilité des ressources influence la taille moyenne des nématodes. De plus, l'analyse de la taille corporelle en relation avec les groupes trophiques a permis de révéler des réponses aux filtres environnementaux liées aux caractéristiques fonctionnelles dans différents écosystèmes.

Plus récemment, les recherches en nématologie des sols ont élargi leur champ d'étude pour inclure une plus grande variété de traits fonctionnels. Les premières approches se concentraient principalement sur des mesures globales telles que la biomasse ou l'abondance des nématodes pour évaluer leur effet sur les écosystèmes. En revanche, les recherches actuelles se penchent sur des traits spécifiques qui permettent une meilleure compréhension des fonctions écologiques des nématodes (Hou *et al.*, 2022 ; Xue *et al.*, 2023). Par exemple, Hou *et al.* (2022) ont étudié l'effet de la fertilisation azotée sur six traits liés à la performance des nématodes, à savoir la taille du corps, la longueur maximale du corps, la largeur maximale du corps, la longueur du stylet, la longueur de l'œsophage et la longueur de l'intestin. Cette étude a montré que la diversité taxonomique de la communauté de nématodes n'a pas été affectée par la fertilisation azotée. Cependant, la taille du stylet des nématodes phytophages ainsi que la taille moyenne de l'œsophage de l'ensemble de la communauté de nématodes ont diminué, tandis que la largeur corporelle maximale de ces nématodes a augmenté. De plus, une étude menée par Xue *et al.* (2023) a révélé que la faible disponibilité en phosphore dans le sol peut limiter la croissance et la reproduction des nématodes bactérivores, en particulier des espèces *Caenorhabditis elegans* et *Plectus murrayi*. Ces conditions entraînent effectivement une croissance plus lente, une espérance de vie prolongée, une réduction de la taille corporelle et un taux de reproduction inférieur par rapport aux nématodes vivant dans des sols avec une concentration en phosphore plus élevée. Cette dernière étude a apporté de nouvelles informations importantes quant à l'effet de la disponibilité du phosphore sur les communautés de nématodes, et notamment sur les nématodes bactérivores. En effet, la majorité des études réalisées jusqu'à présent se sont principalement concentrées sur les effets à court terme de la fertilisation phosphatée sur l'ensemble des communautés de nématodes, en mettant l'accent sur les guildes trophiques et les indices nématofauniques (Nielsen *et al.*, 2015). De même, les recherches sur les réponses à long terme des nématodes à la fertilisation

phosphatée ont suivi cette même tendance, révélant des résultats variables selon le type d'écosystème et les méthodes de fertilisation utilisées (Chen *et al.*, 2014 ; Li *et al.*, 2024 ; Ni *et al.*, 2024 ; Olatunji *et al.*, 2019 ; Sarathchandra *et al.*, 2001 ; Wu *et al.*, 2023 ; Zhao *et al.*, 2014). Ainsi, l'étude de Xue *et al.* (2003) a révélé des changements tant au niveau des individus que des communautés en réponse à une modification de la disponibilité en phosphore dans le sol. Ces changements n'auraient pas été détectés si l'analyse s'était limitée à la seule composition des communautés ou à l'utilisation de classifications fonctionnelles classiques.

3.3.3. Relations entre les traits des nématodes du sol et leurs contributions aux fonctions écosystémiques

À ce jour, plusieurs études ont approfondi notre compréhension des relations entre la morphologie des nématodes et leurs rôles écologiques spécifiques (**Table 1**). La structure de la cavité buccale des nématodes a été identifiée par Wieser (1953 ; 1959) comme étant étroitement liée à leurs rôles trophiques. En effet, la forme de cette cavité détermine la capacité des nématodes à se nourrir de diverses sources alimentaires, telles que les bactéries, les champignons ou la matière organique. Cette spécialisation trophique est essentielle pour les interactions écologiques dans le sol et influence la dynamique des nutriments. Par ailleurs, la forme de la queue des nématodes joue un rôle crucial dans leur locomotion, leur alimentation et leur reproduction (Thistle & Sherman, 1985 ; Thistle *et al.*, 1995). Les variations morphologiques de la queue peuvent affecter leur capacité à se déplacer efficacement dans les différents milieux du sol, ce qui, en retour, influence leur aptitude à capturer des proies ou à trouver des partenaires pour la reproduction. La taille corporelle des nématodes revêt également une importance significative puisqu'elle peut être corrélée à l'histoire de vie de l'espèce, à sa physiologie et à ses besoins énergétiques (Franzo & Del Negro, 2019 ; Losi *et al.*, 2013 ; Vanaverbeke *et al.*, 2003).

De plus, les amphides, qui sont des organes chémorécepteurs situés à l'avant du corps, jouent un rôle essentiel dans la recherche de nourriture et de partenaires reproducteurs (Zullini & Semprucci, 2020). Leur morphologie et leur disposition peuvent influencer la sensibilité des nématodes aux signaux chimiques de leur environnement, ce qui leur permet de localiser efficacement les ressources alimentaires et les partenaires, essentiels pour leur survie. Enfin, la cuticule des nématodes, avec ses caractéristiques morphologiques et son épaisseur, constitue une barrière de protection contre les prédateurs, la pollution et les forces hydrodynamiques (Ichiishi *et al.*, 2021 ; Raes *et al.*, 2007 ; Semprucci *et al.*, 2018). Une cuticule plus épaisse offre une meilleure défense contre les conditions environnementales

défavorables, tandis qu'une morphologie adaptée peut réduire la résistance à l'eau, facilitant ainsi leur déplacement dans le sol.

Table 1. Quelques traits fonctionnels des nématodes du sol, interprétations écologiques et pertinence fonctionnelle (modifié d'après Zhang *et al.*, 2024).

	Traits	Interprétation écologique	Pertinence fonctionnelle
Traits morphologiques			
	Taille corporelle	Taille du corps, incluant longueur et largeur	Mobilité, exigence énergétique et utilisation des ressources
	Biomasse	Masse totale de nématodes	Décomposition et flux de nutriments
	Longueur de l'œsophage	Longueur du tube musculaire qui connecte la bouche à l'intestin	Efficacité alimentaire
	Longueur de l'intestin	Longueur de l'intestin, de la fin de l'œsophage à l'anus	Digestion et efficacité d'absorption
	Épaisseur de la cuticule	Épaisseur de l'exosquelette flexible et chimiquement inerte	Capacité de défense et mobilité
	Taille de la cavité buccale	Forme et taille de la cavité buccale	Habitudes alimentaires
Traits physiologiques			
	Anhydrobiose	Rapport nématodes enroulés/nématodes totaux	Qualité de l'habitat et tolérance environnementale
	Taux métabolique	Quantité de carbone relâchée lors de la respiration	Taux de croissance et cycle du carbone
	Contenu en carbone	Contenu en carbone du corps des nématodes	Allocation du carbone
	Contenu en azote	Contenu en azote du corps des nématodes	Activité métabolique
Traits d'histoire de vie			
	Ratio adultes-juvéniles	Ratio entre le nombre de juvéniles et d'adultes	Potentiel reproductif et flux de nutriments
	Taille des œufs	Masse ou volume des œufs	Qualité de l'environnement et disponibilité en nutriments
	Taux de reproduction	Nombre d'œufs	Qualité de l'environnement et densité des populations

3.3.4. Exploration des traits fonctionnels des nématodes bactérivores du sol et de leurs rôles écologiques

Le groupe des nématodes bactérivores affiche une grande diversité, tant sur le plan taxonomique, phylogénétique que fonctionnel (Hodda, 2022a ; Hodda, 2022b). D'un point de vue taxonomique, les nématodes bactérivores constituent le groupe le plus diversifié au niveau familial ; environ 50% des familles de nématodes sur le site Nemaplex sont des bactérivores (<http://nemaplex.ucdavis.edu/>). De plus, ce groupe est le seul parmi tous les groupes trophiques à présenter l'ensemble des valeurs « cp » de l'échelle, avec 41% de cp1, 25% de cp2, 28% de cp3, 5% de cp4 et 1% de cp5 au niveau du genre (Bongers, 1990 ; Bongers & Bongers, 1998).

Les nématodes bactérivores présentent une importante diversité morphologique et anatomique, notamment au niveau de la cavité buccale et de la forme de l'œsophage, ce qui leur permet d'exploiter une large gamme de ressources (**Figure 11.A**). Par exemple, la forme des proboles labiales et le développement des proboles céphaliques chez les Cephalobidae

permettent une spécialisation alimentaire passive, optimisant ainsi la répartition des niches entre les espèces coexistantes (**Figure 11.B**) (De Ley, 1992). La forme du pharynx est très variable chez les taxons, avec deux, trois ou quatre parties plus ou moins musclées (**Figure 11.A**). Certains taxons de nématodes bactérivores possèdent un stomate tubulaire et ont développé une structure semblable à un broyeur dans leur bulbe terminal, un composant musculaire situé à l'extrémité postérieure du pharynx (Munn & Munn, 2002 ; von Lieven, 2003). Cette adaptation physique leur permet d'absorber des cellules bactériennes de l'environnement par une action de pompage du pharynx musculaire et d'écraser et de consommer physiquement des bactéries à parois cellulaires épaisses, difficilement digestibles pour les autres nématodes bactérivores.

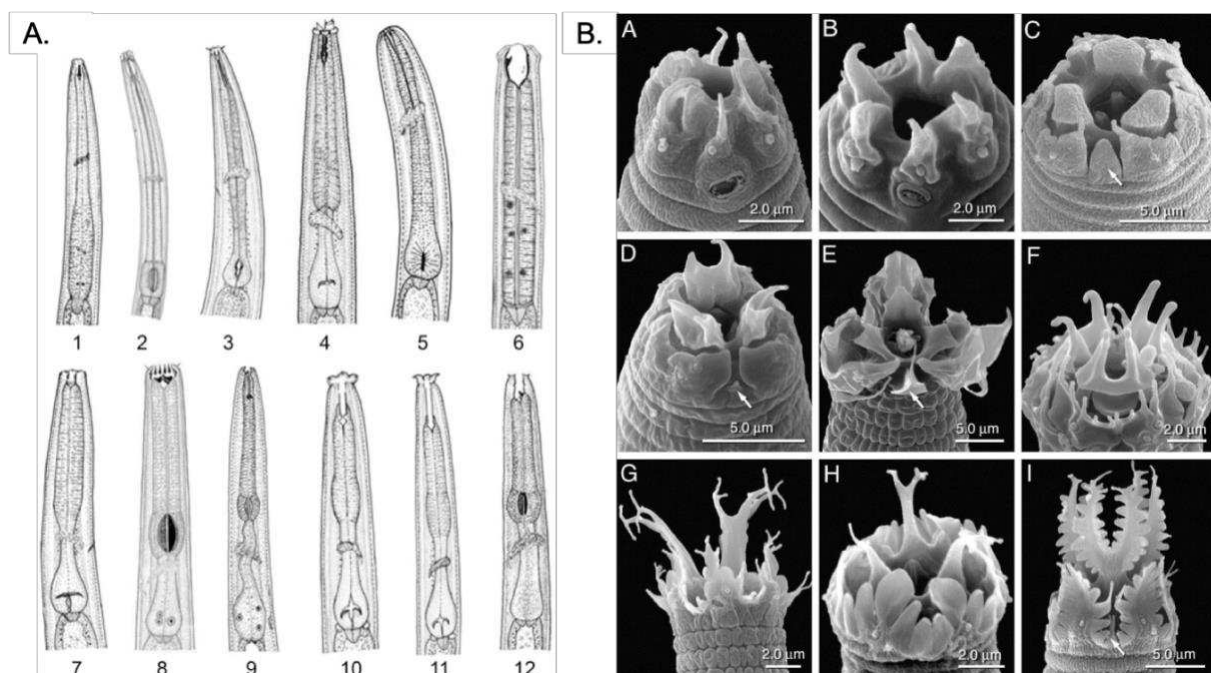


Figure 11. A. Représentation des différentes morphologies d'œsophages au sein du groupe des bactérivores. B. Micrographies électroniques à balayage de la région des lèvres de femelles de Cephalobidae (le numéro de l'isolat suit l'espèce). (A) *Eucephalobus* sp., (B) *Pseudacrobeles* sp., (C) *Zeldia punctata*, (D) *Zeldia* sp., (E) *Acromoldavicus mojavicus*, (F) *Nothacrobeles borregi*, (G) *Cervidellus doorsselaeri*, (H) *Cervidellus alutus*, (I) *Acrobeles* sp. (Nadler et al., 2006).

En outre, il est important de noter que les nématodes bactérivores présentent une grande diversité de types morphologiques, avec des combinaisons de caractéristiques distinctes (**Figure 12**). Cette diversité se reflète dans la structure de leur cavité buccale et de leur pharynx, qui peuvent varier considérablement selon les différents infra-ordres. Les nématodes de l'infra-ordre des Rhabditomorpha sont caractérisés par une cavité buccale présentant une large ouverture tubulaire et un appareil glottoïde. Leur pharynx est

généralement épais, avec un procarpus et un métacarpus très musclés, ainsi qu'un bulbe basal très développé doté d'une structure de type broyeur (**Figure 12**). À l'inverse, les nématodes de l'infra-ordre Cephalobomorpha possèdent une cavité buccale en forme d'entonnoir avec une ouverture étroite. Leur pharynx est plutôt fin, avec un procarpus et un métacarpus très peu développés, mais un bulbe basal relativement bien développé par rapport au reste du pharynx. Les nématodes de l'infra-ordre des Panagrolaimomorpha présentent des caractéristiques intermédiaires entre celles des Cephalobomorpha et des Rhabditomorpha (**Figure 12**), tandis que les nématodes de l'infra-ordre Diplogasteromorpha se distinguent par une cavité buccale tubulaire très large, parfois ornée de denticules, ainsi qu'un pharynx distinct à « deux lobes » composé d'un procarpus et d'un métacarpus très développés, mais d'un bulbe basal très faible (**Figure 12**).

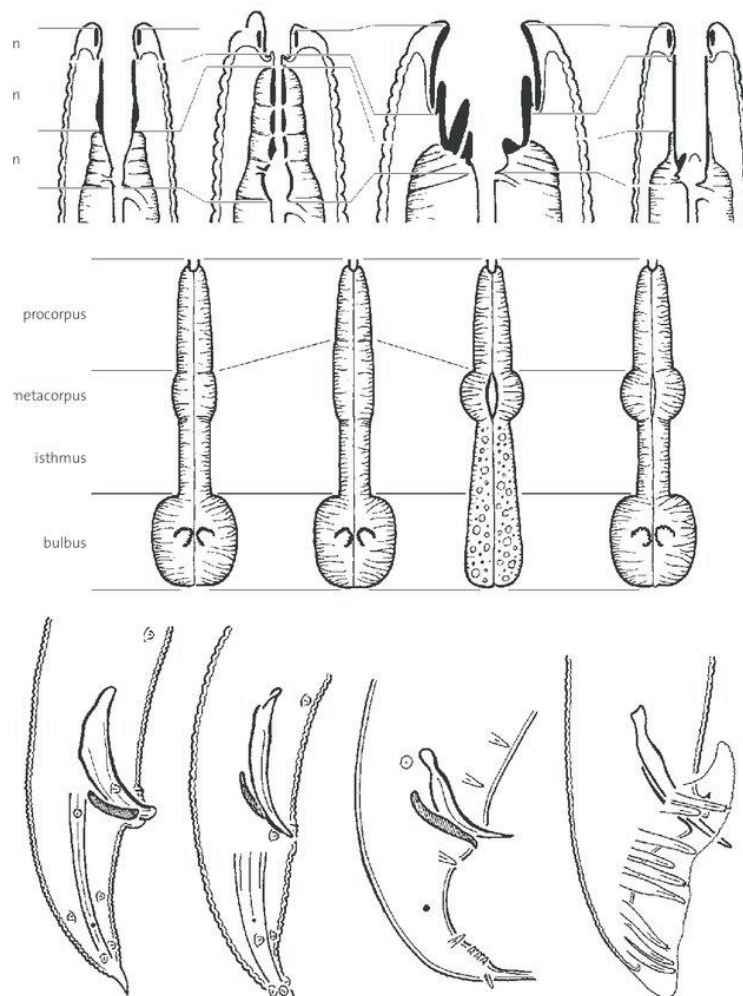


Figure 12. A. Morphologie des Rhabditida illustrée par les quatre infra-ordres les plus courants : Panagrolaimomorpha, Cephalobomorpha, Diplogasteromorpha et Rhabditomorpha. A. Stoma et ses sections ; B. Pharynx et ses sections ; C. Région caudale mâle (Manzanilla-Lopez *et al.*, 2012).

Cette diversité morphologique des nématodes suggère fortement une spéciation dans des niches particulières, chaque infra-ordre étant adapté à l'exploitation de ressources spécifiques dans son environnement. Les variations dans la structure buccale et pharyngienne permettent à ces organismes de cibler différents types de microorganismes et/ou de matières organiques, favorisant ainsi une utilisation diversifiée des ressources disponibles. Les Rhabditomorpha, de par leurs adaptations morphologiques spécialisées, sont susceptibles de cibler des bactéries de plus grande taille, une ressource moins accessible aux autres nématodes bactérovores dotés de cavités buccales plus réduites. À l'inverse, les Cephalobomorpha seraient probablement mieux à même d'exploiter les niches écologiques où les micro-organismes de plus petite dimension sont plus abondants. De plus, les différences de taille de la cavité buccale suggèrent que les Cephalobomorpha pourraient sélectionner passivement ou activement leurs proies, tandis que la morphologie buccale des Rhabditomorpha ne leur conférerait pas cette même capacité de choix alimentaire. La spécialisation des différents infra-ordres de nématodes dans l'exploitation des ressources spécifiques limite la compétition entre eux, favorisant ainsi leur coexistence au sein de l'écosystème du sol. Cette répartition des niches écologiques permet à chaque groupe de se concentrer sur des ressources alimentaires complémentaires, optimisant ainsi l'utilisation des substrats disponibles et contribuant à la productivité et à la stabilité de la communauté de nématodes. Par conséquent, la diversité morphologique des nématodes reflète leur adaptation à des niches écologiques distinctes, un phénomène essentiel à la résilience des communautés microbiennes du sol. Toutefois, ces observations ne constituent que des hypothèses nécessitant des études supplémentaires pour confirmer ou infirmer ces propositions.

4. Synthèse du Chapitre 1

Le phosphore joue un rôle crucial dans les écosystèmes, participant à des processus biologiques fondamentaux tels que la photosynthèse, la respiration et la croissance végétale. Il constitue également un élément essentiel de molécules importantes comme l'ADN, l'ARN et l'ATP. Cependant, la complexité de son cycle, qui ne comporte pas de composante gazeuse, limite souvent la disponibilité du phosphore dans les sols, nécessitant des apports extérieurs pour soutenir une production agricole. En tant que réservoirs de phosphore, les sols doivent être gérés de manière durable afin d'optimiser sa disponibilité. Il est donc crucial d'établir un équilibre entre la quantité de phosphore apportée par les fertilisants et celle absorbée par les plantes, d'où la nécessité d'une gestion intégrée des nutriments prenant en compte les interactions entre le phosphore et les autres éléments nutritifs afin de préserver la fertilité des sols.

La fertilisation minérale phosphatée soulève des défis socio-économiques et environnementaux en raison de la forte dépendance de l'agriculture moderne à cette ressource non renouvelable que sont les roches phosphatées. Le développement des engrais chimiques au XIX^e siècle a entraîné une surconsommation des engrais phosphatés, avec des conséquences néfastes sur les sols et les écosystèmes. De plus, les réserves mondiales de phosphore diminuent rapidement, et leur épuisement potentiel dans 50 à 100 ans pourrait exacerber les tensions géopolitiques et faire augmenter considérablement le coût des engrais. Dans ce contexte, l'intensification des processus écologiques du sol constitue une approche viable et durable, favorisant des pratiques qui optimisent le recyclage des nutriments. En exploitant les interactions entre les racines des plantes, les microorganismes et les organismes bactériovores, tels que les nématodes, il est possible d'améliorer la disponibilité du phosphore tout en préservant l'environnement. Les nématodes bactériovores, acteurs clés de la boucle microbienne, jouent un rôle essentiel en régulant les communautés microbiennes ainsi qu'en facilitant la décomposition et la minéralisation de la matière organique. Leur capacité à stimuler la minéralisation du phosphore organique contribue de manière significative à sa disponibilité pour les plantes.

L'adoption de pratiques agricoles favorisant les interactions biologiques établit un équilibre entre les exigences des cultures et la préservation de l'environnement. L'étude approfondie des caractéristiques fonctionnelles des nématodes, notamment leurs traits morphologiques, physiologiques et comportementaux, contribue à une compréhension plus nuancée de leur rôle dans l'augmentation de la disponibilité du phosphore et l'amélioration des fonctions du sol et des plantes. Les spécificités des nématodes, comme leur taille corporelle, leur structure buccale et leurs habitudes alimentaires, influencent directement leur capacité à interagir avec leur environnement, à consommer diverses bactéries et à recycler les nutriments. En analysant en détail ces traits, il est possible d'établir des liens entre la diversité des nématodes et leur efficacité à mobiliser le phosphore dans le sol, ainsi qu'à promouvoir la santé des plantes. Cela permet également de mieux comprendre comment les nématodes régulent les communautés microbiennes et décomposent les matières organiques, des processus essentiels pour maintenir la fertilité des sols. L'intégration de ces connaissances dans les pratiques agricoles ouvre la voie à l'élaboration de stratégies exploitant la biodiversité fonctionnelle des nématodes, dans le but d'améliorer la disponibilité du phosphore, d'optimiser les performances des cultures, tout en préservant les écosystèmes et en réduisant la dépendance aux engrais chimiques.

5. Objectifs et Travail de thèse

Cette thèse vise à approfondir notre compréhension des mécanismes par lesquels les nématodes bactérovores modifient la disponibilité du phosphore dans le sol, en recyclant les sources organiques, et à examiner leurs effets sur la croissance et la nutrition des plantes. Elle quantifie leurs effets sur les communautés microbiennes et les processus de recyclage du phosphore, afin d'identifier les mécanismes par lesquels ces organismes augmentent la disponibilité des nutriments pour les plantes. L'étude des interactions entre les différentes espèces de nématodes et les communautés microbiennes, ainsi que l'identification des mécanismes sous-jacents, permettra d'établir des liens entre les nématodes bactérovores, leurs caractéristiques fonctionnelles et leur influence sur les fonctions du sol et de la plante. Cette étude a pour objectif de fournir des données importantes et approfondies sur la dynamique du phosphore dans les écosystèmes terrestres, et de mieux comprendre le rôle des nématodes bactérovores dans les processus écologiques du sol. L'objectif principal se décline en trois sous-objectifs :

Sous-objectif 1 :

Le premier sous-objectif de cette thèse est de quantifier l'effet des nématodes bactérovores sur plusieurs fonctions du sol et des plantes. Plus particulièrement, cette évaluation a porté sur la croissance et l'activité microbienne, le recyclage de l'azote et du phosphore, ainsi que sur les effets de l'augmentation de la disponibilité des nutriments sur la croissance et la nutrition des plantes. La question de recherche et l'hypothèse associées à ce sous-objectif sont :

Question 1 : Quel est l'effet global de la présence de nématodes bactérovores sur les fonctions du sol et de la plante ?

Hypothèse 1 : Les nématodes bactérovores entraîne une diminution du nombre de cellules bactériennes et de la biomasse microbienne, en raison de leur prédation sur les communautés microbiennes. Cependant, cette prédation stimule l'activité microbienne, qui se traduit par une augmentation de la respiration microbienne. Cette hausse d'activité favorise la libération des nutriments dans le sol, ce qui améliore leur disponibilité pour les plantes. Par conséquent, ces dernières absorbent davantage de nutriments et produisent une biomasse plus élevée qu'en l'absence de nématodes.

Sous-objectif 2 :

Le second sous-objectif de cette thèse est de caractériser les effets spécifiques des espèces de nématodes bactérovores sur les fonctions du sol et de la plante, en ciblant notamment le recyclage du phosphore à partir de sources organiques. Une approche combinant l'identité

des nématodes bactérivores, leur stratégie démographique (*i.e.*, les classes cp), et leurs traits fonctionnels a été adoptée afin de déterminer lequel de ces éléments explique le mieux les effets observés des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore. Les questions de recherche et les hypothèses associées à ce sous-objectif sont :

Question 2.1 : Les effets des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore à partir de sources organiques, ainsi que sur la croissance et la nutrition de la plante, sont-ils spécifiques à chaque espèce ?

Hypothèse 2.1 : Les effets des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore provenant de sources organiques diffèrent selon les espèces. Certaines espèces de nématodes ont un effet plus marqué sur la mobilisation du phosphore dans le sol, ce qui se traduit par une augmentation de la croissance et de la nutrition des plantes.

Question 2.2 : Existe-t-il des traits morpho-anatomiques spécifiques au sein de la guildes des nématodes bactérivores qui peuvent expliquer les variations observées dans leur effet sur le recyclage du phosphore, ainsi que sur la croissance et la nutrition des plantes ?

Hypothèse 2.2 : Les variations observées dans l'effet des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore s'expliquent principalement par leurs traits morpho-anatomiques plutôt que par l'identité des espèces ou les classes cp.

Sous-objectif 3 :

Le dernier sous-objectif de cette thèse vise est d'identifier les mécanismes par lesquels la prédation des nématodes bactérivores influence la minéralisation du phosphore organique par les communautés microbiennes, et d'évaluer comment cette interaction modifie la disponibilité du phosphore pour les plantes au fil du temps.

Question 3.1 : Quel est l'effet de la prédation des nématodes bactérivores sur la minéralisation du P organique par les communautés microbiennes au cours du temps ?

Hypothèse 3.1 : En présence de nématodes bactérivores, la disponibilité du phosphore dans le sol augmente au fil du temps, grâce à une minéralisation accrue du phosphore organique et au renouvellement constant de la biomasse microbienne.

Question 3.2 : Les effets des nématodes bactérivores sur la minéralisation du phosphore organique varient-ils au fil du temps en fonction des stratégies démographiques des différentes espèces ?

Hypothèse 3.2 : Les effets observés diffèrent entre les espèces des groupes cp1 et cp2. Les nématodes bactérivores du groupe cp1, dotés d'une cavité buccale tubulaire et d'un cycle de vie rapide, stimulent plus rapidement et de façon plus marquée l'activité microbienne et la minéralisation du phosphore organique, comparés aux espèces du groupe cp2, qui possèdent une cavité buccale en forme d'entonnoir et un cycle de vie plus long. Ces dernières influencent l'activité microbienne de manière plus tardive, mais ont un effet plus important sur la composition des communautés bactériennes via une consommation sélective des bactéries.

Références bibliographiques

- Al-Masri, M. S., Amin, Y., Ibrahim, S., & Al-Bich, F. (2004). Distribution of some trace metals in Syrian phosphogypsum. *Applied Geochemistry*, 19(5), 747-753.
- Anderson, G. (1980). Assessing organic phosphorus in soils. In: *The role of phosphorus in agriculture*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA, pp. 411-431.
- Anderson, R. V., & Kirchner, T. B. (1982). A simulation model for life-history strategies of bacteriophagic nematodes. In : *Nematodes in Soil Ecosystems* . University of Texas Press, pp. 157-177.
- Arpin, P., Kilbertus, G., Ponge, J. F., & Vannier, G. (1980). Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *Actualités d'Écologie Forestière: Sol, Flore, Faune*, 87-150.
- Ashihara, H., Li, X. N., & Ukaji, T. (1989). Effect of inorganic phosphate on the biosynthesis of purine and pyrimidine nucleotides in suspension-cultured cells of *Catharanthus roseus*. *Annals of Botany*, 61(2), 225-232.
- Attiwill, P. M., & Adams, M. A. (1993). Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*, 124(4), 561-582.
- Ballard, R. (1980). Phosphorus nutrition and fertilization of forest trees. In: *The role of phosphorus in agriculture*, pp. 763-804.
- Bolivar, J. P., Garcia-Tenorio, R., Vaca, F. (2000). Radioecological study of an estuarine system located in the south of Spain. *Water Research*, 34(11), 2941-2950.
- Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.
- Bongers, T., & Bongers, M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10, 239-251.
- Bongers, T. (1999). The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212, 13-22.
- Bonkowski, M., B. Griffiths & C. Scrimgeour (2000) Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology*, 14, 37-53.
- Bonkowski, M. (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162, 617-631.
- Borgonie, G., García-Moyano, A., Litthauer, D., Bert, W., Bester, A., van Heerden, E., ... & Onstott, T. C. (2011). Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa. *Nature*, 474(7349), 79-82.

- Bouwman, A. F., Beusen, A. H., Billen, G. (2009). Human alteration of the global nitrogen and phosphorus soil balances for the period 1970–2050. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(4).
- Bryce, J. H., Azcon-Bieto, J., Wiskich, J. T., & Day, D. A. (1990). Adenylate control of respiration in plants: the contribution of rotenone-insensitive electron transport to ADP-limited oxygen consumption by soybean mitochondria. *Physiologia Plantarum*, 78(1), 105-111.
- Buckingham, D., Jasinski, S. (2004). Phosphate Rock Statistics 1900–2002. US Geological Survey.
- Bünemann, E. K., Oberson, A., Liebisch, F., Keller, F., Annaheim, K. E., Huguenin-Elie, O., & Frossard, E. (2012). Rapid microbial phosphorus immobilization dominates gross phosphorus fluxes in a grassland soil with low inorganic phosphorus availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 51, 84-95.
- Burnett, W. C., Elzerman, A. W. (2001). Nuclide migration and the environmental radiochemistry of Florida phosphogypsum. *Journal of Environmental Radioactivity*, 54(1), 27-51.
- Byerly, L., Cassada, R. C., & Russell, R. L. (1976). The life cycle of the nematode *Caenorhabditis elegans*: I. Wild-type growth and reproduction. *Developmental Biology*, 51(1), 23-33.
- Cade-Menun, B. J., Berch, S. M., Preston, C. M., & Lavkulich, L. M. (2000). Phosphorus forms and related soil chemistry of Podzolic soils on northern Vancouver Island. I. A comparison of two forest types. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1714-1725.
- Carpenter, S. R., Caraco, N. F., Correll, D. L., Howarth, R. W., Sharpley, A. N., Smith, V. H. (1998). Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8(3), 559-568.
- Carstensen, A., Herdean, A., Schmidt, S. B., Sharma, A., Spetea, C., Pribil, M., & Husted, S. (2018). The impacts of phosphorus deficiency on the photosynthetic electron transport chain. *Plant Physiology*, 177(1), 271-284.
- Celi, L., & Barberis, E. (2007). Abiotic reactions of inositol phosphates in soil. In: *Inositol Phosphates: Linking Agriculture and the Environment*. CABI, Wallingford, pp. 207-220.
- Celi, L., Lamacchia, S., Marsan, F. A., & Barberis, E. (1999). Interaction of inositol hexaphosphate on clays: adsorption and charging phenomena. *Soil Science*, 164(8), 574-585.

- Chen, X., Daniell, T. J., Neilson, R., O'Flaherty, V., & Griffiths, B. S. (2014). Microbial and microfaunal communities in phosphorus limited, grazed grassland change composition but maintain homeostatic nutrient stoichiometry. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 94-101.
- Clarholm, M. (1985) Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 181-187.
- Cole, C. V., Innis, G. S., & Stewart, J. W. B. (1977). Simulation of phosphorus cycling in semiarid grasslands. *Ecology*, 58(1), 1-15.
- Comerford, N. B. (2005). Soil factors affecting nutrient bioavailability. In: *Nutrient acquisition by plants: an ecological perspective*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 1-14.
- Condon, L. M., Turner, B. L., & Cade-Menun, B. J. (2005). Chemistry and dynamics of soil organic phosphorus. In: *Phosphorus: agriculture and the environment*, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America and Soil Science Society of America, Madison, pp 87-121.
- Cook, A. M., Daughton, C. G., & Alexander, M. (1978). Phosphonate utilization by bacteria. *Journal of Bacteriology*, 133(1), 85-90.
- Cooper, J., Lombardi, R., Boardman, D., Carliell-Marquet, C. (2011). The future distribution and production of global phosphate rock reserves. *Resources, Conservation and Recycling*, 57, 78-86.
- Corbridge, D.E.C. (2000) Phosphorus 2000. In: *Chemistry, biochemistry and technology*. Elsevier, New York, USA.
- Cordell, D., Drangert, J. O., White, S. (2009a). The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global Environmental Change*, 19(2), 292-305.
- Cordell, D., Schmid-Neseta, D., Whiteb, D., Drangerta, J. O. (2009b). Preferred future phosphorus scenarios: A framework for meeting long-term phosphorus needs for global food demand. In: *International Conference on Nutrient Recovery from Wastewater Streams: May 10e13* (p. 23).
- Cosgrove, D. J., & Irving, G. C. J. (1980). Inositol phosphates: their chemistry, biochemistry, and physiology. In: *Studies in Organic Chemistry*, 4. Amsterdam: Elsevier.
- Cryan, W. S., Hansen, E., Martin, M., Sayre, F. W., & Yarwood, E. A. (1964). Axenic cultivation of the dioecious nematode *Panagrellus redivivus*. *Nematologica*, 9, 313-319.
- Dalai, R. C. (1977). Soil organic phosphorus. *Advances in Agronomy*, 29, 83-117.
- Darrah, P. R. (1993). The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. In: *Plant Nutrition—from Genetic Engineering to Field Practice: Proceedings of the Twelfth*

International Plant Nutrition Colloquium, 21–26 September 1993, Perth, Western Australia. Springer Netherlands, pp. 3-22.

- De Ley, P. (1992). The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen*, 53, 109-153.
- De Nobili, M., Diaz-Ravina, M., Brookes, P. C., & Jenkinson, D. S. (1996). Adenosine 5'-triphosphate measurements in soils containing recently added glucose. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(8), 1099-1104.
- Delgado, A., Scalenghe, R. (2008). Aspects of phosphorus transfer from soils in Europe. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(4), 552-575.
- Emsley, J. & Hall, D. (1976). *The chemistry of phosphorus*. Wiley, New York, USA.
- Ferris, H., Bongers, T., De Goede, R. (2001). A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18, 13-29.
- Ferris, H. (2010). Form and function: metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 97-104.
- Filippelli, G. M. (2002). The global phosphorus cycle. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 48(1), 391-425.
- Franzo, A., & Del Negro, P. (2019). Functional diversity of free-living nematodes in river lagoons: can biological traits analysis (BTA) integrate traditional taxonomic-based approaches as a monitoring tool?. *Marine Environmental Research*, 145, 164-176.
- Fredeen, A. L., Raab, T. K., Rao, I. M., & Terry, N. (1990). Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr. *Planta*, 181, 399-405.
- Frossard, E., Condon, L. M., Oberson, A., Sinaj, S., & Fardeau, J. C. (2000). Processes governing phosphorus availability in temperate soils. *Journal of Environmental Quality*, 29(1), 15-23.
- Grierson, P. F., & Comerford, N. B. (2000). Non-destructive measurement of acid phosphatase activity in the rhizosphere using nitrocellulose membranes and image analysis. *Plant and Soil*, 218, 49-57.
- Hammond, J. P., & White, P. J. (2008). Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. *Journal of Experimental Botany*, 59(1), 93-109.
- Harrison, A. F., & Helliwell, D. R. (1979). A bioassay for comparing phosphorus availability in soils. *Journal of Applied Ecology*, 16(2), 497-505.

- Harrison, A. F. (1987). Mineralisation of organic phosphorus in relation to soil factors, determined using isotopic ^{32}P labelling. In: *Chemical analysis in environmental research*. Abbots Ripton, NERC/ITE, pp. 84-87.
- Hinsinger, P., Plassard, C., & Jaillard, B. (2006). Rhizosphere: a new frontier for soil biogeochemistry. *Journal of Geochemical Exploration*, 88(1-3), 210-213.
- Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, 237(2), 173-195.
- Hodda, M. (2022a). Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa*, 5114(1), 290-317.
- Hodda, M. (2022b). Phylum Nematoda: Feeding habits for all valid genera using a new, universal scheme encompassing the entire phylum, with descriptions of morphological characteristics of the stoma, a key, and discussion of the evidence for trophic relationships. *Zootaxa*, 5114(1), 318-451.
- Holford, I. C. R., & Patrick Jr, W. H. (1979). Effects of reduction and pH changes on phosphate sorption and mobility in an acid soil. *Soil Science Society of America Journal*, 43(2), 292-297.
- Horiguchi, M., & Kandatsu, M. (1959). Isolation of 2-aminoethane phosphonic acid from rumen protozoa. *Nature*, 184(4690), 901-902.
- Hou, W., Kuzyakov, Y., Qi, Y., Liu, X., Zhang, H., & Zhou, S. (2023). Functional traits of soil nematodes define their response to nitrogen fertilization. *Functional Ecology*, 37(5), 1197-1210.
- Huang, L. M., Jia, X. X., Zhang, G. L., & Shao, M. A. (2017). Soil organic phosphorus transformation during ecosystem development: A review. *Plant and Soil*, 417, 17-42.
- IFPRI (2002). GREEN REVOLUTION: Curse or Blessing? International Food Policy Research Institute, Washington, DC.
- Ichiiishi, K., Ekino, T., Kanzaki, N., & Shinya, R. (2021). Thick cuticles as an anti-predator defence in nematodes. *Nematology*, 24(1), 11-20.
- Jaillard, B., Richon, C., Deleporte, P., Loreau, M., & Violle, C. (2018). An a posteriori species clustering for quantifying the effects of species interactions on ecosystem functioning. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), 704-715
- Jones, D. L., & Oburger, E. (2011). Solubilization of phosphorus by soil microorganisms. In: *Phosphorus in action: biological processes in soil phosphorus cycling*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 169-198.
- Khan, M. S., Zaidi, A., & Wani, P. A. (2007). Role of phosphate solubilizing microorganisms in sustainable agriculture-a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 27, 29-43.

- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (2008). Soil health in agricultural systems. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 685-701.
- Kloepper, J. W., & Schroth, M. N. (1981). Plant growth-promoting rhizobacteria and plant growth under gnotobiotic conditions. *Phytopathology*, 71(6), 642-644.
- Koester, M., Stock, S. C., Nájera, F., Abdallah, K., Gorbushina, A., Prietzel, J., ... & Spielvogel, S. (2021). From rock eating to vegetarian ecosystems—disentangling processes of phosphorus acquisition across biomes. *Geoderma*, 388, 114827.
- L'Annunziata, M. F. (1975). The origin and transformations of the soil inositol phosphate isomers. *Soil Science Society of America Journal*, 39(2), 377-379.
- Lacerda Silva, P., & Bustin, R. M. (2020). Significance and Distribution of Apatite in the Triassic Doig Phosphate Zone, Western Canada Sedimentary Basin. *Minerals*, 10(10), 904.
- Lauer, M. J., Blevins, D. G., & Sierzputowska-Gracz, H. (1989). ³¹P-nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition. *Plant Physiology*, 89(4), 1331-1336.
- Lewis, T. S., Shapiro, P. S., & Ahn, N. G. (1998). Signal transduction through MAP kinase cascades. *Advances in Cancer Research*, 74, 49-139.
- Li, L., Luo, Z., Li, L., Niu, Y., Zhang, Y., He, R., ... & Nian, L. (2024). Long-term phosphorus fertilization reveals the phosphorus limitation shaping the soil micro-food web stability in the Loess Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1256269.
- Lindsay, W. L., & Moreno, E. C. (1960). Phosphate phase equilibria in soils. *Soil Science Society of America Journal*, 24(3), 177-182.
- Losi, V., Moreno, M., Gaozza, L., Vezzulli, L., Fabiano, M., & Albertelli, G. (2013). Nematode biomass and allometric attributes as indicators of environmental quality in a Mediterranean harbour (Ligurian Sea, Italy). *Ecological indicators*, 30, 80-89.
- Lysandrou, M., Charalambides, A., Pashalidis, I. (2007). Radon emanation from phosphogypsum and related mineral samples in Cyprus. *Radiation Measurements*, 42(9), 1583-1585.
- Mackay, J. E., Macdonald, L. M., Smernik, R. J., & Cavagnaro, T. R. (2017). Organic amendments as phosphorus fertilisers: Chemical analyses, biological processes and plant P uptake. *Soil Biology and Biochemistry*, 107, 50-59.
- Manzanilla-López, R. H., & Marbán-Mendoza, N. (2012). *Practical plant nematology*. Biblioteca Basica de Agricultura, Montecillo, pp. 881.

- Mårald, E. (1998). I mötet mellan jordbruk och kemi: agrikultürkemins framväxt på Lantbruksakademiens experimentalfält. Kungl. Skogs-och lantbruksakademien, pp. 1850-1907.
- McBeath, T. (2006). Chemical Reactions of Polyphosphate Fertilisers in Soils and Solutions. Thesis Soil and Land Systems, School of Earth and Environmental Sciences, The University of Adelaide, pp. 204.
- McConnell, D. (2012). Apatite: its crystal chemistry, mineralogy, utilization, and geologic and biologic occurrences (Vol. 5). Springer Science & Business Media.
- McDowell, R. W., & Stewart, I. (2006). The phosphorus composition of contrasting soils in pastoral, native and forest management in Otago, New Zealand: sequential extraction and ^{31}P NMR. *Geoderma*, 130(1-2), 176-189.
- Metson, G. S., Bennett, E. M., Elser, J. J. (2012). The role of diet in phosphorus demand. *Environmental Research Letters*, 7(4), 044043.
- Morel, C. (2002). Caractérisation de la phytodisponibilité du P du sol par la modélisation du transfert des ions phosphate entre le sol et la solution. HDR, INPL-ENSAIA, Nancy, pp. 80.
- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G. B., Dziock, F., ... & Lavorel, S. (2013). Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 949-962.
- Mulder, C., & Vonk, J. A. (2011). Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 μm body size range: Ecological Archives E092-171. *Ecology*, 92(10), 2004-2004.
- Nadler, S. A., De Ley, P., Mundo-Ocampo, M., Smythe, A. B., Stock, S. P., Bumbarger, D., ... & Baldwin, J. G. (2006). Phylogeny of Cephalobina (Nematoda): molecular evidence for recurrent evolution of probolae and incongruence with traditional classifications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(3), 696-711.
- Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L., Renella, G. (2011). Role of Phosphatase Enzymes in Soil. In: *Phosphorus in Action. Soil Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 215-243.
- Nash, W. P. (1984). Phosphate minerals in terrestrial igneous and metamorphic rocks. In: *Phosphate minerals*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 215-241.
- Ni, X., Zhu, X., Feng, Q., Zhao, D., Huang, W., & Pan, F. (2024). Effect of Application Rates of N and P Fertilizers on Soil Nematode Community Structure in Mollisols. *Agronomy*, 14(3), 507.
- Nicholas, W. L. (1956). The axenic culture of *Twbatrrix acett* (the vinegar eelworm). *Nematologica*, 1, 337-340.

- Nicholas, W. L., E. C. Dougherty, and E.L. Hansen. 1959. Axenic cultivation of *Caenorhabditis briggsae* (Nematoda: Rhabditidae) with chemically undefined supplements; comparative studies with other nematodes. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 77, 218-236.
- Nielsen, U. N., Prior, S., Delroy, B., Walker, J. K., Ellsworth, D. S., & Powell, J. R. (2015). Response of belowground communities to short-term phosphorus addition in a phosphorus-limited woodland. *Plant and Soil*, 391, 321-331.
- Oelkers, E. H., & Valsami-Jones, E. (2008). Phosphate mineral reactivity and global sustainability. *Elements*, 4(2), 83-87.
- Olatunji, O. A., Gong, S., Tariq, A., Pan, K., Sun, X., Chen, W., ... & Tan, X. (2019). The effect of phosphorus addition, soil moisture, and plant type on soil nematode abundance and community composition. *Journal of Soils and Sediments*, 19, 1139-1150.
- Pan, J., Plant, J. A., Voulvoulis, N., Oates, C. J., Ihlenfeld, C. (2010). Cadmium levels in Europe: implications for human health. *Environmental Geochemistry and Health*, 32, 1-12.
- Pérez-López, R., Alvarez-Valero, A. M., Nieto, J. M. (2007). Changes in mobility of toxic elements during the production of phosphoric acid in the fertilizer industry of Huelva (SW Spain) and environmental impact of phosphogypsum wastes. *Journal of Hazardous Materials*, 148(3), 745-750.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., ... & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15(3), 194-206.
- Pierzynski, G. M., McDowell, R. W., & Thomas Sims, J. (2005). Chemistry, cycling, and potential movement of inorganic phosphorus in soils. *Phosphorus: Agriculture and the Environment*, 46, 51-86.
- Raes, M., De Troch, M., Ndaro, S. G., Muthumbi, A., Guilini, K., & Vanreusel, A. (2007). The structuring role of microhabitat type in coral degradation zones: a case study with marine nematodes from Kenya and Zanzibar. *Coral Reefs*, 26, 113-126.
- Richardson, A. E., & Simpson, R. J. (2011). Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 156(3), 989-996.
- Rutherford, P. M., Dudas, M. J., Arocena, J. M. (1995). Radioactivity and elemental composition of phosphogypsum produced from three phosphate rock sources. *Waste Management & Research*, 13(5), 407-423.
- Sanyal, S. K., & De Datta, S. K. (1991). Chemistry of phosphorus transformations in soil. *Advances in Soil Science*, 16, 1-120.

- Sarathchandra, S. U., Ghani, A., Yeates, G. W., Burch, G., & Cox, N. R. (2001). Effect of nitrogen and phosphate fertilisers on microbial and nematode diversity in pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(7-8), 953-964.
- Scholz, R. W., Wellmer, F. W. (2013). Approaching a dynamic view on the availability of mineral resources: what we may learn from the case of phosphorus?. *Global Environmental Change*, 23(1), 11-27.
- Sechi, V., De Goede, R. G., Rutgers, M., Brussaard, L., & Mulder, C. (2017). A community trait-based approach to ecosystem functioning in soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 239, 265-273.
- Sechi, V., De Goede, R. G., Rutgers, M., Brussaard, L., & Mulder, C. (2018). Functional diversity in nematode communities across terrestrial ecosystems. *Basic and Applied Ecology*, 30, 76-86.
- Semprucci, F., Cesaroni, L., Guidi, L., & Balsamo, M. (2018). Do the morphological and functional traits of free-living marine nematodes mirror taxonomical diversity?. *Marine Environmental Research*, 135, 114-122.
- Semprucci, F., Grassi, E., & Balsamo, M. (2022). Simple is the best: An alternative method for the analysis of free-living nematode assemblage structure. *Water*, 14(7), 1114.
- Smeck, N. E. (1985). Phosphorus dynamics in soils and landscapes. *Geoderma*, 36(3-4), 185-199.
- Smernik, R. J., & Dougherty, W. J. (2007). Identification of phytate in phosphorus-31 nuclear magnetic resonance spectra: The need for spiking. *Soil Science Society of America Journal*, 71(3), 1045-1050.
- Smil, V. (2000). Phosphorus in the environment: natural flows and human interferences. *Annual Review of Energy and the Environment*, 25(1), 53-88.
- Soetaert, K., Muthumbi, A., & Heip, C. (2002). Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 179-193.
- Spohn, M., & Kuzyakov, Y. (2013). Distribution of microbial-and root-derived phosphatase activities in the rhizosphere depending on P availability and C allocation—Coupling soil zymography with ¹⁴C imaging. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, 106-113.
- Stark, M. J. (2004). Protein phosphorylation and dephosphorylation. *Metabolism and Molecular Physiology of Saccharomyces Cerevisiae*, 300-391.
- Steen, I. (1998). Phosphorus availability in the 21st century: management of a non-renewable resource. *Phosphorus & Potassium*, 217, 25-31.

- Stewart, J. W. B., & Tiessen, H. (1987). Dynamics of soil organic phosphorus. *Biogeochemistry*, 4, 41-60.
- Stutter, M. I., Shand, C. A., George, T. S., Blackwell, M. S., Dixon, L., Bol, R., ... & Haygarth, P. M. (2015). Land use and soil factors affecting accumulation of phosphorus species in temperate soils. *Geoderma*, 257, 29-39.
- Sundin, P., A. Valeur, S. Olsson & G. Odham (1990) Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *Fems Microbiology Ecology*, 73, 13-22.
- Tadano, T., Ozawa, K., Sakai, H., Osaki, M., & Matsui, H. (1993). Secretion of acid phosphatase by the roots of crop plants under phosphorus-deficient conditions and some properties of the enzyme secreted by lupin roots. In: *Plant Nutrition—from Genetic Engineering to Field Practice: Proceedings of the Twelfth International Plant Nutrition Colloquium, 21–26 September 1993, Perth, Western Australia*, Springer Netherlands, pp. 99-102.
- Tate, K. R., & Salcedo, I. (1988). Phosphorus control of soil organic matter accumulation and cycling. *Biogeochemistry*, 5, 99-107.
- Tayibi, H., Choura, M., López, F. A., Alguacil, F. J., López-Delgado, A. (2009). Environmental impact and management of phosphogypsum. *Journal of Environmental Management*, 90(8), 2377-2386.
- Tchesunov, A. V., & Riemann, F. (1995). Arctic sea ice nematodes (Monhysteroidea), with descriptions of *Cryonema crassum* gen. n., sp. n. and *C. tenue* sp. n. *Nematologica*, 41(1-5), 35-50.
- Thien, S. J., & Myers, R. (1992). Determination of bioavailable phosphorus in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 56(3), 814-818.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff D., Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292(5515), 281-284.
- Thistle, D., & Sherman, K. M. (1985). The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. Deep Sea Research Part A. *Oceanographic Research Papers*, 32(9), 1077-1088.
- Thistle, D., Lamshead, P. D., & Sherman, K. M. (1995). Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Life & Environment*, 45(2), 107-115.
- Trap, J., M. Bonkowski, C. Plassard, C. Villenave & E. Blanchart (2016) Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398, 1-24.

- Trap, J., Ranoarisoa, P. M., Irshad, U., Plassard, C. (2021). Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture*, 11(2), 157.
- Turner, B. L., Papházy, M. J., Haygarth, P. M., & Mckelvie, I. D. (2002). Inositol phosphates in the environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1420), 449-469.
- Turner, B.L. (2005). Inositol phosphates in soil: the enigma of the phosphorylated stereoisomers. In: *Proceedings of an international conference inositol phosphates in the soil-plant-animal system: linking agriculture and environment*, pp. 36-37.
- Turner, B. L., Cade-Menun, B. J., Condon, L. M., & Newman, S. (2005a). Extraction of soil organic phosphorus. *Talanta*, 66(2), 294-306.
- Turner, B. L., Mahieu, N., Condon, L. M., & Chen, C. R. (2005b). Quantification and bioavailability of scyllo-inositol hexakisphosphate in pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(11), 2155-2158.
- Turner, B. L. (2007). Inositol phosphates in soil: amounts, forms and significance of the phosphorylated inositol stereoisomers. In: *Inositol Phosphates: Linking Agriculture and the Environment*. CABI, Wallingford, pp. 207-220.
- U.S. Geological Survey, 2024, Mineral commodity summaries 2024: U.S. Geological Survey, 210 p.
- Vacheron, J., Desbrosses, G., Bouffaud, M. L., Touraine, B., Moënné-Loccoz, Y., Muller, D., ... & Prigent-Combaret, C. (2013). Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science*, 4, 356.
- Van Kauwenbergh, S. J., Stewart, M., Mikkelsen, R. (2013). World reserves of phosphate rock... a dynamic and unfolding story. *Better Crops*, 97(3), 18-20.
- Vanaverbeke, J., Steyaert, M., Vanreusel, A., & Vincx, M. (2003). Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact. *Marine Ecology Progress Series*, 249, 157-170.
- 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(5), 882-892.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological applications*, 20(1), 5-15.
- Vonk, J. A., Breure, A. M., & Mulder, C. (2013). Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 133-138.

- von Lieven, A. F. (2003). Functional morphology and evolutionary origin of the three-part pharynx in nematodes. *Zoology*, 106(3), 183-201.
- Walbridge, M. R. (1991). Phosphorus availability in acid organic soils of the lower North Carolina coastal plain. *Ecology*, 72(6), 2083-2100.
- Walbridge, M. R., Richardson, C. J., & Swank, W. T. (1991). Vertical distribution of biological and geochemical phosphorus subcycles in two southern Appalachian forest soils. *Biogeochemistry*, 13, 61-85.
- Weber, O., Delince, J., Duan, Y., Maene, L., McDaniels, T., Mew, M., Schneidewid, U., Steiner, G. (2014). Trade and finance as cross-cutting issues in the global phosphate and fertilizer market. In *Sustainable phosphorus management: A global transdisciplinary roadmap*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 275-299.
- Wieser, W. (1953). Die Beziehungen zwischen Mundhohlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv for zoologi*, 4, 439-484.
- Wieser, W. (1959). Free-living marine nematodes: general part. Gleeurp. *Acta Universitatis Lundensis*, 55, 1-111.
- Wilson, J. B. (1999). Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, 86, 507-522.
- Wood, T., Bormann, F. H., & Voigt, G. K. (1984). Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: biological and chemical control. *Science*, 223(4634), 391-393.
- Xue, X., Adhikari, B. N., Ball, B. A., Barrett, J. E., Miao, J., Perkes, A., ... & Adams, B. J. (2023). Ecological stoichiometry drives the evolution of soil nematode life history traits. *Soil Biology and Biochemistry*, 177, 108891.
- Wu, L., Hu, J., Chen, H., Wang, B., Wu, Y., Bai, Y., & Chen, D. (2023). Stronger effects of long-term P enrichment on soil biota than plants in grasslands. *Soil and Tillage Research*, 229, 105668.
- Yang, J., Liu, W., Zhang, L., Xiao, B. (2009). Preparation of load-bearing building materials from autoclaved phosphogypsum. *Construction and Building Materials*, 23(2), 687-693.
- Yang, X., & Post, W. M. (2011). Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: A synthesis of soil phosphorus data using Hedley fractionation method. *Biogeosciences*, 8(10), 2907-2916.
- Yang, X., Post, W. M., Thornton, P. E., & Jain, A. (2013). The distribution of soil phosphorus for global biogeochemical modeling. *Biogeosciences*, 10(4), 2525-2537.
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G., Freckman, D. W., & Georgieva, S. S. (1993). Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25(3), 315.

- Zhang, C., I. J. Wright, U. N. Nielsen, S. Geisen & M. Liu (2024) Linking nematodes and ecosystem function: a trait-based framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 39, 644-653.
- Zhang, J., Li, S., Morriën, E., McLaughlin, N. B., & Zhang, S. (2024). Advancements in assessing soil health through functional traits and energy flow analysis of soil nematodes. *Soil Ecology Letters*, 6(2), 240228.
- Zhao, J., Wang, F., Li, J., Zou, B., Wang, X., Li, Z., & Fu, S. (2014). Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 1-10.
- Zullini, A., & Semprucci, F. (2020). Morphological differences between free-living soil and freshwater nematodes in relation to their environments. *Nematology*, 22(2), 125-132.

CHAPITRE 2 :

Fonctions écosystémiques
portées par les nématodes
bactériveres du sol

Présentation du Chapitre 2

Les nématodes du sol, et plus particulièrement les nématodes bactérovores, jouent un rôle essentiel dans la boucle microbienne du sol. La littérature scientifique indique que ces nématodes peuvent exercer des effets variés sur les fonctions du sol, allant d'une absence d'effet à des effets positifs ou négatifs, tant à court qu'à long terme. Cette diversité de réponses entraîne des variations dans la disponibilité des nutriments pour les plantes, ce qui a des conséquences variées sur leur nutrition et leur croissance. Bien que plusieurs études aient quantifié l'importance des nématodes bactérovores dans le fonctionnement des écosystèmes, l'effet global de ces nématodes n'a pas encore été évalué de manière précise, car la plupart des recherches se sont concentrées sur un contexte plus large, incluant divers organismes du sol ou l'ensemble des guildes trophiques de nématodes. Ainsi, la contribution spécifique des nématodes bactérovores au fonctionnement des écosystèmes reste à ce jour encore mal quantifiée.

Le **Chapitre 2** s'inscrit dans le premier sous-objectif de la thèse qui vise à quantifier l'effet global des nématodes bactérovores sur diverses fonctions du sol et des plantes. Plus particulièrement, cette évaluation a porté sur la croissance et l'activité microbienne, le recyclage de l'azote et du phosphore, ainsi que sur les effets de l'augmentation de la disponibilité des nutriments sur la croissance et la nutrition des plantes. Pour atteindre cet objectif, une description exhaustive des fonctions écosystémiques remplies par les nématodes bactérovores, s'appuyant sur une revue approfondie de la littérature, a été réalisée. De plus, leur effet sur ces fonctions clés a été quantifié par le biais d'une méta-analyse, afin de mieux comprendre le rôle essentiel de cette guildes de nématodes dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Il est attendu que la présence de nématodes bactérovores dans le sol entraîne une diminution du nombre de cellules bactériennes et de la biomasse microbienne, en raison de leur prédation sur les communautés microbiennes. Cependant, cette prédation stimule l'activité microbienne, qui se traduit par une augmentation de la respiration microbienne. Cette hausse d'activité favorise la libération des nutriments dans le sol, ce qui améliore leur disponibilité pour les plantes. Par conséquent, ces dernières absorbent davantage de nutriments et produisent une biomasse plus élevée qu'en l'absence de nématodes.

Article 1. Ecosystem Functions Supported by Soil Bacterivorous Nematodes.

Margot Brondani¹, Jeremy Puissant², Claude Plassard¹, Mickaël Hedde¹, Jean Trap¹

¹Eco&Sols, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, Montpellier, France

²Laboratoire d'Ecologie Alpine, Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

Corresponding author:

Jean Trap, IRD, UMR Eco&Sols, Bâtiment 12, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France.

E-mail address: jean.trap@ird.fr

Status:

In preparation for submission.

Abstract: Given the multiple threats to soil health, rigorously stressing the functional importance of soil organisms - both qualitatively and quantitatively - is essential. Bacterivorous nematodes (BN) are among the organism for which this focus is particularly necessary. Here, we have aimed to describe the full range of functions performed by BN through a literature review and to quantify their impact on key functions through a meta-analysis. BN are carbon and nutrient reservoirs; they promote microbial biomass by 20% in average. They stimulate soil microbial activity, enzymatic activities, and microbial respiration by 31%, resulting in a more active microbial community. BN significantly regulate the bacterial community composition through ingestion, preferential feeding and dispersion. They are key actors of nutrient cycling, by increasing the soil available N and P content in average by 21% and 17%. These microscopic worms also enhance plant growth by 13%, shoot and root N content by 22% and 35%, respectively, and modify root traits. Finally, BN contribute to the degradation of soil contaminant, the regulation of pathogens and to carbon sequestration. These effects are, however, significantly modulated by several controlling factors, such as the duration of the soil organism co-occurrence, the nematode life-history strategy and the soil C:N ratio, among others. We discussed about the mechanisms by which BN achieve these functions through their interactions with the soil matrix, plant roots and microbial communities. Several research avenues are proposed to better elucidate the underlying mechanisms and determinisms at different scale of these nematofaunal functions.

Key-words: soil biodiversity, functional roles, nutrient cycling, microbial interactions, ecosystem services, functional stability, meta-analysis.

1. Introduction

Soil harbors about 59% of the world's biodiversity (Anthony *et al.*, 2023), including over one million species and billions of organisms belonging to bacteria, fungi, protists, nematodes, mites, insects and earthworms (Bardgett & van der Putten, 2014). These organisms play crucial ecosystem functions and services through complex interactions, such as nutrient and water cycling, soil formation or climate regulation (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2020; Lavelle *et al.*, 2006). Additionally, soil biodiversity impacts aboveground processes (Bardgett & Cook 1998), supports plant growth and nutrition in terrestrial environments, and enhances the resilience of soils against numerous threats (Tibbett *et al.*, 2020). Developing a comprehensive, precise and up-to-date understanding of the multiple roles played by soil biodiversity is essential for accurately predicting and effectively mitigating the impacts of global changes on ecosystem functions and services.

Nematodes, with their large taxonomic diversity (Hodda 2022c) and wide range of functional features (Hodda 2022b; Yeates *et al.*, 1993; Zhang *et al.*, 2024), are among the soil organisms that require a comprehensive exploration of their ecological roles to harness their potential in mitigating global changes on ecosystems functions. These microscopic worms are widely distributed throughout the world (van den Hoogen *et al.*, 2019), and exhibit a remarkable local species diversity and abundance (Nielsen *et al.*, 2014), positioning them as one of the most abundant groups of organisms (van den Hoogen *et al.*, 2019). Additionally, they have developed different feeding strategies, *i.e.*, plant-feeders, bacterivorous, fungivorous, omnivorous and predators, allowing them to occupy different trophic levels within the soil-food web (Hodda, 2022b; Yeates *et al.*, 1993,).

Among the five trophic groups, bacterivorous nematodes “BN” (**Box 1**) are usually the dominant feeding strategy, composing up to 60-80% of the total nematode abundance (van den Hoogen *et al.*, 2019). This proportion can reach up to 90-99% in soils where microbial activity is high (Griffiths, 1994). BN exhibit variable alpha taxonomic richness from low values in disturbed crop soils up to 10 taxa in mature ecosystems (Ettema, 1998; Hu *et al.*, 2014; Nielsen *et al.*, 2014). Notably, BN has particular features with significant functional implications that are not presented in the other feeding strategies. For instance, after a severe disturbance of soil, the first colonizer nematodes are bacterivorous enrichment opportunists, allowing the establishment of bigger size organisms in the soil food web (Bongers, 1990; Ferris *et al.*, 2001; Ferris & Bongers, 2006). In addition, this trophic group displays the largest panel of life history traits belonging in all life strategy “colonizer-persistent” classes defined by Bongers (1990). Their importance is also underlined from a phylogenetic perspective since they represented ~27% and ~65% of all taxa and all terrestrial taxa, respectively (Hodda 2022a; Hodda 2022b).

Box 1: What are bacterivorous nematodes?

Defining a bacterivorous nematode (BN) might initially appear to be a relatively straightforward task: it refers to nematodes whose diet primarily consists of bacteria. However, the task becomes more complex when considering the limited information available on the actual feeding habits of BN. Currently, the classification of soil nematodes into trophic groups is largely based on the seminal work of Yeates *et al.* (1993). Even at the time, Yeates *et al.* (1993) discussed the degree of food flexibility among BN species, noting that it was possible to cultivate Cephalobidae or Rhabditidae on fungi such as *Phoma* sp. and *Pythium middletonii*. Similarly, it is well known that BN can be cultured in axenic conditions by absorbing organic molecules (Loulou *et al.*, 2023). Thus, Yeates *et al.* (1993) considered bacteria to be the primary energy source for these nematodes, with growth being significantly reduced in axenic media. Consequently, the group 3, "Bacterial feeding", from this work was defined as comprising nematodes that primarily consume prokaryotes but are also capable of absorbing nutrients from other sources. They further noted that species with larger mouths may ingest other types of food as well. Finally, species belonging to Group 6, "Unicellular eukaryote feeding," which consume diatoms, algae, fungal spores, and yeast cells, such as *Chromadora*, *Desmodora*, *Diplogaster*, *Fictor*, *Glauxinema*, or *Prochromadora*, are usually classified as bacterivores by most authors. Nematodes defined as bacterivores therefore have a diet that is far from being composed solely of bacteria, and the proportion of bacteria as a source of carbon remains difficult to quantify.

When focusing only on bacteria, there is increasing evidence that BN have preferential choice for specific bacteria taxa (Newsham *et al.*, 2004; Salinas *et al.*, 2007), mostly based on traits such as size, morphology, cell-wall or metabolite production (Abada *et al.*, 2009; Bjornlund *et al.*, 2006; Blue, 2015; Liu *et al.*, 2017; Shtonda & Avery, 2006; Weber & Traunspurger, 2013). Specifically, BN prefer small-size gram-negative bacteria over gram-positive bacteria, likely due to the thinner cell wall (Abada *et al.*, 2009; Rønn *et al.*, 2012; Shtonda & Avery, 2006; Yu *et al.*, 2015), but avoid bacteria producing nematicidal metabolites and toxicants (Khan *et al.*, 2018). Key bacterial traits such as water content or C:N ratio were also identified as selective criteria by BN (Hemmerling *et al.*, 2023; Liu *et al.*, 2017). While it has been suggested that BN are also capable of active selection (Liu *et al.*, 2017; Weber & Traunspurger, 2013), their active selective capacity is likely less developed than that of protists when bacterial cells are in mixture (Jousset *et al.*, 2009). These observations confirm that BN may not exhibit strict dietary preferences or actively select their prey but can instead consume a broader range of bacterial types.

Consequently, the bacterivorous nematode group is highly diverse, both from a taxonomically perspective (Hodda, 2022a; Hodda, 2022b), from a phylogenetic perspective (**Figure 13**), and from a functional perspective. On this last point, the BN group is the only one among all trophic group to exhibit all the “cp” values of the scale, 41% are cp1, 25% are cp2, 28% are cp3, 5% are cp4 and 1% are cp5 at the genus level (Bongers, 1990; Bongers & Bongers, 1998). Additionally, this group exhibits substantial morphological and anatomical diversity, particularly in the buccal cavity and esophageal shape, which enables them to exploit the large panel of resources quoted earlier (**Figure 13.A**). For instance, the shape of the labial probolae and the development of cephalic probolae at the nematode head in the Cephalobidae allow passive food specialization, thereby optimizing niche partitioning among co-occurring BN species (De Ley, 1992). Some BN taxa possess a tubular-shaped stoma and have developed a grinder-like structure within their terminal bulb, a muscular component located at the posterior end of the pharynx (Ferris, 1996; Munn & Munn, 2002). This physical adaptation allows these nematodes to take up bacterial cells from the environment through a pumping action of the muscular pharynx and to physically crush and consume bacteria with thick cell walls that are largely hardly digestible for other BN. The shape of the pharynx is highly variable among BN taxa with two, three or four parts more or less muscular (**Figure 13.B**). In conclusion, BN are composed of a set of very different nematodes species, both phylogenetically and functionally, and the exact diet of BN in a given environment remains largely unknown.

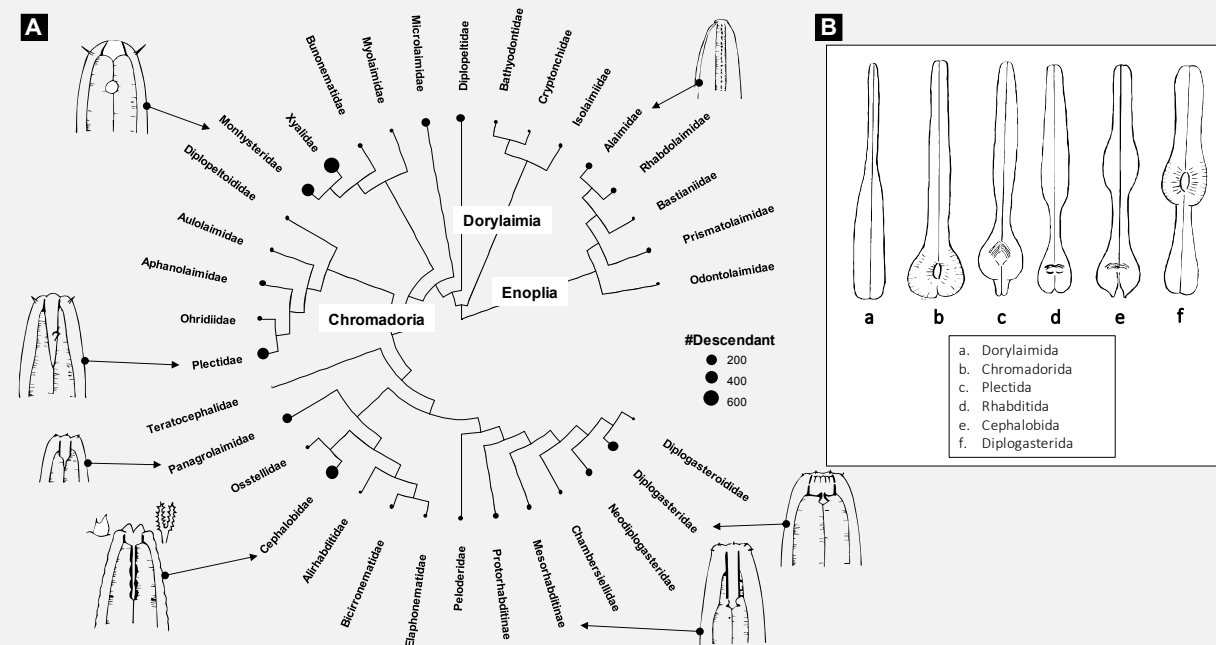


Figure 13. A. Phylogenetic tree of bacterivorous nematodes (source Open Tree of Life) with example of mouth shapes. **B.** Different pharynx types found in bacterivorous nematode taxa.

The ecological importance of BN for ecosystem functioning has already been reviewed (Lang *et al.*, 2023; Mezeli *et al.*, 2020; Trap *et al.*, 2016). However, the literature has examined the role of BN as a part of a broader range of organisms, either with mesofauna (Lang *et al.*, 2023), protist (Trap *et al.*, 2016), diverse soil organisms (Mezeli *et al.*, 2020), or with all nematode trophic groups (Ferris, 2010; Yeates, 2003), making hard the quantification of the global contribution of BN to ecosystem functioning. In addition, this literature mostly focused on specific functions without providing a comprehensive exhaustive overview of the roles of BN.

To fill these gaps, we aimed at conducting a systematic review supplemented by a meta-analysis to provide a reliable synthesis of available observations, trends, discrepancies and gaps on the ecological roles of soil BN on terrestrial ecosystem functions. The meta-analysis is based on experiments carried out under controlled laboratory conditions, emphasizing the causal effects of the presence of bacterivorous nematodes on numerous soil biological properties and functions and plant growth and nutrition. We also aimed to provide research perspectives that we believe promising to enhance our understanding on this topic.

2. Methods

2.1. Global approach

We conducted a systematic review and a meta-analysis using a reproducible process to search the literature on this topic. We combined the review of literature with a meta-analysis to integrate qualitative insights with quantitative data and to produce an estimate of effect of the presence of bacterivorous nematodes. This approach ensures a robust and comprehensive examination of the available knowledge on soil bacterivorous nematodes on ecosystem functions.

2.2. Literature search

The meta-analysis followed the PRISMA guidelines and recommendations proposed by Vetter *et al.* (2013) and Gurevitch *et al.* (2018). Data were gathered from studies that examined the sole effect of soil bacterivorous nematodes on numerous soil and plant functions. On the basis of the work conducted by Trap *et al.* (2016), Mezeli *et al.* (2020), Lang *et al.* (2023), we focused of specific soil functions for which we believe the available data will allow us to conduct a robust analysis, namely soil N and P mineralization, microbial biomass and bacterial number, microbial respiration and plant nutrition and growth. To reach this goal, a literature search was conducted in the Web of Science database for peer-reviewed articles published prior to February 14, 2024, using the following search string: soil AND (bacter* AND (nemato* OR *Caenorhabditis* OR *Pristionchus* OR *Acrobeloides* OR Cephalo* OR Rhabdi*))

AND (mineralize* OR phosph* OR nitrogen OR nitrate OR ammonium OR “cell number” OR respiration OR microbial OR biomass OR plant OR growth OR nutrition). This search strategy, which focused on article titles and abstract, resulted in the identification of a total of 3619 articles (**Figure 14**). The literature search was completed by considering additional six relevant publications identified through other sources (Anderson *et al.*, 1981; Bååth *et al.*, 1981; Elliott *et al.*, 1979; Ingham *et al.*, 1985; Irshad *et al.*, 2013; Trofymow *et al.*, 1983) (**Figure 14**).

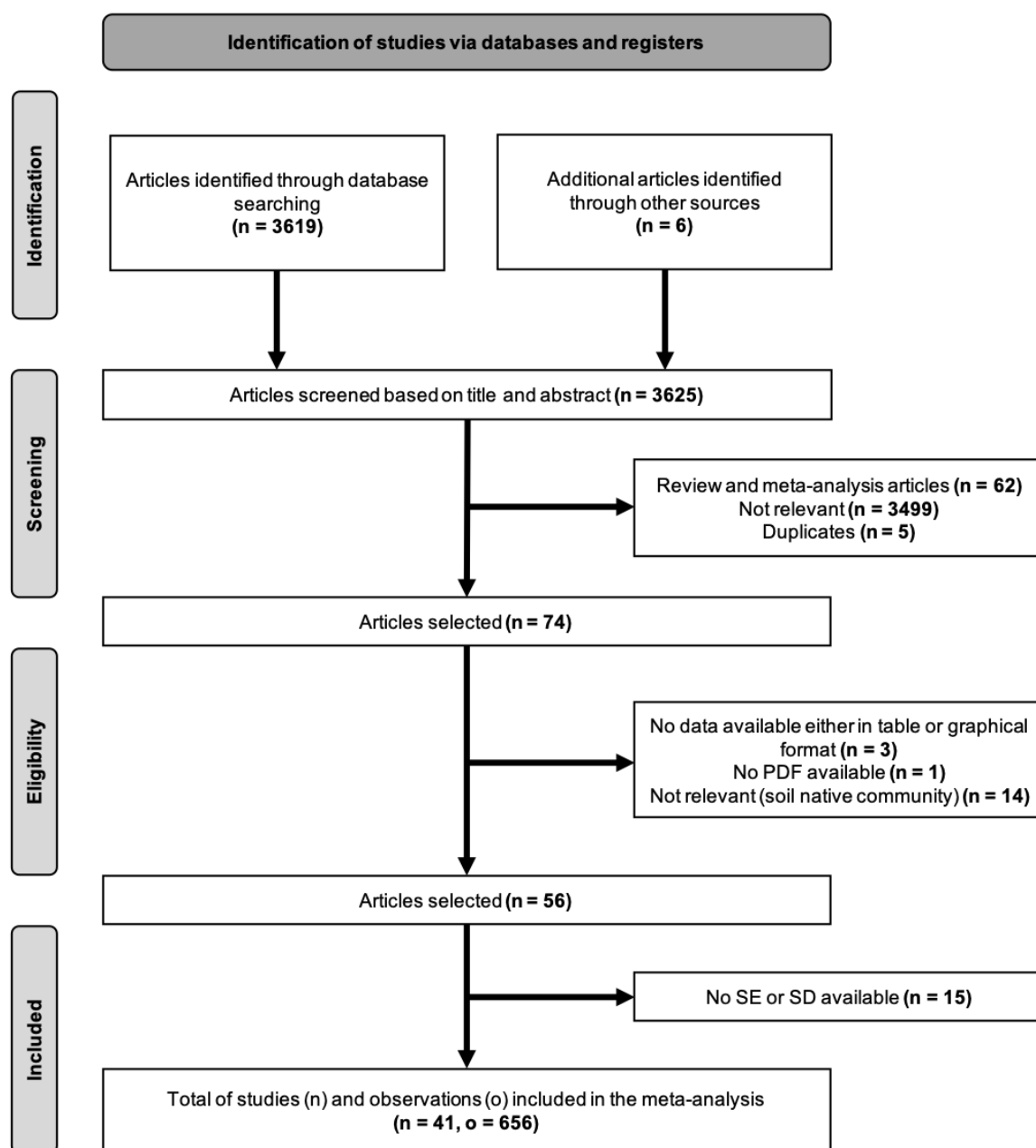


Figure 14. PRISMA flow diagram of the meta-analysis.

2.3. Inclusion criteria and data collection

The literature search yielded 3625 articles, which were initially screened based on their title and abstract. Meta-analysis and review papers, along with articles unrelated to soil systems (e.g., those pertaining to freshwater) or free-living nematodes (e.g., only entomopathogenic or plant-parasitic nematodes) were discarded. During this step, all relevant publications for the review have been selected for inclusion. After this initial selection step, 74 articles (**Figure 14**) were further assessed according to specific inclusion criteria:

- (1) Data should be available in the article, either presented in tables or graphical formats. If the data were not directly available in the text, the GetData Graph Digitizer (version 2.26) software was used to extract the data from graphical representations.
- (2) Studies had to report at least one of the targeted variables, which included bacterial cell number, microbial biomass, microbial carbon (C) respiration, soil mineral N content, soil available P content, shoot and/or root biomass, total plant biomass, shoot-to-root ratio, total N and/or P amount in shoots and/or roots.
- (3) Studies should also include a distinct control group and a treatment group. The control group was defined as the absence of nematodes, while the treatment group consisted of modalities with clearly identified bacterial-feeding nematodes. Studies using soil-native nematode communities as treatment group were thus excluded. Moreover, when protists were also studied along with nematodes, the treatment "protist + nematodes" was compared to the treatment "+ protists," defined as the control group.
- (4) The selected studies had to include means (X), standard deviations (SD), or standard errors (SE), as well as sample size (n, number of true replications) in both control and treatment groups. Missing data points resulted in the exclusion of articles, as they are required to compute the effect size (Gurevitch *et al.*, 2018; Vetter *et al.*, 2013).

A total of 41 articles met the inclusion criteria and were included in the meta-analysis (**Figure 14; Figure 15.A**), comprising a total of 656 unique observations (control + treatment). The list of these articles is in **Table S5**. Furthermore, the database encompassed additional moderator variables collected from each paper, including the duration of incubation, nematode species used in each study, initial absolute nematode density at inoculation and density at sampling time. It also comprised soil qualitative description provided in the article (*i.e.*, textural class), along with soil physico-chemical characteristics (*i.e.*, pH, total C content, total and mineral N content, mineral P content, C:N ratio), and fertilization conditions used in the experiment (e.g., chitin, cellulose, glucose, ammonium or phosphate fertilization). When

bacteria were inoculated prior to the incubation, or if plants or mycorrhizal fungi were present in an experiment, the database recorded both the species name of the organism and their initial density. The collected data were double-checked to prevent any errors from manual entry, and outliers were identified by ranking all "effect sizes" to spot potential data entry mistakes. Any instances of the same study data being published in multiple sources were also checked for, and it was confirmed that there were no duplicate data. Due to different units and ways of reporting data between articles, data were converted and homogenized into the same units. If only the standard error (SE) was reported, the standard deviation (SD) was calculated as follows: $SD = SE \cdot \sqrt{n}$ (Altman & Bland, 2005).

2.4. Statistical analyses

To assess the impact of bacterivorous nematodes on soil and plant functions, the effect size was calculated using the natural-log response ratio $\ln RR$ (Hedges *et al.*, 1999; Lajeunesse 2011). This ratio measures the natural logarithm proportional change in the means of a treatment group compared to a control group (Hedges *et al.*, 1999). The effect size (equation (1)) and its corresponding variance (equation (2)) were computed using the 'escale' function of the Metafor package (Viechtbauer, 2010), implemented in R (Team, 2016), as follows:

$$\ln RR = \ln \left(\frac{\bar{X}_t}{\bar{X}_c} \right) \quad (1)$$

$$\text{var}(RR) = \frac{(SD_t)^2}{n_t \bar{X}_t} + \frac{(SD_c)^2}{n_c \bar{X}_c} \quad (2)$$

where X , SD and n represent the mean, standard deviation and sample size, respectively, of the control (c) or the treatment group (t). To express the effect size as a percentage, the following equation (3) was used:

$$\ln RR \text{ (expressed in \%)} = (e^{\ln RR} - 1) * 100 \quad (3)$$

A total of 946 effect size were computed (**Table S2¹**). We calculated the combined effect size and its corresponding variance using a multilevel meta-analysis model (mixed model) with the "rma.mv" function from the *Metafor* package (Viechtbauer, 2010). The model was fed the calculated effect sizes and sampling variances as described above, and then fitted via restricted maximum-likelihood estimation. To account for the dependencies among estimates from the same study, a mixed model with "study identification" (study ID) as a random factor was used, given that multiple effect size values were obtained per study (*e.g.*, several sampling dates). We initially conducted a random-effect model to estimate the overall

¹La table S2 n'est pas présentée dans le manuscrit de thèse car le fichier correspondant dans l'article qui soumis correspond à un tableur Excel comprenant l'entièreté des 946 effect size calculés.

impact of BN on soil and plant variables. The average response ratios were assessed for heterogeneity using the QE statistic (Hedges *et al.*, 1999; Viechtbauer, 2010). When the QE was significant (p -value < 0.05), the collected metadata (moderators) have been added to the models to explain this heterogeneity. We used a mixed model with moderator variables as a fixed factor and 'study ID' as a random factor. This second mixed-model was run separately for each moderator variable under study. Levels of significance for meta-regressions were adjusted and corrected with the truncated product method for combining p -values (Zaykin *et al.*, 2002). When evaluating publication bias, we visually inspected the funnel plot (**Figure S17**). The x-axis represented observed effect sizes while the y-axis represented standard error to identify any asymmetrical distributions and heterogeneity. We tested for asymmetry of effect sizes by using the variance of effect size "VI" as a moderator in the meta-analysis model with the "rma.mv" function (Egger's test; (Jennions *et al.*, 2013). Rosenberg's fail-safe number was utilized for this method, determining the quantity of studies with no effect size required to potentially reverse the outcome. On average, the Rosenberg's fail-safe number for each model was 34,250 times the number of observations, indicating the robustness of our results. However, we found two models that exhibit asymmetry in the distribution of effect sizes and a Rosenberg's fail-safe number that is less than three times the number of observations collected in this meta-analysis (root biomass model, shoot-to-root ratio model). The effect sizes of these models were thus not interpreted.

3. Functional roles of soil bacterivorous nematodes

3.1. Bacterivorous nematodes are reservoirs of carbon and nutrients

Bacterivorous nematodes are known to be highly abundant in the topsoil, with an estimated number of $1.92 \pm 0.20 \times 10^{20}$ nematodes inhabiting global surface soils (van den Hoogen *et al.*, 2019). It corresponds to a biomass of 7.13 Mt C. With an average mass C:N ratio of 6 (Ferris *et al.*, 1998; Venette & Ferris, 1998) and a C:P of 47 (Borkott, 1989), the global stock of N and P in BN biomass can be estimated around 1.18 Mt N and 0.15 Mt P. Consequently, as a first basic function, BN constitute a significant reservoir of energy and nutrients in soils. Because BN are preys of numerous soil organisms, *e.g.*, collembolan (Chamberlain *et al.*, 2006), mites (Heidemann *et al.*, 2011), predatory nematodes (Bilgrami & Gaugler, 2004), nematophagous fungi (Dijksterhuis *et al.*, 1994) and even protists (Bjornlund & Rønn, 2008; Geisen *et al.*, 2015), they play a key function within the soil food web by channeling the flow of energy, N, and P to higher trophic levels. This transfer of matter up the food chain is crucial for maintaining the overall productivity and functioning of the soil ecosystem.

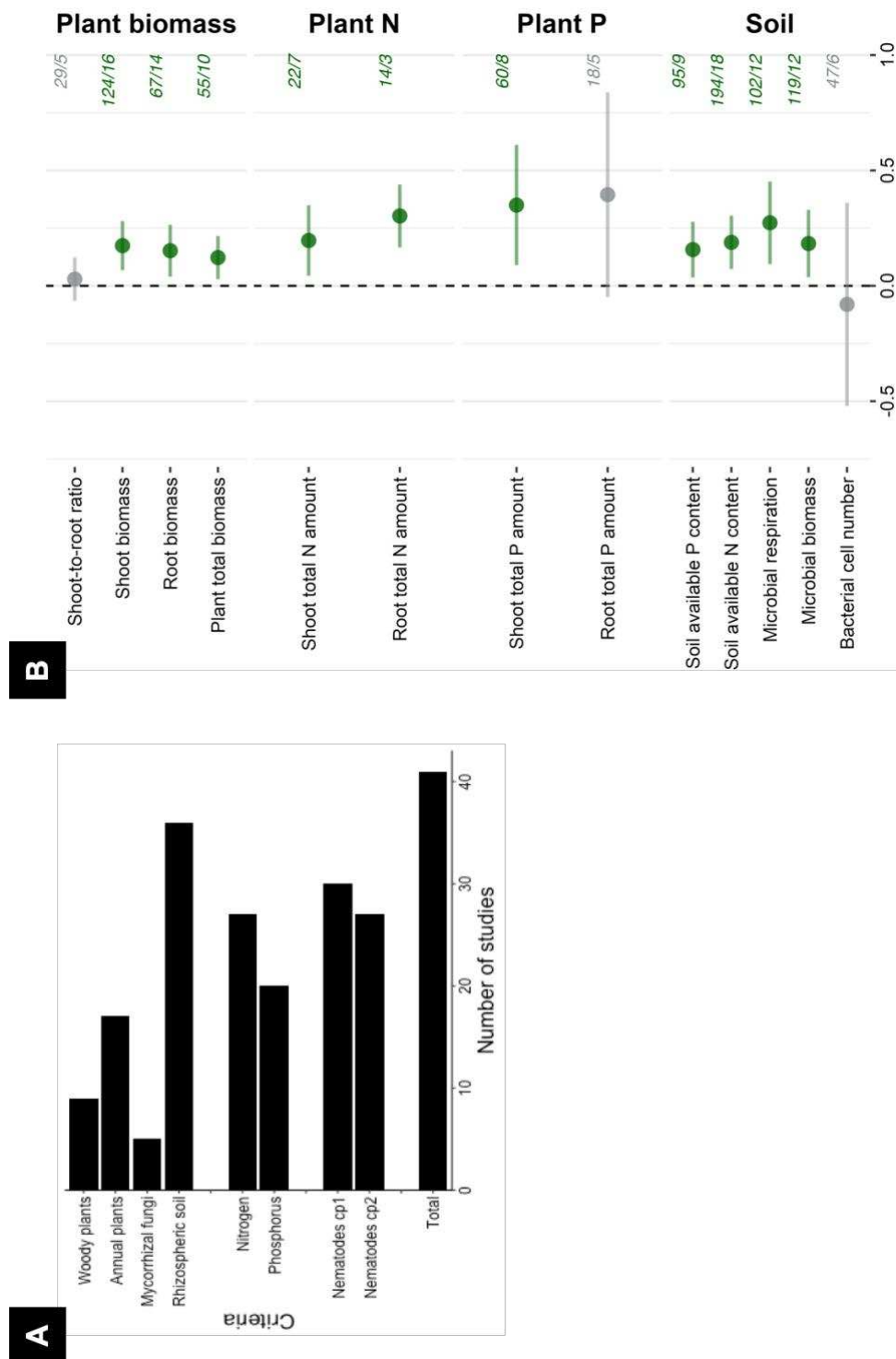


Figure 15. A. Number of studies included in the meta-analysis (total and per criteria). **B.** Mean effect size of bacterivorous nematodes on soil and plant functions. The total number of observations and studies for one summary effect size are indicated on the left and right side of the slash symbol, respectively. Values are the mean $\pm$ 95% confidence intervals. Green rounds indicate significant positive effects at the 5% threshold. Grey circles are not significantly different from zero. Soil available N content and available P content refers, respectively, to ammonium + nitrate content and P Olsen content.

3.2. Bacterivorous nematodes as promoters of microbial biomass

The effect of BN on soil microbial biomass or abundance was investigated since the late 1970s (Cole *et al.*, 1978; Coleman *et al.*, 1978; Anderson *et al.*, 1978). Specifically, their effect on soil microbial biomass was estimated by fumigation-extraction (Bååth *et al.*, 1981, Ingham *et al.*, 1985; Djigal *et al.*, 2004a, Postma-Blaauw *et al.*, 2005), and/or cultivable microbial cell numbers from nutrient agar plates (Bååth *et al.*, 1981; Djigal *et al.*, 2004a; Irshad *et al.*, 2012), to proxy bacterial growth in absence and presence of BN. Likely because the fumigation-extraction technique includes non-cultivable cells, microbial biomass has been more frequently investigated than bacterial abundance. Indeed, we meta-analyzed 13 studies focused on microbial biomass (119 observations) against 6 that examined bacterial cell numbers (47 observations) (**Figure 15.A**).

The literature reveals either positive effects of BN on microbial biomass (Holajjer *et al.*, 2016; Ingham *et al.*, 1985; Jiang *et al.*, 2023), no effect (Bardgett & Chan, 1999; Postma-Blaauw *et al.*, 2005; Maboreke *et al.*, 2018) or negative ones (Djigal *et al.*, 2004a, Anderson *et al.*, 1981). This observation is similar for microbial abundance, which was sometimes stimulated by BN (Elliott *et al.*, 1980; Holajjer *et al.*, 2016; Irshad *et al.*, 2012; Xiao *et al.*, 2014) and sometimes not (Bååth, 1980; García-Sánchez *et al.*, 2021; Jiang *et al.*, 2020; Postma-Blaauw *et al.*, 2005). Moreover, there is not necessarily a relationship between the responses of microbial biomass and abundance to the presence of BN. For instance, Djigal *et al.* (2004a) observed similar soil microbial biomass between the control and the presence of BN but noted a significant decrease in the number of bacterial cells following BN addition in the maize rhizosphere. This difference in biomass and abundance response is also observed in our meta-analysis. Overall, the presence of BN enhanced soil microbial biomass by 20% but had no significant effect on bacterial cell number which was highly variable (**Figure 15.B**).

Sources of variation – The contrasting responses cited above may result from a set of controlling factors. First, we observed the significant effect of initial soil available P content that vary among studies (Table 2). Specifically, each 1 mg per kg increase in soil available P content boosted the impact of BN on microbial biomass growth by 8% (**Table 2**). This observation is likely due to the increased demand for P from rapidly growing microorganisms under grazing. Indeed, bacteria require substantial amounts of P to support their growth; P is a critical component of DNA, RNA, and cell membranes (Dill *et al.*, 2011; Karpinets *et al.*, 2006). A high initial available P content in the soil can promote increase bacterial growth in response to the presence of BN. Second, the duration of the experiment is crucial (**Table 2**). The positive effect of BN on microbial biomass increases with the duration of the experiment, with 2% per day. The influence of BN on microbial biomass may become more pronounced over time as the trophic interactions between BN and microorganisms become more

Table 2. Results of the meta-regressions for soil and plant functions according to moderators.

Variable	Mean effect size	Moderator	Estimate	p-value ^{\$}	Moderator SD	Std. Est. ^{\$\$}	n-fold of BN effect ^{\$\$\$}
Microbial biomass	0.23	cp class	0.0239	0.0001	0.44	0.054	0.10
		Duration	0.005	0.0010	25.16	0.001	0.02
		Initial soil available P content	0.0187	0.0110	3.03	0.006	0.08
C-respiration	0.31	C:N	-1.5687	0.0029	9.72	0.161	-5.06
		cp class	0.012	0.0186	2.15	0.005	0.04
		Duration	0.0015	0.0011	65.95	0.001	0.01
Soil available N content	0.27	C:N	0.0046	0.0044	10.96	0.001	0.02
		cp class	0.1989	0.0002	2.11	0.094	0.74
		Duration	0.001	0.0012	2.11	0.001	0.01
Soil available P content	0.17	cp class	0.0233	0.0003	2.34	0.010	0.14
		Duration	0.002	0.0013	63.37	0.001	0.01
		Initial soil available P content	0.0232	0.0008	2.23	0.010	0.14
Shoot biomass	0.24	C:N	0.022	0.0005	8.10	0.003	0.09
		cp class	0.0156	0.0004	2.20	0.007	0.07
		Duration	0.001	0.0068	59.80	0.001	0.01
Plant total biomass	0.32	C:N	0.0053	0.0006	11.87	0.001	0.02
Root total N amount	0.19	cp class	0.082	0.0261	2.17	0.037	0.43
		Duration	0.0131	0.0341	59.59	0.001	0.07
		Medium	0.1729	0.0451	0.24	0.708	0.91
Shoot total P amount	0.56	Duration	0.0106	0.0014	59.70	0.001	0.02

^{\$}p-value adjusted and corrected using the truncated product method

^{\$\$}Std. Est. corresponds to the estimates standardized by the standard deviation of the moderator (Moderator SD) value for each moderator

^{\$\$\$}n-fold of BN effect corresponds to the estimate of the moderator divided by the mean effect size

established. Third, the life-history traits of the nematode species are key features that significantly influence BN effect on microbial biomass. The size effects were substantially more pronounced (0.1-fold) for cp1 nematodes compared to cp2 nematodes (**Table 2**), even if some studies have reported higher effects of cp2 nematodes rather than cp1 (Ingham *et al.*, 1985; Fu *et al.*, 2005; Postma-Blaauw *et al.*, 2005). Although not significant in our meta-analysis, other key factors can modulate the effect of BN on soil microbial biomass. For instance, the soil texture matters. Elliott *et al.* (1980) found a significant effect of the soil texture on the response of bacterial abundance to the addition of *Mesodiplogaster lheritieri* (Goodey, 1963). The number of bacterial cells in fine- and coarse-textured soils was twice and four times higher, respectively, when BN were present compared to the control after 4 days of incubation. Other chemical parameters, such as the availability of labile C or N in soil can also influence the effect of BN on microbial biomass (Anderson *et al.*, 1981; Bååth *et al.*, 1981; Elliott *et al.*, 1980).

Putative mechanisms – The main mechanism mentioned in the literature to explain the positive effects of BN on prey biomass is the stimulating effect of BN in maintaining an active and metabolically dynamic microbial community (Trap *et al.*, 2016). By consuming senescent or dormant bacterial cells, BN drive a constant turnover and replenishment of the microbial biomass, promoting the proliferation of young and metabolically active bacterial cells (Bonkowski, 2004). As bacteria pass through the digestive tract of BN, undigested particles, labile C, and essential nutrients are released (Griffiths, 1994; Pussard *et al.*, 1994). These serve as substrates that further stimulate the growth of the surrounding microbial community. Since the vast majority of bacteria ingested by BN are not digested (Chantanaro & Jensen, 1969), the nematodes can continuously excrete live bacteria for more than 24 hours after ingestion (Griffiths, 1994; Sohlenius, 1980). The undigested bacteria released after ingestion can also benefit from this dynamic, as they are reintroduced into a more favorable environment that promotes their renewed proliferation (Chantanaro & Jensen, 1969; Jatala *et al.*, 1974).

The observed increase in microbial biomass without a corresponding increase in bacterial cell abundance in the presence of BN suggests a potential shift in the microbial community composition (probably linked to the relative dominance of fungi) or an increase in the average size of bacterial cells. Indeed, BN have been observed to have food preferences (see **Box 1** for details) (Abada *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2017), preferentially grazing on small size gram-negative bacteria (Avery & Shtonda 2003; Djigal *et al.*, 2004a; García-Sánchez *et al.*, 2021; Salinas *et al.*, 2007; Shtonda & Avery 2006). By preferentially consuming smaller and thin-walled bacterial cells, BN may promote the growth of larger and thick-walled bacterial cells, potentially leading to a shift in microbial community composition or an increase in the average size of bacterial cells. This may be particularly true for cp2 nematodes which have a narrow funnel-shaped buccal morphology, restricting them to smaller prey compared to cp1

nematodes. This could explain the differing influences of cp2 and cp1 nematodes on microbial biomass response to grazing (**Table 2**).

3.3. Bacterivorous nematodes as stimulators of microbial activity

Researches on the effects of BN on soil microbial activity began in the late 1970s, concurrently with studies examining bacterial cell number and microbial biomass. This early work primarily focused on measuring microbial respiration, notably through C-respiration measurements (Anderson *et al.*, 1978; Coleman *et al.*, 1978; Elliott *et al.*, 1979). More recently, studies have expanded the assessment of microbial activity to include other processes such as enzyme activities, although these studies remain limited (Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; Djigal *et al.*, 2010; Irshad & Yergeau, 2018; Jiang *et al.*, 2017; Rehman *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2018; Zhou *et al.*, 2019). Our meta-analysis included 12 studies focusing on the effects of BN on microbial respiration (102 observations) (**Figure 15.A**), and we reviewed the studies examining the impact of BM on soil enzyme activities (**Table 3**).

Table 3. Bacterivorous nematodes effect on enzymatic activity.

Enzymatic activities	Authors	Year	Modalities	Effect
Phosphatase	Djigal <i>et al.</i>	2004a		+
	Djigal <i>et al.</i>	2004b		+
	Jiang <i>et al.</i>	2017		+
	Irshad & Yergeau	2018		+
	Rehman <i>et al.</i>	2018		+
Denitrification	Djigal <i>et al.</i>	2010		-
FDA hydrolysis	Mingming <i>et al.</i>	2017	+ pyrene	+
	Zhou <i>et al.</i>	2012	+ prometryne	+
	Zhou <i>et al.</i>	2013	+ prometryne	+
	Zhou <i>et al.</i>	2018	+ oil	+
Catalase	Sun <i>et al.</i>	2017	+ pyrene	+
	Zhou <i>et al.</i>	2012	+ prometryne	+
	Zhou <i>et al.</i>	2013	+ prometryne	+
	Zhou <i>et al.</i>	2019	+ oil	+
Dehydrogenase	Gebremikael <i>et al.</i>	2015		n.s.
	Sun <i>et al.</i>	2017	+ pyrene	+
	Zhou <i>et al.</i>	2018	+ oil	+
Betaglucosidase	Gebremikael <i>et al.</i>	2015		n.s.
Urease	Zhou <i>et al.</i>	2019	+ oil	+

« + » indicates a significant positive effect

« - » indicates a significant negative effect

« n.s. » indicates no significant effect

Most studies reported a positive effect of BN on microbial respiration (Cheng *et al.*, 2011; Jiang *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2020; Trofymov *et al.*, 1983; Xiao *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2015; Zhou *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2018; Zhou *et al.*, 2019; Zhu *et al.*, 2018), although some found no effect (Bååth *et al.*, 1981; Zhu *et al.*, 2018). Our meta-analysis revealed a significant overall increase of 31% in microbial respiration when BN were present, compared to the control group (**Figure 15.B**). Furthermore, the literature reported variable responses of enzyme activities to the presence of BN, with the responses depending on the specific enzyme activity being measured, even though the overall trend is positive (**Table 3**). Notably, the presence of BN notably increases phosphatase activity in the soil, probably responsible for the positive effect of BN on soil available P content (Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; Irshad & Yergeau, 2018; Jiang *et al.*, 2017; Rehman *et al.*, 2018). However, the presence of BN decreases the activity of enzymes involved in denitrification (DEA), likely due to rather reduced denitrifier biomass than direct enzyme inhibition (Djigal *et al.*, 2010). Conversely, some studies have shown that BN can enhance enzymatic activity involved in contaminant degradation, such as increasing FDA hydrolysis, catalase, and urease activity in contaminated soils (Sun *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2018; Zhou *et al.*, 2019) (**Table 3**).

Sources of variation – The distinct effects of the presence of BN on microbial respiration can be attributed to a variety of underlying factors. Primarily, our analysis indicates that the soil C:N ratio has a significant negative influence on the effect of BN on microbial respiration, leading to a diminished impact of BN on the respiration rate as the C:N ratio increases (**Table 2**). Specifically, a one-unit increase in the soil C:N ratio corresponds to a 5-fold decrease in the beneficial effect of BN on microbial respiration (**Table 2**). This result is in perfect agreement with the hypothesis formulated by Ferris *et al.* (1998) that low C:N ratio limited bacterial growth and microbial N immobilization, resulting in higher nematode contribution in net C and N mineralization in comparison to high C:N ratio. We also found that microbial respiration stimulation by BN depended on the experimental conditions, with the duration of the incubation period proving to be a key factor (**Table 2**). Indeed, the positive influence of BN on microbial respiration becomes more pronounced over the course of the experiment, with a 0.5% increase in the BN effect for each additional day of incubation (**Table 2**). As the trophic interactions between soil nematodes and microorganisms become more established over time, the influence of BN on microbial activity can become more pronounced, coinciding with the stimulation of microbial growth. Finally, nematode species identity as well as nematode life-history traits influenced the degree of microbial respiration stimulation. In our meta-analysis, *C. persegnis*, *Pelodera* (Schneider, 1866), and *P. filiformis* exhibited the highest effect sizes on microbial respiration, while *Acroboloides nanus* (De Man, 1880) showed the lowest effect size. Furthermore, the beneficial effect of BN on microbial respiration was more pronounced

for the cp1 nematode in comparison to the cp2 nematode (**Table 2**). There was a significant 4% decrease in microbial respiration for the cp2 nematode compared to the cp1 (**Table 2**).

Putative mechanisms – The stimulatory effect of BN on microbial respiration supported the hypothesis formulated earlier on microbial biomass. Similar mechanisms are involved, *i.e.*, BN maintain active microbial community and microbial turnover by releasing nutrients, removing senescent cells and transporting microbial cells into the soil.

3.4. Bacterivorous nematodes as degrading agents of soil contaminants

An important but very under-studied and under-quantified role of BN is the degradation of soil contaminants. Some studies showed that BN can accelerates the breakdown of organic contaminants through stimulating microbial activity (Zhou *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2018). For instance, BN can enhance the degradation of herbicides like prometryne (Zhou *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2013) and insecticides such as chlorpyrifos (Thakur *et al.*, 2024). Additionally, these nematodes have been utilized in the remediation of hydrocarbon-contaminated soils, facilitating the degradation of compounds like pyrene (Sun *et al.*, 2017) and BN have proven effective in the bioremediation of oil-contaminated soils (Zhou *et al.*, 2018; Zhou *et al.*, 2019). The effectiveness of these nematodes in diverse environmental remediation applications should still be addressed, but these studies highlighted their potential as valuable tools for enhancing soil health and mitigating the impacts of contaminants.

3.5. Bacterivorous nematodes as regulators of bacterial community

The study of microbial growth, traditionally measured by microbial biomass and bacterial cell abundance, has gradually been supplanted by the characterization of bacterial community composition in the 2000s, owing to the development of molecular techniques. This led to a characterization of the compositional shifts in the bacterial community in the presence of BN (Blanc *et al.*, 2006; Brondani *et al.*, 2022; De Mesel *et al.*, 2004; Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; Djigal *et al.*, 2010; Griffiths *et al.*, 1999; Jiang *et al.*, 2017; Jiang *et al.*, 2023; Postma-Blaauw *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2022; Xiao *et al.*, 2014). Specifically, the presence of BN has been associated with increased bacterial diversity, as evidenced by a greater number of DNA bands measured using the DGGE method (Postma-Blaauw *et al.*, 2005), as well as changes in the relative abundance of dominant bacterial taxa (Djigal *et al.*, 2004a). Moreover, BN alter microbial groups associated to specific functions (Jiang *et al.*, 2023; Djigal *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2022; Xiao *et al.*, 2010), such as nitrification (Djigal *et al.*, 2010) or P mineralization (Djigal *et al.*, 2004a) by enriching P-cycling associated bacteria, *e.g.*, *Actinobacteria*, *Chloroflexi*, and *Firmicutes* (Jiang *et al.*, 2023). Additionally, Xiao *et al.* (2010) observed that the presence of BN, using a DGGE technique based on PCR amplification of the *amoA* gene, shifted the composition of ammonia-oxidizing bacteria (AOB), with a higher

abundance of *Nitrosomonas* sp. compared to a dominance of *Nitrosospira* sp. in the absence of nematodes.

Sources of variation – The impact of BN on the compositional structure of the bacterial community is highly nematode species-specific (Brondani *et al.*, 2022; Djigal *et al.*, 2004a). Djigal *et al.* (2004a) demonstrated that the presence of three different BN species led to modifications in the genetic structure of the microbial community, with *A. nanus* showing the most significant modifications compared to control soil without nematodes. Life-history traits of nematodes significantly explain the effect BN on bacterial community composition. Brondani *et al.* (2022) showed that nematodes from the cp2 class shifted the bacterial composition more than cp1 taxa in comparison to the control in the rhizosphere of *Pinus pinaster* (Aiton, 1789). The morpho-anatomical traits of BN, such as the mouth width, the procorpus width, and the ability to produce dauer larvae, were found to explain a significant portion of the variation in soil bacterial community composition.

Putative mechanisms – Several mechanisms are potentially involved (**Figure 16**). A first set of mechanisms refer to direct trophic effect. As discussed in **Box 1**, BN have been observed to have preferential feeding (Abada *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2017; Shtonda & Avery, 2006; Weber & Traunspurger, 2013). This feeding preference may change the relative abundance of bacterial taxa, resulting in different bacterial and microbial community composition. BN can also feed on bacteria following passive selection, *i.e.*, when nematodes consume more abundant bacteria, by contact probability, or because of trait-selectivity such as cell size. A second set of mechanisms is related to indirect effect such as dispersal and excretion. BN facilitate the dispersal of bacteria to new niches in the soil by transporting them both externally on their cuticle (phoretic transport) and internally within their digestive tract (Chantanao & Jensen, 1969; Horiuchi *et al.*, 2005; Jatala *et al.*, 1974; Nykyri *et al.*, 2014). The internal dissemination is particularly attributable to the high ingestion capacity of nematodes, which can consume up to 20 bacterial cells per pumping (Ferris *et al.*, 1997; Ferris *et al.*, 1998). The majority of bacteria ingested by nematodes are not digested, resulting in the continuous excretion of live bacteria for over 24 hours after consumption (Chantanao & Jensen, 1969; Griffiths, 1994; Smerda *et al.*, 1971; Sohlenius, 1980). This dissemination of bacteria enables microorganisms to colonize more space in the soil and decompose additional substrates. It is also important to note that BN can act as vectors for bacteriophages between spatially distinct patches of bacteria (Dennehy *et al.*, 2006; van Sluijs *et al.*, 2024). It is therefore highly likely that nematodes play a key role in initiating the viral cycle within the soil ecosystem (Kuzyakov & Mason-Jones, 2018). Finally, both direct and indirect effects may alter the competitive balance among bacteria within the community with significant impact on composition. For

instance, the grazing pressure exerted by BN on highly abundant bacterial taxa can create opportunities for less competitive and subdominant bacteria.

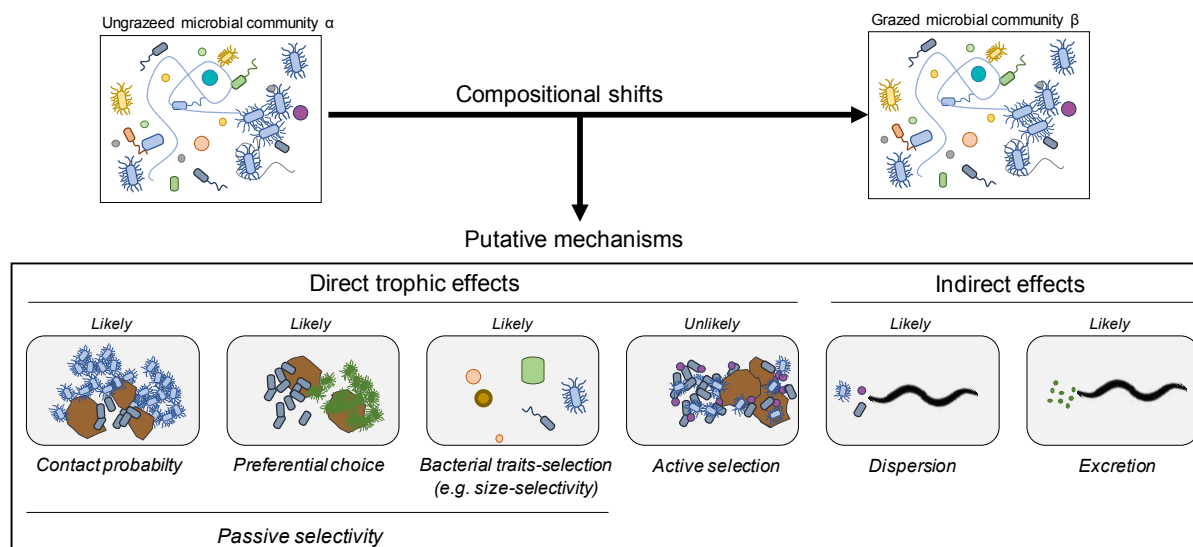


Figure 16. Mechanisms involved in microbial compositional shift under BN grazing. Direct trophic effects included passive selection such as contact probability, preferential choice or bacterial traits-selection (size-selectivity). Active selection is a potential mechanism but appears unlikely at our current knowledge. Indirect effects correspond to (i) dispersion of bacterial cells by BN through defecation or by phoretic transport and (ii) through excretion of nutrients and defecation of labile carbon.

3.6. Bacterivorous nematodes as promoters of nutrient cycling

The effects of BN on nutrient cycling have been extensively studied, with the earliest research dating back to the late 1970s, alongside investigations of their impact on microbial growth and activity (Cole *et al.*, 1978; Coleman *et al.*, 1978). These studies have primarily focused on examining the effects of BN on net N and P mineralization without plants, while their influence on denitrification has received less attention (Alphei *et al.*, 1996; Bouwman *et al.*, 1994; Griffiths, 1986; Holajjer *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2020; Xiao *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2015). Our meta-analysis included a higher number of studies assessing the effect of BN on N mineralization (n = 25, 194 observations) compared to P mineralization (n = 15, 95 observations), with a total of 9 studies investigating both nutrients (**Figure 15.A**).

The presence of BN in soil can either stimulate (Anderson *et al.*, 1981; Bååth *et al.*, 1981; Cheng *et al.*, 2016; Gilarte *et al.*, 2024; Griffiths, 1986;) or have no effect on the net mineralization of N and P (Bardgett & Chan, 1999; Cole *et al.*, 1978; Djigal *et al.*, 2004b; Irshad & Yergeau, 2018). Furthermore, BN can have varying effects on net nitrification, with some studies showing they stimulated the activity of nitrifying bacteria, leading to increased soil

nitrate (NO_3^-) content (Bouwman *et al.*, 1994; Griffiths, 1986; Jiang *et al.*, 2012; Xiao *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2015), while others report no effect (Holajjer *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2020) or even a reduction in soil NO_3^- content (Alphei *et al.*, 1996; Holajjer *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2020). In our meta-analysis, the presence of BN led to a significant 21% increase in soil available N content and a 17% increase in soil available P content compared to the control group, irrespective of the presence of plant (**Figure 15.B**).

Sources of variation – Similarly to microbial biomass, the initial nutrient status of the soil was found to have a significant influence on the effect of BN on net N and P mineralization. The effect of BN on soil available N content increased with increasing values in soil C:N ratio, with an average 2% increase per soil C:N ratio unit (**Table 2**). Postma-Blaauw *et al.* (2005) reported that the content of available N in the soil was higher in the presence of BN compared to the control treatment when the C:N ratio was low (13) in comparison to higher C:N ratio (25), in line with the hypothesis of Ferris *et al.* (1998) quoted earlier. High initial soil available P content enhanced the positive effect of BN on final soil available P content (**Table 2**), suggesting that soil microorganisms can use the BN-induced excess of available P sources to support their growth and metabolism. This, in turn, could increase their biomass, as described in the microbial biomass section, and lead to greater mineralization of organic P. Our analysis also revealed that the identity of the BN species matters. *Bursilla labiata* (Völk, 1950) with *M. lheritieri* displayed the highest positive effects on nutrient mineralization while *Acroboloides* (Cobb, 1928) showed a wide range of effect sizes, negatively impacting soil available P content but positively affecting available N content. Additionally, *Mesorhabditis* (Osche, 1952) and *Cephalobus* (Bastian, 1865) had the greatest positive effect sizes for soil available P content. The literature also reports this species-specific pattern in the effect of BN on N and P mineralization (Cheng *et al.*, 2011; Fu *et al.*, 2005), but cp classes may offer more comprehensive explanations for the effects of BN on soil N and P mineralization compared to nematode species (Brondani *et al.*, 2022; Postma-Blaauw *et al.*, 2005). This hypothesis is also supported by our meta-analysis (**Table 2**), *i.e.*, cp1 nematodes have the greatest positive impact on both soil available N and available P content, compared to cp2 nematodes. In particular, compared to the cp1 nematodes, cp2 nematodes have a reduced effect of 0.74- and 0.14-fold, on the soil available N and P contents, respectively. Finally, we found a positive relationship between incubation duration and the effect of BN on both soil available N and P content (**Table 2**). The effect sizes were greater when the incubation duration was longer, ~0.4% per day for available N and ~1% per day for available P (**Table 2**). However, it is important to note that the beneficial effects of BN on nutrient availability do not follow a linear pattern. Fluctuations are observed and can be attributed to population dynamic patterns. In natural ecosystems, the presence of both cp1 and cp2 nematodes may enable functional

complementarity (Ferris, 2010), where their distinct life history strategies work together to stimulate the mineralization of N and P over time. Finally, although not significant in our study, it is important to mention that a possible source of variation is the presence or absence of plants in the trials. Because plants rapidly take up the excreted nutrients, the presence of BN did not always result in increased soil N and P content. For example, Djigal *et al.* (2004b) reported that under a corn crop, the ammonium content in soil remained unchanged with the presence of BN compared to the control after 51 days. Conversely, the BN treatment exhibited higher soil NH_4^+ content than the control in the absence of plant.

Putative mechanisms – The main mechanism proposed to explain the effect of BN on soil mineral N and available P content refers to the “direct pathway” and relies on the “consumer-driven nutrient recycling theory” (Elser & Urabe, 1999), also at the basis of the soil microbial loop hypothesis (Bonkowski & Clarholm, 2012; Clarholm, 1985; Clarholm, 1994). BN contribute to re-mineralization of N and P by excreting the excess nutrients into the soil solution. BN have a low assimilation rate, *i.e.*, they only use up 30 to 40% of the ingested C for biomass production and a large amount of C is respired (Clarholm, 1985; Trap *et al.*, 2016). To compensate for C losses caused by respiration and to maintain their C:nutrient stoichiometry, BN excrete a significant portion of the ingested N and P in mineral form (NH_4^+ and PO_4^{3-} for N and P, respectively), as well as in the form of organic compounds (Anderson *et al.*, 1983; Ferris *et al.*, 1998). The C:N:P ratio of bacteria directly influences the quantity of N excreted by BN. According to Ferris *et al.* (1998), BN can excrete between 1.2 and 5.8 ng of N per day and per individual, depending on the species. Trap *et al.* (2016) calculated the theoretical nutrient percentages excreted by BN using stoichiometric ratios (C:N = 5.6; C:P = 9.4; N:P = 1.9) and production efficiency (69.4%), as defined in the literature (Borkott, 1988; Crotty *et al.*, 2013; Ferris *et al.*, 1998). Their calculations showed that N assimilation values vary from 9% to 20%, while P assimilation values range from 66% to 76%. However, it is important to note that these theoretical estimates do not take into account several biotic processes, like nutrient immobilization in microbial biomass, soil stoichiometry or uptake by plants, as well as abiotic processes such as P adsorption, which occur after the excretion of elements into the soil solution. The second proposed mechanism refers as the “indirect pathway” of nutrient cycling, involves the stimulation of the microbial community under the predatory influence exerted by BN, as discussed earlier. Precisely, the grazing activities of BN can lead to shifts in the microbial community structure as discussed above, and in turn, to enhance the overall functioning of biogeochemical cycles, such as the gross mineralization and immobilization of nutrients. By altering the microbial community composition and promoting the growth of more metabolically active bacteria, the indirect pathway induced by

BN can ultimately improve the availability of mineral N and available P within the soil ecosystem.

3.7. Bacterivorous nematodes as promoters of plant nutrition

The scientific community has been assessing since the late 1990s whether the changes induced by these nematodes could have positive feedback on plant nutrition. Our meta-analysis encompassed 26 publications that investigated the impact of soil BN on plants. Of these, 20 studies examined the influence of BN on plant N accumulation, while 13 studies focused on plant P accumulation (**Figure 15.A**). Out of these studies, 17 focused on examining the effects of soil BN on annual plant species, while 9 studies investigated their impacts on woody plant taxa. Additionally, 5 studies included plant species that formed symbiotic associations with mycorrhizal fungi. The plant species commonly used in these studies were maritime pine (n = 5), rice (n = 4), thale cress (n = 3), scots pine (n = 2), maize (n = 2), and wheat (n = 2).

This literature showed that the presence of BN positively influences plant N and/or P nutrition (Bjørnlund *et al.*, 2012; Brondani *et al.*, 2022; Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; Irshad *et al.*, 2011; Ranoarisoa *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2015). Conversely, some studies have found that BN can have no impact on plant N and/or P nutrition, even when there is an increase in plant biomass (Bardgett & Chan, 1999; Irshad *et al.*, 2013; Setälä *et al.*, 1999). In the presence of BN, we observed a significant increase in the total N content of both the shoot and root (**Figure 15.B**). The N content increased by 22% in the shoot and 35% in the root compared to the control group. Furthermore, we observed a significant 42% increase in the shoot P content, while there was no notable effect on the roots (+ 48%; **Figure 15.B**).

Sources of variation – The physical and chemical characteristics of the soil play a key role in shaping the response of N and P content of plants in the presence of BN. Using artificial medium instead of soil strongly matters. For instance, the contribution of BN to root N content was greater in soil compared to agar, by approximately 0.91-fold (**Table 2**). Fertilizing the soil modulated plant nutrition response to the presence of BN in soils. For instance, Rehman *et al.* (2018) reported that the presence of BN in phosphate-amended soil increased P content in *Pinus roxburghii* (Sargent, 1897) by 25% in shoots and 120% in roots, but no significant differences were observed when the soil was unamended. Additionally, the nematode species identity is a key factor. *Panagrellus redivivus* (Linnaeus, 1767) had an overall negative effect on shoot and root N content, but the largest effect size on shoot and root P content. In contrast, *Panagrolaimus* (Fuchs, 1930) and *Brevibucca* (Goodey, 1935) had the greatest impact on shoot N content, while *Brevibucca* and *Oscheius akosreti* (Andrassy, 1976) had the highest effect size for root N content. Regarding shoot P content, *Acrobeloides*, *Mesorhabditis*, and

Rhabditis (Dujardin, 1845) exhibited substantial variation in their effects. We also observed a significant effect of nematode cp classes on root N. The effect size for cp1 nematodes was higher than for cp2 nematodes regarding root N content, with the effect of cp2 nematodes decreasing by 0.43 compared to cp1 nematodes (**Table 2**). These results are in agreement with the study of Brondani *et al.* (2022) who reported that the total amount of N and P in plants varied significantly among the eight BN species included in their study, with a stronger influence of cp1 nematodes compared to cp2 nematodes.

Putative mechanisms – The positive effect of BN on plant N and P nutrition is firstly explained by the microbial loop and the release of nutrients sequestered within the bacterial biomass (Trap *et al.*, 2016). This grazing activity also stimulates the growth and activity of the broader microbial community, including bacteria, fungi, and other microbes, resulting in higher gross nutrient mineralization (Ranoarisoa *et al.*, 2018). A second possible mechanism that could explain the positive effect of BN on plant N and P nutrition is non-nutritional effects, such as the hormonal hypothesis as discussed below.

3.8. Bacterivorous nematodes as promoters of plant growth

Our meta-analysis encompassed 16 studies that specifically examined the impact of BN on shoot biomass, as well as an additional 14 studies that investigated the effects on both shoot biomass and 10 studies on total plant biomass (**Figure 15.A**). Numerous studies have linked BN to the enhanced growth of both woody (Brondani *et al.*, 2022; Gilarte *et al.*, 2024; Irshad *et al.*, 2011; Irshad *et al.*, 2012; Setälä *et al.*, 1999) and herbaceous plants (Alphei *et al.*, 1996; Bjørnlund *et al.*, 2012; Bonkowski *et al.*, 2000; Cheng *et al.*, 2011; Djigal *et al.*, 2004a; Hu *et al.*, 2023; Ingham *et al.*, 1985; Jiang *et al.*, 2020; Matus-Acuña *et al.*, 2018; Ranoarisoa *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2015). However, some papers reported no effect of BN on plant growth, either on woody (Bååth *et al.*, 1981; Irshad *et al.*, 2013) or herbaceous plants (Bardgett & Chan, 1999; Bonkowski *et al.*, 2000; Gilarte *et al.*, 2020). In our meta-analysis, we found a significant positive effect of the presence of BN on plant growth, with a 19% increase in shoot biomass (124 observations) and a 13% increase in total plant biomass (55 observations; **Figure 15.B**).

Sources of variation – The disparities quoted earlier may come from similar factors already discussed. First, the C:N ratio reduced the effect of BN on shoot biomass, with the BN effect on shoot biomass decreasing by 9% for each unit increase in the C:N ratio (**Table 2**). In contrast, the C:N ratio had a positive impact on the effect of BN, with a 2% increase per unit of C:N ratio increase (**Table 2**). Second, nematode species identity is a critical determinant. All nematode species generally had a positive effect on shoot biomass, with the notable exception of *Mesorhabditis* which exhibited a negative effect size for one observation.

Acrobelloides displayed the highest and most variable effect size on plant biomass. Again, the life-history traits of BN significantly impact their influence on shoot biomass (**Table 2**). Precisely, the cp1 nematodes had the greatest positive impact on shoot biomass, approximately 7% higher than the impact of cp2 nematodes (**Table 2**). Finally, we found that the duration of the experiment had a negative effect on the impact of BN on shoot biomass, with a 0.4% decrease per day of incubation (**Table 2**).

Putative mechanisms – The presence of BN has a beneficial effect on plant growth by regulating the mineralization of nutrients, which enhances nutrient availability for plants. This increased nutrient availability supports optimal plant nutrition, essential for key physiological processes like photosynthesis. The tight synchronization between plant nutrient demand and microbial nutrient supply is achieved through the microbial loop (Bonkowski & Clarholm, 2012; Clarholm, 1994; Clarholm, 1985). Mineralization of nutrients is driven by the plant provision of C compounds through root exudates and decaying organic matter, enabling a balanced exchange between plant demand and microbial supply, and thereby optimizing plant biomass production and growth (Kuzyakov, 2002; Kuzyakov & Xu, 2013; Kuzyakov & Mason-Jones, 2018). This close coupling between plant carbon inputs and microbial nutrient mineralization is crucial for efficient nutrient cycling, ensuring that the nutrients released by microbes are readily absorbed by plants, ultimately supporting optimal plant growth and productivity.

3.9. Bacterivorous nematodes as regulators of root traits

In addition to plant biomass and nutrition, BN can significantly influence root traits (**Table 4**) (Cheng *et al.*, 2011; Irshad *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2020; Jiang *et al.*, 2023; Mao *et al.*, 2006; Mao *et al.*, 2007; Xu *et al.*, 2015). Inoculating BN can rapidly increase (i) rhizodeposition, up to 2.6 times higher compared to the control, (ii) the release of organic compounds from plant roots, and (iii) rhizodeposition biochemical composition (Sundin *et al.*, 1990). This increased C input induced by BN stimulates the microbial community, representing the starting point of the soil microbial loop (Bonkowski, 2000; Bonkowski *et al.*, 2004; Clarholm, 1985). In addition, some studies have shown that the presence of BN can promote the growth of plant roots (Cheng *et al.*, 2011; Irshad *et al.*, 2012). Irshad *et al.* (2012) observed that the presence of *Acrobelloides* led to a 46% increase in the number of tips and a 36% increase in the number of forks in *P. pinaster* compared to the control group after 60 days. It was also found that *O. sativa* plants developed longer and more branched roots when *Cephalobus* and *C. elegans* were present in soil. After 20 days, *Cephalobus* led to a 15% increase in total root length and a 13% increase in the number of tips compared to the control treatment (Cheng *et al.*, 2011).

Table 4. Effects of bacterivorous nematodes on plant root traits. Significant positive effects between control and treatment groups are indicated by "+", while significant negative effects are indicated by "-" and "n.s." represents non-significant effects.

Authors	Year	Plant	Duration	Nematode	Root trait						
					Length	SRL [†]	Area	Tips	Forks	Cross	Branching
Mao <i>et al.</i>	2006	<i>L. esculentum</i>		Soil native community	+	+	+	+	+	+	+
Mao <i>et al.</i>	2007	<i>L. esculentum</i>	5 days	Soil native community	n.s.		n.s.	+	n.s.		
			5 days		n.s.		n.s.	+	n.s.		
			10 days		+		+	-	n.s.		
			10 days		+		n.s.	-	n.s.		
Cheng <i>et al.</i>	2011	<i>O. sativa</i>	14 days	<i>Cephalobus</i>	+			+			
			20 days		+			+			
			14 days	<i>C. elegans</i>	+			+			
			20 days		n.s.			n.s.			
Irshad <i>et al.</i>	2011	<i>P. pinaster</i>	35 days	<i>Rhabditis</i>				+	+	-	
Irshad <i>et al.</i>	2012	<i>P. pinaster</i>	60 days	<i>Acrobeloides</i>	+		n.s.	+	+		
					n.s.		n.s.	+	n.s.		
				<i>Rhabditis</i>	+		+	n.s.	+		
					n.s.		n.s.	n.s.	n.s.		
Jiang <i>et al.</i>	2012	<i>A. thaliana</i>	10 days	<i>Cephalobus</i>	+		n.s.	+			
			20 days		+		+	+			
Irshad <i>et al.</i>	2013	<i>P. pinaster</i>	35 days	<i>Rhabditis</i>	n.s.		n.s.	n.s.	n.s.		
Li <i>et al.</i>	2015	<i>A. hypogea</i>	14 days	<i>Cephalobus</i>	+		+	+			
			28 days		+		+	+			
			42 days	<i>Mesorhabditis</i>	+		+	+			
Cheng <i>et al.</i>	2016	<i>O. sativa</i>	20 days	<i>Cephalobus</i>	n.s.		n.s.	n.s.			
				<i>C. elegans</i>	n.s.		n.s.	n.s.			
Maboreke <i>et al.</i>	2018	<i>Q. robur</i>	28 days	<i>A. buetschlii</i>	n.s.						
			56 days		n.s.						
Matus-Acuna <i>et al.</i>	2018	<i>Z. mays</i> <i>A. thaliana</i>	28 days	<i>C. elegans</i>	-						+
Ranoarisoa <i>et al.</i>	2018	<i>O. sativa</i>	28 days	<i>Acrobeloides</i>	+	n.s.	+	+			-
Jiang <i>et al.</i>	2020	<i>A. thaliana</i>	10 days	<i>Cephalobus</i> <i>Mesorhabditis</i>	+		+	+			
			20 days		+		+	+			
			30 days		+		+	n.s.			
Ranoarisoa <i>et al.</i>	2020	<i>P. pinaster</i>	100 days	<i>Rhabditis</i>	n.s.		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Jiang <i>et al.</i>	2023	<i>A. thaliana</i>	10 days	<i>Rhabditis</i>	n.s.		n.s.	n.s.			
				<i>Protorhabditis</i>	n.s.		n.s.	n.s.			
				<i>Cephalobus</i>	+		n.s.	+			
				<i>Eucephalobus</i>	n.s.		+	+			

[†]SRL: Specific Root Length

Nevertheless, these findings are not consistent. Among all the studies reported (**Table 4**), the positive and significant effects of BN on roots were found in 57% and 52% for root length and area, respectively, 33% for cross and fork number and 65% for tips and branching. Thus, the effects of BN on root traits do not appear consistent. Still, the positive effects of BN on plant roots led to an interest in the hormonal hypothesis (Jiang *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2020; Jiang *et al.*, 2023; Mao *et al.*, 2006; Mao *et al.*, 2007) proposed for protists (Bonkowski, 2004; Bonkowski & Clarholm, 2012). This hypothesis formulated by Bonkowski (2004) is based on non-nutritional mechanisms where protists increase lateral root branching by altering microbe-root communication, with strong consequences on plant internal auxin metabolism (Alphei *et al.*, 1996; Bonkowski & Brandt, 2002; Jentschke *et al.*, 1995; Kreuzer *et al.*, 2006; Krome *et al.*, 2009b; Krome *et al.*, 2010). The growth of lateral roots allows the plant to explore a greater volume of soil thereby increasing the uptake of nutrients. Regarding BN, promising results have been obtained by Jiang *et al.* (2020) who showed an increase in the concentration of IAA (indoleacetic acid) in the soil when *Cephalobus* and *Mesorhabditis* nematodes were co-inoculated with an auxin-producing bacterium (*B. amyloliquefaciens*). Furthermore, the expression of two genes, IAA3 and IAA13 from the Aux/IAA family, increased in the roots when exposed to IAA-producing bacteria, particularly in the presence of BN. However, the effects of these two BN on plant growth and nutrition, as well as on root traits, were not influenced by the presence or absence of IAA-producing bacterial strains. Using the Rhizobox technique, Ranoarisoa *et al.* (2018) demonstrated that the presence of *Acrobeloides*, although it had beneficial effects on rice nutrition and root growth, had no effect on roots branching. Using the data from Jiang *et al.* (2012), the calculation of root branching (number of root caps per unit of root length) revealed similar values between the treatments (presence or absence of BN). These results indicate that increased plant and root growth is attributed to higher nutrient mineralization caused by BN, but there are no corresponding changes in root branching due to hormonal influences. It is also important to note that no experiment similar to Jentschke *et al.* (1995) – that observed a 60% protists-induced increase in spruce growth despite excess nutrient availability from continuous watering – has been conducted for BN. In consequence, we still lack evidence that BN induce positive effect on plant growth in unlimited nutrient conditions.

3.10. Bacterivorous nematodes as promoters of plant mutualistic symbiosis

Some studies have further explored the interactions among BN and plant mutualistic symbioses, such as mycorrhizal fungi (Irshad *et al.*, 2012; Irshad *et al.*, 2013; Maboreke *et al.*, 2018; Ranoarisoa *et al.*, 2020; Setälä *et al.*, 1999) or N-fixing plants (Gilarte *et al.*, 2024; Horiuchi *et al.*, 2005). Concerning BN-ectomycorrhizal fungi interaction, using a set of six microcosm experiments conducted in contrasting P situations, Trap *et al.* (2021) found a high and significant correlation ($R^2 = 0.70$) between the increasing addition of soil mutualist

organisms (BN, ectomycorrhizal fungi and phytase-producing bacteria) and *P. pinaster* P-acquisition. However, this relationship was found only in a high P-sorbing soil amended with an organic P source. Thus, the P status of the soil strongly drive the functional interaction between BN and ectomycorrhizal fungi. Regarding BN-rhizobia interactions, Horiuchi *et al.* (2005) reported that *C. elegans* mediate the interaction between roots and rhizobia in a positive way by favoring the initiation of the nodulation. The nematode disperses the rhizobium species *Sinorhizobium meliloti* (Dangeard, 1926) to the roots of the legume *Medicago truncatula* (Gärtner, 1791) in response to plant-released volatiles that attract the nematode. However, the recent work of Gilarte *et al.* (2024) suggest that the interaction between BN and N-fixing plants is highly variable and context-dependent. Using *Acrobelloides*, these authors investigated how BN affect the interactions between N-fixing *Acacia* (Philip Miller, 1754) and non-fixing *Banksia* (Linnaeus, 1782) tree seedlings at different stages of forest succession. The effect of BN on interspecific plant interactions depend upon successional stage of origin in tree seedlings, *i.e.* in the early successional stage scenario, BN reduced total plant biomass, nodulation and nitrogenase activity in *Acacia leiocalyx* (Pedley, 1974), indicating that BN could hinder the symbiotic relationship between *Acacia* and rhizobia in the early successional stages. However, in the late successional stage scenario, the impact of BN shifted to a more positive outcome, *i.e.* BFN promoted biomass growth and N content in the shoots of both *Acacia flavescens* (Cunningham, 1842) and *Banksia. A. flavescens* showed improved nodulation and nitrogenase activity when BN were present in mixed cultures with *Banksia aemula* (Brown, 1810). This indicates that BN acted as rhizobia vectors, facilitating the establishment of N-fixing bacteria in *Acacia* roots, thereby supporting N fixation.

3.11. Bacterivorous nematodes as regulators of soil and plants pathogens

Another desirable function of a healthy soil is its capacity to suppress pests and pathogens. The soil suppressive capacity refers to its ability to limit or reduce the populations of harmful organisms, thus preventing the development of plant diseases even in the presence of pathogens. This suppressive function is largely mediated by the activities of beneficial soil organisms, such as BN, which play a key role in regulating the soil community. For instance, soil predatory mites regulate pest populations by preying on a variety of arthropods and nematodes that can threaten crop health (Beretta *et al.*, 2022). Through the apparent competition (Ferris *et al.*, 2012), the inoculation of BN in the soil enhance population growth of predatory mites, with in turn increase the predation pression on a wide range of agricultural pests (Azevedo *et al.*, 2019; Azevedo *et al.*, 2020). Implementing sustainable soil management practices that support and maintain BN communities can, in turn, significantly strengthen the conservation and efficacy of predator populations, leading to improved biological control and enhanced pest suppression in agricultural systems. However, it must be noticed that BN can

also affect the dispersion and survival of soil pathogens, highlighting their dual role in soil health (Anderson *et al.*, 2003; Chantanao & Jensen 1969; Kroupitski *et al.*, 2015; Nykyri *et al.*, 2014; Yulia *et al.*, 2015). Research has indicated that some bacterivorous nematodes can inadvertently spread soil pathogens. These nematodes transport bacteria either on their cuticle or through their gut, effectively dispersing bacteria, including potential plant pathogens, across soil aggregates or even through different soil compartments.

3.12. Bacterivorous nematodes as regulators of carbon sequestration

Many observations converge to highlight the importance of soil BN in the carbon (C) cycle, and especially in C sequestration (Shi *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2013; Kou *et al.*, 2023). First, as discussed previously, BN serve as a significant C reservoir within the soil food web. Second, they strongly promote microbial respiration, and especially microbial metabolic quotient (qCO_2) and microbial C use efficiency (Trap *et al.*, 2016; Shi *et al.*, 2023). Third, BN significantly enhance carbon inputs into the soil through (i) stimulation of rhizodeposition (Sundin *et al.*, 1990) and (ii) positive feedback from the soil microbial loop (Clarholm, 1994), thereby increasing the net assimilation of plant derived C into the soil microbial biomass (Mielke *et al.*, 2022). Given that soil organic matter formation and C sequestration rely on the microbial pump and microbial necromass (Kästner *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2020), BN likely have a positive effect on soil organic matter formation and C sequestration, despite the increase in microbial respiration they induced. Kou *et al.* (2023), using ^{13}C -labeled straw amendment in an 11-year no-tillage experiment in Jilin Province, northeastern China, demonstrated that soil microbial grazers, acting as temporary storage container and indirectly promoting microbial necromass accumulation, are crucial in mediating soil C sequestration. This microbial turnover, driven by microbial grazers, enhances soil organic C stability. While BN stimulate short-term C loss through microbial respiration and priming effect, this can contribute to long-term C stabilization by transferring C into persistent and protected soil organic matter through necromass entombment (Camenzind *et al.*, 2023; Kou *et al.*, 2023). Consequently, including microbial grazers in mathematical models greatly improves model accuracy (Chertov *et al.*, 2022). These models would benefit from (i) accounting for available nutrient release for plants, which enhances C input through enhanced root growth and rhizodeposition, and (ii) the return of organic C to soil organic matter via faunal excreta and necromass, partially counteracting C losses due to respiration. Nevertheless, further experimental studies are needed to quantify the impact of BN on carbon sequestration and to better elucidate the causal links.

3.13. Bacterivorous nematodes as supporters of functional stability

Finally, it is important to highlight the major role of BN in the stability of all the functions mentioned previously. The concept of functional complementarity among nematode species proposed by Ferris (2010) aligns with this overall role carried out by the BN community: maintaining functions over time in a changing environment. This functional stability over copper and heat stress was the focus of a study by Chen *et al.* (2020). By providing BN, particularly *Acrobeloides* and *Protorhabditis*, in soils exposed to copper and heat stresses, they found that BN ensured microbial respiration resilience. Specifically, copper stress enhanced the resilience of soils with abundant nematodes, allowing faster recovery of soil microbial functions, while the impact under heat stress was more limited. Thus, BN contribute to ecosystem functioning stability by improving resilience. Further research is still needed.

4. Conclusion and Perspectives

Bacterivorous nematodes are key actors of terrestrial ecosystem functioning. They are at the basis of key functions, including storage of carbon and nutrient in the soil food web, promotion of microbial growth and activity, regulation of the soil microbial composition, degradation of soil contaminant, regulation of soil pathogens, promotion of nutrient mineralization, plant nutrition and growth and carbon sequestration. Though meta-analysis, we quantified the overall positive impacts of BN on these functions and identified significant sources of variation across studies. However, certain aspects of BN functions remain underexplored. Notably, research is limited on BN interactions with plant symbiotic mutualists such as rhizobia and mycorrhizal fungi, their role in pollutant degradation, and their influence on roots traits. To fully capture the functional roles of bacterivorous nematodes in ecosystems, we recommend that future research focuses on these following areas:

1. The coexistence duration appears crucial in the functional response of co-inoculation experiments. Less than 20% of the studies included in the meta-analysis exceeded a 60-day incubation period, suggesting that the long-term dynamics of nematode populations remain poorly understood. Conducting longer co-inoculation experiments appears crucial for gaining deeper insights into the effects of BN on plant and soil functions.
2. The species-specific effects of BN and their life history traits were significant moderators for several functions. Our understand of how nematode population dynamics modulate soil and plant responses to the presence of BN is strongly limited (Zelenev *et al.*, 2004; Zelenev *et al.*, 2006). We encourage the community to give greater consideration to the life history traits of nematodes, especially when they are introduced in assemblages.

3. The majority of studies evaluating the impact of bacterivorous nematodes on soil and plant functions focus on a single species, underscoring the need to investigate how multiple coexisting bacterivorous nematode species. In the field, the nematode communities are typically composed of 5 to 10 taxa that coexist. We need more studies focusing on how interspecific competition and functional complementarity, linked to different feeding preferences or life strategies, drive the effects of nematodes in assemblages. This is particularly true for studies targeting functional stability, functional resistance and resilience promoted by BN (Chen *et al.*, 2020).
4. It is also crucial to deeper examine the impact of soil nutrient status, especially for P (Trap *et al.*, 2021). We still lack studies exploring how soil nutrient status and fertilization gradients can modulate the impact of bacterivorous nematodes on soil and plant function, which is especially important for interpreting the results of field studies.
5. The complementarity between the microbial loop and the viral loop (Kuzyakov & Mason-Jones, 2018) remains largely unexplored. Considering viruses and nematodes in the functioning of the micro-trophic network represents an interesting research avenue, likely allowing us to better understand the effects of nematodes.
6. As discussed in Box 1, the diet of bacterivorous nematodes remains largely a mystery, especially under conditions of species assemblages. Recent molecular tools and analyses of the nematode microbiome (Baquiran *et al.*, 2013; Dahan *et al.*, 2020; Dirksen *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2017) could certainly help us better understand niche segregation strategies in these species and their functional complementarities.

Addressing these gaps through interdisciplinary research, longer-term studies, and innovative molecular tools could substantially enhance our understanding of bacterivorous nematodes impacts within soil food webs. Together, these research directions will provide a more comprehensive view of the ecological functions of bacterivorous nematodes, ultimately supporting more sustainable soil management strategies.

Supplementary Materials

Table S5. List of studies included in the meta-analysis.

	Authors	Year	Country	Journal
1	Elliott <i>et al.</i>	1980	Denmark	Oikos
2	Anderson <i>et al.</i>	1981	USA	Ecology
3	Bååth <i>et al.</i>	1981	Sweden	Oikos
4	Trofymov <i>et al.</i>	1983	USA	Oecologia
5	Ingham <i>et al.</i>	1985	USA	Ecological Monographs
6	Griffiths <i>et al.</i>	1986	Scotland	Soil Biology and Biochemistry
7	Ferris <i>et al.</i>	1998	USA	Plant & Soil
8	Bardgett & Chan	1999	England	Soil Biology and Biochemistry
9	Setälä <i>et al.</i>	1999	Finland	Oikos
10	Bonkowski <i>et al.</i>	2000	Germany	Applied Soil Ecology
11	Djigal <i>et al.</i>	2004	Senegal	Soil Biology and Biochemistry
12	Postma-Blaauw <i>et al.</i>	2005	Netherlands	Oecologia
13	Cheng <i>et al.</i>	2011	China	Nematology
14	Irshad <i>et al.</i>	2011	France	Soil Biology and Biochemistry
15	Zhou <i>et al.</i>	2011	China	Journal of Hazardous Materials
16	Bjørnlund <i>et al.</i>	2012	Denmark	European Journal of Soil Biology
17	Irshad <i>et al.</i>	2012	France	Plant and Soil
18	Jiang <i>et al.</i>	2012	China	European Journal of Soil Biology
19	Zhou <i>et al.</i>	2012	China	Journal of Soils and Sediments
20	Irshad <i>et al.</i>	2013	France	Journal of Agriculture and Biology
21	Xiao <i>et al.</i>	2014	China	Pedosphere
22	Hu <i>et al.</i>	2015	Chine	PLOS ONE
23	Cheng <i>et al.</i>	2016	China	PLOS ONE
24	Holajjer <i>et al.</i>	2016	India	Applied Ecology and Environmental Research
25	Irshad & Yergeau	2018	Canada	Frontiers in microbiology
26	Maboreke <i>et al.</i>	2018	Germany	Diversity
27	Matus-Acuna <i>et al.</i>	2018	Mexico	Applied Soil Ecology
28	Ranoarisoa <i>et al.</i>	2018	France	Soil Biology and Biochemistry
29	Rehman <i>et al.</i>	2018	Pakistan	Journal of Soil Science and Plant Nutrition
30	Zhou <i>et al.</i>	2018	China	Environmental Science and Pollution
31	Zhu <i>et al.</i>	2018	China	Biology and Fertility of Soils
32	Zhou <i>et al.</i>	2019	China	Journal of environmental Management
33	Gilarte <i>et al.</i>	2020	Australia	Plant Soil
34	Jiang <i>et al.</i>	2020	China	Applied Soil Ecology
35	Ranoarisoa <i>et al.</i>	2020	Madagascar	Soil Biology and Biochemistry
36	Garcia-Sachez <i>et al.</i>	2021	France	Journal of Nematology
37	Trap <i>et al.</i>	2021	Madagascar	Agriculture
38	Brondani <i>et al.</i>	2022	France	Geoderma
39	Sun <i>et al.</i>	2022	China	Geoderma
40	Hu <i>et al.</i>	2023	Belgium	Soil Biology and Biochemistry
41	Jiang <i>et al.</i>	2023	China	New Phytologist

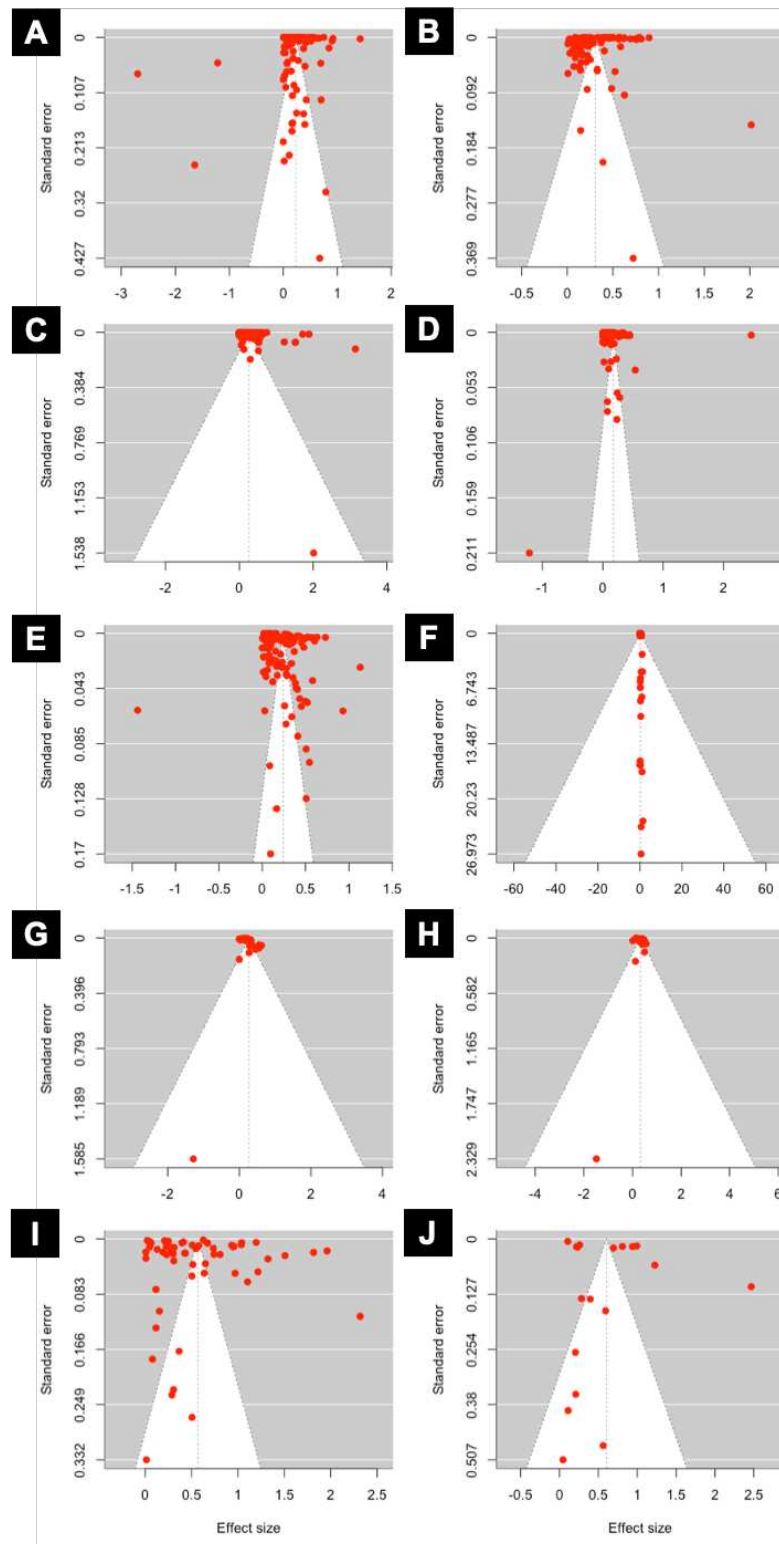


Figure S17. Funnel plots showing publication bias in meta-analyses of treatment effects on various soil and plant functions. Each red dot represents an individual study, with the y-axis showing the standard error and the x-axis representing the effect size. The white areas indicate confidence zones. The parameters analyzed include: **A.** microbial biomass, **B.** microbial respiration, **C.** soil mineral N content, **D.** soil available P content, **E.** shoot biomass, **F.** total plant biomass, **G.** shoot N content, **H.** root N amount, **I.** shoot P amount, and **J.** root P amount.

Synthèse du Chapitre 2

Les résultats du **Chapitre 2** démontrent que les nématodes bactériveres sont impliqués dans de nombreuses fonctions clés qui assurent le bon fonctionnement des écosystèmes. Ils servent de réservoir de carbone et de nutriments, et favorisent une augmentation moyenne de 20% de la biomasse microbienne. Ils stimulent l'activité microbienne, les activités enzymatiques, notamment en stimulant la respiration de 31%, contribuant ainsi à une communauté microbienne plus active. Les nématodes bactériveres régulent également de manière significative la composition de la communauté bactérienne par leur consommation, leur alimentation sélective et leur dispersion. Ils jouent un rôle crucial dans le cycle des nutriments, en augmentant les quantités disponibles d'azote et de phosphore dans le sol de 21% et 17% en moyenne, respectivement. Les nématodes bactériveres améliorent également la croissance des plantes de 13% et augmentent la teneur en azote dans les tissus végétaux aériens et racinaires de 22% et 35% respectivement, tout en modifiant les caractéristiques racinaires. De plus, les nématodes bactériveres contribuent à la dégradation des contaminants du sol, à la régulation des agents pathogènes et au stockage du carbone. Cependant, ces effets sont fortement influencés par divers facteurs de contrôle, notamment la durée de l'expérience, la stratégie démographique (*i.e.*, les classes cp) des nématodes et le rapport C/N du sol, entre autres.

Références bibliographiques

- Abada, E. A. E., Sung, H., Dwivedi, M., Park, B. J., Lee, S. K., & Ahnn, J. (2009). *C. elegans* behavior of preference choice on bacterial food. *Molecules and Cells*, 28, 209-213.
- Alphei, J., Bonkowski, M., & Scheu, S. (1996). Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae): faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia*, 106, 111-126.
- Altman, D. G., & Bland, J. M. (2005). Standard deviations and standard errors. *Bmj*, 331, 903.
- Anderson, R. V., Elliott, E. T., McClellan, J. F., Coleman, D. C., Cole, C. V., & Hunt, H. W. (1978). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. 3. Biotic interactions of bacteria, amebas, and nematodes. *Microbial Ecology*, 4, 361-371.
- Anderson, R. V., D. C. Coleman, C. V. Cole & E. T. Elliott (1981). Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp and *Mesodiplogaster lheritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil. *Ecology*, 62, 549-555.
- Anderson, R. V., Gould, W. D., Woods, L. E., Cambardella, C., Ingham, R. E., & Coleman, D. C. (1983). Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, 75-80.
- Anderson, G. L., Caldwell, K. N., Beuchat, L. R., & Williams, P. L. (2003). Interaction of a free-living soil nematode, *Caenorhabditis elegans*, with surrogates of foodborne pathogenic bacteria. *Journal of Food Protection*, 66, 1543-1549.
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120, e2304663120.
- Avery, L., & Shtonda, B. B. (2003). Food transport in the *C. elegans* pharynx. *Journal of Experimental Biology*, 206, 2441-2457.
- Azevedo, L. H., Leite, L. G., Chacon-Orozco, J. G., Moreira, M. F. P., Ferreira, M. P., González-Cano, L. M., ... & Palevsky, E. (2019). Free living nematodes as alternative prey for soil predatory mites: An interdisciplinary case study of conservation biological control. *Biological Control*, 132, 128-134.
- Azevedo, L. H. D., Moreira, M. F. P., Pereira, G. G., Borges, V., De Moraes, G. J., Inomoto, M. M., ... & Palevsky, E. (2020). Combined releases of soil predatory mites and provisioning of free-living nematodes for the biological control of root-knot nematodes on 'Micro Tom tomato'. *Biological Control*, 146, 104280.
- Bååth, E. (1980). Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in Central Sweden. *Soil Biology & Biochemistry*, 12, 495-500.

- Bååth, E., Lohm, U., Lundgren, B., Rosswall, T., Söderström, B., & Sohlenius, B. (1981). Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. *Oikos*, 257-264.
- Baquiran, J. P., Thater, B., Sedky, S., De Ley, P., Crowley, D., & Orwin, P. M. (2013). Culture-independent investigation of the microbiome associated with the nematode *Acrobeloides maximus*. *PLoS One*, 8, e67425.
- Bardgett, R. D., Wardle, D. A., & Yeates, G. W. (1998). Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(14), 1867-1878.
- Bardgett, R. D., & Chan, K. F. (1999). Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(7), 1007-1014.
- Bardgett, R. D., & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505-511.
- Beretta, G. M., Deere, J. A., Messelink, G. J., Muñoz-Cárdenas, K., & Janssen, A. (2022). Predatory soil mites as biocontrol agents of above-and below-ground plant pests. *Experimental and Applied Acarology*, 87, 143-162.
- Bilgrami, A. L., & Gaugler, R. (2004). Feeding behaviour. *Nematode behaviour. R Gaugler, AL Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK*, 91-126.
- Bjørnlund, L., Mørk, S., Vestergård, M., & Rønn, R. (2006). Trophic interactions between rhizosphere bacteria and bacterial feeders influenced by phosphate and aphids in barley. *Biology and Fertility of Soils*, 43, 1-11.
- Bjørnlund, L., & Rønn, R. (2008). 'David and Goliath' of the soil food web - Flagellates that kill nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2032-2039.
- Bjørnlund, L., Liu, M., Rønn, R., Christensen, S., & Ekelund, F. (2012). Nematodes and protozoa affect plants differently, depending on soil nutrient status. *European Journal of Soil Biology*, 50, 28-31.
- Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P., & Villenave, C. (2006). Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology*, 42, S70-S78.
- Blue, B. (2015) What's in a Choice: Linking Food Preference to Life History Outcomes in *C. elegans*. Doctoral dissertation, University of Oregon.
- Bongers, T. (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.

- Bongers, T., & Bongers, M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10, 239-251.
- Bonkowski, M., Griffiths, B., & Scrimgeour, C. (2000). Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology*, 14(1), 37-53.
- Bonkowski, M., & Brandt, F. (2002). Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects?. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1709-1715.
- Bonkowski, M. (2004). Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162(3), 617-631.
- Bonkowski, M., & Clarholm, M. (2012). Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozoologica*, 51(3).
- Borkott, H. (1989). Elementgehalte (C, N, P, K) wirbelloser Bodentiere. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 152, 77-80.
- Bouwman, L. A., & Zwart, K. B. (1994). The ecology of bacterivorous protozoans and nematodes in arable soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 51(1-2), 145-160.
- Brondani, M., Plassard, C., Ramstein, E., Cousson, A., Hedde, M., Bernard, L., & Trap, J. (2022). Morpho-anatomical traits explain the effects of bacterial-feeding nematodes on soil bacterial community composition and plant growth and nutrition. *Geoderma*, 425, 116068.
- Camenzind, T., Mason-Jones, K., Mansour, I., Rillig, M. C., & Lehmann, J. (2023). Formation of necromass-derived soil organic carbon determined by microbial death pathways. *Nature Geoscience*, 16, 115-122.
- Chamberlain, P. M., Bull, I. D., Black, H. I. J., Ineson, P., & Evershed, R. P. (2006). Collembolan trophic preferences determined using fatty acid distributions and compound-specific stable carbon isotope values. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 1275-1281.
- Chantanao, A., & Jensen, H. J. (1969). Saprozoic nematodes as carriers and disseminators of plant pathogenic bacteria. *Journal of Nematology*, 1, 216.
- Chen, X., Liu, M., Hu, F., Mao, X., & Li, H. (2007). Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3132-3143.
- Chen, X., Xue, W., Xue, J., Griffiths, B. S., & Liu, M. (2020). Contribution of bacterivorous nematodes to soil resistance and resilience under copper or heat stress. *Soil Ecology Letters*, 2, 220-229.

- Cheng, Y., Jiang, Y., Griffiths, B. S., Li, D., Hu, F., & Li, H. (2011). Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology*, 13(3), 369-372.
- Cheng, Y., Jiang, Y., Wu, Y., Valentine, T. A., & Li, H. (2016). Soil nitrogen status modifies rice root response to nematode-bacteria interactions in the rhizosphere. *PloS one*, 11(2), e0148021.
- Chertov, O., Kuzyakov, Y., Pripulina, I., Frolov, P., Shanin, V., & Grabarnik, P. (2022). Modelling the rhizosphere priming effect in combination with soil food webs to quantify interaction between living plant, soil biota and soil organic matter. *Plants*, 11, 2605.
- Chiang, J. T. A., Steciuk, M., Shtonda, B., & Avery, L. (2006). Evolution of pharyngeal behaviors and neuronal functions in free-living soil nematodes. *Journal of Experimental Biology*, 209, 1859-1873.
- Clarholm, C. (1994). The microbial loop in the soil. pp. 221-230.
- Clarholm, M. (1985). Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 181-187.
- Cole, C. V., Elliott, E. T., Hunt, H. W., & Coleman, D. C. (1978). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. Phosphorus transformations. *Microbial Ecology*, 4, 381-387.
- Coleman, D. C., Anderson, R. V., Cole, C. V., Elliott, E. T., Woods, L., & Campion, M. K. (1978). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-380.
- Dahan, D., Preston, G. M., Sealey, J., & King, K. C. (2020). Impacts of a novel defensive symbiosis on the nematode host microbiome. *BMC microbiology*, 20, 1-10.
- De Ley, P. (1992) The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen*, 53, 109-153.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M., & Moens, T. (2003). Influence of bacterivorous nematodes on the decomposition of cordgrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296, 227-242.
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Trivedi, C., Eldridge, D. J., Abades, S., Alfaro, F. D., ... & Singh, B. K. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 210-220.

- Dennehy, J. J., Friedenber, N. A., Yang, Y. W., & Turner, P. E. (2006). Bacteriophage migration via nematode vectors: host-parasite-consumer interactions in laboratory microcosms. *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 1974-1979.
- Dijksterhuis, J., Veenhuis, M., Harder, W., & Nordbring-Hertz, B. (1994). Nematophagous fungi: physiological aspects and structure–function relationships. *Advances in Microbial Physiology*, 36, 111-143.
- Dill, K. A., Ghosh, K., & Schmit, J. D. (2011). Physical limits of cells and proteomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 17876-17882.
- Dirksen, P., Marsh, S. A., Braker, I., Heitland, N., Wagner, S., Nakad, R., ... & Schulenburg, H. (2016). The native microbiome of the nematode *Caenorhabditis elegans*: gateway to a new host-microbiome model. *BMC Biology*, 14, 1-16.
- Djigal, D., Brauman, A., Diop, T. A., Chotte, J. L., & Villenave, C. (2004a). Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(2), 323-331.
- Djigal, D., Sy, M., Brauman, A., Diop, T. A., Mountport, D., Chotte, J. L., & Villenave, C. (2004b). Interactions between *Zeldia punctata* (Cephalobidae) and bacteria in the presence or absence of maize plants. *Plant and Soil*, 262, 33-44.
- Djigal, D., Baudoin, E., Philippot, L., Brauman, A., & Villenave, C. (2010). Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 112-118.
- Elliott, E. T., Cole, C. V., Coleman, D. C., Anderson, R. V., Hunt, H. W., & McClellan, J. F. (1979). Amoebal growth in soil microcosms: a model system of C, N, and P. Trophic dynamics. *International Journal of Environmental Studies*, 13, 169-174.
- Elliott, E. T., Anderson, R. V., Coleman, D. C., & Cole, C. V. (1980). Habitable pore space and microbial trophic interactions. *Oikos*, 35, 327-335.
- Elser, J. J., & Urabe, J. (1999). The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology*, 80(3), 735-751.
- Ettema, C. H. (1998). Soil nematode diversity: species coexistence and ecosystem function. *Journal of Nematology*, 30, 159.
- Ferris, H., Venette, R. C., & Lau, S. S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, 1183-1194.
- Ferris, H., Venette, R. C., Van Der Meulen, H. R., & Lau, S. S. (1998). Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, 203, 159-171.

- Ferris, H., Bongers, T., & de Goede, R. G. (2001). A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18, 13-29.
- Ferris, H., & Bongers, T. (2006). Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology*, 38, 3.
- Ferris, H. (2010). Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *Journal of Nematology*, 42(1), 63.
- Ferris, H., Pocasangre, L. E., Serrano, E., Muñoz, J., Garcia, S., Perichi, G., & Martinez, G. (2012). Diversity and complexity complement apparent competition: nematode assemblages in banana plantations. *Acta Oecologica*, 40, 11-18.
- Fu, S., Ferris, H., Brown, D., & Plant, R. (2005). Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 1979-1987.
- Fürst von Lieven, A. (2003). Functional morphology and evolutionary origin of the three-part pharynx in nematodes. *Zoology*, 106, 183-201.
- García-Sánchez, M., Souche, M., Trives-Segura, C., & Plassard, C. (2021). The grazing activity of *Acrobeloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *Journal of Nematology*, 53, 1-13.
- Geisen, S., Rosengarten, J., Koller, R., Mulder, C., Urich, T., & Bonkowski, M. (2015). Pack hunting by a common soil amoeba on nematodes. *Environmental Microbiology*, 17, 4538-4546.
- Gilarte, P., Plett, J., Pendall, E., Carrillo, Y., & Nielsen, U. N. (2020). Direct and indirect trophic interactions of soil nematodes impact chickpea and oat nutrition. *Plant and Soil*, 457, 255-268.
- Gilarte, P., Plett, J. M., Pendall, E., Carrillo, Y., & Nielsen, U. N. (2024). Soil nematodes modify interactions between nitrogen-fixing and non-fixing tree seedlings from late, but not early, successional stages. *Plant and Soil*, 1-13.
- Griffiths, B. S. (1986). Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology & Biochemistry*, 18, 637-641.
- Griffiths, B. S. (1994). Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil - their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant And Soil*, 164, 25-33.
- Griffiths, B. S., Bonkowski, M., Dobson, G., & Caul, S. (1999). Changes in soil microbial community structure in the presence of microbial-feeding nematodes and protozoa. *Pedobiologia*, 43, 297-304.

- Gurevitch, J., Koricheva, J., Nakagawa, S., & Stewart, G. (2018). Meta-analysis and the science of research synthesis. *Nature*, 555(7695), 175-182.
- Hedges, L. V., Gurevitch, J., & Curtis, P. S. (1999). The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80(4), 1150-1156.
- Heidemann, K., Scheu, S., Ruess, L., & Maraun, M. (2011). Molecular detection of nematode predation and scavenging in oribatid mites: laboratory and field experiments. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 2229-2236.
- Hemmerling, C., Ackermann, M., & Ruess, L. (2023). Food choice of bacterial-feeding nematodes: The human pathogen *Salmonella enterica* compared to common soil bacteria. *Applied Soil Ecology*, 192, 105072.
- Hodda, M. (2022a). Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa*, 5114, 1-289.
- Hodda, M. (2022b). Phylum Nematoda: Feeding habits for all valid genera using a new, universal scheme encompassing the entire phylum, with descriptions of morphological characteristics of the stoma, a key, and discussion of the evidence for trophic relationships. *Zootaxa*, 5114, 318-451.
- Hodda, M. (2022c). Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa*, 5114, 290-317.
- Holajjer, P., Kamra, A., & Singh, P. A. (2016). Influence of nematode-bacterial interactions on N and P mineralisation in soil and on decomposition of crop residues during aerobic composting. *Applied Ecology and Environmental Research*, 14(2), 283-299.
- Horiuchi, J. I., Prithiviraj, B., Bais, H. P., Kimball, B. A., & Vivanco, J. M. (2005). Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta*, 222, 848-857.
- Hu, C., Wang, X. H., & Qi, Y. C. (2014). Characteristics of soil nematode communities under two different land use systems. *Biological Agriculture & Horticulture*, 30, 119-130.
- Hu, J., Hassi, U., Gebremikael, M. T., Dumack, K., De Swaef, T., Wesemael, W., ... & De Neve, S. (2023). Root traits explain multitrophic interactions of belowground microfauna on soil nitrogen mineralization and plant productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 184, 109093.
- Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R., & Coleman, D. C. (1985). Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs*, 55, 119-140.

- Irshad, U., Villenave, C., Brauman, A., & Plassard, C. (2011). Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2121-2126.
- Irshad, U., Brauman, A., Villenave, C., & Plassard, C. (2012). Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil*, 358, 155-168.
- Irshad, U., Villenave, C. V., Brauman, A. B., Khan, S. A. S. A., Shafiq, S. S., & Plassard, C. C. (2013). Nitrogen and phosphorus flow stimulated by bacterial grazer nematodes in mycorrhizosphere of *Pinus pinaster*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 15(6), 1265-1271.
- Irshad, U., & Yergeau, E. (2018). Bacterial subspecies variation and nematode grazing change P dynamics in the wheat rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, 9, 392901.
- Jatala, P., Jensen, H.J., Russell, S.A., (1974). *Pristionchus lheritieri* as a carrier of *Rhizobium japonicum*. *Journal of Nematology*, 6, 130-131.
- Jennions, M. D., Lortie, C. J., Rosenberg, M. S., & Rothstein, H. R. (2013). Publication and related biases. *Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution*, 207-236.
- Jentschke, G., Bonkowski, M., Godbold, D. L., & Scheu, S. (1995). Soil protozoa and forest tree growth - Non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils*, 20, 263-269.
- Jiang, Y., Wu, Y., Xu, W., Cheng, Y., Chen, J., Xu, L., ... & Li, H. (2012). IAA-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes promote *Arabidopsis thaliana* root growth in natural soil. *European Journal of Soil Biology*, 52, 20-26.
- Jiang, Y., Liu, M., Zhang, J., Chen, Y., Chen, X., Chen, L., ... & Sun, B. (2017). Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *The ISME Journal*, 11, 2705-2717.
- Jiang, Y., Wu, Y., Hu, N., Li, H., & Jiao, J. (2020). Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, 147, 103447.
- Jiang, Y., Z. Wang, Y. Wu, H. Li & X. Xue (2023) The effect of ausin status driven by bacterivorous nematodes on root growth of *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 182, 104730.
- Jiang, Y., Wang, Z., Liu, Y., Han, Y., Wang, Y., Wang, Q., & Liu, T. (2023). Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *The ISME journal*, 3, 666-674.

- Karpinets, T. V., Greenwood, D. J., Sams, C. E., & Ammons, J. T. (2006). RNA: protein ratio of the unicellular organism as a characteristic of phosphorous and nitrogen stoichiometry and of the cellular requirement of ribosomes for protein synthesis. *BMC Biology*, 4, 1-10.
- Kästner, M., Miltner, A., Thiele-Bruhn, S., & Liang, C. (2021). Microbial necromass in soils – linking microbes to soil processes and carbon turnover. *Frontiers in Environmental Science*, 9, 756378.
- Khan, F., Jain, S., & Oloketuyi, S. F. (2018). Bacteria and bacterial products: Foe and friends to *Caenorhabditis elegans*. *Microbiological research*, 215, 102-113.
- Kou, X., Morriën, E., Tian, Y., Zhang, X., Lu, C., Xie, H., ... & Liang, C. (2023). Exogenous carbon turnover within the soil food web strengthens soil carbon sequestration through microbial necromass accumulation. *Global Change Biology*, 29, 4069-4080.
- Kreuzer, K., Adamczyk, J., Iijima, M., Wagner, M., Scheu, S., & Bonkowski, M. (2006). Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1665-1672.
- Krome, K., Rosenberg, K., Bonkowski, M., & Scheu, S. (2009a). Grazing of protozoa on rhizosphere bacteria alters growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana*. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1866-1873.
- Krome, K., Rosenberg, K., Dickler, C., Kreuzer, K., Ludwig-Müller, J., Ullrich-Eberius, C., ... & Bonkowski, M. (2009b). Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant and Soil*, 328, 191-201.
- Kroupitski, Y., Pinto, R., Bucki, P., Belausov, E., Ruess, L., Spiegel, Y., & Sela, S. (2015). *Acroboloides buetschlii* as a potential vector for enteric pathogens. *Nematology*, 17, 447-457.
- Kuzyakov, Y. (2002). Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 165, 382-396.
- Kuzyakov, Y., & Xu, X. (2013). Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 198, 656-669.
- Kuzyakov, Y., & Mason-Jones, K. (2018). Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions. *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 305-317.
- Lajeunesse, M. J. (2011). On the meta-analysis of response ratios for studies with correlated and multi-group designs. *Ecology*, 92(11), 2049-2055.

- Lang, B., Betancur-Corredor, B., & Russell, D. J. (2023). Soil mineral nitrogen content is increased by soil mesofauna and nematodes – a meta-analysis. *Soil Organisms*, 95(2), 117-128.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., ... & Rossi, J. P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3-S15.
- Liu, T., Yu, L., Xu, J., Yan, X., Li, H., Whalen, J. K., & Hu, F. (2017). Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 467-474.
- Loulou, A., Chihani Hammas, N., & Kallel, S. (2023). Axenic mass culture of soil-borne nematodes using artificial egg yolk medium. *Biocontrol Science and Technology*, 33, 701-715.
- Maboreke, H. R., Bartel, V., Seiml-Buchinger, R., & Ruess, L. (2018). Micro-Food Web Structure Shapes Rhizosphere Microbial Communities and Growth in Oak. *Diversity*, 10, 15.
- Mao, X., Hu, F., Griffiths, B., & Li, H. (2006). Bacterial-feeding nematodes enhance root growth of tomato seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1615-1622.
- Mao, X., Hu, F., Griffiths, B., Chen, X., Liu, M., & Li, H. (2007). Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects?. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(7), 1816-1819.
- Matus-Acuña, V., Caballero-Flores, G., Reyes-Hernandez, B. J., & Martínez-Romero, E. (2018). Bacterial preys and commensals condition the effects of bacteriovorous nematodes on *Zea mays* and *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 132, 99-106.
- Mezeli, M. M., Page, S., George, T. S., Neilson, R., Mead, A., Blackwell, M. S., & Haygarth, P. M. (2020). Using a meta-analysis approach to understand complexity in soil biodiversity and phosphorus acquisition in plants. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107695.
- Mielke, L., Taubert, M., Cesarz, S., Ruess, L., Kuesel, K., Gleixner, G., & Lange, M. (2022). Nematode grazing increases the allocation of plant-derived carbon to soil bacteria and saprophytic fungi, and activates bacterial species of the rhizosphere. *Pedobiologia*, 90, 150787.
- Munn, E. A., & Munn, P. D. (2002). Feeding and digestion. *The Biology of Nematodes*, 211-232.
- Newsham, K. K., Rolf, J., Pearce, D. A., & Strachan, R. J. (2004). Differing preferences of Antarctic soil nematodes for microbial prey. *European Journal of Soil Biology*, 40, 1-8.

- Nielsen, U. N., Ayres, E., Wall, D. H., Li, G., Bardgett, R. D., Wu, T., & Garey, J. R. (2014). Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 968-978.
- Nykyri, J., Fang, X., Dorati, F., Bakr, R., Pasanen, M., Niemi, O., ... & Pirhonen, M. (2014). Evidence that nematodes may vector the soft rot-causing enterobacterial phytopathogens. *Plant Pathology*, 63, 747-757.
- Postma-Blaauw, M. B., de Vries, F. T., De Goede, R. G. M., Bloem, J., Faber, J. H., & Brussaard, L. (2005). Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 142, 428-439.
- Pussaard, M., Alabouvette, C., & Levrat, P. (1994). Protozoan interactions with the soil microflora and possibilities for biocontrol of plant pathogens. pp. 123-146.
- Ranoarisoa, M. P., Morel, C., Andriamananjara, A., Jourdan, C., Bernard, L., Becquer, T., ... & Trap, J. (2018). Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 39-49.
- Ranoarisoa, M. P., Trap, J., Pablo, A. L., Dezette, D., & Plassard, C. (2020). Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with phytate. *Soil Biology and Biochemistry*, 143, 107728.
- Rehman, P., Nazir, R., Naqvi, T. A., Pervez, A., & Irshad, U. (2018). Bacterial feeder Nematodes: Facilitator or competitor for Plant Phosphorus in soil. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 18, 1173-1186.
- Rønn, R., Vestergård, M., & Ekelund, F. (2012). Interactions between bacteria, protozoa and nematodes in soil. *Acta Protozoologica*, 51, 223-235.
- Rosenberg, K., Bertaux, J., Krome, K., Hartmann, A., Scheu, S., & Bonkowski, M. (2009). Soil amoebae rapidly change bacterial community composition in the rhizosphere of *Arabidopsis thaliana*. *Isme Journal*, 3, 675-684.
- Salinas, K. A., Edenborn, S. L., Sexstone, A. J., & Kotcon, J. B. (2007). Bacterial preferences of the bacterivorous soil nematode *Cephalobus brevicauda* (Cephalobidae): effect of bacterial type and size. *Pedobiologia*, 51, 55-64.
- Setälä, H., Kulmala, P., Mikola, J., & Markkola, A. M. (1999). Influence of ectomycorrhiza on the structure of detrital food webs in pine rhizosphere. *Oikos*, 87, 113-122.

- Shi, G., Luan, L., Zhu, G., Zeng, Z., Zheng, J., Shi, Y., ... & Jiang, Y. (2023). Interaction between nematodes and bacteria enhances soil carbon sequestration under organic material amendments. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1155088.
- Shtonda, B. B. & L. Avery (2006) Dietary choice behavior in *Caenorhabditis elegans*. *Journal of Experimental Biology*, 209, 89-102.
- Smerda, S. M., Jensen, H. J., & Anderson, A. W. (1971). Escape of Salmonellae from chlorination during ingestion by *Pristionchus lheritieri* (Nematoda: Diplogasterinae). *Journal of Nematology*, 3, 201.
- Sohlenius, B. (1980). Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 186-194.
- Sun, M., Liu, K., Zhao, Y., Tian, D., Ye, M., Liu, M., Jiao, J., & Xin, J. (2017). Effects of bacterial-feeding nematode grazing and tea saponin addition on the enhanced bioremediation of pyrene-contaminated soil using polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading bacterial strain. *Pedosphere*, 27, 1062-1072.
- Sun, F., Zeng, L., Cai, M., Chauvat, M., Forey, E., Tariq, A., ... & Wang, M. (2022). An invasive and native plant differ in their effects on the soil food-web and plant-soil phosphorus cycle. *Geoderma*, 410, 115672.
- Sundin, P., Valeur, A., Olsson, S., & Odham, G. (1990). Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *Fems Microbiology Ecology*, 73, 13-22.
- Team, R. 2016. RStudio: Integrated Development for R [Internet].[cited 2015 Nov 20].
- Thakar, S. P., Dabhi, R. C., Rathod, S. L., Patel, U. P., Rana, A., Shrivastav, P. S., ... & Highland, H. (2024). In situ chlorpyrifos (CPF) degradation by *Acroboloides maximus*: Insights from chromatographic analysis. *Journal of Chromatography A*, 1714, 464555.
- Tibbett, M., Fraser, T. D., & Duddigan, S. (2020). Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ*, 8, e9271.
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398, 1-24.
- Trap, J., Ranoarisoa, P. M., Irshad, U., & Plassard, C. (2021). Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture*, 11, 157.
- Trofymow, J. A., Morley, C. R., Coleman, D. C., & Anderson, R. V. (1983). Mineralization of cellulose in the presence of chitin and assemblages of microflora and fauna in soil. *Oecologia*, 60, 103-110.

- Van Den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., ... & Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572, 194-198.
- van Sluijs, L., Dietz, C., Van Noort, F., Helder, J., Zwart, M. W., & Mason-Jones, K. (2024). Nematodes Vector Bacteriophages in Compost and Soil. *bioRxiv*, 2024.08. 02.605737.
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1998). Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 949-960.
- Vetter, D., Ruecker, G., & Storch, I. (2013). Meta-analysis: A need for well-defined usage in ecology and conservation biology. *Ecosphere*, 4, 1-24.
- Viechtbauer, W. (2010). Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36, 1-48.
- Weber, S., & Traunspurger, W. (2013). Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology*, 15, 291-301.
- Xiao, H., Griffiths, B., Chen, X., Liu, M., Jiao, J., Hu, F., & Li, H. (2010). Influence of bacterial-feeding nematodes on nitrification and the ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community composition. *Applied Soil Ecology*, 45(3), 131-137.
- Xiao, H., Li, G., Li, D., Hu, F., & Li, H. (2014). Effect of different bacterial-feeding nematode species on soil bacterial numbers, activity, and community composition. *Pedosphere*, 24(1), 116-124.
- Xu, L., Xu, W., Jiang, Y., Hu, F., & Li, H. (2015). Effects of interactions of auxin-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes on regulation of peanut growths. *PloS one*, 10, e0124361.
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G., Freckman, D. W., & Georgieva, S. (1993). Feeding-Habits in Soil Nematode Families and Genera - an Outline for Soil Ecologists. *Journal of Nematology*, 25, 315-331.
- Yeates, G. W. (2003). Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 199-210.
- Yu, L., Yan, X., Ye, C., Zhao, H., Chen, X., Hu, F., & Li, H. (2015). Bacterial respiration and growth rates affect the feeding preferences, brood size and lifespan of *Caenorhabditis elegans*. *PloS one*, 10, e0134401.
- Yulia, K., Riky, P., Patricia, B., Edward, B., Liliane, R., Yitzhak, S., & Shlomo, S. (2015). *Acroboloides buetschlii* as a potential vector for enteric pathogens. *Nematology*, 17, 447-457.

- Zaykin, D. V., Zhivotovsky, L. A., Westfall, P. H., & Weir, B. S. (2002). Truncated product method for combining *P*-values. *Genetic Epidemiology*, 22, 170-185.
- Zelenev, V. V., Berkelmans, R., Van Bruggen, A. H. C., Bongers, T., & Semenov, A. M. (2004). Daily changes in bacterial-feeding nematode populations oscillate with similar periods as bacterial populations after a nutrient impulse in soil. *Applied Soil Ecology*, 26, 93-106.
- Zelenev, V. V., Van Bruggen, A. H. C., Leffelaar, P. A., Bloem, J., & Semenov, A. M. (2006). Oscillating dynamics of bacterial populations and their predators in response to fresh organic matter added to soil: the simulation model 'BACWAVE-WEB'. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 1690-1711.
- Zhang, C., Wright, I. J., Nielsen, U. N., Geisen, S., & Liu, M. (2024). Linking nematodes and ecosystem function: a trait-based framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 39, 644-653.
- Zhang, F., Berg, M., Dierking, K., Félix, M. A., Shapira, M., Samuel, B. S., & Schulenburg, H. (2017). *Caenorhabditis elegans* as a model for microbiome research. *Frontiers in Microbiology*, 8, 485.
- Zhang, S., Q. Li, Y. Lü, X. Zhang & W. Liang (2013) Contributions of soil biota to C sequestration varied with aggregate fractions under different tillage systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 62, 147-156.
- Zhou, J., Li, X., Jiang, Y., Wu, Y., Chen, J., Hu, F., & Li, H. (2011). Combined effects of bacterial-feeding nematodes and prometryne on the soil microbial activity. *Journal of Hazardous Materials*, 192, 1243-1249.
- Zhou, J., Hu, F., Jiao, J., Liu, M., & Li, H. (2012). Effects of bacterial-feeding nematodes and prometryne-degrading bacteria on the dissipation of prometryne in contaminated soil. *Journal of Soils and Sediments*, 12, 576-585.
- Zhou, J., Sun, X., Jiao, J., Liu, M., Hu, F., & Li, H. (2013). Dynamic changes of bacterial community under the influence of bacterial-feeding nematodes grazing in prometryne contaminated soil. *Applied Soil Ecology*, 64, 70-76.
- Zhou, J., Huang, R., Cheng, S., Tang, J., & Fan, H. (2018). Effects of bacterial-feeding nematodes and organic matter on microbial activity and oil degradation in contaminated soil. *Environmental Science and Pollution Research*, 25, 35614-35622.
- Zhou, J., Chen, D., Huang, R., Huang, G., Yuan, Y., & Fan, H. (2019). Effects of bacterial-feeding nematodes on soil microbial activity and the microbial community in oil-contaminated soil. *Journal of Environmental Management*, 234, 424-430.

- Zhu, T., Yang, C., Wang, J., Zeng, S., Liu, M., Yang, J., ... & Müller, C. (2018). Bacterivore nematodes stimulate soil gross N transformation rates depending on their species. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 107-118.
- Zhu, X., Jackson, R. D., DeLucia, E. H., Tiedje, J. M., & Liang, C. (2020). The soil microbial carbon pump: From conceptual insights to empirical assessments. *Global Change Biology*, 26, 6032-6039.

CHAPITRE 3 :

Variabilité intra-guilde de l'effet de huit espèces de nématodes bactéricivores sur les fonctions de la plante

Présentation du Chapitre 3

Comme indiqué précédemment dans le **Chapitre 2**, les nématodes bactérovores régulent les communautés microbiennes et augmentent ainsi la disponibilité des nutriments dans le sol, ce qui favorise en retour la croissance et la nutrition des plantes. Cependant, les paramètres biologiques responsables des effets variables de ces organismes sur les fonctions du sol et de la plante n'ont pas encore été identifiés. Les nématodes peuvent être classés sur une échelle « cp » de 1 à 5 selon leur stratégie de vie (voir **Chapitre 1**, « 3.2.2. *Stratégie démographique et classes cp* » pour plus de détails). Cette classification a notamment été utilisée pour mieux comprendre les effets variables des nématodes bactérovores, comme dans l'étude de Postma-Blaauw *et al.* (2005). Néanmoins, malgré leur grande diversité de formes et leurs nombreuses fonctions écologiques, les approches basées sur les traits fonctionnels des nématodes du sol ont été largement sous-exploitées jusqu'à présent. Par conséquent, l'exploration des relations causales entre la disponibilité en phosphore dans le sol et l'identité de l'espèce, la stratégie démographique, ainsi que les traits morpho-anatomiques des nématodes, pourrait contribuer à une meilleure compréhension du rôle des nématodes dans l'augmentation de la croissance et de la nutrition des plantes.

Le **Chapitre 3** s'inscrit dans le deuxième sous-objectif de la thèse, qui consiste à caractériser les effets spécifiques des espèces de nématodes bactérovores sur les fonctions du sol et de la plante, en ciblant notamment le recyclage du phosphore à partir de sources organiques. Une approche combinant l'identité des nématodes bactérovores, leur stratégie démographique (*i.e.*, les classes cp), et leurs traits fonctionnels a été adoptée afin de déterminer lequel de ces éléments explique le mieux les effets observés des nématodes bactérovores sur le recyclage du phosphore. Pour atteindre cet objectif, une expérience en conditions contrôlées a été réalisée pour suivre la croissance et la nutrition du pin maritime en présence de huit genres différents de nématodes dans un sol argileux provenant du sud de la France. La biomasse, l'architecture racinaire (longueur et surface des racines, nombre de coiffes, de fourches et de nœuds) ainsi que la teneur en N et en P des différents organes de la plante ont été mesurés après 50 jours de croissance. L'abondance des populations de nématodes à la fin de l'expérience a été mesurée, et la composition des communautés bactériennes a été obtenue par séquençage 16S. Il est attendu que les effets des nématodes bactérovores sur le recyclage du phosphore provenant de sources organiques diffèrent selon les espèces. Certaines espèces de nématodes ont un effet plus marqué sur la mobilisation du phosphore dans le sol, ce qui se traduit par une augmentation de la croissance et de la nutrition des plantes. De plus, il est attendu que les variations observées dans l'effet des nématodes bactérovores sur le recyclage du phosphore s'expliquent principalement par leurs traits morpho-anatomiques plutôt que par l'identité des espèces ou les classes cp.

Article 2. Morpho-anatomical traits explain the effects of bacterial-feeding nematodes on soil bacterial community composition and plant growth and nutrition

Margot Brondani¹, Claude Plassard¹, Estelle Ramstein¹, Arthur Cousson¹, Mickael Hedde¹, Laetitia Bernard¹, Jean Trap¹

¹*Eco&Sols, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, Montpellier, France*

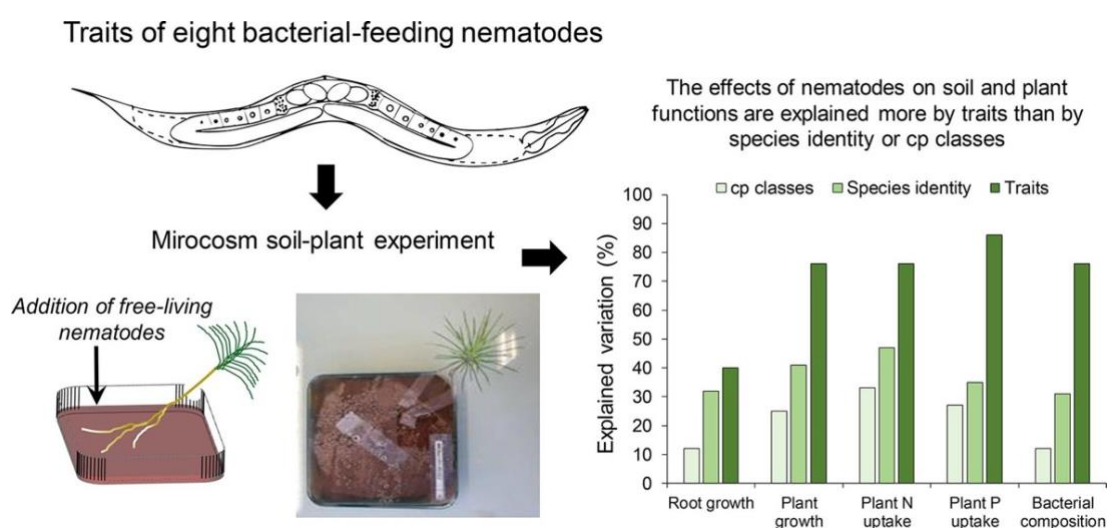
Corresponding author:

Jean Trap, IRD, UMR Eco&Sols, Bâtiment 12, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France.
E-mail address: jean.trap@ird.fr

Status:

Submitted to *Geoderma* on the 25th of December 2021 and published on the 18th of July 2022.

Abstract: Bacterial-feeding nematodes are abundant soil animals regulating microbial communities and enhancing plant nutrition and growth. However, the biological metrics driving the variable within-trophic group effects of these organisms on soil and plant functions are not yet identified. In this study, we determined the effects of eight bacterial-feeding nematode genera (*Acrobeldoides butschlii*, *Brevibbuca* sp., *Cephalobus* sp., *Diploscapter* sp., *Oscheius akosreti*, *Panagrellus redivivus*, *Pristionchus pacificus*, *Zeldia* sp.) on soil bacterial communities and *Pinus pinaster* growth and nutrition from organic N (glutamate) and P (phytate) supplied in a high P-adsorbing soil. Because nematode species harbored contrasting morpho-anatomical characteristics, we hypothesized that traits, in comparison to species identity or life strategy groups (cp classes), could explain the variable effects of the nematode species. After 50 days of growth, the inoculation of bacterial-feeding nematodes caused variable but never negative effect on plant growth and net plant N and P uptake depending on nematode species. We also observed significant shifts in root traits and bacterial community composition. For both soil bacterial composition and plant growth and nutrition, a selected panel of traits (e.g. body size, mouth width, procorpus width, demanian ratios b and c, relative egg size) explained soil and plant function more than did species identity or life strategy groups. For instance, traits explained 77% of plant N and P amounts while cp classes and species-identity explained 33% and 46%, respectively, according to PLS models. The identity of traits varied according to the functions. Structural equation modeling with latent variables emphasized the direct effects of nematodes on plant nutrition through excretion in comparison to indirect effects through shifts in bacterial composition and improved root ramification. We discuss the relevance of bacterial-feeding nematode traits as promising biological metrics to explain the effect of these worms within the soil microbial loop framework.



Key-words: Bacterial-feeding nematodes, effect traits, microbial loop, bacterial composition, phytate, structural equation modeling.

1. Introduction

Nematodes are highly abundant and cosmopolite soil animals (van den Hoogen *et al.*, 2019). They occupy multiple positions in the soil food web (Yeates *et al.*, 1993) and contribute to soil functions (Bardgett *et al.*, 1999; Wilschut & Geisen, 2020). These small creatures play major roles in carbon cycling (Jiang *et al.*, 2018; Sohlenius, 1980), nutrient mineralization (Ferris *et al.*, 1998; Savin *et al.*, 2001; Trap *et al.*, 2016), plant nutrition (Djigal *et al.*, 2004; Irshad *et al.*, 2012; Ranoarisoa *et al.*, 2020; Trap *et al.*, 2021a) and in changing the activity and composition of the soil microbial communities (Blanc *et al.*, 2006; Knox *et al.*, 2004; Mamilov *et al.*, 2000). Their pivotal role in soil makes nematodes standard biological indicators of soil quality (Bongers, 1990; Neher, 2001; Puissant *et al.*, 2021).

Bacterial-feeding nematodes contribute greatly to net nitrogen (N) and phosphorus (P) mineralization (Anderson *et al.*, 1981; Griffiths, 1990; Holajjer *et al.*, 2016; Ingham *et al.*, 1985; Savin *et al.*, 2001), microbial respiration (Anderson *et al.*, 1981; Coleman *et al.*, 1977) and soil or enzyme (García-Sánchez *et al.*, 2021) activities. They affect soil microbial biomass and abundance (Trap *et al.*, 2016). Through the microbial loop, these worms increase plant N and P nutrition up to 30% (Trap *et al.*, 2016). They are also involved in plant root architecture by increasing root length and branching (Irshad *et al.*, 2011; Jiang *et al.*, 2020; Jiang *et al.*, 2012), probably through significant shifts in soil microbial community composition and by regulating soil auxin status (Jiang *et al.*, 2020; Jiang *et al.*, 2012).

Their effects on soil and plant functions vary greatly among nematode species (Anderson *et al.*, 1981; Bouwman *et al.*, 1994; Djigal *et al.*, 2004; Ferris *et al.*, 1998; Fu *et al.*, 2005; Jiang *et al.*, 2020; Matus-Acuna *et al.*, 2018). However, our understanding of how and why species of bacterial-feeding nematodes differently affect soil and plant functions is still vague (De Mesel *et al.*, 2003; Djigal *et al.*, 2004; Ferris *et al.*, 1998; Postma-Blaauw *et al.*, 2005). In most cases, idiosyncrasy patterns have been observed when low number of species are manipulated (De Mesel *et al.*, 2006; Postma-Blaauw *et al.*, 2005). Djigal *et al.* (2004) manipulated three Cephalobidae species (*Acrobeloides nanus* De Man, 1880, *Cephalobus pseudoparvus* Rashid, Geraert & Sharma, 1985, *Zeldia punctata* Thorne, 1937) in the rhizosphere of maize in a sandy Sahelian soil. All species induced similar effects on soil microbial biomass, activity and composition, soil N contents, plant nutrition and growth but the effect size varied among the nematode species. The authors mentioned the phylogenetic proximity of the taxa to explain this similarity of their effects. In contrast, by manipulating three bacterial-feeding nematodes (*Bursilla monhystera* Bütschli, 1873, *A. nanus* and *Plectus parvus* Bastian, 1865), alone or in combination, Postma-Blaauw *et al.*, (2005) speculated that the difference in life history strategies between species explained their shared effect on soil ecosystem processes, e.g. bacterial biomass or net N mineralization. Indeed, bacterial-feeding

nematodes have been classified along a colonizer-persister (cp) 1-5 scale (Bongers, 1990; Bongers, 1999). Because nematodes having different life strategies may forage and exploit food sources differently, one may expect that the cp scale can serve as a framework to explain the variable effects of bacterial-feeding nematodes on ecosystem function (Ferris *et al.*, 1998). This hypothesis could explain the results of Djigal *et al.*, (2004) that manipulated only cp2 species. Contrasting cp values between *Cephalobus* and *Mesorhabditis* was discussed by Jiang *et al.* (2020) to explain the more pronounced effect of *Mesorhabditis* on soil IAA content, root architecture and plant IAA3 and IAA13 gene expressions. The variable effects of nematodes on bacterial community composition could be due to species-specific food preferences and selective predation (De Mesel *et al.*, 2004).

The morpho-anatomical characteristics of individuals, *i.e.*, their traits, directly govern not only the impacts of species on the ecosystem functioning, but also species fitness (Violle *et al.*, 2007). Functional trait diversity is thought to be the dimension of biodiversity most directly related to ecosystem functioning (Cadotte *et al.*, 2011). Surprisingly, though nematodes exhibit a huge diversity in forms and functions (De Ley, 1992; Zullini & Semprucci, 2020), the trait-based approach has been poorly used in soil functional ecology or limited to body size or trophic and cp groups as traits (Li *et al.*, 2020; Mulder & Vonk, 2011; Vazquez *et al.*, 2019; Vonk *et al.*, 2013). Actually, most of the studies refers to the expert-based ecological guilds (Bongers, 1990; Yeates *et al.*, 1993). Exploring the causal links between the soil nematode traits and ecosystem functions may help us to appreciate better the key role of nematodes in plant nutrition.

In this study, we determined the effects of eight bacterial-feeding nematode genera on growth and N and P accumulation of maritime pine seedlings grown in a high-P sorbing soil amended with glutamate and phytate, a source of organic N and P poorly available to this tree species (Irshad *et al.*, 2012; Plassard *et al.*, 2000; Ranoarisoa *et al.*, 2020). We also tested the effect of each nematode species on bacterial community composition. We used nematodes exhibiting different life history strategies and harboring contrasting morpho-anatomical traits. We hypothesized that morpho-anatomical traits would best explain differences in nematode effects on plant nutrition and growth and on bacterial composition when compared to cp classes or species identity. As discussed by Heemsbergen *et al.*, (2004) that ecosystem functions of communities of low species richness increases with distance in ecological traits of species present, we expected larger contrasting effects of nematodes on soil and plant functions among taxa exhibiting contrasting trait values.

2. Material and Methods

2.1. Plant material

We used maritime pine (*Pinus pinaster* Soland. in Ait.) seedlings grown from seeds (provenance Medoc, Landes-Sore-VG, France). The seeds were soaked in deionized water at 4 °C for 48 h, sterilized in 30% H₂O₂ for 30 min, rinsed several times with 1 L of sterile deionized water and let drying under sterile air in a laminar flow cabinet. Dry seeds were then deposited on a solid medium (agar 1.5 g/L and glucose 2 g/L) in 90 mm diameter Petri dishes placed at 25 °C in the dark for 2-3 weeks. Petri dishes showing fungal or/and bacterial development around the seeds were discarded.

2.2. Nematode strains

We selected eight bacterial-feeding nematode strains exhibiting contrasting trait values: *Oscheius akosreti* (strain CEW1, cp1), *Brevibucca* sp. (strain SB261, cp1), *Diploscapter* sp. (strain JU359, cp1), *Panagrellus redivivus* (strain PS1163, cp1), *Pristionchus pacificus* (strain PS312, cp1), *Acroboloides butschlii* (strain DWF1107, cp2), *Zeldia* sp. (strain DWF1701, cp2) and *Cephalobus* sp. (strain PS1197, cp2) (**Figure S25**). The strains were provided by the Caenorhabditis Genetic Center (<https://cgc.umn.edu/>) and by the Laboratoire Evolution des Caenorhabditis (Institut de Biologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris, France). All nematodes were bred on *Escherichia coli* (strain OP50) plated on agar-TSB (10 g.L⁻¹, 3 g.L⁻¹, respectively) media supplemented with cholesterol (final concentration 5 µg.L⁻¹) at 24 °C in the dark. After multiplication, the nematodes were collected from several Petri dishes with sterile deionized water and deposited on a sterile Petri dish-modified Baermann device (Rodriguez-Kabana & Pope, 1981). After 48 h of active extraction in the dark, the nematodes were collected in water. This step was necessary to remove the eggs. The nematodes were then washed with sterile deionized water, centrifuged at 4000 rpm for 5 min and resuspended in sterile deionized water. This washing process was repeated three times. The final solution was diluted with sterile water to inoculate 10 individuals per gram of dry soil in 1 ml.

2.3. Nematode traits

Each nematode species was collected from Petri dishes as described above and mounted for observation under a microscope. Using the Mosaic Software, on 100 randomly chosen individuals, we measured the following traits (in µm): the maximal body length and width at mid-body, the mouth length and width, the maximal width of the procorpus, the length and width of the basal bulb, the length of the pharynx and the intestine (Hunt *et al.*, 2005; Perry & Moens, 2013). We also computed the demanian ratios a (body length relative to body width),

b (pharynx length relative to body length), c (whole digestive tract length relative to body length), c' (tail length relative to body width at tail position) and V (relative vulva position to body anterior) and the ratio e corresponding to length of the pharynx in relation to the length of the whole digestive tract (Zullini & Semprucci, 2020). The maximal value for these traits was kept by species. We also measured four buccal armature traits, *i.e.*, the presence of a glottoid apparatus *sensu* Fürst von Lieven & Sudhaus (2000), the presence of minute teeth, denticles or warts. Finally, we measured the length and width of 10 eggs for each species chosen at random on the slide and calculated the relative egg size by dividing egg length by adult length (Zullini & Pagani, 1989). We did not use the cp classes as a trait. The ability of nematodes to produce dauer larvae (Bongers, 1990) was kept in the trait matrix.

2.4. Soil preparation

We sampled the A layer of a chromic cambisol from the south of France (Cazeville, Hérault). It is a clay soil (48% clay, pH in water = 6.9, total N = 2.5 g kg⁻¹, total P = 0.9 g kg⁻¹) with a very low concentration of bicarbonate-extractable inorganic P (c.a. 3 mg kg⁻¹ (Casarin *et al.*, 2003). Before use, the soil was dried at ambient temperature and sieved at 2 mm. To kill native nematodes, the soil was watered and dried at 60 °C for 48 h according to the protocol proposed by Franco *et al.* (2017). We then homogenized the soil by hand for 5 min. The presence of nematodes was verified following the procedure detailed in section 2.7. No nematodes were observed right after the procedure. A soil-glass bead mixture was prepared for each replicate in a 50-ml polypropylene tube with 15 g of soil and 15 g of glass beads. We poured into each tube 15 ml of a nutrient solution containing 9.5 mM glutamate, 3.34 mM phytate (inositol hexakisphosphate sodium salt from Sigma-Aldrich, ref P0109), 9.3 mM MgSO₄ 7H₂O, 18.6 mM CaSO₄, 200 µg/L thiamine hydrochloride, 2.3 ml/L 1% Fe citrate and 1 ml/L solution of micronutrients (Morizet & Mingreau, 1976). Phytate was previously prepared in a sterile deionized water solution adjusted at pH 7.5 with HCl 6 N and filtrated at 0.2 µm. We thus provided 2 mg-N-glutamate as the only source of N and 9 mg-P-phytate as the only source of P. The tubes were then shaken by inversion overnight to get a homogeneous soil suspension.

2.5. Experimental device and design

The experiment was carried out in the same experimental device as in Ranoarisoa *et al.*, (2020) consisting of a 12 × 12 cm square Petri dish with two holes, one for watering and one for enabling the shoot to grow outside the dish, that was filled with 30 g of the soil-bead mixture from one polypropylene tube. Then, one germinated seed with its still attached external teguments and an emerging root over 2 cm long was transferred to each dish. Nine nematode treatments were set up including the control without nematode addition and eight nematode

species: *Oscheius akosreti*, *Brevibucca* sp., *Diploscapter* sp., *Panagrellus redivivus*, *Pristionchus pacificus*, *Acrobeloides butschlii*, *Zeldia* sp., and *Cephalobus* sp. The nematodes were inoculated in 1 ml solution at a density of approximately 300 individuals per dish. Five replicates were set up for each biological treatment, giving a total of 45 Petri dishes that were placed horizontally and covered with aluminum foil to limit the light on the roots. The plants were allowed to grow for 50 days in the Phytotron at Eco&Sols (Montpellier) from the Ecotrop platform (23 °C, 60% atmospheric relative humidity, 14/10 h dark/light cycle, 625 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Each Petri dish was watered once a week with sterile water to compensate for water loss during the experiment.

2.6. Plant analyses at the end of the experiment

At the end of the growth period, each plant was carefully removed from the soil mixture without breaking the roots, then shoots and roots were separated. Intact root systems were cleaned, then scanned and digitized using WinRHIZO Root Imaging Software (https://regent.qc.ca/assets/winrhizo_about.html) (Regent Inc., Quebec, Canada) to measure root length, area and the number of tips, forks and cross. The root and shoot dry biomasses were determined after oven-drying at 60 °C for 48 h. Plant tissues were crushed and total C and N contents were determined using a CHNS/O elemental analyzer (Flash 2000 Series, CHNS/O 122 Analysers Thermo Scientific, IROF, Montpellier, France). The total P content in the shoots and roots was determined after mineralizing plant tissues with 36 N H₂SO₄ acid, as described by Aquino and Plassard (2004). The P concentration in the mineralized solution was analyzed using colorimetry with malachite green (Ohno & Zibilske, 1991). Absorbance was measured at 630 nm. Reference samples (wheat tissues) with known total C, N and P concentrations were used to check assay quality. We calculated the net amount of N and P accumulated in plants during the growth period by subtracting final to initial N and P amounts in the seed. Initial seed N and P amounts were estimated from the intercept of the regression line of the total N and P amount in plants at the end of the experiment by the length of the roots (Aquino & Plassard, 2004). The net amount of N and P accumulated were then expressed in percentage of organic N and P added as glutamate and phytate.

2.7. Soil nematode and microbial analyses

We collected as much soil-bead mixture as we possibly could after plant harvest. The soil-bead mixture was subdivided into two samples, one for nematode extraction (at least 15 g) and the remaining for microbial analyses, that were stored at 4 °C and - 20 °C, respectively. The nematodes were extracted from 10 g of soil mixture poured in a 50 ml Falcon tube and suspended in 30 ml of sterile water by reversal shaking for 1 min. After standing for 5 min, the heavy soil particles moved to the bottom of the tube and as much as possible of the upper

cleared solution was transferred onto a sieve with a 20 µm mesh. All the nematodes were collected from the sieve by pipetting sterile water added on the top of the sieve and were then counted under a stereoscope.

Bacterial DNA extraction and library construction were performed by ADNId laboratory Qualtech group (<https://www.adnid.fr/>) (Montpellier, France). Total genomic DNA was extracted from 0.250 g of soil-bead mixture using the Nucleospin Soil Kit (Macherey–Nagel, Germany) following the manufacturer’s instructions. Bacterial communities were characterized from the variable region, V3-V4, of the 16S rRNA gene using the primers 341F CCTAYGGGRBGCASCAG and 806R GGAC-TACNNGGGTATCTAAT. DNA amplification was performed by PCR in a total volume of 15 µl containing 1X master mix, Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen, Hilden, Germany), 0.13 µM of each primer and 2 µl of tenfold dilution genomic DNA under the following conditions: 95 °C for 5 min, 35 cycles of 30 s at 95 °C, 55 °C for 1 min and 72 °C for 30 s, followed by 30 min at 60 °C. PCR amplifications were verified by electrophoresis migration on a 1.5% agarose gel. PCR products were purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). Each PCR product was tagged using the Nextera XT DNA Library Prep Kit (Illumina Inc., San Diego, CA) in a second PCR reaction. Tagged PCR products were purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano) and quantified with the Tecan Nanoquant spectrometer. Equal amounts of DNA for each sample were pooled and then cleaned using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). The DNA library was controlled on Fragment analyzer from Advanced Analytical and quantify using SYBR Green-Quantitative Polymerase Chain Reaction on real time PCR. The DNA library was finally sequenced on an Illumina Miseq instrument with 2 × 250-bp technology and V2 chemistry (Illumina Inc., San Diego, California, USA). Demultiplexed amplicon data was processed using the FROGS3.2 (Escudié *et al.*, 2018) galaxy hosted pipeline on the Genotoul platform. R1 and R2 sequences were merged after quality filtering allowing a mismatch rate of 0.1 and a minimum size of 420 bp. For analyses, sequences were clustered into operational taxonomic units (OTUs) with a maximum number of differences between sequences in each aggregation step of 1 using swarm (Mahé *et al.*, 2014) implemented in FROGS3.2. Chimeric sequences were identified with the tool vsearch (Rognes *et al.*, 2016) and removed from the dataset. OTUs seed sequences were assigned taxonomic classification and aligning to the 16S database SILVA138.1 (Quast *et al.*, 2012). OTUs multiple alignments were performed with *Mafft* (Katoh & Standley, 2013) and a rooted phylogenetic tree was created with *FastTree* (Price *et al.*, 2009) and *Phangorn* R-package (Schliep *et al.*, 2021). Biom file, computed tree and additional metadata were merged into a *phyloseq* (McMurdie & Holmes, 2013) object for statistical analyses. Contaminants controls

(blank extraction, and PCR) were used to remove contaminants from the dataset. We summed the taxa frequency at the family level.

2.8. Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the RStudio software version 1.4.1103 (Team, 2016) except PLS models which were performed using TANAGRA 1.4.40 (Rakotomalala, 2005).

2.8.1. Assessing the effects of nematode species

To test the effect of nematode species (nine modalities) on nematode density and plant variables at the end of the experiment, one-way analyses of variances (ANOVA) were conducted using the five replications. The normality of ANOVA residues was checked using the Shapiro-Wilk test. Significant paired t-test comparisons at 5% threshold after one-way ANOVA were computed using the function 'predictmeans' from the package *predictmeans* version 1.0.6 (Luo *et al.*, 2018). The 'etaSquared' function from *lsr* package version 0.5.2 (Navarro & Navarro, 2021) was used to compute the size effect for plant variables, *i.e.*, plant mass, plant total N and P amounts, root traits (length, area, tips, forks and cross). Concerning the effect of nematode species on soil bacterial composition, we first computed a Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) using the 'metaMDS' function from *vegan* package version 2.6.2 (Oksanen *et al.*, 2013) with Bray-Curtis distance on bacterial taxonomic composition (relative abundance). Permutational multivariate analysis of variances based on Bray-Curtis distance were then used for partitioning distances matrices with nematode species identity as source of variation using the 'adonis2' function from *vegan* package. We also assessed the significant associations between bacterial taxa and nematode species using the 'multipatt' function from the package *indicspecies* version 1.7.12 (De Caceres *et al.*, 2010; Dufrêne & Legendre, 1997).

2.8.2. Assessing the effects of "cp" classes

A Student's t-Tests were used to assess the significance between cp classes for total N and total P in plant tissues. Again, the etaSquared function from *lsr* package version 0.5.2 (Navarro & Navarro, 2021) was used to compute the size effect for plant variables. Using the adonis2 function, permutational multivariate analyses of variances based on Bray-Curtis distance were used for partitioning distances matrices with 'cp' classes as source of variation of bacterial composition and plant variables.

2.8.3. Assessing the effects of nematode traits

Partial Least Squares regression (PLS-R) models (Tenenhaus, 1998; Wold *et al.*, 2001) were used to evaluate the morpho-anatomical traits as predictors of plant mass, plant N and P amount, root growth and bacterial composition using the NMDS axes. The strength of the models was assessed by the proportion of variance in the dependent variable that is explained by the model (R^2) and the proportion of variance in the dependent variable that can be predicted by the model (Q^2). A component is considered significant when Q^2 exceeds a critical value (Tenenhaus, 1998). Cross-validation was used to test the predictive significance. The relative influence of each trait has been estimated using the Variable Importance of Projection (VIP), which is the sum of the trait's influence over all model dimensions divided by the total explained variation by the model. Traits with VIP greater than 1 are the most relevant and significant for explaining the dependent variable. We selected the most relevant traits using the VIP values.

2.8.4. Assessing the direct versus indirect effects of nematodes using Structural Equation Modeling (SEM)

To estimate the direct and indirect effects of nematodes on plant nutrition, Structural Equation Modeling with latent variables was computed with the *lavaan* package version 0.6.11 (Rosseel *et al.*, 2017). This statistical method is suitable to investigate complex interactions within soil food webs (Eisenhauer *et al.*, 2015; Shao *et al.*, 2015). First, a hypothesized causal structure was designed including four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root growth (RG)” and “plant nutrition (PN)” (**Figure S26**). Latent variables were used to reduce complexity (Grace & Bollen, 2006). Because we manipulated nematode species in this experiment, the latent BFN variable was an exogenous variable in the model; the other were endogenous variables. The model implies that bacterial-feeding nematodes can affect plant nutrition directly through the supply of available N and P (Anderson *et al.*, 1981; Ferris *et al.*, 1998), *e.g.* by nutrient excretion (arrow 1) or indirectly through the soil bacterial community composition (Djigal *et al.*, 2010; Djigal *et al.*, 2004), *e.g.* selective feeding of N- and P-mineralizing bacteria (arrows 2 and 3) (Zheng *et al.*, 2022). These relationships (arrows 1, 2 and 3) suppose that nematodes increase nutrient availability for plants without inducing more root growth, *i.e.*, higher nutrient acquisition efficiency (Ranoarisoa *et al.*, 2020). However, nematodes may affect plant nutrition also by improving root growth (Irshad *et al.*, 2011; Jiang *et al.*, 2012; Mao *et al.*, 2007; Ranoarisoa *et al.*, 2018), either directly through the supply of mineral compounds (arrows 4 and 6), either indirectly through shifts in bacterial composition and activity with possible consequences on gross mineralization of organic matter (arrows 5 and 6) (**Figure S26**).

The number of manifest variables were chosen according to our sample size and to limit model saturation. The manifest variables were chosen based on (i) previous experiments with this biological model (Irshad *et al.*, 2011; Ranoarisoa *et al.*, 2020; Trap *et al.*, 2021b), according to the significant VIP from the PLS models (see result section) and (iii) after exploring multicollinearity among manifest variables by computing the variance-inflation factors with the package car version 3.1.0 (Fox *et al.*, 2012). BFN was proxied by the maximal width of procorpus, the ratio c and the ability to produce dauer larvae. For BC, we selected the effective number of taxonomic richness, Shannon and Simpson indices (Hill numbers $q = 0, 1$ and 2 , respectively) of the bacterial taxa significantly associated to nematode species and the first axis of a Principal Component Analysis performed on the whole bacterial community. RD was proxied by root area, the number of tips and cross. Total N and P accumulated in plants were used as manifest variables to construct the PN latent variable. All data were log-transformed. The SEM used the maximum likelihood method and bootstrapping ($n = 99$) to assess Chi-square and standard errors. The Chi-square and its probability level, the Comparative Fit Index (CFI), the Tucker-Lewis index (TLI), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and its probability level were computed. The factor loading of the first indicator was set to 1.0 for every latent variable. The covariances of dependent variables (both observed and latent) are included in the model and set free. We did not encounter estimation problems or nonconvergence.

2.8.5. Additional analyses

To assess the relation between recycled organic N and P rates, we used Major Axis Regression (MAR). MAR is a method that minimizes a different loss function than in Ordinary Least Squares (OLS) regression by minimizing the sums of squares of the perpendicular distance between each point and the regression line using *lmodel2* function from the *lmodel2* package version 1.7.3 (Legendre & Oksanen, 2018; Legendre & Legendre, 1998). Lastly, to illustrate the trait-based distance among nematode species, a Principal Component Analysis was performed using the function *dudi.pca* from *ade4* package version 1.7.19 (Dray & Siberchicot, 2017) (**Figure S27**).

3. Results

3.1. Density of nematodes at the end of the experiment

At the end of the experiment, the density of cp1 nematodes (*Brevibucca*, *Diploscapter*, *Oscheius*, *Panagrellus* and *Pristionchus*) was very low, below 2 individuals per g of dry soil (**Figure 18**). This was also the case for the cp2 *Zeldia*. In contrast, the density for *Acrobeloides* and *Cephalobus* were significantly much higher, around 10 individuals per g of dry soil, which

corresponds to the initial inoculum density. We did not find any nematodes in the control at the end of the experiment, suggesting efficient defaunation (**Figure 18**).

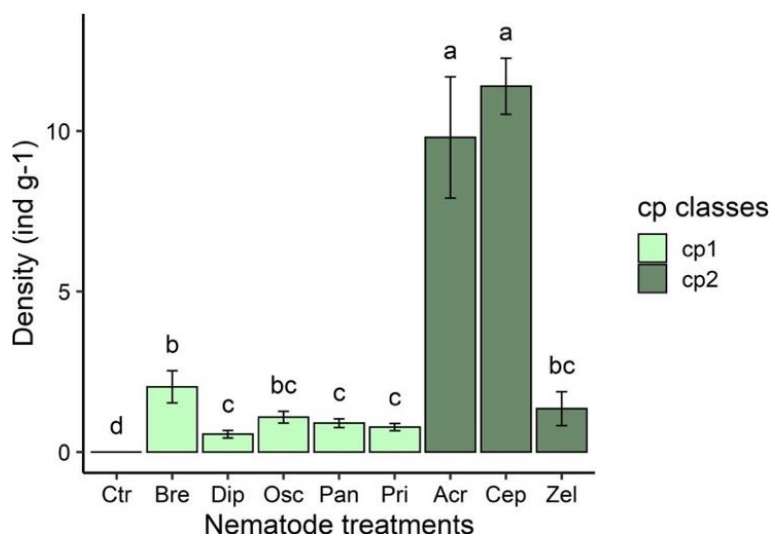


Figure 18. Nematode density (number of individuals per g of dry soil) at the end of the experiment (50 days). The bars and whiskers correspond to mean and standard error (n = 5), respectively. Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 8 species of nematodes added: « Osc »: *Oscheius akosreti*; « Bre »: *Brevibucca* sp.; « Dip »: *Diploscapter* sp.; « Pan »: *Panagrellus redivivus*; « Pri »: *Pristionchus pacificus*; « Acr »: *Acrobeloides butschlii*; « Zel »: *Zeldia* sp.; « Cep »: *Cephalobus* sp. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Letters (a, b, c and d) indicate significant paired t-test comparison at 5% threshold after one-way ANOVA.

3.2. Plant biomass and nutrition

Final plant biomass was higher when we inoculated the bacterial-feeding nematode in comparison to the control (no nematodes), except for *Diploscapter*, *Acrobeloides* and *Cephalobus* (**Figure 19.A**). The other nematode treatments significantly increased plant biomass by about 50% compared to control. The highest plant biomass values were observed for *Brevibucca*, *Oscheius*, *Panagrellus*, *Pristionchus* and *Zeldia*. However, we did not observe any significant changes in the shoot:root ratio between the treatments (**Figure 19.B**). Total plant N amount exhibited similar pattern as plant biomass, but with only *Acrobeloides* and *Cephalobus* not increasing plant N amount in comparison to control treatment (**Figure 19.C**). All other taxa significantly increased total plant N accumulation with the highest values found when *Brevibucca* and *Panagrellus* were added, with 59% and 62% increase in comparison to the control. Regarding total P amounts, the taxa *Diploscapter*, *Pristionchus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus* and *Zeldia* did not increase plant P accumulation compared to control, in contrast to *Brevibucca*, *Oscheius* and *Panagrellus* (**Figure 19.D**). Again, the highest plant P amounts

were observed for *Brevibucca* and *Panagrellus*, with 68% and 71% increase in comparison to the control.

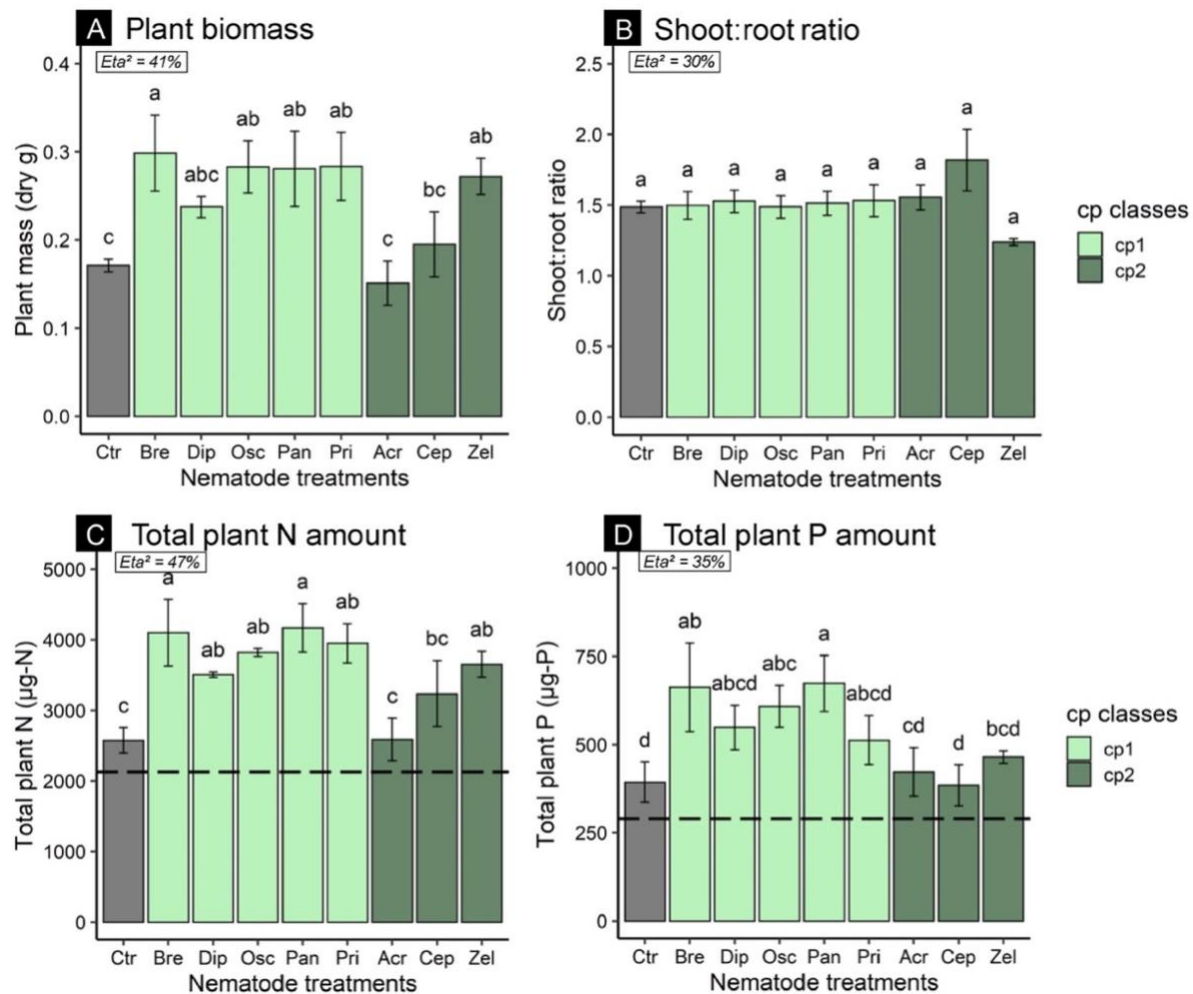
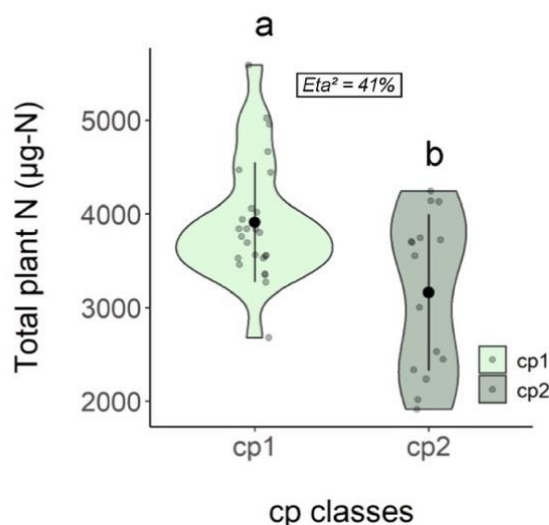


Figure 19. Effect of nematode treatments on plant biomass (**A**), shoot:root ratio (**B**), total plant amount of N (**C**) and P (**D**). The bars and whiskers correspond to mean and standard error ($n=5$), respectively. Nematode treatments are the same as in **Figure 18**. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Horizontal black dashed lines correspond to average initial N and P amounts in seeds. Letters (a, b, c and d) indicate significant pairwise comparison at 5% threshold after one-way ANOVA.

When we compared the plant nutrition per cp classes, we observed significantly higher values of plant N (**Figure 20.A**) and P (**Figure 20.B**) amount for cp1 nematode taxa. On average, cp1 nematode taxa stimulated 24% and 42% more plant N and P uptake, respectively, in comparison to cp2 taxa. Finally, by calculating the net amount of N and P accumulated in plants during the growth period (recycled organic N and P rate expressed in percentage of initial organic N and P added), we showed that N from glutamate was much more recycled than P from phytate (**Figure 21**). Control plants were poorly able to use both

A Total plant N amount



B Total plant P amount

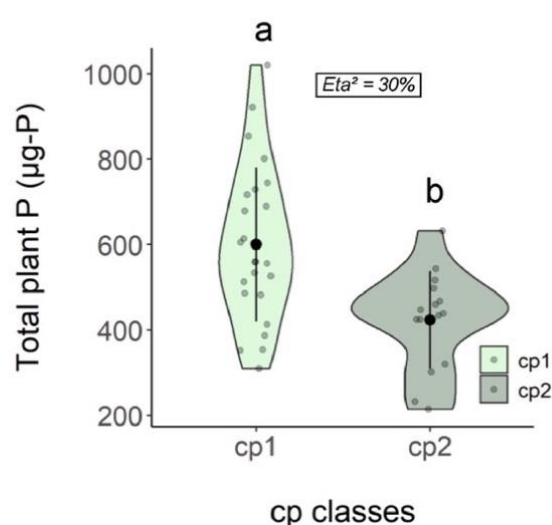


Figure 20. Violin plot of (A) total plant N amount and (B) total plant P amount according to life strategy cp classes. The black circle and whiskers correspond to mean and standard deviation, respectively. Letters (a and b) indicates significant differences at 5% threshold after t test.

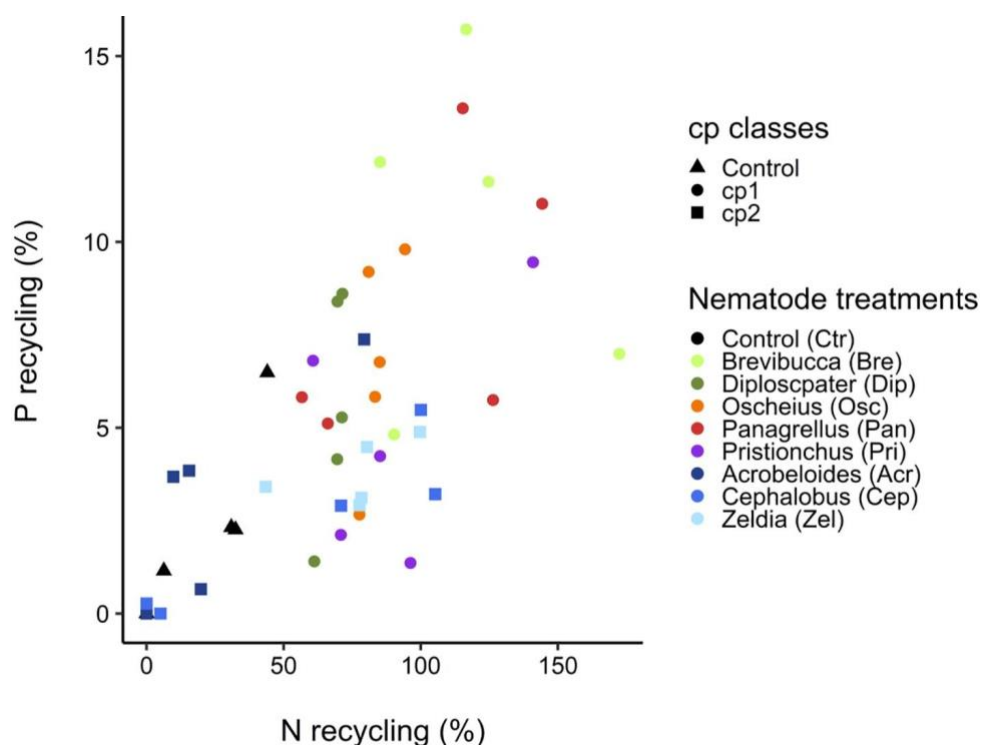


Figure 21. Major Axis Regression (MAR) between recycled organic N and P rate expressed in percentage between net amounts of N or P accumulated in plants and initial amount of N (glutamate) and P (phytate) supplied in the microcosm according to nematode treatments. The black line is the regression line and the grey dotted lines correspond to 95% confidence interval.

sources of N and P whereas some nematode treatments dramatically increased their use by plants. Remarkably, *Pristionchus*, *Cephalobus* and *Zeldia* increased more strongly N than P bioavailability, with the experimental points below the regression line (**Figure 21**). In contrast, *Brevibucca*, *Oscheius* and *Panagrellus* were more efficient to recycle P from phytate, with percentages higher than the other nematodes ranging from 3 to 16% (**Figure 21**).

3.3. Root traits

Root length and area were significantly higher when *Brevibucca*, *Panagrellus*, and *Zeldia* were inoculated in comparison to the control (**Table 6**). *Panagrellus* induced the highest root length and area, *i.e.*, 115% and 96% more than the control, respectively. We did not observe significant changes in root tips and forks, even if the inoculation of nematode tended to increase the number of tips, except for *Acrobelloides*. To investigate root ramification, we computed root branching (number of tips per root length) and the distribution (slope of the line) of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes at the end of the experiment (**Figure S28**). We did not observe significant changes for these two proxies of root ramification.

Table 6. Mean (se) of root parameters (length, area, tips and forks) according to nematode treatments.

Treatments		Root parameters						
cp classes		Length (cm plant ⁻¹)		Area (cm ² plant ⁻¹)		Number of tips		Number of forks
ANOVA p-value		0.025		0.018		0.129		0.083
Control	/	158.2	(12.8) c	10.2	(1.0) b	2153.4	(236.8) a	382.0 (45.1) a
<i>Brevibucca</i>	cp1	302.0	(44.7) ab	19.2	(2.6) a	3535.8	(665.3) a	993.8 (194.1) a
<i>Diploscopter</i>	cp1	225.6	(6.2) abc	14.6	(0.4) ab	3419.8	(321.3) a	837.2 (120.6) a
<i>Oscheius</i>	cp1	247.4	(53.5) abc	16.2	(2.6) ab	4345.0	(1615.4) a	766.0 (234.9) a
<i>Panagrellus</i>	cp1	341.4	(67.8) a	20.0	(3.4) a	4900.4	(1112.2) a	1040.4 (258.1) a
<i>Pristionchus</i>	cp1	247.6	(46.3) abc	16.0	(3.2) ab	3825.8	(830.3) a	748.2 (225.1) a
<i>Acrobelloides</i>	cp2	151.8	(20.4) c	10.2	(1.2) b	1882.6	(340.7) a	395.6 (80.6) a
<i>Cephalobus</i>	cp2	200.6	(48.7) bc	12.4	(2.8) b	2599.4	(769.5) a	599.2 (173.3) a
<i>Zeldia</i>	cp2	325.2	(43.6) a	19.8	(1.9) a	4998.6	(953.4) a	981.0 (142.4) a

Different letters (a,b and c) indicates significant post-ANOVA pairwise comparisons between treatments at 0.05 threshold

3.4. Soil bacterial community composition

The soil bacterial community composition was significantly affected by nematode treatments as revealed by the NMDS (Stress 0.19, **Figure 22**). Nematodes from the cp2 class affected the composition of bacteria in comparison to the control more than did the cp1 taxa (**Figure 22.A**). However, the distance was more explained by the identity of species (**Figure 22.B**). We did not detect *E. coli* in the soil samples, the bacteria on which nematodes were

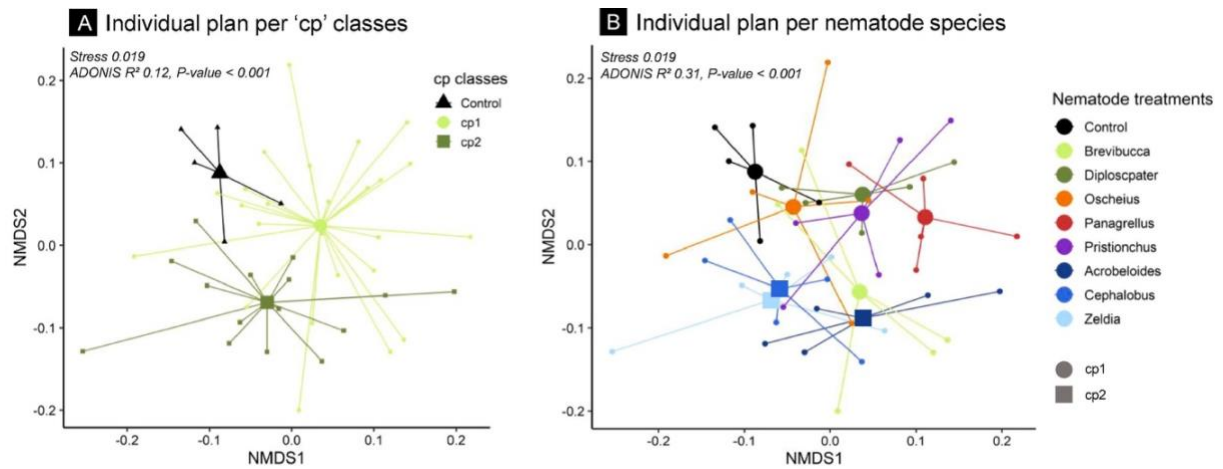


Figure 22. Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) with Bray-Curtis distance on soil bacterial composition. Clusters of individual scores by cp classes (**A**) or by nematode species (**B**).

Table 7. Significant association (function 'multipatt' from '*Indicspecies*' package) between the bacterial taxa occurrence and nematode species treatments.

Bacterial taxa	Nematode taxa	R ² (p-value)
Rickettsiaceae	Acrobelloides	0.58**
Rhizobiales	Acrobelloides	0.53*
Magnetospirillaceae	Acrobelloides	0.45*
Bdellovibrionaceae	Acrobelloides	0.41*
Diplorickettsiaceae	Brevibucca	0.63**
Woeseiaceae	Brevibucca	0.53*
Moraxellaceae	Cephalobus	0.45*
Xanthomonadaceae	Cephalobus	0.42*
Vulgatibacteraceae	Diploscapter	0.49**
Leptospiraceae	Panagrellus	0.60**
AKIW781	Panagrellus	0.58**
Chthoniobactereceae	Pristionchus	0.53***
Geobacteraceae	Pristionchus	0.45*
Solirubrobacteraceae	Pristionchus	0.43*
Beijerinckiaceae	Without nematode	0.60**
Labraceae	Without nematode	0.58**
Brevibacellaceae	Without nematode	0.48**
Aneurinibacillaceae	Without nematode	0.41*

*P-value < 0.05; **P-value < 0.01; ***P-value < 0.001

bred, indicating that our procedure of nematode preparation was efficient to discard these bacteria. Some bacterial taxa were significantly associated with some nematode taxa (**Table 7**).

3.5. Biological metrics fitting the effects of nematodes on plant functions and soil bacterial community

We compared the ability of the different metrics – the nematode species identity, the cp classes and some morpho-anatomical traits – to fit the variation of plant functions (**Table 8**). Root growth was poorly explained by cp classes ($R^2 = 0.12$) and by species identity ($R^2 = 0.32$). Using traits, we explained 54% of the effect of nematodes on root traits (**Table 8**). Only three traits were selected by the PLS-model based the Variable Importance of Projection (VIP) values superior to 1, *i.e.*, body length and width and relative egg size. Plant mass was also less explained by cp classes ($R^2 = 0.23$) or species identity ($R^2 = 0.40$) in comparison to traits ($R^2 = 0.73$). explained by cp classes ($R^2 = 0.23$) or species identity ($R^2 = 0.40$) in comparison to traits ($R^2 = 0.73$). Several traits were selected, *i.e.*, body length and width, the width of the basal bulb, the relative length of the digestive tube (c), the ability to produce dauer larvae and the relative egg size. Total plant N and P amounts showed the same patterns and the same traits were selected, *i.e.*, they were best explained by traits with 76% and 86% of variance explained, respectively (**Table 8**).

Table 8. Fitting linear models for plant variables as responses variables, *i.e.*, root architecture (root length, root area, number of tips and forks), plant biomass (shoot and root biomass) and plant nutrition (plant N and P amounts) and cp classes, nematode species identity or traits as explicative variables. ADONIS (permutational multivariate analyses of variance using Bray-Curtis distance) or Partial Least Squared (PLS) regression were used.

Sources of variations	Plant variables						Tests
	Root architecture		Plant mass		Plant nutrition		
'cp' classes							ADONIS
	R ²	0.12		0.23		0.33	
	P-value	0.033		0.004		0.001	
Nematode species identity							ADONIS
	R ²	0.32		0.40		0.46	
	P-value	0.041		0.005		0.002	
Traits							PLS-Regression
	R ²	0.54		0.73		0.77	
	Q ²	0.31		0.50		0.41	
		SRP ^{\$}	VIP ^{\$\$}	SRP	VIP	SRP	VIP
	Body length	0.26	1.05	0.17	0.96	0.17	1.00
	Body width	0.23	0.92	0.15	0.93	0.15	0.86
	Basal bulb width	/	/	0.15	1.04	0.17	0.99
	Relative digestive tube length (c)	/	/	0.14	0.97	0.17	0.97
	Dauer larvae	/	/	0.15	0.91	0.17	1.02
	Relative egg size	0.25	1.01	0.19	1.14	0.19	1.11

^sSRP: Standard Regression Parameters; ^{ss}VIP: Variable Importance in Projection

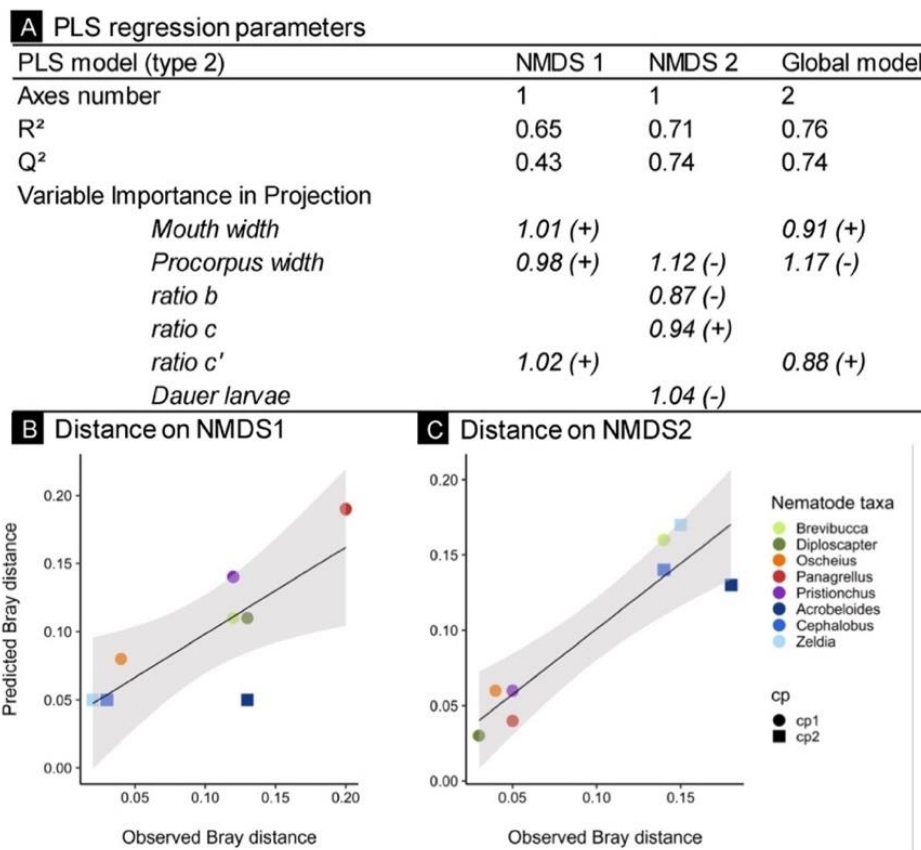


Figure 23. Relationships between soil bacterial community composition (response variables) and nematode traits (explicative variables). **(A)** PLS-regression parameters (R^2 , Q^2 , VIP). The scores of species on the two dimensions from the NMDS were used as response variables. Linear regression (black line) between observed and predicted distance among communities on the first dimension **(B)** and the second dimension **(C)**. The grey area corresponds to the 95% confidence interval

Concerning the soil bacterial composition, its variation following nematode inoculation was to 12% explained by the cp classes and 31% by the species identity (**Figure 22**). Using traits, we explained 76% of the distance between the communities on the NMDS plan, 65% and 71% for the first and second dimension, respectively (**Figure 23**). Six traits were selected to explain bacterial composition shifts, *i.e.*, mouth width, procorpus width, ratio b, c, c' and dauer larvae (**Figure 23**).

3.6. Direct *versus* indirect effects of nematodes on plant nutrition using SEM

We obtained an acceptable fit with a Chi-square of 66.59 and a P-value < 0.05 (Schermelleh-Engel *et al.*, 2003) (**Figure 24**). The values of the indexes GFI (0.95) and TLI (0.94) were next to 1 suggesting an appropriate model fit. Similarly, the RMSEA was inferior to 0.10 and not significant, indicative of good fit. The three latent variables (BFN, BC and RA)

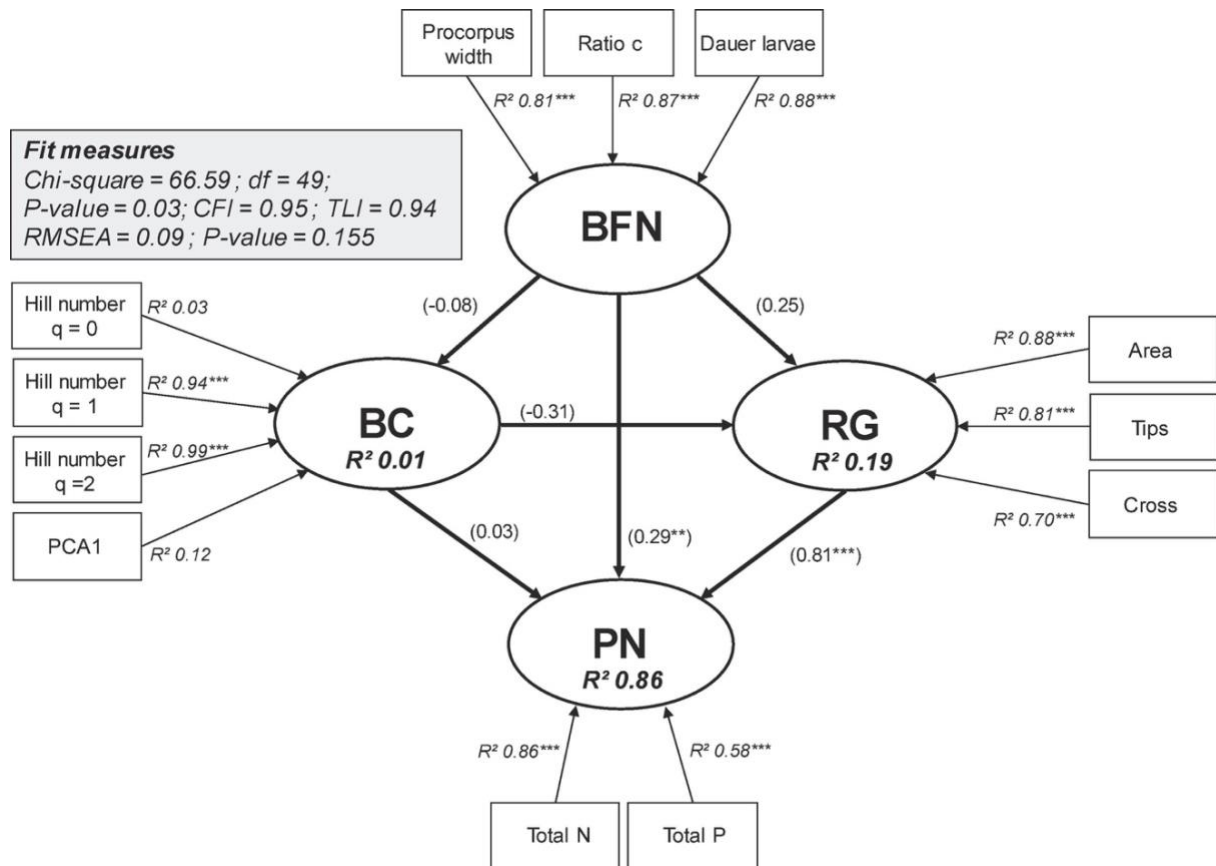


Figure 24. Structural equation modelling estimate using the maximum likelihood method on our a priori model (see **Figure S26**). The hypothesized causal structure included four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root architecture (RA)” and “plant N and P nutrition (PN)”. BFN was proxied by the maximal width of procorpus, the ratio c and the ability to produce dauer larvae. For BC, we selected the effective number of taxonomic richness, Shannon and Simpson indices (Hill numbers q = 0, 1 and 2, respectively) of the bacterial taxa significantly associated to nematode species and the first axis of a Principal Component Analysis performed on the whole bacterial community. RD was proxied by root area, the number of tips and cross. Total N and P accumulated in plant were used as manifest variables to construct the PN latent variable. Standardized path coefficients are shown between parentheses. Grey and black arrows indicate non-significant and significant cause-effect relationships, respectively. The grey box includes the fit measures, Chi-square and its probability level (*p*-value), the Comparative Fit Index (CFI), the Tucker-Lewis index (TLI), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and its probability level (*p*-value).

together explained 86% of the total variance in plant nutrition. The direct effect of nematode traits on plant nutrition (estimate 0.27) was significant (**Figure 24**) as well as the effect of root growth on plant nutrition (estimate 0.83). All factorial loads were significant except for the effective number of richness ($q = 0$; $R^2 = 0.03$) and the first PCA axis ($R^2 = 0.12$) of the bacteria composition latent variable. Accordingly, the bacterial composition was badly explained by the model with a R^2 close to 0.

4. Discussion

4.1. Density of nematodes at the end of the experiment

The nematode density at the end of the experiment does not reflect the variation in population size over time. The life strategies of bacterial-feeding nematodes have been well studied (Bongers, 1990; Bongers, 1999; Bongers & Ferris, 1999; Ettema & Bongers, 1993). Bacterial-feeding nematodes from the cp1 class are colonizers, known to increase rapidly in response to the supply of available carbon, while nematodes with higher cp values increase when carbon supply decrease (Forge *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2016; Wasilewska, 1998). We thus supposed that cp1 nematodes grew rapidly during the first weeks following amendment with glutamate and phytate (Venette & Ferris, 1997). The growth of roots and discharge of exudates from *Pinus pinaster*, a slow-growing tree, may not be sufficient to maintain the rapid growth of colonizer nematodes, which certainly quickly depleted bacteria. Their populations must have declined rapidly in contrast to cp2 nematodes. Importantly, variation in population growth rate following changes in bacterial density is generally greater for cp1 than cp2 nematodes (Venette & Ferris, 1998). This hypothesis is supported by Bouwman *et al.* (1994) who showed strong increase in the density of *Rhabditis* sp. until the 26th day and then a strong drop until 180 days in a microcosm experiment. In contrast, *Acrobeloides bütschlii* showed a progressive increase during all the experiment. The low density of *Zeldia*, a cp2 taxa, is more difficult to explain and further demographic experiments in this soil are required to understand why the density of *Zeldia* was so low.

4.2. Are the effects of nematodes on plant growth and nutrition direct or related to bacterial community composition?

Our results confirmed the very low capacity of *P. pinaster* to use the organic N provided as glutamate (Plassard *et al.*, 2000) and organic P provided as phytate (Irshad *et al.*, 2012). Our observations confirmed also the stimulating activity of nematodes for plant growth and nutrition in a high P-sorbing soil (Ranoarisoa *et al.*, 2020; Trap *et al.*, 2021a). Most of the bacterial-feeding nematodes increased plant access to glutamate and phytate, probably by

increasing mineralization of glutamate and phytate (Anderson *et al.*, 1981; Ferris *et al.*, 1997; Ferris *et al.*, 1998; Griffiths, 1986).

Nematodes can increase soil N and P mineralization and plant nutrition through direct effects, resulting from the digestion of bacteria and excretion of nutrients, *i.e.*, the N and P-ions excreted are directly taken up by the plant and not immobilized by the microorganisms (Trap *et al.*, 2016). Our experimental data supported our hypothetical model tested by SEM and emphasized the significant direct effect of nematodes on plant nutrition, but also on root growth. Regarding P mineralization, this increase could be due to direct effects resulting from the ability of nematodes to hydrolyze phytate. We searched across the genomic database available for nematodes (<https://parasite.wormbase.org>) (Howe *et al.*, 2017) against the phytase from *Aspergillus niger* (PhyA, NCBI reference sequence XP_001401713.2), the beta-Propeller phytase from *Bacillus subtilis* (PhyC, protein ACR78677.1. in NCBI) and the phytase from *E. coli* (HAP, protein BBP31117.1 in NCBI). We found hits against PhyA in the genome of *Oschelius tipulae*. The genome of *Diploscapter pachys* retrieved hits against PhyC and HAP whereas no hit was found in the genome of *Panagrellus redivivus*. The presence of putative phytase in the genome of some nematode species raised therefore the question whether or not the nematodes are able to hydrolyze phytate by themselves. *Panagrellus* was among the most efficient nematode species to increase P recycling for the plant, suggesting that phytate mineralization is due to phytase activities from bacteria rather than from nematodes. Ferris *et al.* (1998) showed that smaller bacterial-feeding nematodes mineralized more N per unit of body weight than larger nematodes. Differential nematode population biomasses may explain the impact of nematodes on plant nutrition. This hypothesis is supported by the PLS model underlining the importance of body size (and relative egg size) to explain the effect of nematodes on plant nutrition, but also by the SEM underling the importance of procorpus width, the digestive tube length and the life strategy.

Nematodes can also increase plant N and P nutrition via several indirect pathways. The first one is to increase the bacterial activity, by improving *e.g.* the dissemination of bacteria (García-Sánchez *et al.*, 2021; Knox *et al.*, 2004; Knox *et al.*, 2003), the phytase activity of the bacteria (García-Sánchez *et al.*, 2021), the plant root-bacteria contact (Horiuchi *et al.*, 2005) or by stimulating growth of specific bacterial taxa through the release of organic compounds (Anderson *et al.*, 1983). These effects could manifest as a strong change in the composition of the bacterial community. Here, we found that some bacteria were specifically associated with some nematode species. However, our experimental data did not support these expected indirect effects through the bacterial composition in the Structural Equation Model. In comparison to protists, the ability of nematodes to select microbial cells appears limited (Jousset *et al.*, 2009). Jousset *et al.* (2009) used *Caenorhabditis elegans*, a rhabditid species

harboring a large tubular-shaped mouth. *C. elegans* is able to suck several bacterial cells per pharyngeal pump. Using fluorescence-labelled polystyrene beads, Fueser *et al.* (2019) showed that ingestion of the beads by six bacterial-feeding nematodes was dependent on their buccal cavity morphology. Here, we observed that the width of the mouth and the procropus were important traits to explain the effect of nematode on bacterial community composition. Opportunist cp1 nematodes had lower impacts on the bacterial community composition than cp2. This result suggests that (i) morpho-anatomical traits may drive the effect of nematodes on bacteria (De Ley, 1992) and (ii) the ability of nematodes to select bacteria was probably underestimated using the model *C. elegans*. Regarding the identity of the bacterial families significantly associated with nematodes, it is speculative at this time to discuss the reasons why these taxa are those selected by the multi-level pattern analysis. The shifts in the relative abundance of these bacteria following the nematode inoculation could result both from selective effects via the food choice of the nematodes (Abada *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2017; Weber & Traunspurger, 2013) or from modification of the competitive relations among the bacterial cells. Indeed, the inoculation of nematodes may change the soil environment via the excretion of nutrients or undigested bacterial compounds. Concerning the SEM, it is possible that our manifest variables were not relevant to detect the variance needed to make these indirect effects significant. The traits (Cébron *et al.*, 2021) of the associated bacteria (Liu *et al.*, 2017), the nematode microbiome (Berg *et al.*, 2016; Dirksen *et al.*, 2016; Zheng *et al.*, 2019) and the temporal changes of the associated bacteria would be interesting avenues to consider as manifest variables.

4.3. Bacterial-feeding nematodes and root ramification: the non-nutritional hypothesis

The inoculation of nematodes modified *P. pinaster* root traits, increasing root length and area and tended to increase tips formation. This pattern has already been observed as reviewed by Trap *et al.* (2016). But this study revealed high within-trophic group variations among the nematode species. Jiang *et al.* (2020), by manipulating *Cephalobus* and *Mesorhabditis* taxa, showed species-specific effects of these nematodes in interaction with indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria on the growth of *Arabidopsis thaliana*. *Mesorhabditis* had more pronounced effects on soil IAA content, soil bacteria number, total root length and tips and plant IAA3 and IAA13 genes expression than *Cephalobus*. The inoculation of bacterial-feeding nematodes is known to increase the concentration of IAA in soil (Jiang *et al.*, 2016), and probably induced non-nutritional pathways as protists do (Bonkowski & Brandt, 2002; Kreuzer *et al.*, 2006; Mao *et al.*, 2007). The non-nutritional or 'hormonal' hypothesis proposed by Bonkowski (2004) to explain the effects of protists on lateral root branching lies on selective grazing of microbial cells by the protists, causing a shift in microbial composition (Bonkowski *et al.*, 2009) and altering microbe-root communication

with strong consequences on plant internal auxin metabolism (Krome *et al.*, 2009). Concerning nematodes, however, their ability to select bacterial cells appears limited (Jousset *et al.*, 2009), at least for *Caenorhabditis elegans*. It is possible that different degrees of selectivity occur among nematode species according to their buccal shape and armature, leading to different shifts in microbial composition, as discussed below. However, the positive effects of bacterial-feeding nematodes on root branching are mostly observed when both nematodes and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) are inoculated (Jiang *et al.*, 2020; Matus-Acuna *et al.*, 2018). Nematodes may thus affect root architecture mostly by enhancing the activity of PGPR rather than by selecting specific microbial strains. In our study, the root length was significantly correlated with the number of tips ($R^2 = 0.88$, P-value < 0.05, data not shown). We showed that branching and the distribution of the number of tips per root length size classes was similar among the treatments, suggesting that the inoculation of nematodes alone (without PGPR) did not induce denser root ramification. We thus believe that the non-nutritional hypothesis was not supported by our data and this is the reason why we did not include these relationships in our assumption model tested by SEM.

4.4. Traits surpass cp classes and species identity to fit nematode-functions relationships

We first noticed that the different life strategies (cp classes) captured much of the variance of the functions in agreement with Bouwman *et al.* (1994). Bacterial-feeding nematode cp2 have more impact on plant growth and nutrition than cp1 genera but the latter caused more effect on the bacterial community composition. However, the traits explained more the effects of nematodes than cp classes and species identity did, irrespective of the target response variable. Unlike a categorical approach, the trait-based approach presents continuous values allowing to refine the biodiversity-function relationships. For instance, the relative egg ratio is a continuous trait related to life strategy and well correlated with the categorical cp scale (Bongers, 1990; Zullini & Pagani, 1989). Because the relative egg ratio varies within each cp group, it permits to take into account the variability in life strategy within each cp class. Morpho-anatomically related species, having similar effects on soil and plant functions, may be better predicted with traits, rather than with specific identity. An important point is that a large number of traits have not been selected by the PLS models. Thus, not all morpho-anatomical traits can be assumed to have effect on soil and plant functions. Also, the identity of effect traits varied according to the response variables. It is also possible that unmeasured traits may have a stronger explanatory capacity than those we have measured.

5. Limits and perspective

By manipulating bacterial-feeding nematodes with contrasting morpho-anatomical features, we showed that traits, in comparison to species identity or cp groups, explain more the variable effects of nematodes on soil bacterial composition and plant growth and nutrition. The bacterial-feeding nematode traits are thus promising metrics to fit the effect of these worms within the soil microbial loop framework. However, it is well known that the experimental conditions greatly affect the biodiversity-function relationship (Trap *et al.*, 2021b). It is likely that the panel of traits explaining the effects of nematodes on soil and plant function may thus be dependent on the experimental protocol. In the future, it would be interesting to increase the spectrum of life strategy using cp3 nematode species (the cp4 or cp5 nematodes are difficult to keep in breeding), as well as the sampling over a longer period of time to quantify the activity of nematode taxa with cp values greater than 1, as observed for cp2 nematodes (Bouwman *et al.*, 1994). Besides bacterial composition, it would be useful to investigate the abundance or biomass of bacterial communities using PLFA profiles or other methods such as flow cytometric quantification (Bressan *et al.*, 2015; Khalili *et al.*, 2019) or stable isotope probing in microbial phospholipid fatty acids (Watzinger & Hood-Nowotny, 2019) in combination with molecular analyses to test bottom-up hypothesis on nematode density at the end of the experiment and to evaluate the species-specific effects of nematode on bacterial groups. Finally, as discussed by Ranoarisoa *et al.* (2020), we used a simplified experimental system while natural ecosystems harbor more complex biodiversity, including top predators, and experiment huge variations in climatic conditions. As underlined by Mezeli *et al.* (2020), these experimental conditions are suitable to investigate the individual effects of nematode species on nutrient flows but limit our ability to extrapolate our results for in situ ecosystems. In this work, we increased the biological complexity of the soil, first by keeping its native microbial community not eliminated by soil sterilization, and second by increasing nematode specific richness. We need to continue these efforts by including within-trophic level assemblages but also by adding other trophic levels.

Supplementary Informations

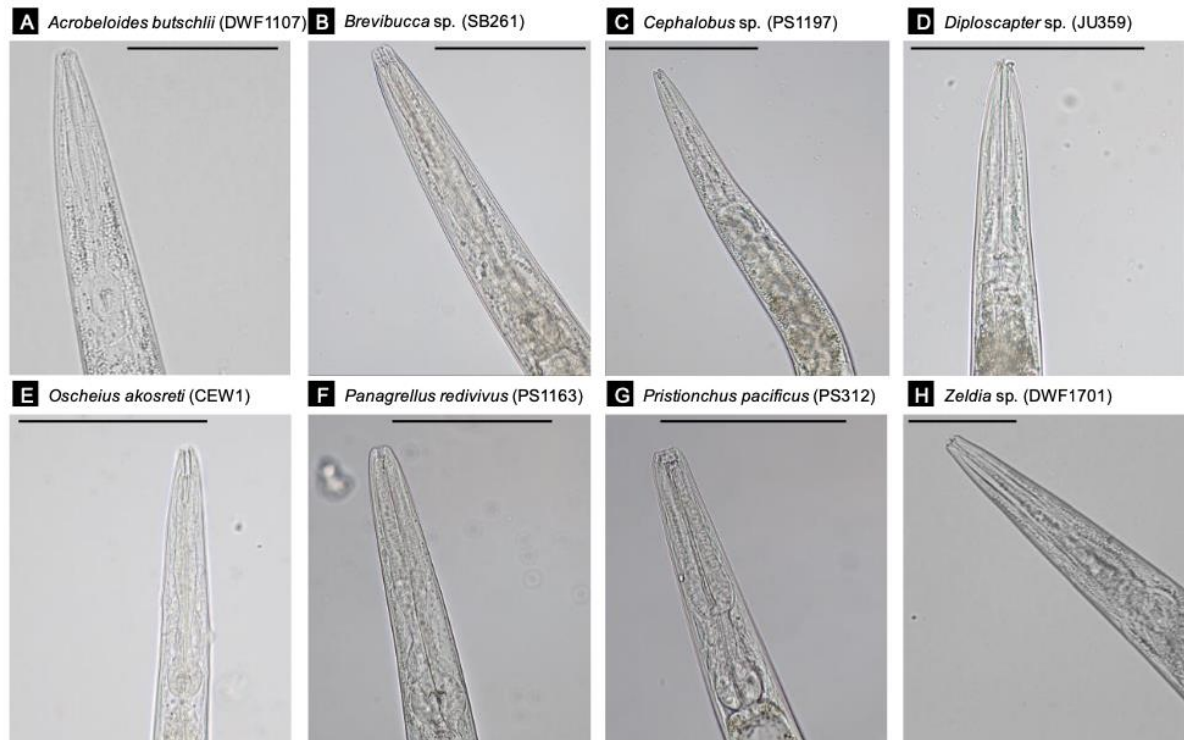


Figure S25. Microscopic images of the anterior end of the eight bacterial-feeding nematodes species used in the experimental study, *i.e.*, **(A)** *Acrobeloides butschlii* (DWF1107), **(B)** *Brevibucca* sp. (SB261), **(C)** *Cephalobus* sp. (PS1197) **(D)** *Diploscapter* sp. (JU359), **(E)** *Oscheius akosreti* (CEW1), **(F)** *Panagrellus redivivus* (PS1163), **(G)** *Pristionchus pacificus* (PS312) and **(H)** *Zeldia* sp. (DWF1701). The black line indicates the scale (100 µm).

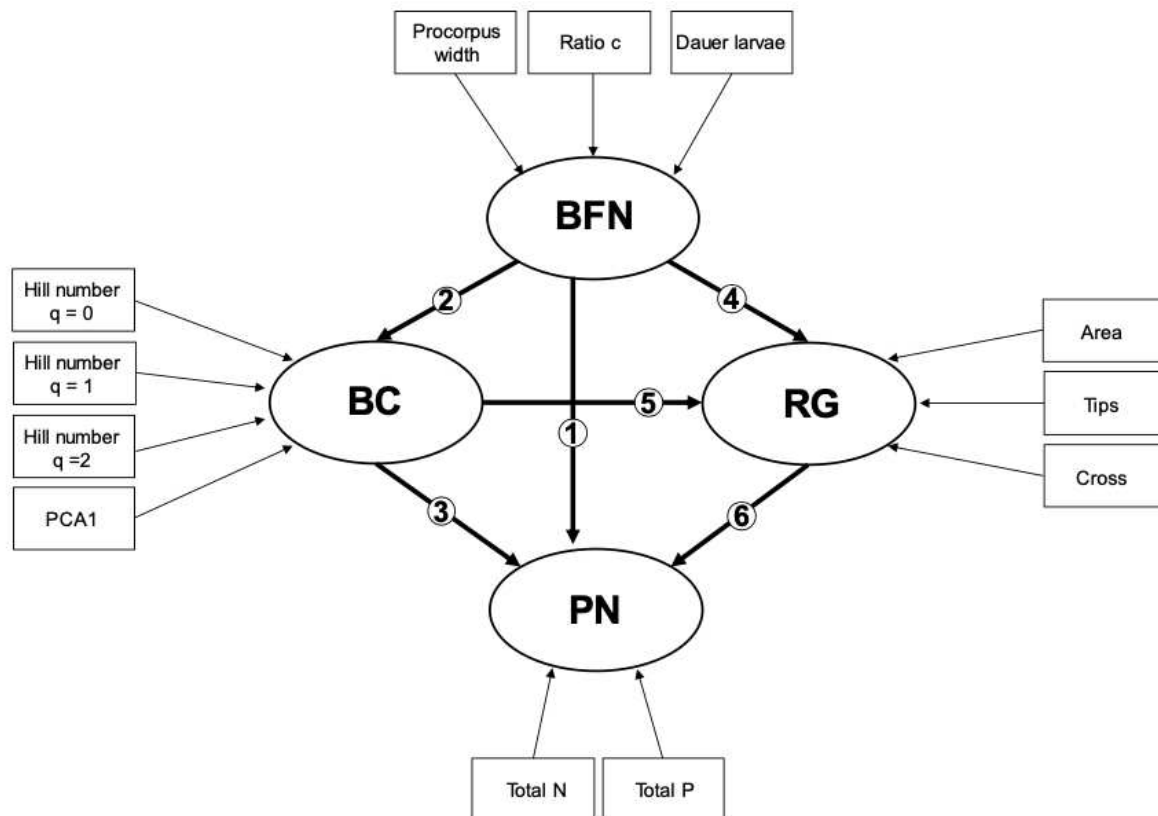


Figure S26. A priori model tested with latent variables shown in ellipses and observed variables shown in rectangles. Our hypothesized causal structure included four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root growth (RG)” and “plant nutrition (PN)”. Because we manipulated nematode species in this experiment, the latent BFN variable was an exogenous variable in the model; yet the other constructs were endogenous variables. The model implies that bacterial-feeding nematodes can affect plant nutrition directly through the supply of available N and P (arrows 1, e.g. excretion) or indirectly through the soil bacterial community composition (arrows 2 and 3, e.g. selection feeding of active N- and P-mineralizing bacteria). These relationships (arrows 1, 2 and 3) suppose that nematodes increase nutrient availability for plant without inducing more root growth, *i.e.*, higher nutrient-acquisition efficiency. However, nematodes may affect plant nutrition also by improving root growth, either directly by the supply of excreted compounds supporting high root growth (arrows 4 and 6) either indirectly through shift in bacterial composition (arrows 5 and 6). Arrows indicate cause-effect relationships.

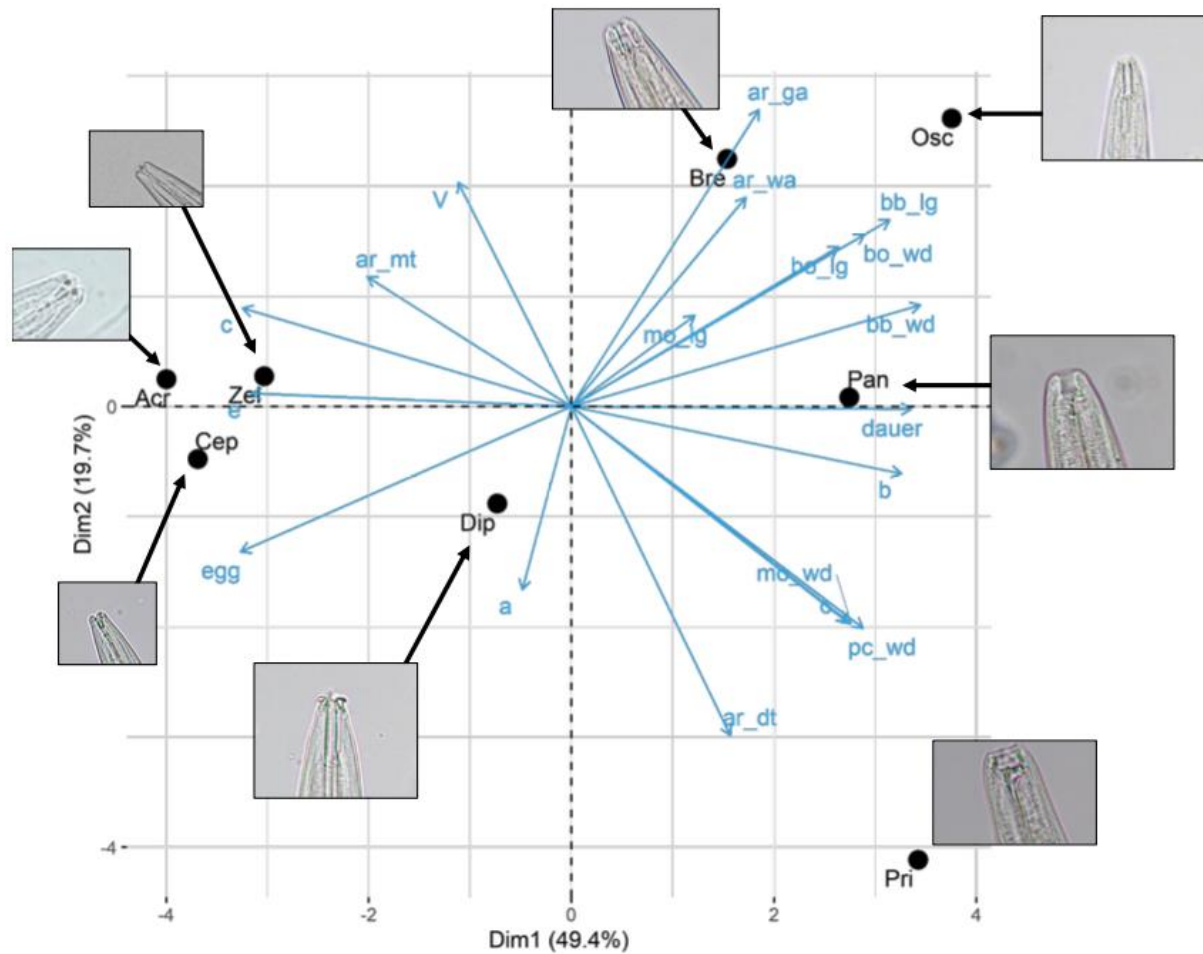


Figure S27. Principal Component Analyses (first two axes) on nematode traits. Nematode taxa are *Oscheius akosreti* (*Osc*), *Brevibucca* sp. (*Bre*), *Diploscapter* sp. (*Dip*), *Panagrellus redivivus* (*Pan*), *Pristionchus pacificus* (*Pri*), *Acrobeloides butschlii* (*Acr*), *Zeldia* sp. (*Zel*) and *Cephalobus* (*Cep*). The traits are: body length (*bo_lg*), body width (*bo_wd*), mouth length (*mo_lg*), mouth width (*mo_wd*), the maximal width of the procorpus (*pc_wd*), the basal bulb length (*bb_lg*) and width (*bb_wd*), the demanian ratios *a* (body length relative to body width), *b* (pharynx length relative to body length), *c* (whole digestive tract length relative to body length), *c'* (tail length relative to body width at tail position), *e* (pharynx length relative to the length of the whole digestive tract) and *V* (relative vulva position to body anterior), the presence of a glottoid apparatus (*ar_ga*), minute teeth (*ar_mt*), denticles (*ar_dt*) or warts (*ar_wa*), the ability to produce dauer larvae (*dauer*) and the egg size relative to adult size (*egg*).

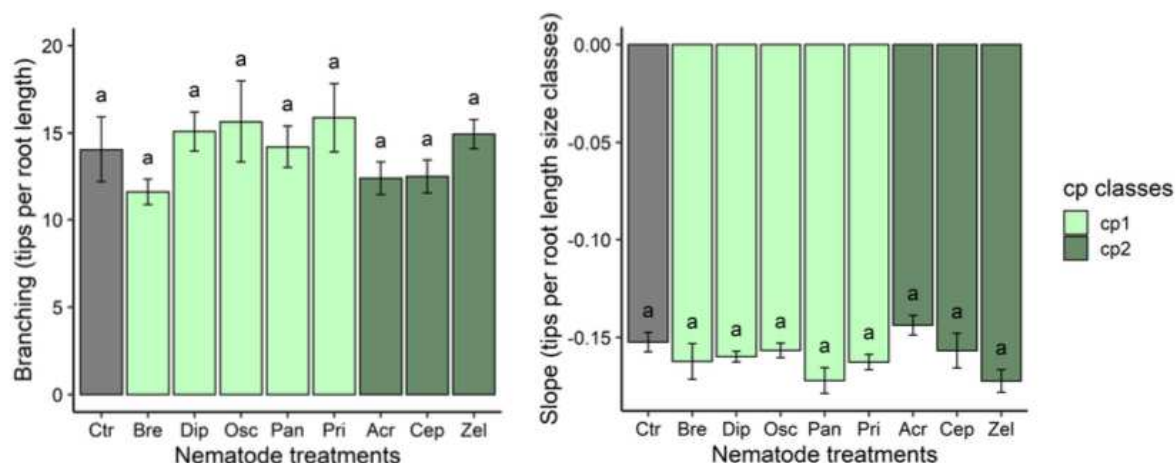


Figure S28. Root branching (number of tips per root length) and the distribution (slope of the line) of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes at the end of the experiment (50 days). The bars and whiskers correspond to mean and standard error (n=5), respectively. Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 8 species of nematodes added: « Osc »: *Oscheius akosreti*; « Bre »: *Brevibucca* sp.; « Dip »: *Diploscapter* sp.; « Pan »: *Panagrellus redivivus*; « Pri »: *Pristionchus pacificus*; « Acr »: *Acrobeloides butschlii*; « Zel »: *Zeldia* sp.; « Cep »: *Cephalobus* sp. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. The letter “a” indicate non-significant pairwise comparison at 5% threshold after one-way ANOVA according to the ‘predictmeans’ function.

Synthèse du Chapitre 3

Les résultats du **Chapitre 3** démontrent qu'après une période de croissance de 50 jours, l'inoculation de nématodes bactériovores a eu des effets variables sur la croissance et la nutrition du pin maritime en fonction des différentes espèces de nématodes. Cependant, ces effets n'ont jamais été négatifs sur la croissance ainsi que sur l'absorption nette de N et de P par les plantes. De plus, des changements significatifs ont été observés dans l'architecture racinaire et dans la composition de la communauté bactérienne. Il a également été démontré qu'un ensemble de traits morpho-anatomiques (*e.g.*, taille du corps, largeur de la bouche, largeur du procorpus, rapports démaniens *b* et *c*, taille relative des œufs) expliquaient davantage les fonctions du sol et de la plante que l'identité des espèces ou que leur histoire de vie. Par exemple, les traits représentent 77% des variations des quantités de N et de P des plantes, tandis que les classes *cp* et l'identité des espèces représentent respectivement 33% et 46%, comme l'indiquent les modèles PLS. En outre, les résultats ont révélé que les nématodes bactériovores ayant les cycles de vie les plus courts (*cp1*) avaient un effet plus important que ceux ayant des cycles de vie plus longs (*cp2*). Ce résultat suggère qu'il est crucial de prendre en compte le facteur temps lors de l'étude des effets des nématodes bactériovores sur les fonctions du sol et des plantes, afin de valider ces observations sur une période plus longue.

Références bibliographiques

- Abada, E. A. E., Sung, H., Dwivedi, M., Park, B. J., Lee, S. K., & Ahnn, J. (2009). *C. elegans* behavior of preference choice on bacterial food. *Molecules and Cells*, 28, 209-213.
- Anderson, R. V., Coleman, D. C., Cole, C. V., & Elliott, E. T. (1981). Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp. and *Mesodiplogaster lheritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorous mineralization in soil. *Ecology*, 62(3), 549-555.
- Anderson, R. V., Gould, W. D., Woods, L. E., Cambardella, C., Ingham, R. E., & Coleman, D. C. (1983). Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, 40(1), 75-80.
- Bardgett, R. D., Cook, R., Yeates, G. W., & Denton, C. S. (1999). The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil*, 212, 23-33.
- Berg, M., Stenuit, B., Ho, J., Wang, A., Parke, C., Knight, M., ... & Shapira, M. (2016). Assembly of the *Caenorhabditis elegans* gut microbiota from diverse soil microbial environments. *The ISME journal*, 10(8), 1998-2009.
- Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P., & Villenave, C. (2006). Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology*, 42, S70-S78.
- Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.
- Bongers, T. (1999). The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212, 13-22.
- Bongers, T., & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 224-228.
- Bonkowski, M., & Brandt, F. (2002). Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects?. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1709-1715.
- Bonkowski, M. (2004). Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162(3), 617-631.
- Bonkowski, M., Villenave, C., & Griffiths, B. (2009). Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant Soil*, 321, 213-233.
- Bouwman, L. A., Bloem, J., Van den Boogert, P. H. J. F., Bremer, F., Hoenderboom, G. H. J., & De Ruiter, P. C. (1994). Short-term and long-term effects of bacterivorous nematodes and nematophagous fungi on carbon and nitrogen mineralization in microcosms. *Biology and Fertility of Soils*, 17, 249-256.

- Bressan, M., Gattin, I. T., Desaire, S., Castel, L., Gangneux, C., & Laval, K. (2015). A rapid flow cytometry method to assess bacterial abundance in agricultural soil. *Applied Soil Ecology*, 88, 60-68.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087.
- Casarin, V., Plassard, C., Souche, G., & Arvieu, J. C. (2003). Quantification of oxalate ions and protons released by ectomycorrhizal fungi in rhizosphere soil. *Agronomie*, 23(5-6), 461-469.
- Cébron, A., Zeghal, E., Usseglio-Polatera, P., Meyer, A., Bauda, P., Lemmel, F., ... & Maunoury-Danger, F. (2021). BactoTraits—A functional trait database to evaluate how natural and man-induced changes influence the assembly of bacterial communities. *Ecological Indicators*, 130, 108047.
- Coleman, D. C., Cole, C. V., Anderson, R. V., Blaha, M., Campion, M. K., Clarholm, M., ... & Schaefer, B. (1977). An analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. *Ecological Bulletins*, 25, 299-309.
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674-1684.
- De Ley, P. (1992). The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen*, 53, 109-153.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M., & Moens, T. (2003). Influence of bacterivorous nematodes on the decomposition of cordgrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296(2), 227-242.
- De Mesel, I., Derycke, S., Moens, T., Van der Gucht, K., Vincx, M., & Swings, J. (2004). Top-down impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community structure: a microcosm study. *Environmental Microbiology*, 6(7), 733-744.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M., & Moens, T. (2006). Role of nematodes in decomposition processes: does within-trophic group diversity matter?. *Marine Ecology Progress Series*, 321, 157-166.
- Dirksen, P., Marsh, S. A., Braker, I., Heitland, N., Wagner, S., Nakad, R., ... & Schulenburg, H. (2016). The native microbiome of the nematode *Caenorhabditis elegans*: gateway to a new host-microbiome model. *BMC biology*, 14, 1-16.

- Djigal, D., Brauman, A., Diop, T. A., Chotte, J. L., & Villenave, C. (2004). Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(2), 323-331.
- Djigal, D., Baudoin, E., Philippot, L., Brauman, A., & Villenave, C. (2010). Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 112-118.
- Dray, S., & Siberchicot, M. A. (2017). Package 'ade4'. Université de Lyon: Lyon, France.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366.
- Eisenhauer, N., Bowker, M. A., Grace, J. B., Powell, J. R. (2015). From patterns to causal understanding: structural equation modeling (SEM) in soil ecology. *Pedobiologia*, 58(2-3), 65-72.
- Escudié, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., ... & Pascal, G. (2018). FROGS: find, rapidly, OTUs with galaxy solution. *Bioinformatics*, 34(8), 1287-1294.
- Ettema, C. H., & Bongers, T. (1993). Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils*, 16, 79-85.
- Ferris, H., Venette, R. C., Lau, S. S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(8), 1183-1194.
- Ferris, H. V. R. C., Venette, R. C., Van Der Meulen, H. R., Lau, S. S. (1998). Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, 203, 159-171.
- Forge, T. A., Bittman, S., & Kowalenko, C. G. (2005). Responses of grassland soil nematodes and protozoa to multi-year and single-year applications of dairy manure slurry and fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(10), 1751-1762.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... & Heiberger, R. (2012). Package 'car'. Vienna: *R Foundation for Statistical Computing*, 16(332), 333.
- Franco, A. L., Knox, M. A., Andriuzzi, W. S., de Tomasel, C. M., Sala, O. E., Wall, D. H. (2017). Nematode exclusion and recovery in experimental soil microcosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 108, 78-83.
- Fu, S., Ferris, H., Brown, D., Plant, R. (2005). Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size?. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(11), 1979-1987.

- Fueser, H., Mueller, M. T., Weiss, L., Höss, S., Traunspurger, W. (2019). Ingestion of microplastics by nematodes depends on feeding strategy and buccal cavity size. *Environmental Pollution*, 255, 113227.
- García-Sánchez, M., Souche, M., Trives-Segura, C., Plassard, C. (2021). The grazing activity of *Acrobelloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *Journal of Nematology*, 53(1), 1-13.
- Grace, J. B., & Bollen, K. A. (2006). The interface between theory and data in structural equation models. Reston, VA: US Geological Survey.
- Griffiths, B. S. (1986). Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp. and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology and Biochemistry*, 18(6), 637-641.
- Griffiths, B. S. (1990). Approaches to measuring the contribution of nematodes and protozoa to nitrogen mineralization in the rhizosphere. *Soil Use and Management*, 6(2), 88-90.
- Heemsbergen, D. A., Berg, M. P., Loreau, M., Van Hal, J. R., Faber, J. H., Verhoef, H. A. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306(5698), 1019-1020.
- Holajjer, P., Kamra, A., Singh, P. A. (2016). Influence of nematode-bacterial interactions on N and P mineralisation in soil and on decomposition of crop residues during aerobic composting. *Applied Ecology and Environmental Research*, 14(2), 283-99.
- Horiuchi, J. I., Prithiviraj, B., Bais, H. P., Kimball, B. A., Vivanco, J. M. (2005). Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta*, 222, 848-857.
- Howe, K. L., Bolt, B. J., Shafie, M., Kersey, P., Berriman, M. (2017). WormBase ParaSite– a comprehensive resource for helminth genomics. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 215, 2-10.
- Hunt, D. J., Palomares-Rius, J. E., Manzanilla-López, R. H. (2018). Identification, morphology and biology of plant parasitic nematodes. In: *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. Wallingford UK: CAB International. pp. 20-61.
- Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R., Coleman, D. C. (1985). Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs*, 55(1), 119-140.
- Irshad, U., Villenave, C., Brauman, A., Plassard, C. (2011). Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2121-2126.

- Irshad, U., Brauman, A., Villenave, C., Plassard, C. (2012). Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil*, 358, 155-168.
- Jiang, Y., Zheng, W., Wu, Y., Li, H., Cheng, Y. (2016). The Interaction of Bacterial-Feeding Nematodes and IAA-Producing Bacteria in Gnotobiotic Microcosm System. *Journal of Computational and Theoretical Nanoscience*, 13(10), 6916-6921.
- Jiang, Y., Qian, H., Wang, X., Chen, L., Liu, M., Li, H., Sun, B. (2018). Nematodes and microbial community affect the sizes and turnover rates of organic carbon pools in soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry*, 119, 22-31.
- Jiang, Y., Wu, Y., Hu, N., Li, H., Jiao, J. (2020). Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, 147, 103447.
- Jousset, A., Rochat, L., Péchy-Tarr, M., Keel, C., Scheu, S., Bonkowski, M. (2009). Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *The ISME Journal*, 3(6), 666-674.
- Katoh, K., & Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772-780.
- Khalili, B., Weihe, C., Kimball, S., Schmidt, K. T., Martiny, J. B. (2019). Optimization of a method to quantify soil bacterial abundance by flow cytometry. *MSphere*, 4(5), 10-1128.
- Knox, O. G. G., Killham, K., Mullins, C. E., & Wilson, M. J. (2003). Nematode-enhanced microbial colonization of the wheat rhizosphere. *FEMS Microbiology Letters*, 225(2), 227-233.
- Knox, O. G., Killham, K., Artz, R. R., Mullins, C., & Wilson, M. (2004). Effect of nematodes on rhizosphere colonization by seed-applied bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(8), 4666-4671.
- Kreuzer, K., Adamczyk, J., Iijima, M., Wagner, M., Scheu, S., Bonkowski, M. (2006). Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1665-1672.
- Krome, K., Rosenberg, K., Dickler, C., Kreuzer, K., Ludwig-Müller, J., Ullrich-Eberius, C., ... & Bonkowski, M. (2010). Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant and Soil*, 328, 191-201.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). Numerical ecology. The Netherlands.

- Legendre, P., & Oksanen, M. J. (2018). Package 'lmodel2'. See <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.
- Li, X., Zhu, H., Geisen, S., Bellard, C., Hu, F., Li, H., ... & Liu, M. (2020). Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Global Change Biology*, 26(2), 919-930.
- Liu, T., Chen, X., Hu, F., Ran, W., Shen, Q., Li, H., & Whalen, J. K. (2016). Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 199-207.
- Liu, T., Yu, L., Xu, J., Yan, X., Li, H., Whalen, J. K., & Hu, F. (2017). Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 467-474.
- Luo, D., Ganesh, S., Koolaard, J., & Luo, M. D. (2018). Package 'predictmeans'. *Comprehensive R Archive Network*.
- Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., de Vargas, C., & Dunthorn, M. (2014). Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ*, 2, e593.
- Mamilov, A. S., Byzov, B. A., Pokarzhevskii, A. D., & Zvyagintsev, D. G. (2000). Regulation of the biomass and activity of soil microorganisms by microfauna. *Microbiology*, 69, 612-621.
- Mao, X., Hu, F., Griffiths, B., Chen, X., Liu, M., & Li, H. (2007). Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects?. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(7), 1816-1819.
- Matus-Acuña, V., Caballero-Flores, G., Reyes-Hernandez, B. J., & Martínez-Romero, E. (2018). Bacterial preys and commensals condition the effects of bacterivorous nematodes on *Zea mays* and *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 132, 99-106.
- McMurdie, P. J., & Holmes, S. (2013). phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PloS One*, 8(4), e61217.
- Mezeli, M. M., Page, S., George, T. S., Neilson, R., Mead, A., Blackwell, M. S., & Haygarth, P. M. (2020). Using a meta-analysis approach to understand complexity in soil biodiversity and phosphorus acquisition in plants. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107695.
- Morizet, J., & Mingeau, M., 1976. Influence des facteurs de milieu sur l'absorption hydrique. Etude effectuée sur tomate décapitée en exsudation. i. facteurs nutritionnels. *Annales Agronomiques*, 27(2), 183-205.
- Mulder, C., & Vonk, J. A. (2011). Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 μm body size range: Ecological Archives E092-171. *Ecology*, 92(10), 2004-2004.

- Navarro, D., & Navarro, M. D. (2022). Package 'Isr'.
- Neher, D. A. (2001). Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology*, 33(4), 161.
- Ohno, T., & Zibilske, L. M. (1991). Determination of low concentrations of phosphorus in soil extracts using malachite green. *Soil Science Society of America Journal*, 55(3), 892-895.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan': Community ecology package, Version 2(9), 1–295.
- Perry, R. N., & Moens, M. (2013). Plant nematology. Cabi.
- Plassard, C., Bonafos, B., & Touraine, B. (2000). Differential effects of mineral and organic N sources, and of ectomycorrhizal infection by *Hebeloma cylindrosporum*, on growth and N utilization in *Pinus pinaster*. *Plant, Cell & Environment*, 23(11), 1195-1205.
- Postma-Blaauw, M. B., de Vries, F. T., De Goede, R. G. M., Bloem, J., Faber, J. H., & Brussaard, L. (2005). Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 142, 428-439.
- Price, M. N., Dehal, P. S., & Arkin, A. P. (2009). FastTree: computing large minimum evolution trees with profiles instead of a distance matrix. *Molecular Biology and Evolution*, 26(7), 1641-1650.
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., & Trap, J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108383.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., ... & Glöckner, F. O. (2012). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41(D1), D590-D596.
- Rakotomalala, R. (2005, January). TANAGRA: un logiciel gratuit pour l'enseignement et la recherche. In: *EGC*. pp. 697-702.
- Ranoarisoa, M. P., Morel, C., Andriamananjara, A., Jourdan, C., Bernard, L., Becquer, T., ... & Trap, J. (2018). Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 39-49.
- Ranoarisoa, M. P., Trap, J., Pablo, A. L., Dezette, D., & Plassard, C. (2020). Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in

- a high P-sorbing soil amended with phytate. *Soil Biology and Biochemistry*, 143, 107728.
- Rodriguez-Kabana, R., & Pope, M. H. (1981). A simple incubation method for the extraction of nematodes from soil. *Nematropica*, 11(2), 175-185.
- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., & Mahé, F. (2016). VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, 4, e2584.
- Rosseeel, Y., Oberski, D., Byrnes, J., Vanbrabant, L., Savalei, V., Merkle, E., ... & Jorgensen, T. (2017). Package 'lavaan'. Retrieved June, 17(1), 2017.
- Savin, M. C., Görres, J. H., Neher, D. A., & Amador, J. A. (2001). Uncoupling of carbon and nitrogen mineralization: role of microbivorous nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(11), 1463-1472.
- Schermelleh-Engel, K., Moosbrugger, H., & Müller, H. (2003). Evaluating the fit of structural equation models: Tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *Methods of Psychological Research Online*, 8(2), 23-74.
- Schliep, K., Paradis, E., de Oliveira Martins, L., Potts, A., White, T.W., Stachniss, C., & Kendall, M., (2021). Package 'phangorn'. R package version.
- Shao, Y., Bao, W., Chen, D., Eisenhauer, N., Zhang, W., Pang, X., ... & Fu, S. (2015). Using structural equation modeling to test established theory and develop novel hypotheses for the structuring forces in soil food webs. *Pedobiologia*, 58(4), 137-145.
- Sohlenius, B. (1980). Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 186-194.
- Team, R.C., 2016. RStudio: Integrated Development for R [Internet].[cited 2015 Nov 20].
- Tenenhaus, M., 1998. La régression PLS. Paris.
- Torres-Aquino, M., & Plassard, C. (2004). Dynamics of ectomycorrhizal mycelial growth and P transfer to the host plant in response to low and high soil P availability. *FEMS Microbiology Ecology*, 48(2), 149-156.
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398, 1-24.
- Trap, J., Ranoarisoa, M. P., Raharijaona, S., Rabeharisoa, L., Plassard, C., Mayad, E. H., ... & Blanchart, E. (2021). Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability*, 13(13), 7181.
- Trap, J., Ranoarisoa, P. M., Irshad, U., & Plassard, C. (2021). Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture*, 11(2), 157.

- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., ... & Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194-198.
- Vazquez, C., de Goede, R. G., Korthals, G. W., Rutgers, M., Schouten, A. J., & Creamer, R. (2019). The effects of increasing land use intensity on soil nematodes: A turn towards specialism. *Functional Ecology*, 33(10), 2003-2016.
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1997). Thermal constraints to population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(1), 63-74.
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1998). Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(7), 949-960.
- 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(5), 882-892.
- Von Lieven, A. F., & Sudhaus, W. (2000). Comparative and functional morphology of the buccal cavity of *Diplogastrina* (Nematoda) and a first outline of the phylogeny of this taxon. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 38(1), 37-63.
- Vonk, J. A., Breure, A. M., & Mulder, C. (2013). Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 133-138.
- Wasilewska, L. (1998). Changes in the proportions of groups of bacterivorous soil nematodes with different life strategies in relation to environmental conditions. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3), 215-220.
- Watzinger, A., & Hood-Nowotny, R. (2019). Stable isotope probing of microbial phospholipid fatty acids in environmental samples. In: *Stable Isotope Probing: Methods and Protocols*. pp. 45-55.
- Weber, S., & Traunspurger, W. (2013). Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology*, 15(3), 291-301.
- Wilschut, R. A., & Geisen, S. (2021). Nematodes as drivers of plant performance in natural systems. *Trends in Plant Science*, 26(3), 237-247.
- Wold, S., Sjöström, M., & Eriksson, L. (2001). PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 58(2), 109-130.
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G., Freckman, D. W., & Georgieva, S. (1993). Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25(3), 315.

- Zheng, J., Dini-Andreote, F., Luan, L., Geisen, S., Xue, J., Li, H., ... & Jiang, Y. (2022). Nematode predation and competitive interactions affect microbe-mediated phosphorus dynamics. *MBio*, 13(3), e03293-21.
- Zheng, F., Zhu, D., Giles, M., Daniell, T., Neilson, R., Zhu, Y. G., & Yang, X. R. (2019). Mineral and organic fertilization alters the microbiome of a soil nematode *Dorylaimus stagnalis* and its resistome. *Science of the Total Environment*, 680, 70-78.
- Zullini, A., & Pagani, M. (1989). The ecological meaning of relative egg size in soil and freshwater nematodes. *Nematologica*, 35(1), 90-96.
- Zullini, A., & Semprucci, F. (2020). Morphological differences between free-living soil and freshwater nematodes in relation to their environments. *Nematology*, 22(2), 125-132.

CHAPITRE 4 :

Augmentation de la disponibilité
en phosphore induite par les
nématodes bactérivores : les
mécanismes impliqués

Présentation du Chapitre 4

Les nématodes bactérivores jouent un rôle clé dans la régulation des cycles de nutriments dans le sol, via deux mécanismes complémentaires. D'abord, en consommant les bactéries, ils stimulent l'activité microbienne et favorisent la croissance et le renouvellement des communautés microbiennes, ce qui améliore l'absorption des nutriments par les plantes. Ensuite, les nématodes excrètent des nutriments directement disponibles pour les autres organismes, stimulant davantage l'activité microbienne et accélérant le recyclage des nutriments. Ainsi, ces mécanismes augmentent la disponibilité des nutriments dans le sol, soutenant la productivité des plantes. Les interactions entre les nématodes bactérivores et les communautés microbiennes jouent donc un rôle central dans le recyclage des nutriments, notamment du phosphore organique. Cependant, les mécanismes précis de ces interactions sur la dynamique du phosphore, ainsi que les variations d'effets entre espèces, restent encore insuffisamment explorés.

Le **Chapitre 4** s'inscrit dans le dernier sous-objectif de la thèse, qui consiste à identifier les mécanismes par lesquels la prédation des nématodes bactérivores influence la minéralisation du phosphore organique par les communautés microbiennes, et d'évaluer comment cette interaction modifie la disponibilité du phosphore pour les plantes au fil du temps. Pour atteindre cet objectif, une expérience en conditions contrôlées a été réalisée pour suivre la minéralisation au cours du temps en présence de deux genres différents de nématodes dans un sol sableux provenant du sud de la France. Le sol utilisé a été enrichi avec l'isotope ^{18}O , permettant de tracer les processus biologiques impliqués dans le recyclage des sources de phosphore organique. Les différents pools de nutriments ont été mesurés afin d'étudier leur dynamique dans le sol. L'abondance des populations de nématodes a été quantifiée, et la composition des communautés bactériennes a été déterminée par séquençage du gène 16S. Il est attendu que la présence de nématodes bactérivores se traduise par une augmentation de la disponibilité du phosphore dans le sol au fil du temps, grâce à une minéralisation accrue du phosphore organique et au renouvellement constant de la biomasse microbienne. De plus, il est attendu que les effets observés diffèrent entre les espèces des groupes cp1 et cp2. Les nématodes bactérivores du groupe cp1, dotés d'une cavité buccale tubulaire et d'un cycle de vie rapide, stimulent plus rapidement et de façon plus marquée l'activité microbienne et la minéralisation du phosphore organique, comparés aux espèces du groupe cp2, qui possèdent une cavité buccale en forme d'entonnoir et un cycle de vie plus long. Ces dernières influencent l'activité microbienne de manière plus tardive, mais ont un effet plus important sur la composition des communautés bactériennes via une consommation sélective des bactéries.

Article 3. Contrasting effects of two bacterivorous nematodes on soil organic N and P mineralization and microbial community composition

Margot Brondani¹, Maëlle Maestrali², Chiara Pistocchi¹, Federica Tamburini³, Jeremy Puissant⁴, Claude Plassard¹, Mickael Hedde¹, Jean Trap¹

¹Eco&Sols, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, Montpellier, France

²Sorbonne Université, CNRS, IRD, INRAE, P7, UPEC, Institute of Ecology and Environmental Sciences—Paris, 4 Place Jussieu, 75005, Paris, France

³Group of Plant Nutrition, D-USYS, ETH Zurich, CH-8315, Lindau, Switzerland

⁴Laboratoire d'Ecologie Alpine, Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

Corresponding author:

Jean Trap, IRD, UMR Eco&Sols, Bâtiment 12, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France.

E-mail address: jean.trap@ird.fr

Status:

In preparation for submission.

Abstract: Nematodes play key roles in soil ecosystems, driving nutrient cycling through their interactions with microbial communities. Particularly, bacterivorous nematodes influence the availability of essential nutrients like nitrogen (N) and phosphorus (P) via direct excretion and stimulation of microbial activity. Despite the well-documented role of nematodes in N mineralization, their impact on P cycling remains less understood. This study investigates the effects of two bacterial-feeding nematodes, *Brevibucca* and *Acrobeloides*, on the mineralization of organic P and N in low-P sorbing soils, utilizing ^{18}O isotopic tracers to elucidate the mechanisms by which nematode grazing regulates microbial nutrient mineralization. Both nematode species rapidly established themselves in the soil, driven by organic substrate and carbon source additions. While their populations grew initially, differences emerged in their long-term impacts on microbial communities and P mineralization. *Brevibucca* maintained a stronger role in stimulating microbial P turnover, indicating enhanced microbial P cycling. In contrast, *Acrobeloides* exhibited rapid initial growth but a subsequent decline, which likely disrupted microbial processes and reduced its long-term impact on P availability. Regarding nitrogen, nematodes significantly increased NH_4^+ levels, promoting N mineralization through microbial grazing. The contrasting behaviors of these nematodes demonstrate that their contribution to nutrient cycling depends on the timing and nature of their interactions with microbial communities. These findings provide new insights into the role of nematodes in both N and P cycling, with broader implications for soil food web dynamics and nutrient management in nutrient-limited ecosystems.

Key-words: *Acrobeloides*, *Brevibucca*, isotopic labelling, phytate, temporal dynamic of mineralisation

1. Introduction

Nematodes are the most abundant metazoan organisms found across all terrestrial ecosystems (Bardgett & Van Der Putten, 2014; van den Hoogen, 2019), where they play pivotal roles in shaping the basal levels of soil food webs and governing fundamental ecosystem functions (Bardgett *et al.*, 1999; Trap *et al.*, 2016; Yeates *et al.*, 2003). They display a large taxonomic diversity (Hodda, 2022a) and a wide range of functional traits (Zhang *et al.*, 2024). Nematodes are typically categorized either by their feeding habits or by their life strategies. Based on feeding habits, four main groups are identified: bacterivores, fungivores, plant-parasites, omnivores, and predators, reflecting their diverse roles in the soil food web (Hodda, 2022b; Yeates *et al.*, 1993). Regarding life strategies, nematodes are classified along a continuum from "colonizer" to "persistent" taxa, or cp-classes (Bongers, 1990; Ferris *et al.*, 2001). Colonizer nematodes thrive in nutrient-rich environments, are highly abundant, and have short life cycles with high reproduction rates, while persistent nematodes indicate system stability and are more vulnerable to stress, with long life cycles and low reproduction rates.

Among the different trophic groups, bacterivorous nematodes typically comprise 60-80% of the total nematode community (van den Hoogen, 2019), and in soils with high microbial activity, this percentage can increase to 90-99% (Griffiths, 1994; van den Hoogen *et al.*, 2020). Along with predatory protists, bacterivorous nematodes play a crucial role in soil ecology as primary consumers of bacteria (Bonkowski *et al.*, 2000; Griffiths *et al.*, 1999). Their grazing activity and subsequent complex interactions with bacteria and root significantly contribute to nitrogen (N) and phosphorus (P) availability of these essential nutrients in the soil (Anderson *et al.*, 1981; Bååth *et al.*, 1981; Cheng *et al.*, 2016; Griffiths, 1986; Holajjer *et al.*, 2016; Hu *et al.*, 2023; Ingham *et al.*, 1985; Postma-Blaauw *et al.*, 2005; Rehman *et al.*, 2018; Trofymov *et al.*, 1983; Xu *et al.*, 2015).

Bacterivorous nematodes can affect soil nutrient fluxes directly by excreting nutrients, such as nitrogen and phosphorus, in available forms (Clarholm, 1985). When feeding on bacteria, they absorb more nutrients than they need per carbon unit, and release the surplus into the soil (Anderson *et al.*, 1983; Ferris *et al.*, 1998). A large portion of this re-mineralization benefits to the roots. They can also indirectly affect soil nutrient cycling by stimulating microbial activity (Bonkowski *et al.*, 2009). This stimulation promotes bacterial growth and microbial biomass turnover, and potentially gross mineralization of organic compounds. By consuming senescent or dormant bacterial cells, nematodes favor the proliferation of younger, metabolically active bacteria (Bonkowski, 2004). This continuous microbial turnover not only drives bacterial growth but also alters the composition of the microbial community (Blanc *et al.*, 2006; Brondani *et al.*, 2022; Djigal *et al.*, 2004, Djigal *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2022; Xiao *et al.*, 2010). These changes in microbial structure can influence key nutrient cycling functions

(Djigal *et al.*, 2004, Djigal *et al.*, 2010), enhancing enzymatic activities such as phosphatases (involved in phosphorus cycling) and enzymes associated with denitrification (Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; García-Sánchez *et al.*, 2021; Irshad & Yergeau, 2018; Jiang *et al.*, 2017; Rehman *et al.*, 2018). Ultimately, both direct and indirect pathways contribute to increasing the availability of essential nutrients like N and P in the soil, benefiting plant health and productivity by improving nutrient uptake and plant growth.

Nematode life strategies further modulate these processes. Depending on their classification (*i.e.*, cp classes), nematodes may forage on different food sources or exploit them at varying rates, thereby influencing their impact on soil nutrient availability and interactions with microorganisms (Anderson & Coleman, 1981; Moon *et al.*, 2022; Standing *et al.*, 2006). Opportunistic nematodes, such as cp1 nematodes, are particularly effective in nutrient-rich environments, where their ability to reproduce rapidly and take advantage of abundant food sources could accelerate bacterial growth and intensify nutrient cycling, often leading to short-term peaks in nutrient availability. In contrast, more conservative nematodes, such as cp2 species, thrive in resource-limited environments by promoting the maintenance of microbial biomass. These nematodes could contribute to stabilizing nutrient cycling through a slower and more sustained release of nutrients, thus ensuring the long-term functioning of ecosystems. By balancing the rapid renewal of nutrients with the conservation of nutrient stocks, the diversity of life strategies of nematodes could play a crucial role in regulating nutrient dynamics in soils.

While N mineralization is well studied (Cabrera *et al.*, 2005; Elrys *et al.*, 2021; Ferris *et al.*, 1998; Postma-Blaauw *et al.*, 2005), direct approaches to assess P biological cycling are limited, and often rely on isotopic tracers (Di *et al.*, 1997; Ranoarisoa *et al.*, 2018). Numerous studies have demonstrated that biological activity facilitates the cleavage of P-O bonds and the incorporation of O atoms from water into phosphate, which is negligible in the absence of biological activities (Tamburini *et al.*, 2012). Two primary enzyme-mediated processes have a significant effect on the $\delta^{18}\text{O-P}$ signature. Firstly, the intracellular turnover of P, regulated by the enzyme inorganic pyrophosphatase, leads to the complete exchange of the four O atoms in phosphate with those from water. This reaction results in a temperature-dependent isotopic equilibrium between phosphate and water (Chang & Blake, 2015; Longinelli & Nuti, 1973). Secondly, the intra- and extracellular phosphatase enzymes incorporate one or two O atoms from water into the phosphate released during the breakdown of organic P compounds, such as phosphomono- and diesters. During the hydrolysis of a phosphomonoester, a single O atom is incorporated, while two O atoms are incorporated during the hydrolysis of a phosphodiester. These O incorporation processes are associated with an enzyme-specific fractionation effect. Most phosphatase enzymes exhibit a negative fractionation factor, resulting in the release of

phosphate with a depleted $\delta^{18}\text{O-P}$ signature (Liang & Blake, 2006b; von Sperber *et al.*, 2014; von Sperber *et al.*, 2015). It has been hypothesized that different metabolic status of microbial communities, *i.e.*, stressed, dormant or actively growing, can be reflected in the $\delta^{18}\text{O-P}$ of the microbial P (Lis *et al.*, 2019; Pistocchi *et al.*, 2020; von Sperber *et al.*, 2023). By labelling the soil water with ^{18}O and looking at the O atoms incorporation into the targeted P pool, one can disentangle the contribution of the two main enzyme-mediated process to P pool recycling (Pistocchi *et al.*, 2020; Siegenthaler *et al.*, 2020). Therefore, the $\delta^{18}\text{O-P}$ could provide insights into the biological processes involved in the recycling of P from organic P sources by microbial communities under the influence of bacterial-feeding nematodes.

In this study, we investigated the effect of two distinct bacterial-feeding nematodes, *Brevibucca* and *Acrobeloides*, on the mineralization of organic P and N in a low-P sorbing soil. Our aim was to identify the mechanisms by which nematode grazing rules the microbial mineralization of organic P and N. Specifically, we expected a stronger influence of cp1 nematodes on soil nutrient availability in the short term, and of cp2 nematodes in the long run.

2. Material and Methods

2.1. Site description and soil sampling

The soil used in this study was collected from the INRAE Pierroton experimental site in Cestas, Southern France (44° 44' 30" N, 0° 46' 59" E, altitude 58 m). Top soil (0-15 cm) was sampled on April 14th and October 24th, 2022. The plot has been fertilized annually with superphosphate at a rate of 10 kg P ha⁻¹ year⁻¹ since 1995. Fescue has been cultivated in the plot since 2019, replacing maize, which had been grown since 1995. Classified as a cultivated Podzol, the soil has a sandy texture, a pH in water of 6.7, a C:N ratio of 23.5, and contains 2.39 g kg⁻¹ of total N. The soil exhibits very low levels of bicarbonate-extractable and resin-extractable inorganic P, as well as organic P, amounting to 2.88 mg kg⁻¹, 0.33 mg kg⁻¹ and 0.09 g kg⁻¹ respectively.

2.2. Soil preparation

Following sampling, the soil was kept at 4 °C until sieving at 2 mm and it was subsequently dried at room temperature for three days. The soil was then defaunated, by two autoclaving cycles, each lasting 30 min at 121 °C, at 35% soil moisture, with a 72-hour interval between cycles. The nematode-free soil was then dried in an oven at 60°C for 48 h and 200 g was evenly distributed into sterile 500-mL glass jars, each constituting a replicate microcosm. The soil was then re-moistened with 20 ml of a microbial suspension to reinoculate the native soil microorganisms that may have declined during defaunation. To obtain the microbial suspension, 400 g fresh soil were suspended in 2 L of demineralized water and then allowed

to settle for 30 minutes. The suspension was filtered twice through a 45 µm filter, followed by a single filtration using a 20 µm filter, before being passed through a Baermann device to retain the nematode eggs. The absence of nematodes in the suspension was confirmed by observing 5 ml of the suspension under a binocular microscope. After adding the microbial suspension, the microcosms were pre-incubated for 7 days at 24 °C in the dark to allow the microbial community to grow.

2.3. Nematode species

Two bacterial-feeding nematode species exhibiting contrasting life history trait values were selected: *Brevibucca* sp. (Goodey, 1935) (strain SB261, cp1) and *Acrobeloides butschlii* (de Man, 1884) (strain DWF1107, cp2). The strains were acquired from the Caenorhabditis Genetic Center (<https://cgc.umn.edu/>) and the Laboratoire Evolution des Caenorhabditis (Institut de Biologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris, France). All nematodes were maintained on *Escherichia coli* (strain OP50) cultivated on agar (10 g/L) with TSB (3 g/L) supplemented with cholesterol (final concentration 5 µg/L) at 24 °C in the dark. Following the multiplication process, the nematodes were collected from several Petri dishes using sterile deionized water and transferred to a sterile Petri dish-modified Baermann device (Rodriguez-Kabana & Pope, 1981). After 48 h of active extraction in the dark, the nematodes were collected in water. This step was necessary to remove the eggs. The nematodes were then washed with sterile deionized water, centrifuged at 4,000 rpm for 5 min, and resuspended in sterile deionized water. This washing process was repeated three times to ensure the nematodes were thoroughly cleaned. The final solution was then diluted with sterile water to inoculate 10 individuals per gram of dry soil in 1 ml.

2.4. Experimental design and sampling

Three distinct biological treatments with 10 replicates each were defined and studied across three separate sampling dates: a control treatment without nematodes, a treatment containing the nematode species *Acrobeloides*, and a treatment containing the nematode species *Brevibucca*. After the initial pre-incubation period, 1 ml of nematode solution was introduced into 20 ml of the nutrient solution that had been prepared using enriched ¹⁸O water. The nutrient solution poured into each jar contained 47.6 mM glutamate, 16.7 mM phytate, 9.3 mM MgSO₄·7H₂O, 18.6 mM CaSO₄, 200 µg.L⁻¹ thiamine hydrochloride, 2.3 ml.L⁻¹ 1% Fe citrate and 1 ml.L⁻¹ solution of micronutrients (Morizet & Mingeau, 1976). Phytate had been previously prepared in a sterile deionized water solution, adjusted to pH 7.5 with 6 N HCl, and filtered at 0.2 µm. The solution provided 0.066 mg of N-glutamate and 0.31 mg of P-phytate per gram of dry soil. The labeling solution was prepared with 98% ¹⁸O-enriched water (Sercon Limited, Crewe, United Kingdom) the final δ¹⁸O in the labeling water was 34.30‰. A total of 90 glass

jars were set up and were incubated at 24 °C in the dark for the 50-days duration of the experiment. To simulate the rhizodeposition inputs that would occur in a natural pine forest ecosystem, a solution containing a mixture of C compounds, including glucose [23.0 mM], fructose [21.9 mM], and sucrose [12.1 mM], was prepared and 1 ml of this solution was applied weekly via pipette to the center of each microcosm. This approach was designed to replicate the concentration gradient observed in natural rhizodeposition processes (Shi *et al.*, 2011). The solution was sterilized by autoclaving to prevent contamination and was stored in a freezer until needed.

2.5. Chemical and biological analyses of the soil

Soil samples were collected at 14 days, 28 days, and 50 days to characterize the temporal dynamics of the microbial communities and of nematode populations.

2.5.1. Soil properties and phosphatase activity

Soil gravimetric water content (g of water per 100 g dry soil) was measured after oven-drying for 48 h at 105 °C. Total mineral N was extracted from the soil samples using the method described by Bremner & Mulvaney (1983). For each sample, 2 g of soil were combined with 20 ml of 1 M KCl solution, then stirred for 1 h on a rotary shaker. The suspensions were subsequently filtered through 0.2 µm filters, and the extracts were quantified for nitrate (NO₃⁻) and ammonium (NH₄⁺) concentrations using continuous flow analysis. Dissolved organic C (DOC) and N (DON) were quantified by extracting 10 g of dry soil with 40 ml of 0.5 M K₂SO₄ for each sample. The mixture was agitated on a rotary shaker for 1 h and then filtered through 0.2 µm filters. Quantification was performed using a high-temperature combustion TOC/TN analyzer.

Available inorganic P concentration (sodium bicarbonate extractable Pi, P Olsen) was determined using the method described by Olsen *et al.* (1954, see Waithaisong *et al.*, 2020 for complete procedure). Microbial P biomass (P_{mic}) was determined using the hexanol fumigation-extraction method, as described by Bünemann *et al.* (2004). Briefly, ion exchange resins were pre-treated with a 0.5 M NaHCO₃ solution and then added to 50 ml tubes containing 1 g of fresh soil and 30 ml of deionized water. Two tubes were prepared per sample, one with water to determine resin-extractable P (P_{res}) and one receiving also 1 ml of hexanol, a biocide, to determine hexanol-extractable P (P_{hex}). The tubes were shaken at 160 rpm for 16 h at room temperature under natural light. After shaking, the resins were rinsed and transferred into new 50 ml tubes containing 30 ml of a 0.1 M NaCl and HCl solution. This mixture was stirred for 2 h at 160 rpm to elute the adsorbed P from the resin. The concentration of P in each P fraction (P Olsen, P_{resin} and P_{hex}) was determined colorimetrically (UV-1800, Shimadzu, Canby, United States) using the malachite green method (Rao *et al.*, 1997). P_{mic} was calculated by subtracting

the P content of unfumigated soils (P_{res}) from that of fumigated soils (P_{hex}). The resulting value was then adjusted using the correction coefficient $kE = 0.4$ to determine the total extractable P after fumigation (Brookes *et al.*, 1982). Soil phosphatase enzymatic activity, especially Michaelis-Menten constant (K_m) and maximum velocity (V_{max}), was measured on day 28 using fluorogenic methods with 4-methylumbelliferone-Phosphate (MUP) according to Turner (2010) and following German *et al.* (2011) recommendations.

2.3.2. Oxygen isotopic values in soil water and phosphate

Oxygen isotopic values in phosphate from microbial P and in soil water were quantified at days 14 and 50. The first step was to extract P from the microbial biomass using hexanol (P_{hex}) following the procedure described above. Adjustments were made to the sample size, resin quantity, and hexanol volume to extract the amount of P required for the subsequent isotopic analysis according to Tamburini *et al.* (2018). The sample size was increased to 100 g of dry soil, maintaining a 1:15 solid-to-liquid ratio. Despite these adjustments, the P concentrations of the extracts were still too low for the subsequent analyses. Hence, a phosphate solution of known isotopic composition was added to each sample at a rate of 10.66 μmoles to enable the isotopic analyses. For P_{res} we did not proceed to P addition, due to the very low concentrations, which did not allow a proper quantification of the isotopic values.

The P_{hex} extracts were then concentrated using the MAGIC method (Karl & Tien, 1992), before being purified following the protocol described by Tamburini *et al.* (2010) and modified by Pistocchi *et al.* (2014). Purified phosphate in the form of Ag_3PO_4 was weighed into silver capsules, with two or three analytical replicates each containing 250–300 μg of Ag_3PO_4 and a small amount of glassy carbon powder. The samples were then analyzed using a thermal conversion elemental analyzer (vario PYRO cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Langenselbold, Germany), coupled to an IsoPrime 100 isotopic ratio mass spectrometer at the Laboratory of the Plant Nutrition Group (ETH Zürich). In each analytical run, repeated measurements of an internal Ag_3PO_4 standard (Acros Organics, Geel, Belgium, $\delta^{18}\text{O} = 14.2$ ‰), two international benzoic acid standards (IAEA 601: $\delta^{18}\text{O} = 23.1$ ‰, IAEA 602 $\delta^{18}\text{O} = 71.3$ ‰), and in-house reference standards were included to correct for instrumental drift and to enable calibration. The $\delta^{18}\text{O}$ composition is expressed using the delta notation expressed as parts per thousand deviation from the VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water standard). The $\delta^{18}\text{O}$ -P value of the microbial phosphorus pool is hereafter denoted as: $\delta^{18}\text{O}$ - P_{mic} . Soil water was quantitatively extracted by centrifugation extraction (Orlowski *et al.*, 2013) for each soil sample. The oxygen isotopic composition of soil water ($\delta^{18}\text{O}_w$) was measured by equilibration with CO_2 using a gas bench (Thermo Scientific GasBench II) connected to an isotope ratio mass spectrometer (Thermo Scientific Delta V plus) at HydroSciences,

Montpellier (<http://www.hydrosciences.org>). Calibration was performed using the international standards SMOW (Standard Mean Ocean Water), SLAP (Standard Light Antarctic Precipitation), and GISP (Greenland Ice Sheet Precipitation), distributed by the International Atomic Energy Agency. As for $\delta^{18}\text{O-P}$, the results are reported in the standard delta notation relative to the VSMOW.

The oxygen isotopic composition of phosphate in the P_{mic} pool ($\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$), was calculated with a mass balance equation:

$$\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}} = (\delta^{18}\text{O-P}_{\text{hex}} - (\delta^{18}\text{O-P}_{\text{added}} * f)) / (1 - f) \quad (1)$$

where $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{hex}}$ (‰) is the $\delta^{18}\text{O-P}$ measured in the P_{mic} pool, $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{added}}$ is the $\delta^{18}\text{O-P}$ of the P added to obtain the necessary amount of P to perform the isotopic analyses and f the proportion of P added relative to the total amount of P measured in the microbial biomass.

The expected $\delta^{18}\text{O-P}$ of phosphate at isotopic equilibrium resulting from the complete intracellular cycling of P (pyrophosphatase effect) was calculated for each sample by rearranging the equation from Chang and Blake (2015):

$$\delta^{18}\text{O-P}_{\text{eq}} = e^{(14.43/T + 26.54/1000)} * (\delta^{18}\text{Ow} + 1000) - 1000 \quad (2)$$

where T is the temperature during the incubation and $\delta^{18}\text{Ow}$ (‰) is the measured oxygen isotopic composition of soil water. To estimate the contribution of the dominating enzymatic reaction (*i.e.*, mineralization by phosphatase or P turnover regulated by pyrophosphatase), we subtracted the $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$ to $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{eq}}$ (Distance to $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{eq}}$). Finally, we calculated the amount of oxygen from labelled soil water that was incorporated into the phosphate molecules of the P_{mic} pool over time. The oxygen incorporation was determined by calculating the slope of the straight line between two points in the $\delta^{18}\text{Ow}$ - $\delta^{18}\text{O-P}$ plot (Liang & Blake, 2006):

$$O \text{ incorporation} = (\delta^{18}\text{O-P}_t - \delta^{18}\text{O-P}_{t_0}) / (\delta^{18}\text{O-P}_{W_t} - \delta^{18}\text{O-P}_{W_{t_0}}) * 100 \quad (3)$$

Where $\delta^{18}\text{Ow}_t$ and $\delta^{18}\text{Ow}_{t_0}$ are of soil water and $\delta^{18}\text{O-P}_t$ and $\delta^{18}\text{O-P}_{t_0}$ are the oxygen isotopic compositions of phosphate in a given pool at time point t and at day 0, respectively. O atoms incorporation of 25% or 50% indicate that, overall, one out of four or two out of four oxygen atoms in the phosphate ion, respectively, are derived from water (phosphomono- or diesterase effect). In contrast, 100% oxygen incorporation indicates that all four oxygen atoms of the phosphate ion originate from water (inorganic pyrophosphatase effect).

2.5.3. Soil nematode analyses

Nematodes were extracted from 40 g of soil using a Baermann device immersed in distilled water for 48 hours (Rodriguez-Kabana & Pope, 1981). The water from the cups was recovered, and the nematodes in a 500 μL aliquot extracted from the solution were counted

under a binocular microscope. The density of nematodes was then calculated based on the total volume of the nematode solution.

2.5.4. Soil microbial analyses

The extraction and library construction of bacterial DNA were conducted by ADNId laboratory Qualtech group in Montpellier, France (<https://www.adnid.fr/>). The total genomic DNA was extracted from a 0.250 g soil using the Nucleospin Soil Kit (Macherey–Nagel, Germany) following the manufacturer's instructions. Bacterial communities were characterized using the primers 806R GGACTACNNGGGTATCTAAT and 341F CCTAYGGGRBGCASCAG, targeting the variable region V3-V4 of the 16S rRNA gene. PCR amplification was conducted in a 15 µL total volume with 1X master mix, Type-it Microsatellite PCR Kit, 0.13 µM of each primer, and 2 µL of tenfold dilution genomic DNA. The conditions included an initial phase at 95 °C for 5 min, followed by 35 cycles consisting of: denaturation at 95 °C for 30 s, annealing at 55 °C for 1 min, extension at 72 °C for 30 s, and a final step at 60 °C for 30 min. PCR amplifications were confirmed by electrophoresis migration on a 1.5% agarose gel, and the PCR products were subsequently purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). Each amplified DNA sample was then tagged using the Nextera XT DNA Library Prep Kit (Illumina Inc., San Diego, CA) through a second PCR reaction. Tagged PCR products were purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano) and quantified with the Tecan Nanoquant spectrometer. Equal amounts of DNA for each sample were pooled and then cleaned again with the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). The DNA library was evaluated using the Fragment Analyzer from Advanced Analytical and quantified with SYBR Green-Quantitative Polymerase Chain Reaction on real-time PCR. The DNA library was sequenced using 2 × 250-bp technology and V2 chemistry on an Illumina Miseq instrument (Illumina Inc., San Diego, California, USA). The demultiplexed amplicon data underwent processing through the FROGS3.2 (Escudié *et al.*, 2018) galaxy hosted pipeline at the Genotoul platform. After quality filtering, R1 and R2 sequences were merged with a mismatch rate of 0.1 and a minimum size of 420 bp. The analysis involved clustering the sequences into operational taxonomic units (OTU) using swarm implemented in FROGS3.2 with a maximum difference between sequences in each aggregation step set at 1 (Mahé *et al.*, 2014). Chimeric sequences were identified and removed from the dataset using the tool vsearch (Rognes *et al.*, 2016). Taxonomic classification was assigned to OTUs seed sequences by aligning them to the 16S database SILVA138.1 (Quast *et al.*, 2012). Multiple alignments of OTUs were carried out using Mafft (Kato & Standley, 2013), and a rooted phylogenetic tree was generated with FastTree (Price *et al.*, 2009) and the Phangorn R-package (Schliep *et al.*, 2021). The Biom file, computed tree, and additional metadata were combined to create a phyloseq object for statistical analyses (McMurdie &

Holmes, 2013). Contaminant controls (blank extraction and PCR) were utilized to eliminate contaminants from the dataset. The taxa frequency was aggregated at the genus level, and the lowest level of taxonomic definition was used when genus was not available.

2.6. Statistical analysis

Statistical analyses were conducted using RStudio v1.4.1103 (Team, 2019). Response variables that did not exhibit a normal distribution (P Olsen, P_{res}) underwent logarithmic transformation to satisfy the assumptions required for parametric testing. The effect of nematode species, of the sampling date as well as the interaction between nematode species and sampling date on response variables was assessed with a general linear model. When a significant effect was detected, pairwise comparison tests were conducted using the 'emmeans' function from the *emmeans* package, with Tukey's method applied to adjust for multiple comparisons (Lenth & Lenth, 2018). A large variability was observed between the sampling dates for nematode density, an additional GLM was performed on the variable for each date to determine if significant differences existed among the three treatments. The statistical values of the model are provided directly in the text. Additionally, a Pearson correlation test was performed to assess the relationships between key soil characteristics and nematode density at the time of sampling. The effect of nematodes on the composition of the soil bacterial community was assessed using Nonmetric Multidimensional Scaling with a stable solution, performed using the 'metaMDS' function from the *vegan* package v2.6.2 (Oksanen *et al.*, 2013). We used the Bray-Curtis distance to compute dissimilarity in bacterial taxonomic composition. Additionally, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), based on Euclidian distance, was employed to partition the distance matrices according to the nematode treatments, using the 'adonis2' function from the *vegan* package. Furthermore, the significant associations between bacterial taxa and nematode treatments were assessed using the 'multipatt' function from the *indicspecies* package version 1.7.12 (De Caceres *et al.*, 2010; Dufrêne & Legendre, 1997).

3. Results

3.1. Nematode density

The nematode densities in the control on days 14 and 28 were less than 1 individual per gram dry soil, suggesting effective defaunation. However, a resurgence of native soil nematodes was observed in several samples on day 50, with two over the ten microcosms excluded from the analysis due to nematode abundances greater than 15 individuals per gram of dry soil.

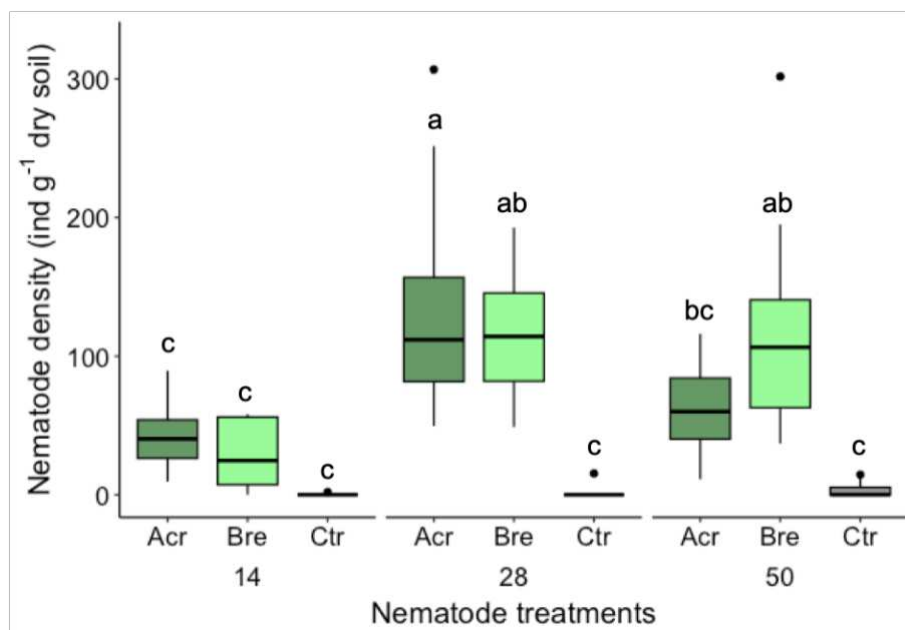


Figure 29. Nematode density (number of individuals per g of dry soil) according to nematode treatments and microcosm sampling date (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison.

Table 9. Results of statistics (general linear model, GLM).

Variables	Nematode species		Incubation duration		N*D	
	F	p-value	F	p-value	F	p-value
Nematode density	32.92	***	4.37	***	5.61	***
DOC	26.78	***	3.02	n.s.	0.18	n.s.
DON	26.49	***	1.11	n.s.	0.59	n.s.
NH ₄ ⁺	67.13	***	0.99	n.s.	0.67	n.s.
NO ₃ ⁻	0.96	n.s.	27.36	***	0.78	n.s.
P Olsen	1.37	n.s.	5.20	**	1.59	n.s.
P _{res}	1.64	n.s.	16.19	***	3.83	**
P _{mic}	0.61	n.s.	28.27	***	1.58	n.s.
δ ¹⁸ O-P	7.36	**	0.02	n.s.	1.88	n.s.
Km	2.09	n.s.				
V _{max}	8.25	***				
¹⁸ O incorporation	3.55	*	0.12	n.s.	2.01	n.s.
Distance to δ ¹⁸ O-Peq	19.02	***	125.51	***	2.64	n.s.

The nematode identity and the incubation duration, as well as their interaction, had a significant effect on nematode population density (**Table 9**). After 14 days of incubation, considering all observations, no significant difference was found in nematode abundance. However, the additional GLM analysis performed on each date revealed a statistically significant difference in nematode densities among the three treatments ($F = 10.98$, $p\text{-value} < 0.001$). Specifically, nematode density in the control group was significantly lower compared to the two nematode treatment groups (29.6 ± 24.6 and 41.4 ± 25.1 individuals g^{-1} dry soil, respectively) (**Figure 29**). On day 28, a significant increase in the densities of *Brevibucca* and *Acrobeloides* was observed (116.58 ± 47.12 and 136.28 ± 83.29 individuals g^{-1} dry soil, respectively). The supplementary GLM analysis performed on nematode densities among the three treatments within each sampling date corroborated this finding. Finally, the population of *Brevibucca* remained similar between days 28 and 50 (120.58 ± 70.50 individuals g^{-1} dry soil) while a significant decline in the population of *Acrobeloides* was observed on day 50 (62.97 ± 31.52 individuals g^{-1} dry soil). However, when analyzing the three treatments independently from the rest of the dataset, the results indicate that nematode density in the *Brevibucca* treatment is significantly higher compared to the *Acrobeloides* and the control treatments ($F = 12.00$, $p\text{-value} < 0.001$).

3.2. Nitrogen pools and labile carbon in soil

DOC was significantly influenced by nematode identity (**Table 9**). On day 14, the DOC in soil with *Acrobeloides* was approximately 31% lower than in the control treatment, while values for *Brevibucca* did not significantly differ from the control (**Figure 30.A**). On day 28, DOC concentration in the control treatment was around 49% higher than in the presence of *Acrobeloides* and *Brevibucca*. However, by day 50, no significant differences were observed between biological treatments. Additionally, incubation duration did not significantly alter DOC values within each biological treatment. Negative correlation was found between soil DOC concentration and nematode density ($r = -0.30$, $p\text{-value} < 0.01$). As for DOC, DON was significantly affected by nematode identity (**Table 9**). Compared to the control soil, only the presence of *Acrobeloides* significantly increased DON concentrations by 64% and 45% after 14 and 50 days of incubation, respectively (**Figure 30.B**). However, at day 28, no significant difference was observed between treatments (**Figure 30.B**). Throughout the experiment, DON concentrations remained similar with those observed on day 14 and were positively correlated to nematode density ($R = 0.49$, $p\text{-value} < 0.001$). Nematode identity influenced the NH_4^+ content in soil (**Table 9**), while neither the incubation duration nor the combined effect of these factors had a significant impact. During the whole duration of the incubation, the lowest concentrations of NH_4^+ were found in control soils. On day 14, the nematodes increased soil NH_4^+ levels by a factor of about 4 compared with the control (x 4.4 for *Acrobeloides* and x 4.1

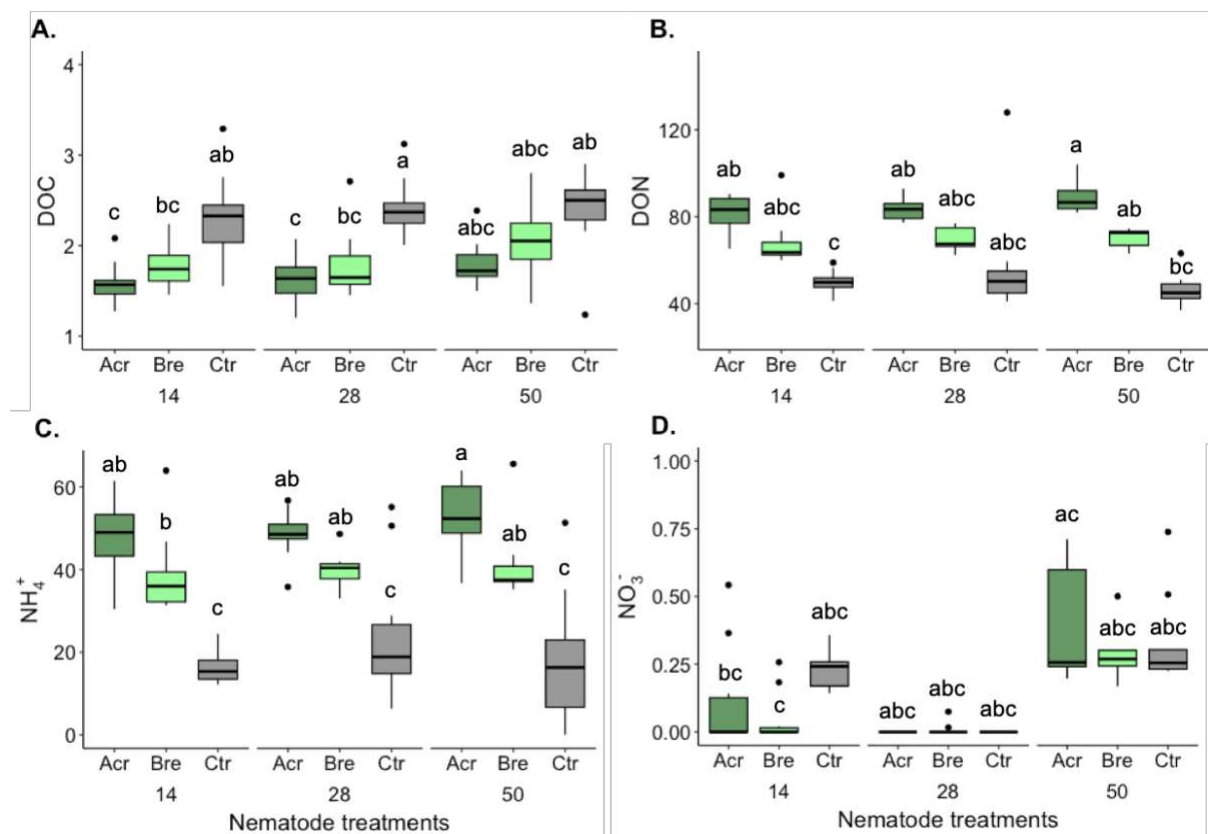


Figure 30. Dissolved organic C (A), dissolved organic N (B), ammonium-N (C) and nitrate-N (D) content in mg of C or N per Kg of dry soil according to nematode treatments and incubation duration (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison.

for *Brevibucca*). However, the identity of the nematodes did not induce a significant difference (**Figure 30.C**). By days 28 and 50, soils with nematodes maintained similar NH_4^+ levels to those on day 14, which remained elevated compared to the control. Incubation duration did not cause significant changes within any treatment. Furthermore, NH_4^+ content was positively correlated with nematode density ($r = 0.39$, $p\text{-value} < 0.001$). Moreover, the analysis showed that incubation duration significantly affected soil NO_3^- content, with nematode identity and the interaction between nematode identity and incubation duration also influencing this variable (**Table 9**). However, there were no significant differences between treatments (**Figure 30.D**). Additionally, no correlation was found between nematode density and NO_3^- content.

3.3. Soil phosphorus pools and $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$

The incubation duration, and its interaction with nematode identity, had a significant effect on the observed content of P Olsen in the soil during the experiment (**Table 9**). At 14 and 28 days of incubation, the P Olsen content in the presence of both *Acrobeloides* and *Brevibucca* did not significantly differ from the control (**Figure 31.A**). On day 50, *Brevibucca* treatment did not differ from the control nor the *Acrobeloides* treatment. However, P Olsen content in the control treatment was 46% higher to the P Olsen content in the *Acrobeloides* treatments. Concerning, soil P_{res} content was significantly affected by incubation duration as the interaction between duration and nematode species (**Figure 31.B**). However, no significant difference was found across the entire experiment for P_{res} , except in the presence of *Acrobeloides* compared to control treatments at day 28, representing a 51% increase in P_{res} content in the *Acrobeloides* treatment relative to the control. Furthermore, P_{mic} pool was not significantly affected by the identity of the nematodes or their interaction with incubation duration (**Table 9**). However, the duration of incubation itself had a significant influence on P_{mic} (**Table 9**). Across the incubation period, the treatments with nematodes did not differ from the control (**Figure 31.C**). Notably, in the control treatment, P_{mic} decreased by 86% after 28 days of incubation compared to day 14. Subsequently, by day 50, P_{mic} had increased to approximately 10-fold the level observed at day 28. Finally, the results indicated a significant effect of nematode species on $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ values, while the effect of incubation duration or its interaction with nematode identity was not significant (**Table 9**). At day 14, there were no differences in $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ across all treatments (**Figure 31.D**). However, by day 50, $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ in the presence of *Brevibucca* showed an increase of approximately 55% compared to the control. A positive correlation was observed between nematode density and $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ ($R^2 = 0.55$, $p\text{-value} < 0.01$), while no significant correlations were found between nematode density and P Olsen, P_{res} , or P_{mic} .

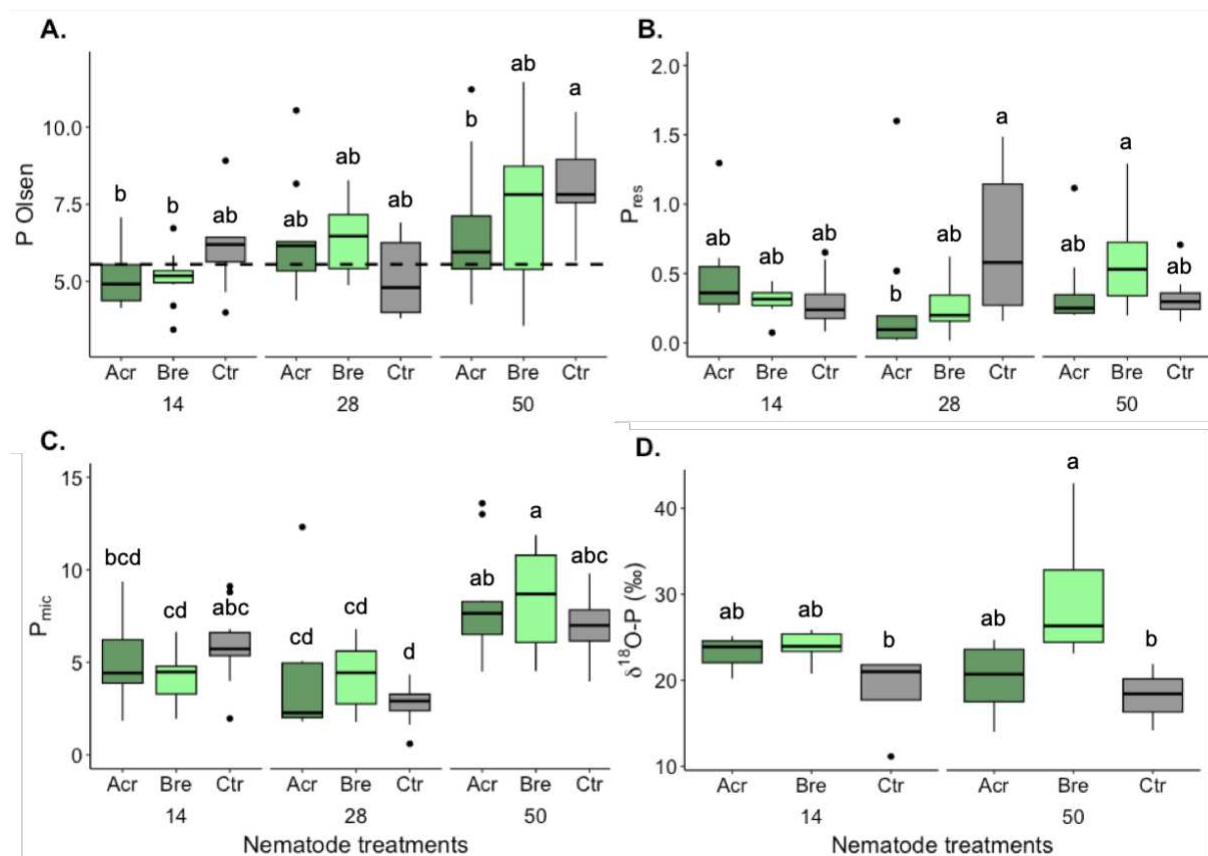


Figure 31. P Olsen (A), Pi resin (B), microbial P biomass (C) content in soil, expressed in mg kg⁻¹ of dry soil, and δ¹⁸O of microbial P biomass (D), expressed in ‰, according to nematode treatments and incubation duration (14, 28 and 50 days). The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 10). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Black dashed line indicated soil P Olsen initial amount and different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison.

3.4. Phosphatase activity

At day 28, no effect of nematode identity was observed on the Michaelis-Menten constant (K_m) of the phosphatase activity (**Figure 32.A**). However, a significant effect of nematode identity on the maximum velocity (V_{max}) was found (**Table 9**). The control treatment exhibited values that were approximately 109% higher than in the presence of *Acrobeloides* and 125% higher compared to *Brevibucca* (**Figure 32.B**). No significant correlation was found between nematode abundance and K_m , whereas a negative correlation was observed for V_{max} ($r = -0.66$, $p\text{-value} < 0.01$).

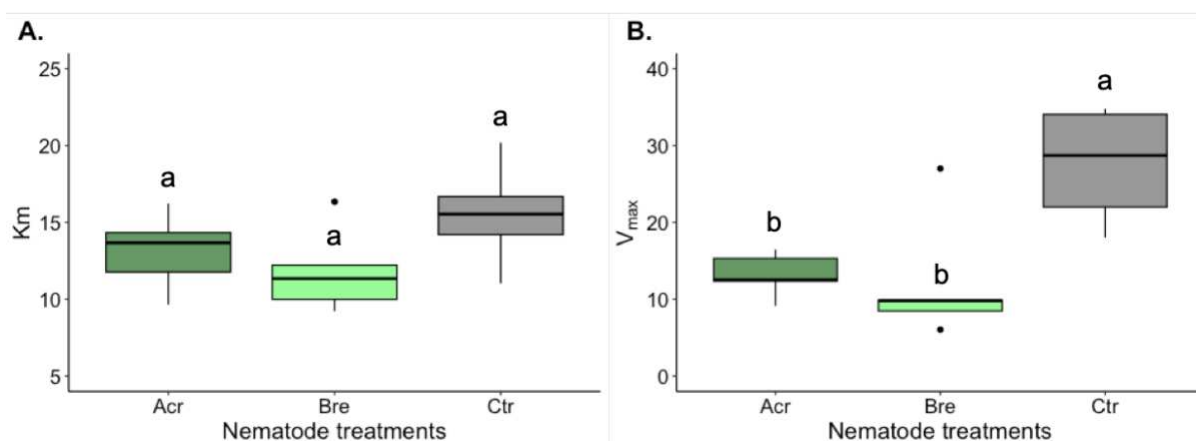


Figure 32. K_m (**A**) and V_{max} (**B**) of soil phosphatases according to nematode treatments after 28 days of incubation. The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers ($n = 5$). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison.

3.5. ^{18}O incorporation and $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{mic}$ distance to $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{eq}$

A significant effect of nematode identity was observed on ^{18}O incorporation, whereas incubation duration and the interaction between these factors did not show significant effects (**Table 9**). At day 14, no differences were noted across the treatments. However, by day 50, the presence of *Brevibucca* resulted in approximately a 320% increase in ^{18}O incorporation compared to the control (**Figure 33.A**). Both nematode identity and incubation duration also influenced the $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{mic}$ distance to the isotopic equilibrium ($\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{eq}$) (**Table 9**). At day 14, the control treatment exhibited slightly lower values than the nematode treatments, though this difference was not statistically significant (**Figure 33.B**). By day 50, the $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{mic}$ distance to $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{eq}$ was significantly reduced in the presence of *Brevibucca* compared to the control,

however, no significant differences were observed between the *Acrobeloides* and *Brevibucca* treatments, or between *Acrobeloides* and the control treatment (**Figure 33.B**). Additionally, a positive correlation was found between nematode density and both ^{18}O incorporation and the $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ distance to $\delta^{18}\text{O}\text{-Peq}$ ($r = 0.74$, $p\text{-value} < 0.001$ and $r = 0.78$, $p\text{-value} < 0.001$, respectively).

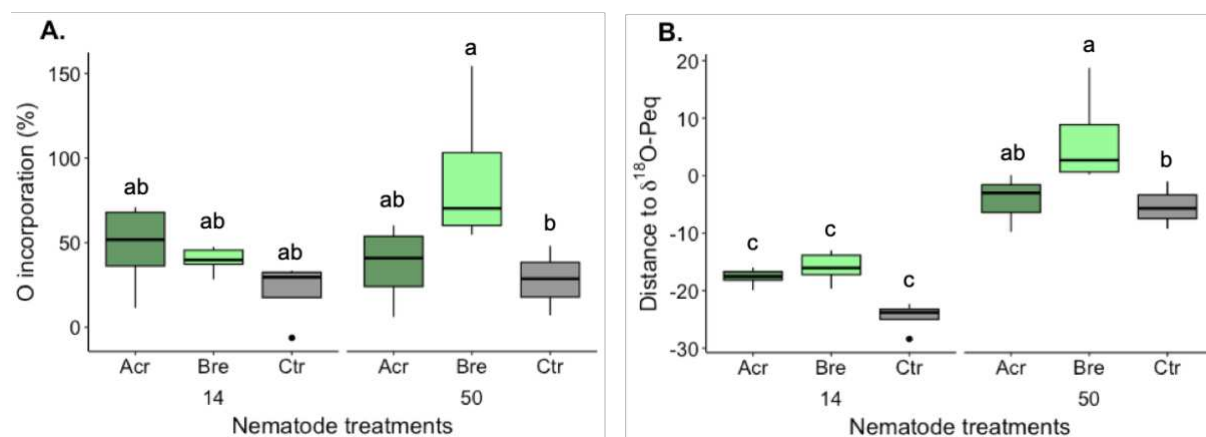


Figure 33. Incorporation of ^{18}O in P_{mic} (**A**) and distance to $\delta^{18}\text{O}\text{-Peq}$ (**B**) according to nematode treatments after 14 and 50 days of incubation. The presented values represent the median of the experimental data. The lower and upper quartiles depict the 25th and 75th percentiles of the data, respectively, and the dots indicate outliers (n = 5). Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 2 species of nematodes added: « Bre »: *Brevibucca* sp. (light green); « Acr »: *A. butschlii* (dark green). Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Different letters (a, b and c) indicate the results of pairwise comparison tests, carried out using the Tukey method to adjust for multiple comparison.

3.6. Bacterial community composition

The soil bacterial community composition was altered by experimental treatments over time, as revealed by the NMDS analysis (stress 0.14, **Figure 34**). The PERMANOVA demonstrated a significant effect of duration on the bacterial community ($F = 13.92$, $p\text{-value} < 0.001$). Bacterial communities associated with the presence of *Acrobeloides* and *Brevibucca* were more similar to each other compared to the bacterial community of the control at day 14 (**Figure 34**). Over time, the bacterial community associated with *Acrobeloides* tends to be more similar to the bacterial community in the control, and less similar to the one associated with *Brevibucca* (**Figure 34**). Our soil sample analysis did not detect the presence of *E. coli*, the bacteria used to breed the nematodes, which suggests that the nematode preparation procedure was effective in removing these bacteria. Furthermore, certain bacterial taxa were found to be significantly associated with specific nematode taxa (**Table 10**).

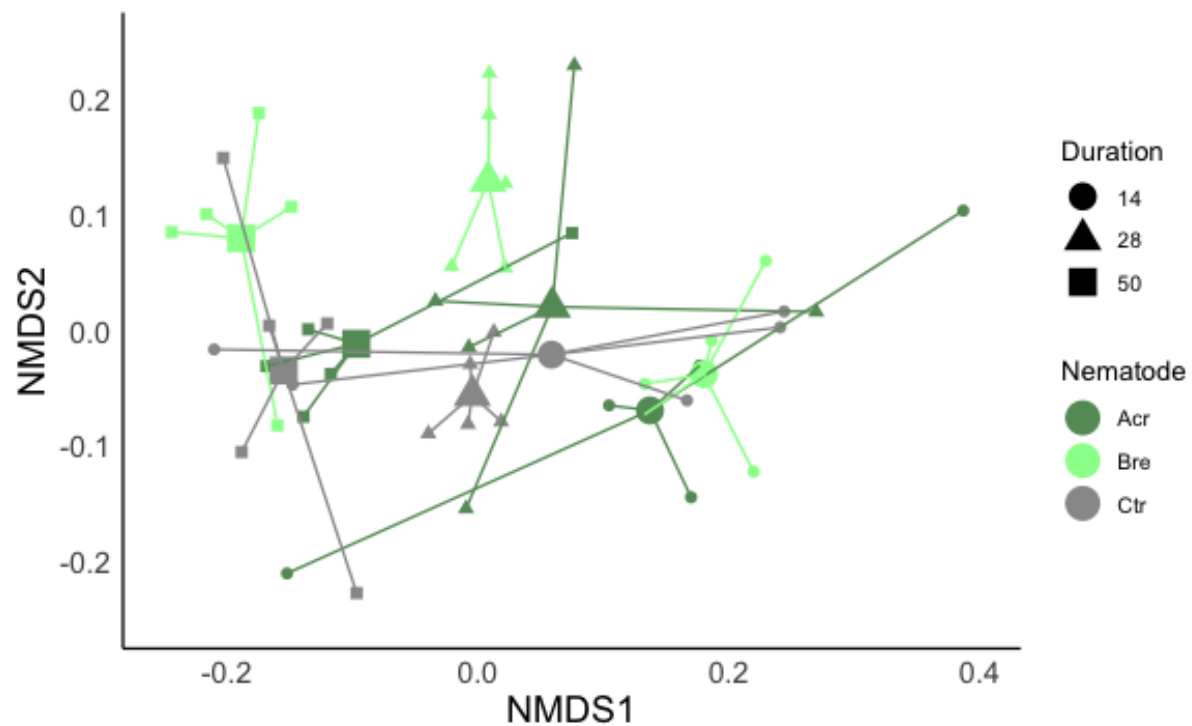


Figure 34. Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) with Bray-Curtis distance on soil bacterial composition. Clusters of individual scores by nematode treatments (Nematode) and incubation duration (Duration).

Table 10. Significant association (function 'multipatt' from 'Indicspecies' package) between the bacterial taxa occurrence and nematode species treatments.

Nematode	Duration	Bacterial taxa	Gram type	R2
Without nematode	28 + 50 50	<i>Dokdonella</i>	gram-	0.55*
		<i>Conexibacter</i>	gram+	0.68***
		<i>Kaistia</i>	gram-	0.61**
		<i>Legionella</i>	gram-	0.60**
		<i>Nevskia</i>	gram-	0.57*
		<i>Schlesneria</i>	gram-	0.55*
		Enterobacteriaceae	gram-	0.53*
		<i>Mycobacterium</i>	gram+	0.52*
		<i>Neochlamydia</i>	gram-	0.51*
<i>Acrobeloides</i>	14	<i>Paenarthrobacter</i>	gram+	0.62**
		<i>Sericytochromatia</i>	gram+	0.56*
		<i>Niastella</i>	gram-	0.53*
		<i>Tumebacillus</i>	gram+	0.50*
<i>Brevibucca</i>	28	<i>Sporolactobacillus</i>	gram+	0.67**
	28 + 50 50	<i>Sinomonas</i>	gram+	0.59**
		<i>Hyphomicrobium</i>	gram-	0.75***
		<i>Pseudonocardia</i>	gram+	0.64***
		Ethanoligenenaceae	gram+	0.62**
		<i>Oxobacter</i>	gram+	0.58*
		<i>Rhodopirellula</i>	gram-	0.57*

4. Discussion

4.1. Nematode population dynamics through incubation

Incorporating three sampling dates in this experiment allowed us to track the dynamics of the nematode populations. The life strategies of bacterial-feeding nematodes are well described (Bongers, 1990; Bongers, 1999; Bongers & Ferris, 1999; Ettema & Bongers, 1993). Nematodes from the cp1 class are colonizer species, described as enrichment opportunists, that rapidly increase in response to available C sources. In contrast, cp2 nematodes characterized as stress opportunists, tend to dominate when the carbon supply diminishes (Forge *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2017; Wasilewska, 1998). Contrary to our initial hypothesis, which predicted a faster establishment of cp1 *Brevibucca* nematodes and a long-term increase in cp2 *Acrobeloides* populations, both cp1 and cp2 nematode populations grew rapidly during the first two weeks after inoculation. The initial soil amendment with glutamate and phytate, along with the weekly addition of a carbon solution, likely created optimal conditions for bacterial growth—often limited by carbon availability in the soil (Demoling *et al.*, 2007). This proliferation of bacteria likely supported the rapid short-term development of both nematode species. By day 50, *Brevibucca* populations had stagnated, while *Acrobeloides* populations had collapsed. The rapid nematode growth observed earlier, on days 14 and 28, may have significantly reduced the available bacterial populations, leading to a decline in nematode numbers as their food source became scarce. Fluctuations in bacterial abundance have been shown to influence bacterivorous nematode populations, but the predator-prey dynamics observed here are more complex than the classic Lotka-Volterra model (Venette *et al.*, 1997; Zelenev *et al.*, 2004). When bacteria are grazed down to levels inaccessible to nematodes, predator populations tend to decline (Anderson & Kirchner, 2014). This pattern is consistent with our results, which align with previous studies showing that nematode populations typically experience a sharp decline after a peak in density (Sohlenius, 1969). However, rather than disappearing entirely, these populations tend to stabilize at lower levels.

A possible explanation for this stabilization could be density-dependent regulation, where nematode populations are maintained at lower levels once they surpass a certain threshold (Bouwman & Zwart, 1994; Moens & Vincx, 2000). Additionally, resource depletion can trigger nematodes to enter quiescent survival stages. For example, cp1 nematodes like *Brevibucca* can enter a developmental stage known as dauer larva, which can be difficult to distinguish from active nematodes during counting. The presence of dauer larvae may explain the observed reduction in nematode activity and their potential effect on phosphorus mineralization (Anderson & Kirchner, 1982). Although no significant differences in nematode population structure were detected on days 28 and 50, an intermediate sampling could have

revealed the presence of dauer larvae. Furthermore, nematodes can also adopt other survival strategies, such as "coiling," which allows them to persist in unfavorable environments (Treonis et al., 2000). Another phenomenon, endotokia matricida, where Rhabditid nematodes like *Brevibucca* give birth to juveniles inside the uterus, leading to maternal death, could also affect population dynamics (Johnigk & Ehlers, 1999). A key limitation of the Baermann funnel technique used in this study is that it only extracts active nematodes and dauer larvae. Therefore, nematodes in cryptic survival stages, or juveniles still inside the mother, would not have been counted, leading to potential underestimations of total population size.

4.2. Mineralization of organic N and P in soil

4.2.1. Phosphorus mineralization and phosphatase activity

During the first 28 days of incubation, the content of P Olsen and P_{res} remained largely stable across treatments, with the exception of a notable decrease in P_{res} in the control treatment at day 28. This suggests that the soil microbial community had not yet significantly mobilized or mineralized organic P sources during this early phase of the experiment. The lack of variation in P levels during the early stages of incubation suggests that the mechanisms by which the soil food web influences P cycling may require more time to become fully activated and expressed. However, by day 50, the overall increase in P Olsen concentration indicates that more substantial mineralization of organic P had occurred over time. This delayed response supports the idea that the soil food web's role in P mobilization and cycling may take longer to manifest (Cole et al., 1978). After 50 days of incubation, the *Acrobelloides* nematodes recycled 1.91% of the P added in the form of phytate, *Brevibucca* nematodes recycled 2.39%, and the control treatment showed a recycling rate of 2.85%. Similar rates of P recycling from a phytate source were observed for these two bacterivorous nematodes by Brondani et al. (2022). Interestingly, the lower P Olsen concentration observed in the *Acrobelloides* treatment compared to the control can be attributed to the decline in the *Acrobelloides* population between days 28 and 50. This suggests that the presence of *Acrobelloides* may have initially enhanced P mobilization, but their later decline reduced their influence, leading to decreased P Olsen concentrations in this treatment. Additionally, *Acrobelloides* exhibited limited organic P mineralization and low DOC levels, which may explain their minimal effect on organic P mineralization.

The P_{mic} remained relatively stable until day 28, except in the control treatment, when it declined compared to day 14. This decrease in P_{mic} in the control treatment suggests that the microbial community experienced some form of disruption or stress, potentially due to the depletion of readily available nutrients (Zelenev et al., 2005). The microorganisms had to consume rapidly the available P sources, leading to a depletion of these resources in the soil

and causing a temporary decline in their overall biomass (Chernov & Zhelezova, 2020). However, after 50 days of incubation, the P_{mic} increased substantially across all treatments, with the most pronounced increase observed in the control treatment, despite the lack of significant differences between them. The significant increase in P_{mic} observed in the control treatment compared to day 28 suggests that the enzymatic activity of the soil microorganisms played a crucial role in driving P mineralization processes. This allowed the microorganisms to not only access and assimilate the available organic P, but also release inorganic P that became detectable as an increase in P Olsen. Additionally, the population dynamics of soil nematodes appear to have influenced this process (Anderson *et al.*, 1981; Cole *et al.*, 1978; Zelenev *et al.*, 2004). Specifically, the decline in nematode abundance observed on day 50 likely reduced the grazing pressure they exerted on the microbial communities. As a result, the microbial populations were able to take advantage of this release from nematode grazing and experience enhanced growth and proliferation, further contributing to the observed surge in P_{mic} .

Regarding enzymatic properties, our results showed that the maximal velocity of phosphatase activity was 50% higher in the control treatment compared to the treatments with nematodes at day 28. Concerning the Michaelis constant, a slight decrease was observed in the nematode treatments, despite the absence of significant differences. This indicates that while the efficiency of the enzymes in catalyzing the transformation of organic P was sensibly similar across the different treatments, their overall activity was reduced in the presence of both nematode species. Our results, unsurprisingly, differ from those of other studies that reported a stimulation of phosphatase activity in the presence of bacterivorous nematodes (Djigal *et al.*, 2004a; Djigal *et al.*, 2004b; Irshad & Yergeau, 2018; Jiang *et al.*, 2017; Rehman *et al.*, 2018). In the presence of plants, nematodes stimulate microbial activity and enhance P cycling. The plants then absorb the available P, creating a demand for microbes to release more P from organic sources, which in turn increases phosphatase production. As a result, phosphatase activity rises in plant-microbe systems. However, in plant-free systems, like in our study, bacterivorous nematodes increase P availability for bacterial uptake. With sufficient P readily available, bacteria reduce their need to produce phosphatase, leading to a decrease in phosphatase activity. Moreover, the results we obtained could also be attributed to shifts in the composition of the microbial communities, potentially leading to a reduction in the abundance and activity of bacterial taxa capable of effectively solubilizing and mineralizing organic P compounds. Furthermore, the P_{mic} was lower in the control treatment compared to both treatments with nematodes, while the control treatment exhibited the highest rate of readily available P (P_{res}) compared to both nematode treatments. These observations suggest that the presence of bacterivorous nematodes may have altered the resource allocation

strategies of the microbial community. Specifically, the presence of nematodes may have led the microorganisms to allocate more resources towards biomass production rather than P mineralization, resulting in more active enzymatic activity and organic P mineralization within the microbial community when nematode predation was absent.

4.2.2. Nitrogen mineralization

Our results demonstrate that the presence of nematodes led to a significant two-fold increase compared to the initial soil NH_4^+ content after only 14 days of incubation, and this elevated level was maintained throughout the remainder of the study period. We added a total of 13.2 mg of N-glutamate to the soil at the beginning of the experiment. The control microcosms exhibited an average amount of 4 mg N- NH_4^+ throughout the experiment duration while those with nematodes contained more N- NH_4^+ amounting to 10 and 7.6 mg of N- NH_4^+ per microcosm with *Acrobeloides* and *Brevibucca*, respectively. These results suggest that a main part of the added glutamate might have been mineralized and converted to NH_4^+ following the grazing activity of the two nematodes species. It cannot be ruled out that soil organic N might have been mineralized. Indeed, after 50 days of incubation, the *Acrobeloides* nematodes recycled around 90% of the N added in the form of glutamate, *Brevibucca* nematodes recycled 62%, and the control treatment showed a recycling rate of 29%. However, the quantities of inorganic N did not increase with the incubation time, which rather argues in favor of the rapid mineralization of a source that is easily accessible to bacteria, such as the glutamate added all at once at the start of the experiment. The DOC content in the soil was found to be negatively correlated with the levels of DON, NH_4^+ , and nematode density. This suggests that the bacterial community in the soil is actively consuming the DOC as a carbon source and utilizing it to drive the mineralization of organic nitrogen compounds. The depletion of DOC likely stimulates the bacteria to break down and release the organic N, making it available for uptake by plants and other organisms in the soil food web. Moreover, the strong positive correlation observed between soil DON and NH_4^+ content, as well as nematode density over time, suggests an intricate relationship within the soil food web. This indicates that the mineralization of organic N compounds by the bacterial community likely supports the growth and proliferation of nematodes, which in turn can stimulate further N cycling through grazing on bacteria and releasing NH_4^+ for plant and other soil organisms' uptake.

Furthermore, our results underscore the crucial importance of nematodes in driving nutrient cycling and increasing the inorganic N content of the soil, which is essential for supporting plant growth and productivity. The increased NH_4^+ levels observed throughout the study period would likely be due to a combination of factors. Firstly, the enzymatic activity of bacteria within the soil microbiome is responsible for deaminating the added glutamate,

converting it into NH_4^+ through mineralization processes. Additionally, the direct excretion of NH_4^+ by the bacterivorous nematodes themselves, as a result of consuming and metabolizing bacterial biomass, would further contribute to the elevated NH_4^+ concentrations. This dual process of bacterial deamination and nematode excretion synergistically drives the significant increase in available NH_4^+ in the soil, which has important implications for nutrient cycling and plant nutrient uptake in these systems. The constant levels of NH_4^+ observed throughout the study suggest that the mineralized N was likely rapidly taken up by the microbes rather than accumulating in the soil. Furthermore, we observed a slightly higher NH_4^+ content in the soil in the presence of the smaller bacterial-feeding nematode *Acrobeloides* compared to the larger nematode *Brevibucca*, although this difference was not statistically significant. This observation aligns with previous research by Ferris *et al.* (1998), which showed that smaller nematodes tend to mineralize more N per unit of body weight than larger nematodes, potentially explaining the higher NH_4^+ levels in the *Acrobeloides* treatment. Our findings are corroborated by multiple previous studies that have demonstrated nematode predation as a key driver of enhanced nutrient cycling and increased soil inorganic N levels (Anderson *et al.*, 1981; Coleman *et al.*, 1977; Anderson *et al.*, 1981; Djigal *et al.*, 2004; Ingham *et al.*, 1985; Ferris *et al.*, 1998; Trofymov *et al.*, 1983).

4.3. Do bacterivorous nematodes enhance the mineralization of organic P through the promotion of organic P hydrolysis or by stimulating intracellular microbial turnover?

The $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$, which represents the oxygen isotopic composition of P_{mic} , did not exhibit any significant variation between the different treatments on day 14. However, on day 50, a notable increase in the $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ was observed specifically for the *Brevibucca* treatment. This pattern was also observed for O incorporation, as well as for $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ distance to $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{eq}}$. By day 50, the incorporation of O atoms from labeled water reached approximately 89% in the P_{mic} pool of the *Brevibucca* treatment, suggesting the prevalence of a process that leads to the exchange of all four oxygen atoms. The only known enzyme capable of completely exchanging O atoms with water is the inorganic pyrophosphatase (Cohn, 1958). Inorganic pyrophosphatase, which is mostly intracellular (Poll *et al.*, 2006), plays a key role in DNA synthesis and various other cellular processes, and is therefore more active during periods of active cell growth. The observed bacterial growth and microbial P turnover in *Brevibucca* highlighted by the $\delta^{18}\text{O}\text{-P}_{\text{mic}}$ imply that the added nutrients could have promoted a growth-oriented dynamic rather than a maintenance-focused one. On the other hand, the O incorporation into the P_{mic} pool had reached only 38% in the *Acrobeloides* treatment and 21% in the control by the end of the incubation, indicating the contribution of multiple processes. Indeed, the hydrolysis of phosphomonoesters incorporates a single O atom into the released inorganic phosphate, i.e., 25% of O incorporation, while the hydrolysis of phosphodiester

incorporates two O atoms (50% of O incorporation). In the presence of *Acrobelloides* and in the control, the microbial community appears to facilitate the mineralization of organic P compounds through the production of both extracellular phosphomonoesterase and phosphodiesterase enzymes. The released inorganic P from the mineralization of organic P is subsequently incorporated into microbial biomass, resulting in an average of 38% oxygen incorporation. An alternative explanation is that in such instances, lower $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$ would occur because of the dominance of intracellular phosphomonoesterase reactions as a result of increased internal recycling of Po or because of little exchange of O between intracellular phosphate and labeled water, which are symptomatic of stressed or dormant microbes (Lis *et al.*, 2019; Pistocchi *et al.*, 2020). Without the $\delta^{18}\text{O-P}$ of the available P pool, we cannot choose between these alternative explanations. The relative stability of the *Brevibucca* population between days 28 and 50 may have facilitated a more constant microbial turnover, promoting continuous bacterial growth and resulting in the highest O atoms incorporation rate and in a $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$ closer to the isotopic equilibrium. In contrast, the decrease in *Acrobelloides* populations could have diminished their influence on microbial dynamics, potentially explaining the lower O incorporation rate observed at day 50. Interestingly, previous results in P-limited soils have shown that $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$ is rather driven by the intracellular recycling of Po compounds as in a maintenance-mode (Chen *et al.*, 2023; Pistocchi *et al.*, 2020), whereas in our low-P soil the presence of nematodes of the genus *Brevibucca* promotes the dominance of intracellular reactions related to nucleic acid synthesis, which are indicative of an active growth dynamic.

4.4. Bacterial community composition

In the short term, the bacterial community assemblages of the *Acrobelloides* and *Brevibucca* treatments were more similar to each other than to the control, suggesting a shared mechanism by which these treatments shaped the bacterial communities in a comparable manner. Over time, however, the bacterial community associated with *Acrobelloides* became more similar to that of the control and less so to that of *Brevibucca*, indicating a progressive divergence between the effects of the two nematode treatments on the bacterial communities. A possible explanation for the less pronounced effect of *Acrobelloides* on the bacterial community composition over time is the rapid increase in *Acrobelloides* population density followed by a significant decline between day 28 and day 50. This rapid growth and subsequent decline in *Acrobelloides* population may have disrupted the growth of the bacterial community, preventing it from establishing a consistent composition under the *Acrobelloides* treatment. The temporary nature of the *Acrobelloides* influence could also be due to the resilience of the bacterial community, which may have adapted and shifted back towards a composition more similar to the control over time. This eventual return to a composition similar to the control suggests ecological resilience, as the microbiome was able to rebound to a state resembling

the undisturbed condition after an initial disturbance. *Brevibucca*, in contrast, appeared to maintain a more distinct influence on the bacterial communities, suggesting a prolonged or different impact compared to *Acrobeloides*. This indicates that the two nematode species may have influenced the bacterial community through distinct direct or indirect interactions, which in turn modified the microbial environment. Our results align with the findings of Brondani *et al.* (2022), who reported that *Brevibucca* had a greater influence than *Acrobeloides* on the composition of bacterial communities after 50 days of incubation. However, it is important to note that they observed that cp1 nematodes had a less significant overall effect compared to cp2 nematodes, which was also reported by Blanc *et al.* (2006). Furthermore, our findings indicate that certain bacteria were specifically associated with particular nematode species. Nevertheless, it is interesting to note that bacterial taxa affiliated with the *Acrobeloides* treatment, in the short term, and the *Brevibucca* treatment in the long term are dominated by gram-positive bacteria, whereas those affiliated with the control are dominated by gram-negative bacteria. However, it is speculative at this stage to discuss the reasons why the bacterial taxa identified through our multi-level pattern analysis were the ones selected by the nematodes.

5. Conclusion: Does nematode diet responsible for their functional roles?

In conclusion, our study highlights the complex interactions between bacterivorous nematodes and bacterial communities in shaping both N and P cycling in the soil. By closely examining population dynamics and nutrient levels, we observed that both nematode species, *Acrobeloides* and *Brevibucca*, rapidly established themselves in the soil during the early stages of incubation, influenced by the addition of organic substrates and carbon sources. While both nematode populations initially grew, differences in their long-term effects on bacterial communities and P mineralization emerged. Although bacterivorous nematodes primarily feed on bacteria, their dietary habits are more complex than previously assumed. Some species from the Cephalobidae and Rhabditidae families can also feed on fungi and absorb organic molecules in axenic conditions (Loulou *et al.*, 2023; Yeates *et al.*, 1993), underscoring their dietary flexibility. Additionally, larger-mouthed bacterivorous nematodes may consume other food sources, and those classified as bacterivores are often found to ingest unicellular eukaryotes, suggesting a more diverse diet (Yeates *et al.*, 1993). This complexity makes it difficult to accurately quantify the proportion of bacteria in the diet of nematodes traditionally defined as bacterivores. This dietary flexibility could have contributed to the differences observed between *Acrobeloides* and *Brevibucca* in their long-term impacts on nutrient cycling. Specifically, *Brevibucca* played a more sustained role in stimulating bacterial P turnover (P uptake and P release), driven by active growth, as reflected by the increased oxygen incorporation into microbial phosphorus pools and the higher $\delta^{18}\text{O-P}_{\text{mic}}$ values. This suggests

that *Brevibucca* was more effective at promoting microbial activity and P cycling through a combination of nutrient release and stimulation of microbial turnover, compared to *Acrobeloides*. In terms of nitrogen, the presence of nematodes significantly increased NH_4^+ levels, demonstrating their key role in driving N mineralization through microbial grazing. Additionally, nematode activity likely accelerated the mineralization of added N-glutamate as well as native organic N, suggesting a priming effect. Moreover, our findings underscore the importance of temporal dynamics in understanding nematode-microbial interactions. The rapid initial growth and subsequent decline of *Acrobeloides* may have disrupted microbial growth, reducing its long-term impact on P availability. In contrast, the sustained microbial activity associated with *Brevibucca* supports the idea that these nematodes can enhance P mineralization through continuous stimulation of microbial growth and turnover, particularly in P-limited soils. Ultimately, the contrasting results observed for both nematodes highlight that the functional contributions of nematodes to P mineralization depend not only on their presence but also on the timing and nature of their interactions with microbial communities. These results have broader implications for understanding the role of soil food web dynamics in nutrient cycling.

Synthèse du Chapitre 4

Les résultats du **Chapitre 4** soulignent que la présence de nématodes bactérovores, en particulier *Brevibucca*, est essentielle pour stimuler la croissance microbienne et favoriser l'hydrolyse du phosphore organique. Cette dynamique se traduit par une augmentation significative de l'incorporation d'atomes d'oxygène dans le pool de phosphate microbien, observée après 50 jours d'incubation. Cette incorporation est directement corrélée à l'activité de la pyrophosphatase inorganique, une enzyme cruciale pour les processus métaboliques de croissance cellulaire, révélant ainsi une activité dynamique au sein de la communauté microbienne. À l'inverse, le traitement avec *Acrobeloides* a montré une efficacité d'incorporation d'oxygène réduite, suggérant un impact moindre sur la minéralisation du phosphore organique. Cette différence entre les deux traitements souligne l'importance de la dynamique des populations de nématodes bactérovores pour l'efficacité de la minéralisation du phosphore dans le sol. L'analyse met également en lumière que les variations dans la dynamique des populations de nématodes bactérovores ont des répercussions complexes sur l'activité microbienne et le renouvellement intracellulaire. Plus particulièrement, la population de *Brevibucca*, grâce à sa stabilité accrue au fil du temps, favorise un renouvellement constant des communautés microbiennes, contribuant ainsi à une incorporation élevée d'atomes d'oxygène dans le pool de phosphore microbien, consolidant le lien entre la communauté microbienne et la disponibilité du phosphore. Enfin, les analyses ont mis en évidence des changements significatifs dans les communautés bactériennes en réponse à la présence des nématodes bactérovores, suggérant que ces interactions jouent un rôle fondamental dans la structuration de la biodiversité microbienne.

Références bibliographiques

- Anderson, R. V., D. C. Coleman, C. V. Cole & E. T. Elliott (1981) Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp. and *Mesodiplogaster lheritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil. *Ecology*, 62, 549-555.
- Anderson, R.V. & Coleman, D.C. (1981). Population development and interactions between two species of bacteriophagic nematodes. *Nematologica*, 27, 6-19.
- Anderson, R. V., & Kirchner, T. B. (1982). A simulation model for life-history strategies of bacteriophagic nematodes. In : *Nematodes in Soil Ecosystems* . University of Texas Press, pp. 157-177.
- Anderson, R., W. Gould, L. Woods, C. Cambardella, R. Ingham & D. Coleman (1983) Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, 75-80.
- Bååth, E., U. Lohm, B. Lundgren, T. Rosswall, B. Soderstrom & B. Sohlenius (1981) Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics - A soil microcosm experiment. *Oikos*, 37, 257-264.
- Bardgett, R. D. & K. F. Chan (1999) Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 31, 1007-1014.
- Bardgett, R. D. & W. H. van der Putten (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505-511.
- Blanc, C., M. Sy, D. Djigal, A. Brauman, P. Normand & C. Villenave (2006) Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology*, 42, S70-S78.
- Bongers, T. (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.
- Bongers, T. (1999). The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212, 13-22.
- Bongers, T., & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 224-228.
- Bonkowski, M. & F. Brandt (2002) Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1709.
- Bonkowski, M. (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162, 617-631.

- Bonkowski, M., Villenave, C., & Griffiths, B. (2009). Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant Soil*, 321, 213-233.
- Bouwman, L. A., & Zwart, K. B. (1994). The ecology of bacterivorous protozoans and nematodes in arable soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 51(1-2), 145-160.
- Bremner, J. M., & Mulvaney, C. S. (1982). Nitrogen–total. *Methods of Soil Analysis: part 2 Chemical and Microbiological Properties*, 9, 595-624.
- Brondani, M., C. Plassard, E. Ramstein, A. Cousson, M. Hedde, L. Bernard & J. Trap (2022) Morpho-anatomical traits explain the effects of bacterial-feeding nematodes on soil bacterial community composition and plant growth and nutrition. *Geoderma*, 425, 116068.
- Brookes, P. C., Powlson, D. S., & Jenkinson, D. S. (1982). Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(4), 319-329.
- Bünemann, E. K., Steinebrunner, F., Smithson, P. C., Frossard, E., & Oberson, A. (2004). Phosphorus dynamics in a highly weathered soil as revealed by isotopic labeling techniques. *Soil Science Society of America Journal*, 68(5), 1645-1655.
- Cabrera, M. L., Kissel, D. E., & Vigil, M. F. (2005). Nitrogen mineralization from organic residues: Research opportunities. *Journal of Environmental Quality*, 34(1), 75-79.
- Chang, S. J., & Blake, R. E. (2015). Precise calibration of equilibrium oxygen isotope fractionations between dissolved phosphate and water from 3 to 37 C. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 150, 314-329.
- Cheng, Y. H., Y. Jiang, B. S. Griffiths, D. M. Li, F. Hu & H. X. Li (2011) Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology*, 13, 369-372.
- Cheng, Y., Jiang, Y., Wu, Y., Valentine, T. A., & Li, H. (2016). Soil nitrogen status modifies rice root response to nematode-bacteria interactions in the rhizosphere. *PloS one*, 11(2), e0148021.
- Chernov, T. I., & Zhelezova, A. D. (2020). The dynamics of soil microbial communities on different timescales: a review. *Eurasian Soil Science*, 53, 643-652.
- Clarholm, M. (1985) Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 181-187.
- Cohn, M. (1958). Phosphate-water exchange reaction catalyzed by inorganic pyrophosphatase of yeast. *Journal of Biological Chemistry*, 230(1), 369-379.

- Cole, C. V., Elliott, E. T., Hunt, H. W., & Coleman, D. C. (1977). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. Phosphorus transformations. *Microbial Ecology*, 4, 381-387.
- Coleman, D. C., R. V. Anderson, C. V. Cole, E. T. Elliott, L. Woods & M. K. Campion (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-380.
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674-1684.
- Demoling, F., Figueroa, D., & Bååth, E. (2007). Comparison of factors limiting bacterial growth in different soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(10), 2485-2495.
- Di, H. J., Condon, L. M., & Frossard, E. (1997). Isotope techniques to study phosphorus cycling in agricultural and forest soils: a review. *Biology and Fertility of Soils*, 24, 1-12.
- Djigal, D., A. Brauman, T. A. Diop, J. L. Chotte & C. Villenave (2004a) Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 323-331.
- Djigal, D., M. Sy, A. Brauman, T. A. Diop, D. Mountport, J. L. Chotte & C. Villenave (2004b) Interactions between *Zeldia Punctata* (Cephalobidae) and bacteria in the presence or absence of maize plants. *Plant And Soil*, 262, 33-44.
- Djigal, D., E. Baudoin, L. Philippot, A. Brauman & C. Villenave (2010) Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *European Journal of Soil Biology*, 46, 112-118.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366.
- Elrys, A. S., Ali, A., Zhang, H., Cheng, Y., Zhang, J., Cai, Z. C., ... & Chang, S. X. (2021). Patterns and drivers of global gross nitrogen mineralization in soils. *Global Change Biology*, 27(22), 5950-5962.
- Escudié, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., ... & Pascal, G. (2018). FROGS: find, rapidly, OTUs with galaxy solution. *Bioinformatics*, 34(8), 1287-1294.
- Ettema, C. H., & Bongers, T. (1993). Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils*, 16, 79-85.

- Ferris, H., R. C. Venette, H. R. van der Meulen & S. S. Lau (1998) Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, 203, 159-171.
- Ferris, H., T. Bongers & R. De Goede (2001) A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18, 13-29.
- Forge, T. A., Bittman, S., & Kowalenko, C. G. (2005). Responses of grassland soil nematodes and protozoa to multi-year and single-year applications of dairy manure slurry and fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(10), 1751-176.
- García-Sánchez, M., M. Souche, C. Trives-Segura & C. Plassard (2021) The grazing activity of *Acrobeloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *Journal of Nematology*, 53, 1-13.
- German, D. P., Weintraub, M. N., Grandy, A. S., Lauber, C. L., Rinkes, Z. L., & Allison, S. D. (2011). Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(7), 1387-1397.
- Griffiths, B. S. (1986) Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology & Biochemistry*, 18, 637-641.
- Griffiths, B. S. (1994) Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil - their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant And Soil*, 164, 25-33.
- Griffiths, B. S., M. Bonkowski, G. Dobson & S. Caul (1999) Changes in soil microbial community structure in the presence of microbial-feeding nematodes and protozoa. *Pedobiologia*, 43, 297-304.
- Hodda, M. (2022a) Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa*, 5114, 1-289.
- Hodda, M. (2022b) Phylum Nematoda: Feeding habits for all valid genera using a new, universal scheme encompassing the entire phylum, with descriptions of morphological characteristics of the stoma, a key, and discussion of the evidence for trophic relationships. *Zootaxa*, 5114, 318-451.
- Holajjer, P., A. Kamra & P. Singh (2016) Influence of nematode-bacterial interactions on N and P mineralisation in soil and on decomposition of crop residues during aerobic composting. *Applied Ecology and Environmental Research*, 14, 283-299.
- Hu, J., Hassi, U., Gebremikael, M. T., Dumack, K., De Swaef, T., Wesemael, W., ... & De Neve, S. (2023). Root traits explain multitrophic interactions of belowground microfauna on

- soil nitrogen mineralization and plant productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 184, 109093.
- Ingham, R. E., J. Trofymow, E. R. Ingham & D. C. Coleman (1985) Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs*, 55, 119-140.
- Irshad, U. & E. Yergeau (2018) Bacterial subspecies variation and nematode grazing change P dynamics in the wheat rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1990.
- Jiang, Y., Y. Wu, W. S. Xu, Y. H. Cheng, J. D. Chen, L. Xu, F. Hu & H. X. Li (2012) IAA-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes promote *Arabidopsis thaliana* root growth in natural soil. *European Journal of Soil Biology*, 52, 20-26.
- Jiang, Y., M. Liu, J. Zhang, Y. Chen, X. Chen, L. Chen, H. Li, X.-X. Zhang & B. Sun (2017) Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *The ISME Journal*, 11, 2705-2717.
- Jiang, Y., Y. Wu, N. Hu, H. Li & J. Jiao (2020) Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, 147, 103447.
- Jiang, Y., Z. Wang, Y. Wu, H. Li & X. Xue (2023) The effect of auxin status driven by bacterivorous nematodes on root growth of *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 182, 104730.
- Johnigk, S. A., & Ehlers, R. U. (1999). Endotokia matricida in hermaphrodites of *Heterorhabditis* spp. and the effect of the food supply. *Nematology*, 1(7), 717-726.
- Karl, D. M., & Tien, G. (1992). MAGIC: A sensitive and precise method for measuring dissolved phosphorus in aquatic environments. *Limnology and Oceanography*, 37(1), 105-116.
- Katoh, K., & Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772-780.
- Lenth, R., & Lenth, M. R. (2018). Package 'lsmeans'. *The American Statistician*, 34(4), 216-221.
- Liang, Y., & Blake, R. E. (2006). Oxygen isotope signature of Pi regeneration from organic compounds by phosphomonoesterases and photooxidation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(15), 3957-3969.

- Lis, H., Weiner, T., Pitt, F. D., Keren, N., & Angert, A. (2018). Phosphate uptake by cyanobacteria is associated with kinetic fractionation of phosphate oxygen isotopes. *ACS Earth and Space Chemistry*, 3(2), 233-239.
- Liu, T., Yu, L., Xu, J., Yan, X., Li, H., Whalen, J. K., & Hu, F. (2017). Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 467-474.
- Longinelli, A., & Nuti, S. (1973). Revised phosphate-water isotopic temperature scale. *Earth and Planetary Science Letters*, 19(3), 373-376.
- Loulou, A., N. Chihani Hammas & S. Kallel (2023) Axenic mass culture of soil-borne nematodes using artificial egg yolk medium. *Biocontrol Science and Technology*, 33, 701-715.
- Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., de Vargas, C., & Dunthorn, M. (2014). Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ*, 2, e593.
- McMurdie, P. J., & Holmes, S. (2013). phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PloS One*, 8(4), e61217.
- Moens, T., & Vincx, M. (2000). Temperature, salinity and food thresholds in two brackish-water bacterivorous nematode species: assessing niches from food absorption and respiration experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243(1), 137-154.
- Moon, J. H., Indong, R. A., Alcantara Jr, A. V., Yoon, K. H., & Lee, J. I. (2022). Comparison of Life Traits in Two Bacterivorous Nematodes Suggest Different Ecological Strategies to Exploit Similar Habitats. *Life*, 12(10), 1516.
- Morizet, J., & Mingeau, M., 1976. Influence des facteurs de milieu sur l'absorption hydrique. Etude effectuée sur tomate décapitée en exsudation. i. facteurs nutritionnels. *Annales Agronomiques*, 27(2), 183-205.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan'. *Community ecology package*, 2(9), 1-295.
- Olsen, S.R., Col, C.V., Watanabe, F.S., & Dean, L.A. (1954). *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate*. US Dept. Agric. Circ. 939, Washington D.C.
- Orlowski, N., Frede, H. G., Brüggemann, N., & Breuer, L. (2013). Validation and application of a cryogenic vacuum extraction system for soil and plant water extraction for isotope analysis. *Journal of Sensors and Sensor Systems*, 2(2), 179-193.
- Pinheiro, J., Bates, D., Debroy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2013). nlme: nonlinear mixed-effects models. *R package*, 3(1).

- Pistocchi, C., Tamburini, F., Savoye, L., Sebil, M., Baneschi, I., Lacroix, D., ... & Dorioz, J. M. (2014). Développement d'une méthode d'extraction et purification des phosphates à partir de matrices sédimentaires pour l'analyse isotopique de leur oxygène. *Le Cahier des Techniques de l'INRA*, 81, 1-23.
- Pistocchi, C., Mészáros, É., Frossard, E., Bünemann, E. K., & Tamburini, F. (2020). In or out of equilibrium? How microbial activity controls the oxygen isotopic composition of phosphate in forest organic horizons with low and high phosphorus availability. *Frontiers in Environmental Science*, 8, 564778.
- Poll, C., Ingwersen, J., Stemmer, M., Gerzabek, M. H., & Kandeler, E. (2006). Mechanisms of solute transport affect small-scale abundance and function of soil microorganisms in the detritusphere. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 583-595.
- Postma-Blaauw, M. B., de Vries, F. T., De Goede, R. G. M., Bloem, J., Faber, J. H., & Brussaard, L. (2005). Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 142, 428-439.
- Price, M. N., Dehal, P. S., & Arkin, A. P. (2009). FastTree: computing large minimum evolution trees with profiles instead of a distance matrix. *Molecular Biology and Evolution*, 26(7), 1641-1650.
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., & Trap, J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108383.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., ... & Glöckner, F. O. (2012). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41(D1), D590-D596.
- R Core Team, 2019. R: a language and environment for statistical computing. In: *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rao, A. S., Reddy, K. S., & Takkar, P. N. (1997). Malachite green method compared to ascorbic acid for estimating small amounts of phosphorus in water, 0.01 M calcium chloride, and Olsen soil extracts. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 28(6-8), 589-601.
- Ranoarisoa, M. P., Morel, C., Andriamananjara, A., Jourdan, C., Bernard, L., Becquer, T., ... & Trap, J. (2018). Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 39-49.

- Rehman, P., R. Nazir, T. A. Naqvi, A. Pervez & U. Irshad (2018) Bacterial feeder Nematodes: Facilitator or competitor for Plant Phosphorus in soil. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 18, 1173-1186.
- Rodriguez-Kabana, R., & Pope, M. H. (1981). A simple incubation method for the extraction of nematodes from soil. *Nematropica*, 11(2), 175-185.
- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., & Mahé, F. (2016). VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, 4, e2584.
- Schliep, K., Paradis, E., de Oliveira Martins, L., Potts, A., White, T.W., Stachniss, C., & Kendall, M., (2021). Package 'phangorn'. R package version.
- Shi, S., Richardson, A. E., O'Callaghan, M., DeAngelis, K. M., Jones, E. E., Stewart, A., ... & Condon, L. M. (2011). Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 77(3), 600-610.
- Siegenthaler, M. B., Tamburini, F., Frossard, E., Chadwick, O., Vitousek, P., Pistocchi, C., ... & Helfenstein, J. (2020). A dual isotopic (^{32}P and ^{18}O) incubation study to disentangle mechanisms controlling phosphorus cycling in soils from a climatic gradient (Kohala, Hawaii). *Soil Biology and Biochemistry*, 149, 107920.
- Sohlenius, B. (1980) Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 186-194.
- Standing, D., Knox, O. G., Mullins, C. E., Killham, K. K., & Wilson, M. J. (2006). Influence of nematodes on resource utilization by bacteria—an in vitro study. *Microbial ecology*, 52, 444-450.
- Sun, F., Zeng, L., Cai, M., Chauvat, M., Forey, E., Tariq, A., ... & Wang, M. (2022). An invasive and native plant differ in their effects on the soil food-web and plant-soil phosphorus cycle. *Geoderma*, 410, 115672.
- Tamburini, F., Bernasconi, S. M., Angert, A., Weiner, T., & Frossard, E. (2010). A method for the analysis of the $\delta^{18}\text{O}$ of inorganic phosphate extracted from soils with HCl. *European Journal of Soil Science*, 61(6), 1025-1032.
- Tamburini, F., Pfahler, V., Bünemann, E. K., Guelland, K., Bernasconi, S. M., & Frossard, E. (2012). Oxygen isotopes unravel the role of microorganisms in phosphate cycling in soils. *Environmental Science & Technology*, 46(11), 5956-5962.
- Tamburini, F., Pistocchi, C., Helfenstein, J., & Frossard, E. (2018). A method to analyse the isotopic composition of oxygen associated with organic phosphorus in soil and plant material. *European Journal of Soil Science*, 69(5), 816-826.

- Trap, J., M. Bonkowski, C. Plassard, C. Villenave & E. Blanchart (2016) Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398, 1-24.
- Treonis, A. M., Wall, D. H., & Virginia, R. A. (2000). The use of anhydrobiosis by soil nematodes in the Antarctic Dry Valleys. *Functional Ecology*, 460-467.
- Trofymow, J., C. Morley, D. Coleman & R. Anderson (1983) Mineralization of cellulose in the presence of chitin and assemblages of microflora and fauna in soil. *Oecologia*, 60, 103-110.
- Turner, B. L. (2010). Variation in pH optima of hydrolytic enzyme activities in tropical rain forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(19), 6485-6493.
- van den Hoogen, J., S. Geisen, D. Routh, H. Ferris, W. Traunspurger, D. A. Wardle, R. G. De Goede, B. J. Adams, W. Ahmad & W. S. Andriuzzi (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572, 194-198.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Wall, D. H., Wardle, D. A., Traunspurger, W., de Goede, R. G., ... & Crowther, T. W. (2020). A global database of soil nematode abundance and functional group composition. *Scientific Data*, 7(1), 103.
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1997). Thermal constraints to population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(1), 63-74.
- von Sperber, C., Kries, H., Tamburini, F., Bernasconi, S. M., & Frossard, E. (2014). The effect of phosphomonoesterases on the oxygen isotope composition of phosphate. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 125, 519-527.
- von Sperber, C., Tamburini, F., Brunner, B., Bernasconi, S. M., & Frossard, E. (2015). The oxygen isotope composition of phosphate released from phytic acid by the activity of wheat and *Aspergillus niger* phytase. *Biogeosciences*, 12(13), 4175-4184.
- von Sperber, C., Pistocchi, C., Weiler, M., & Tamburini, F. (2023). Oxygen isotope ratios of phosphates in the soil-plant system: Limitations and future developments. *European Journal of Soil Science*, 74(6), e13434.
- Waithaisong, K., Robin, A., Mareschal, L., Bouillet, J. P., Laclau, J. P., Deleporte, P., ... & Plassard, C. (2020). Introducing N₂-fixing trees (*Acacia mangium*) in eucalypt plantations rapidly modifies the pools of organic P and low molecular weight organic acids in tropical soils. *Science of the Total Environment*, 742, 140535.
- Wasilewska, L. (1998). Changes in the proportions of groups of bacterivorous soil nematodes with different life strategies in relation to environmental conditions. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3), 215-220.

- Xiao, H., B. Griffiths, X. Chen, M. Liu, J. Jiao, F. Hu & H. Li (2010) Influence of bacterial-feeding nematodes on nitrification and the ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community composition. *Applied Soil Ecology*, 45, 131-137.
- Xiao, H., Li, G., Li, D.M., Hu, F., Li, H.F. (2014). Effect of different bacterial-feeding nematode species on soil bacterial numbers, activity, and community composition. *Pedosphere*, 24, 116–124.
- Xu, L., Xu, W., Jiang, Y., Hu, F., & Li, H. (2015). Effects of interactions of auxin-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes on regulation of peanut growths. *PloS one*, 10(4), e0124361.
- Yeates, G. W., T. Bongers, R. G. M. Degoede, D. W. Freckman & S. S. Georgieva (1993) Feeding-Habits in Soil Nematode Families and Genera - an Outline for Soil Ecologists. *Journal of Nematology*, 25, 315-331.
- Yeates, G. W. (2003) Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 199-210.
- Zelenev, V. V., Berkelmans, R., Van Bruggen, A. H. C., Bongers, T., & Semenov, A. M. (2004). Daily changes in bacterial-feeding nematode populations oscillate with similar periods as bacterial populations after a nutrient impulse in soil. *Applied Soil Ecology*, 26(2), 93-106.
- Zelenev, V. V., Van Bruggen, A. H. C., & Semenov, A. M. (2005). Short-term wavelike dynamics of bacterial populations in response to nutrient input from fresh plant residues. *Microbial Ecology*, 49, 83-93.
- Zhang, C., I. J. Wright, U. N. Nielsen, S. Geisen & M. Liu (2024) Linking nematodes and ecosystem function: a trait-based framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 39, 644-653.

DISCUSSION GÉNÉRALE, PERSPECTIVES ET CONCLUSION

1. Synthèse des résultats et validation des hypothèses

L'objectif de cette discussion générale est d'analyser en détail les résultats obtenus afin de déterminer dans quelle mesure les hypothèses de la thèse présentées à la fin du **Chapitre 1** sont confirmées, en partie ou dans leur totalité. Cette analyse permettra d'établir un bilan complet et précis des conclusions de la recherche menée. Pour rappel, cette thèse vise à approfondir notre compréhension des mécanismes par lesquels les nématodes bactérovores augmentent la disponibilité du phosphore dans le sol, à partir du recyclage de sources organiques, et influencent la croissance et la nutrition des plantes en conséquence. Leurs effets sur les communautés microbiennes et les processus de recyclage du phosphore ont été quantifiés dans le but d'identifier les mécanismes par lesquels ces organismes augmentent la disponibilité des nutriments pour les plantes. Cet objectif principal se décline en plusieurs sous-objectifs :

1.1. Quantification des fonctions écosystémiques portées par les nématodes bactérovores du sol

Le premier sous-objectif de cette thèse était de quantifier l'effet des nématodes bactérovores sur plusieurs fonctions du sol et des plantes. Plus particulièrement, cette évaluation a porté sur la croissance et l'activité microbienne, le recyclage de l'azote et du phosphore, ainsi que sur les effets de l'augmentation de la disponibilité des nutriments sur la croissance et la nutrition des plantes. L'hypothèse associée à ce sous-objectif était :

Hypothèse 1 : Les nématodes bactérovores entraîne une diminution du nombre de cellules bactériennes et de la biomasse microbienne, en raison de leur prédation sur les communautés microbiennes. Cependant, cette prédation stimule l'activité microbienne, qui se traduit par une augmentation de la respiration microbienne. Cette hausse d'activité favorise la libération des nutriments dans le sol, ce qui améliore leur disponibilité pour les plantes. Par conséquent, ces dernières absorbent davantage de nutriments et produisent une biomasse plus élevée qu'en l'absence de nématodes.

Les résultats du **Chapitre 2** ont démontré que les nématodes bactérovores jouent un rôle crucial dans le fonctionnement des écosystèmes. Ils servent de réservoir de carbone et de nutriments, et favorisent une augmentation moyenne de 20% de la biomasse microbienne. Ils stimulent l'activité microbienne, les activités enzymatiques, notamment en stimulant la respiration de 31%, contribuant ainsi à une communauté microbienne plus active. Ils régulent de manière significative la composition de la communauté bactérienne à travers leur consommation et leur dispersion. Ils augmentent en moyenne les quantités disponibles d'azote et de phosphore dans le sol de 21% et 17% respectivement. Ils améliorent la croissance des

plantes de 13% et accroissent la teneur en azote dans les tissus végétaux aériens et souterrains de 22% et 35%. Ils contribuent également à la dégradation des contaminants, à la régulation des agents pathogènes et au stockage du carbone. Cependant, ces effets sont considérablement modulés par divers facteurs de contrôle, tels que la durée de la coexistence des organismes du sol, la stratégie d'histoire de vie des nématodes et le rapport C/N du sol. **Bien que ces résultats confirment partiellement l'Hypothèse 1 en démontrant un effet global positif de la présence des nématodes bactérivores sur l'activité microbienne, la disponibilité des nutriments dans le sol ainsi que la croissance et la nutrition des plantes, l'absence d'effet sur le nombre de cellules bactériennes et la stimulation de la biomasse microbienne en présence de ces organismes ne permettent qu'une validation partielle de cette hypothèse.**

1.2. Variabilité intra-gilde de l'effet des nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et de la plante

Le second sous-objectif de cette thèse était de caractériser les effets spécifiques des espèces de nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et de la plante, en ciblant notamment le recyclage du phosphore à partir de sources organiques. Une approche combinant l'identité des nématodes bactérivores, leur stratégie démographique (*i.e.*, les classes cp), et leurs traits fonctionnels a été adoptée afin de déterminer lequel de ces éléments explique le mieux les effets observés des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore. Les hypothèses associées à ce sous-objectif étaient :

Hypothèse 2.1 : Les effets des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore provenant de sources organiques diffèrent selon les espèces. Certaines espèces de nématodes ont un effet plus marqué sur la mobilisation du phosphore dans le sol, ce qui se traduit par une augmentation de la croissance et de la nutrition des plantes.

Hypothèse 2.2 : Les variations observées dans l'effet des nématodes bactérivores sur le recyclage du phosphore s'expliquent principalement par leurs traits morpho-anatomiques plutôt que par l'identité des espèces ou les classes cp.

Les résultats du **Chapitre 3** ont montré que, après 50 jours, l'inoculation de nématodes bactérivores a entraîné des effets variables, selon les espèces, sur la croissance et la nutrition du pin maritime. Bien que les effets observés aient été variables, ils n'ont jamais été négatifs sur la croissance du pin ni sur la teneur en N et P des tissus des plantes. De plus, des changements significatifs ont été constatés dans l'architecture racinaire et la composition de la communauté bactérienne en présence des différentes espèces de nématodes. Il a également été démontré qu'un ensemble de traits morpho-anatomiques (*e.g.*, taille du corps,

largeur de la bouche, largeur du procorpus, rapports démaniens b et c, taille relative des œufs) expliquaient davantage les fonctions du sol et de la plante que l'identité des espèces ou que leur classe cp. Par exemple, les traits participent à 77% des variations des quantités de N et de P des plantes, tandis que les classes cp et l'identité des espèces représentent respectivement 33% et 46%. En outre, les résultats ont révélé que les nématodes bactériovores ayant les cycles de vie les plus courts (cp1) avaient un effet plus important que ceux ayant des cycles de vie plus longs (cp2). Ce dernier résultat suggère qu'il est crucial de prendre en compte la durée d'expérimentation lors de l'étude des effets des nématodes bactériovores sur les fonctions du sol et des plantes, afin de valider ces observations sur une période plus longue. **Les résultats ont confirmé la validité de l'Hypothèse 2.1 : les différentes espèces de nématodes bactériovores ont des effets variables sur la croissance et la nutrition du pin maritime. Certaines espèces stimulent considérablement ces processus tandis que d'autres ont un effet plus limité. De plus, les résultats valident l'Hypothèse 2.2, les traits morpho-anatomiques des espèces de nématodes bactériovores expliquant en grande partie, et davantage que l'identité de l'espèce ou les classes cp, leurs effets différenciés sur les fonctions du sol et de la plante.**

1.3. Mécanismes impliqués dans l'augmentation de la disponibilité en P induite par les nématodes bactériovores

Le dernier sous-objectif de cette thèse était d'identifier les mécanismes par lesquels la prédation par les nématodes bactériovores influence la minéralisation du phosphore organique par les communautés microbiennes, et d'évaluer comment cette interaction modifie la disponibilité du phosphore pour les plantes au fil du temps. Les hypothèses associées à ce sous-objectif sont :

Hypothèse 3.1 : En présence de nématodes bactériovores, la disponibilité du phosphore dans le sol augmente au fil du temps, grâce à une minéralisation accrue du phosphore organique et au renouvellement constant de la biomasse microbienne.

Hypothèse 3.2 : Les effets observés diffèrent entre les espèces des groupes cp1 et cp2. Les nématodes bactériovores du groupe cp1, dotés d'une cavité buccale tubulaire et d'un cycle de vie rapide, stimulent plus rapidement et de façon plus marquée l'activité microbienne et la minéralisation du phosphore organique, comparés aux espèces du groupe cp2, qui possèdent une cavité buccale en forme d'entonnoir et un cycle de vie plus long. Ces dernières influencent l'activité microbienne de manière plus tardive, mais ont un effet plus important sur la composition des communautés bactériennes via une consommation sélective des bactéries.

Les résultats du **Chapitre 4** soulignent que la présence de nématodes bactérovores, en particulier du genre *Brevibucca*, est essentielle pour stimuler la croissance microbienne et favoriser l'hydrolyse du phosphore organique. Cette dynamique se traduit par une augmentation significative de l'incorporation d'atomes d'oxygène dans le pool de phosphate microbien, observée après 50 jours d'incubation. Cette incorporation est directement corrélée à l'activité de la pyrophosphatase inorganique, une enzyme cruciale pour les processus métaboliques de croissance cellulaire, révélant ainsi une activité dynamique au sein de la communauté microbienne. À l'inverse, le traitement avec des individus du genre *Acrobeloides* a montré une efficacité d'incorporation d'oxygène réduite, suggérant un effet moindre sur la minéralisation du phosphore organique. Cette différence entre les deux traitements souligne l'importance de la dynamique des populations de nématodes bactérovores pour l'efficacité de la minéralisation du phosphore dans le sol. Les résultats du **Chapitre 4** mettent également en lumière que les variations dans la dynamique des populations de nématodes bactérovores ont des répercussions complexes sur l'activité microbienne et le renouvellement intracellulaire. Plus particulièrement, la population de *Brevibucca*, grâce à sa stabilité accrue au fil du temps, favorise un renouvellement constant des communautés microbiennes, contribuant ainsi à une incorporation élevée d'atomes d'oxygène dans le pool de phosphore microbien, consolidant le lien entre la communauté microbienne et la disponibilité du phosphore. Enfin, les analyses ont mis en évidence des changements significatifs dans les communautés bactériennes en réponse à la présence des nématodes bactérovores, suggérant que ces interactions jouent un rôle fondamental dans la structuration de la biodiversité microbienne. **Les résultats obtenus permettent de valider l'Hypothèse 3.1 en démontrant le rôle essentiel de la présence de nématodes, notamment du genre *Brevibucca*, pour favoriser l'hydrolyse du phosphore organique grâce à la stimulation continue de la croissance microbienne, en particulier dans les sols pauvres en phosphore. Cependant, l'Hypothèse 3.2, qui porte sur l'effet différencié des deux genres de nématodes testés, n'a été que partiellement vérifiée. En effet, bien que le genre *Brevibucca*, un nématode de type cp1, stimule davantage l'activité bactérienne que le genre *Acrobeloides*, un nématode de type cp2, les effets observés des deux genres au fil du temps diffèrent de ceux qui étaient attendus.**

2. Perspectives de recherche

Bien que cette thèse ait apporté de nouvelles connaissances sur le rôle des nématodes bactérovores dans les fonctions du sol et de la plante, plusieurs questions subsistent et de nouvelles interrogations émergent. Les résultats obtenus ouvrent la voie à de nouvelles perspectives de recherche, tant en conditions contrôlées qu'en conditions naturelles. Ces perspectives permettront non seulement de combler les lacunes des connaissances actuelles,

mais aussi d'intégrer ces découvertes dans une gestion plus durable des sols et de leur fertilité, en tenant compte du rôle essentiel des nématodes dans le fonctionnement des écosystèmes.

2.1. Flexibilité du régime alimentaire des nématodes bactérovores

Actuellement, la classification trophique des nématodes du sol couramment employée s'appuie sur les travaux menés par Yeates *et al.* (1993). Néanmoins, ces travaux ont mis en lumière la capacité de certains nématodes bactérovores à adopter des régimes alimentaires flexibles. Par exemple, certaines espèces peuvent aussi bien se développer sur des bactéries que sur des champignons tels que *Phoma* sp. et *Pythium middletonii* (Yeates *et al.*, 1993). De plus, certains nématodes bactérovores peuvent être cultivés en conditions axéniques, c'est-à-dire en utilisant uniquement des molécules organiques comme source de nutriments, sans aucun apport bactérien (Loulou *et al.*, 2023). La diversité des régimes alimentaires observée au sein des nématodes bactérovores du sol n'est donc généralement pas prise en compte. Ainsi, il est essentiel de déterminer le degré de flexibilité alimentaire des nématodes bactérovores et d'identifier les conditions dans lesquelles cette flexibilité se manifeste. Cette compréhension permettra d'intégrer la diversité des régimes alimentaires de ces nématodes en tant que facteurs influençant leurs effets sur les fonctions écosystémiques.

2.2. Microbiomes des nématodes bactérovores : préférences alimentaires et régulation des communautés microbiennes du sol

L'analyse du microbiome intestinal et cuticulaire des nématodes bactérovores pourrait apporter des informations cruciales sur les mécanismes qui régulent la composition des communautés bactériennes (voir **Figure 16**), notamment en ce qui concerne leurs préférences alimentaires. En s'appuyant sur des expériences de choix alimentaire menées précédemment (García-Sánchez *et al.*, 2021 ; Liu *et al.*, 2017 ; Moens *et al.*, 1999 ; Weber & Trautspurger, 2013 ; Zhou *et al.*, 2023), l'étude du microbiome intestinal permettrait de déterminer si les nématodes sélectionnent activement certaines bactéries selon leurs propriétés nutritives ou physicochimiques, ou s'ils les consomment de manière plus passive en fonction de leur abondance relative dans l'environnement. En outre, l'analyse combinée des microbiomes intestinal et cuticulaire permettrait de tester l'hypothèse selon laquelle les nématodes contribuent à la dissémination des bactéries en les transportant soit sur leur cuticule (*i.e.*, transport phorétique), soit dans leur tube digestif (Horiuchi *et al.*, 2005 ; Nykyri *et al.*, 2014). Ce potentiel mécanisme de transport favoriserait ainsi la colonisation de nouveaux environnements et permettrait d'accéder à une plus grande diversité de substrats à décomposer, augmentant par conséquent la disponibilité des nutriments dans le sol. Cependant, la majorité des études sur le microbiome des nématodes s'est jusqu'à présent concentrée sur certaines espèces spécifiques : i) les nématodes entomopathogènes (Baniya

et al., 2020 ; Dillman *et al.*, 2015 ; Serra *et al.*, 2019), ii) les nématodes parasitaires des mammifères (Ghedin *et al.*, 2007) et iii) les nématodes phytoparasitaires (Eves-van den Akker *et al.*, 2016 ; He *et al.*, 2005 ; Masonbrink *et al.*, 2019 ; Mathew & Opperman, 2019 ; Petersen *et al.*, 2016). Concernant les nématodes bactérivores des sols, seules quelques espèces ont été étudiées, notamment les modèles biologiques comme *Caenorhabditis elegans* (Berg *et al.*, 2016 ; Dirksen *et al.*, 2020 ; Dirksen *et al.*, 2016 ; Johnke *et al.*, 2020 ; Samuel *et al.*, 2016 ; Yang *et al.*, 2019 ; Zhang *et al.*, 2021) et *Pristionchus pacificus* (Meyer *et al.*, 2017), ainsi que *Acrobeloides maximum* (Baquiran *et al.*, 2013). Compte tenu du grand nombre d'espèces de nématodes bactérivores décrites jusqu'à présent (Hodda, 2022a ; Hodda, 2022c), ce bilan reste très limité. Afin de mieux comprendre les effets des nématodes bactérivores sur la régulation des communautés microbiennes et les conséquences sur les fonctions du sol et de la plante, il est nécessaire d'étudier le microbiome et les préférences alimentaires d'un plus grand nombre d'espèces de ces nématodes.

2.3. Traits racinaires des plantes : effets nutritionnels ou hormonaux des nématodes bactérivores ?

Des études ont démontré que les nématodes peuvent influencer la biomasse et les traits racinaires des plantes, notamment en augmentant les exsudats racinaires, ce qui stimule les communautés microbiennes et favorise la minéralisation des nutriments (Bonkowski, 2000 ; Sundin *et al.*, 1990). Par exemple, la présence de nématodes bactérivores a été associée à une augmentation significative de la longueur et du nombre de ramifications des racines, suggérant une amélioration de l'exploration du sol et de l'absorption des nutriments (Cheng *et al.*, 2011 ; Irshad *et al.*, 2012). Cependant, les résultats ne sont pas toujours cohérents, et l'effet des nématodes sur les traits racinaires semble varier selon les études (Jiang *et al.*, 2020 ; Mao *et al.*, 2006 ; Mao *et al.*, 2007). De plus, la théorie hormonale propose que les nématodes pourraient moduler la communication entre les microbes et les racines, entraînant des changements dans le métabolisme des auxines au sein des plantes (Bonkowski, 2004 ; Bonkowski & Clarholm, 2012). Bien que des résultats encourageants aient été obtenus, montrant une augmentation des concentrations d'auxines en présence de nématodes bactérivores (Jiang *et al.*, 2020), il reste à déterminer si ces effets sont véritablement liés à des changements hormonaux ou simplement à une amélioration de la disponibilité des nutriments. Cette complexité souligne l'importance d'une étude approfondie des interactions entre les nématodes, les microorganismes et les plantes, afin de mieux comprendre comment ces facteurs influencent le développement racinaire et de déterminer si les effets sont d'ordre hormonal ou purement nutritionnel.

2.4. Dynamiques des populations, seuil de densité et temporalité des effets des nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et de la plante

Malgré le rôle crucial des nématodes bactérivores dans les écosystèmes, les effets de leurs dynamiques de population sur les fonctions du sol et des plantes restent encore largement méconnus. Traditionnellement, ces nématodes sont classés le long d'un gradient colonisateur-persistant, qui reflète leurs stratégies démographiques (voir **Chapitre 1**, « 3.2.2. *Stratégie démographique et classes cp* ») (Bongers, 1990 ; Bongers, 1999). Cependant, cette approche généralisée, qui se fonde sur les espérances de vie associées aux différentes classes de nématodes, néglige les variations spécifiques à chaque espèce, masquant ainsi la complexité de leurs cycles de vie et les adaptations qu'ils développent en fonction des divers environnements où ils évoluent. Les dynamiques de population des nématodes bactérivores peuvent être modulées par différents facteurs environnementaux, tels que la nature et la disponibilité des ressources (Venette & Ferris, 1998 ; Zelenev *et al.*, 2004 ; Zelenev *et al.*, 2006 ; Zhou *et al.*, 2023), les conditions abiotiques (Huixin *et al.*, 2001 ; Venette & Ferris, 1998), ainsi que les interactions avec d'autres organismes du sol (Anderson & Coleman, 1981 ; Gansfort *et al.*, 2018 ; Mikola & Setälä, 1998). Par ailleurs, il est probable qu'un seuil de densité minimale des nématodes soit nécessaire avant qu'ils n'aient des effets significatifs sur les fonctions clés du sol. En effet, en deçà de ce seuil, leur présence pourrait ne pas avoir d'effet mesurable sur les processus biogéochimiques et la fertilité des sols. Par conséquent, il est primordial d'établir l'existence éventuelle de ces seuils de densité, ainsi que de décrire les caractéristiques particulières du cycle de vie des espèces de nématodes et les facteurs abiotiques et biotiques qui façonnent ces cycles, dans le but d'améliorer notre compréhension de leur rôle et de leurs contributions spécifiques au fonctionnement des écosystèmes.

Par ailleurs, afin de saisir pleinement les effets de la dynamique des populations de nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et des plantes, il est essentiel de considérer la durée des expériences comme un facteur déterminant. En effet, les résultats présentés au **Chapitre 2** démontrent que cette durée joue un rôle crucial, influençant positivement et négativement les effets des nématodes bactérivores sur des fonctions telles que la croissance microbienne, la minéralisation de l'azote et du phosphore, ainsi que la nutrition végétale. La variété des stratégies démographiques observées chez les nématodes souligne l'importance d'examiner en détail la temporalité de leurs effets, certaines espèces ayant des cycles de vie courts tandis que d'autres ont des cycles plus longs. Cependant, la majorité des études existantes se limitent souvent à des expériences de courte durée, généralement inférieures à 60 jours, et se basent sur un seul échantillonnage final, avec peu d'études intégrant plusieurs prélèvements. Cette approche ne permet pas d'évaluer correctement les effets à long terme des nématodes sur les fonctions du sol et de la plante, négligeant également les dynamiques

temporelles des interactions entre les nématodes, les communautés bactériennes et les plantes. Les résultats du **Chapitre 4** renforcent cette idée en montrant que les effets des nématodes bactérovores évoluent au fil du temps, offrant une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents de leurs interactions. Par conséquent, une attention accrue à la durée des expériences est nécessaire pour mieux appréhender l'effet des nématodes bactérovores et favoriser des recherches futures intégrant ces dimensions temporelles.

2.5. Effet de la disponibilité en phosphore sur les communautés de nématodes du sol et conséquences sur les fonctions du sol et de la plante

Face à l'épuisement progressif des réserves mondiales de phosphore, il est primordial de mieux comprendre comment la disponibilité de ce nutriment affecte les écosystèmes, et plus particulièrement les organismes du sol qui participent au recyclage du phosphore dans les systèmes agricoles. Les communautés de nématodes du sol sont d'excellents bioindicateurs qui reflètent les changements qui s'y produisent (Bongers & Ferris, 1999 ; Lu *et al.*, 2020 ; Mekonen *et al.*, 2017 ; Wasilewska, 1997). Néanmoins, jusqu'à présent, la littérature scientifique n'a que peu examiné ces questions. Les études se sont principalement concentrées sur les effets à court terme de la fertilisation phosphatée et des pratiques de fertilisation en général sur l'ensemble de la communauté de nématodes, en mettant l'accent principalement sur l'influence de ces pratiques sur les guildes trophiques et les indices nématofauniques associés (voir **Chapitre 1**, « 3.2.3. *Guildes fonctionnelles et indices nématofauniques* »), dans le but de mieux comprendre leur effet sur ces communautés (Forge & Simard, 2001 ; Nielsen *et al.*, 2015 ; Puissant *et al.*, 2021 ; Xiao *et al.*, 2020). De manière similaire, les recherches sur la réponse des communautés de nématodes du sol à la fertilisation phosphatée à long terme se sont principalement concentrées sur les guildes trophiques et les indices nématofauniques (Chen *et al.*, 2014 ; Li *et al.*, 2024 ; Ni *et al.*, 2024 ; Olatunji *et al.*, 2019 ; Sarathchandra *et al.*, 2001 ; Wu *et al.*, 2023 ; Zhao *et al.*, 2014). Les réponses observées présentent une variabilité attribuable au type d'écosystème étudié et aux modalités de la fertilisation phosphatée (Ni *et al.*, 2024 ; Wu *et al.*, 2023), notamment sa durée et son intensité, ainsi qu'aux répercussions en cascade sur l'ensemble de la communauté biotique du sol, incluant les bactéries, les champignons et la faune du sol (Chen *et al.*, 2014 ; Ni *et al.*, 2024). Il est essentiel de poursuivre les recherches sur les effets à long terme de la disponibilité en phosphore sur la composition et la structure des communautés de nématodes, notamment en utilisant des gradients de phosphore, ainsi que d'identifier avec précision les facteurs qui influencent leur réponse.

Dans ce contexte, l'approche fonctionnelle est un outil crucial pour caractériser les réponses des nématodes aux variations de disponibilité en phosphore, même lorsque la

composition des communautés ne montre pas de changements apparents. En effet, les traits fonctionnels des nématodes, en particulier ceux des nématodes bactérivores, semblent varier selon la concentration en phosphore dans le sol (Xue *et al.*, 2023). Les principaux paramètres déterminant les cycles de vie des organismes, comme le taux de croissance spécifique, sont liés à la composition biochimique et à la stœchiométrie N:P de leur corps (Elser *et al.*, 1996). Une faible disponibilité en phosphore pourrait limiter la croissance et la reproduction des nématodes bactérivores, entraînant une croissance plus lente, une espérance de vie prolongée, une taille corporelle réduite et un faible taux de reproduction, comme observé chez *Caenorhabditis elegans* et *Plectus murrayi* (Xue *et al.*, 2023). En outre, les traits fonctionnels des nématodes liés à leurs stratégies de recherche et de consommation de nourriture pourraient être influencés par la disponibilité en phosphore, leur permettant d'accéder à de nouvelles sources alimentaires et de modifier leurs comportements alimentaires. Ces adaptations morphologiques et comportementales, induites par la disponibilité en phosphore, pourraient affecter la dynamique des populations de nématodes bactérivores et leurs interactions avec les communautés bactériennes, avec des conséquences potentielles sur le fonctionnement global de l'écosystème, notamment sur la minéralisation de la matière organique et le recyclage des nutriments.

2.6. Assemblage d'espèces : la complexification des modèles d'étude pour une gestion durable de la fertilité des sols à long terme

Actuellement, la majorité des recherches effectuées en conditions contrôlées se concentrent sur l'effet d'une seule espèce de nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et des plantes. Cela souligne l'importance d'explorer le fonctionnement des communautés de nématodes, en particulier les interactions qui existent entre différentes espèces de nématodes bactérivores. Dans les écosystèmes naturels, ces communautés sont généralement composées de 5 à 10 taxons de nématodes qui coexistent. Il est donc crucial d'approfondir les études sur la manière dont la compétition entre espèces et la complémentarité fonctionnelle, associées à des préférences alimentaires variées ou à des stratégies de vie distinctes, influencent les effets des nématodes bactérivores sur les fonctions du sol et des plantes dans ces assemblages. En outre, il est également essentiel d'examiner les effets de la prédation sur ces communautés, notamment en tenant compte de la présence de nématodes prédateurs ou d'autres organismes du sol qui les consomment. De telles investigations permettraient de mieux comprendre les conséquences de ces interactions trophiques sur la fertilité des sols et la productivité des plantes. Une approche intégrant ces éléments offrirait de nouvelles perspectives sur les mécanismes d'interaction entre les nématodes et les autres organismes du sol, ce qui pourrait conduire à des stratégies de gestion plus efficaces pour améliorer la santé des sols et la productivité agricole.

2.7. Une autre approche fonctionnelle en nématologie des sols : une voie prometteuse pour mieux comprendre le rôle des nématodes bactérivores dans les écosystèmes

L'approche fonctionnelle en nématologie des sols représente une voie prometteuse pour comprendre les effets des nématodes bactérivores sur les écosystèmes. Contrairement aux méthodes taxonomiques classiques, qui se focalisent sur l'identification des espèces, cette approche se concentre sur les rôles écologiques et les interactions de ces organismes avec leur environnement. L'un des résultats majeurs de cette thèse, présentés dans le **Chapitre 3**, est que les traits morpho-anatomiques des nématodes bactérivores, tels que la taille corporelle, la largeur de la bouche, la largeur du procorpus, les rapports démaniens b et c , ainsi que la taille relative des œufs, prédisent plus efficacement les fonctions du sol et de la plante que l'identité des espèces ou leurs classes cp. Par exemple, ces caractéristiques expliquent 77% de la variation des quantités de N et de P dans les plantes, alors que les classes cp et l'identité des espèces n'en représentent respectivement que 33% et 46%. En outre, l'approche fonctionnelle est particulièrement pertinente pour analyser la réponse des communautés de nématodes à leur environnement, surtout dans les contextes où peu de variations sont observées sur la composition et de la structure des communautés, comme l'ont souligné les perspectives sur l'effet de la disponibilité en phosphore sur les communautés de nématodes du sol. En intégrant des méthodes expérimentales novatrices, telles que les Rhizobox, l'approche fonctionnelle ouvre de nouvelles voies pour explorer les interactions entre nématodes, plantes et microorganismes. Elle constitue ainsi un cadre prometteur pour évaluer les contributions des nématodes bactérivores au fonctionnement des écosystèmes, mettant en lumière leur rôle crucial pour la durabilité des systèmes agricoles à long terme. Néanmoins, l'approche fonctionnelle en nématologie des sols manque d'un cadre conceptuel bien défini, qui reflète notamment la difficulté à mesurer la variabilité inter- et intraspécifique des traits des nématodes ainsi qu'à établir des liens explicites entre ces traits et les diverses fonctions écosystémiques qu'ils assurent.

3. Conclusion Générale

Cette thèse a apporté une contribution significative à la compréhension du rôle écologique des nématodes bactérivores dans les écosystèmes terrestres. Elle a examiné leurs effets sur les fonctions du sol ainsi que sur la croissance et la nutrition des plantes. À travers trois objectifs principaux, les effets des nématodes bactérivores sur la dynamique microbienne, le recyclage des nutriments et la minéralisation du phosphore organique ont été quantifiés, révélant ainsi les mécanismes complexes qui régissent leur influence sur les cycles biogéochimiques. Le premier sous-objectif a montré que la présence de nématodes bactérivores améliore l'activité microbienne et la disponibilité des nutriments, favorisant ainsi

la croissance et la nutrition des plantes. Bien que la biomasse microbienne et les quantités d'azote et de phosphore disponibles aient augmenté, l'absence de réduction du nombre de cellules bactériennes indique des interactions complexes entre nématodes et micro-organismes. Dans le cadre du deuxième sous-objectif, l'analyse de la variabilité intra-gilde des nématodes a révélé que les effets sur la croissance des plantes ne dépendent pas seulement de l'identité des espèces, mais aussi de leurs traits morpho-anatomiques. Cette approche a permis de mieux comprendre comment certains nématodes, notamment ceux avec des cycles de vie plus courts, influencent plus efficacement le recyclage du phosphore et les fonctions associées. Enfin, le troisième sous-objectif a permis de mieux comprendre les mécanismes par lesquels les nématodes bactérovores améliorent la disponibilité du phosphore. Les résultats montrent que leur prédation stimule et renouvelle la biomasse microbienne, favorisant ainsi la minéralisation du phosphore organique, et dépend des stratégies de vie des différentes espèces de nématodes. Les conclusions de cette thèse soulignent l'importance cruciale des nématodes bactérovores pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Elles mettent en lumière leur rôle essentiel dans le recyclage des nutriments et la nutrition des plantes, ouvrant ainsi de nombreuses perspectives de recherche visant à approfondir notre compréhension des interactions complexes entre les nématodes bactérovores, les communautés microbiennes et les processus biogéochimiques du sol, dans une optique de gestion plus durable des sols.

Références bibliographiques

- Anderson, R.V. & Coleman, D.C. (1981). Population development and interactions between two species of bacteriophagic nematodes. *Nematologica*, 27, 6-19.
- Baniya, A., Huguet-Tapia, J. C., & DiGennaro, P. (2020). A draft genome of *Steinernema diaprepesi*. *Journal of Nematology*, 52.
- Baquiran, J. P., Thater, B., Sedky, S., De Ley, P., Crowley, D., & Orwin, P. M. (2013). Culture-independent investigation of the microbiome associated with the nematode *Acrobelloides maximus*. *PLoS One*, 8(7), e67425.
- Berg, M., Stenuit, B., Ho, J., Wang, A., Parke, C., Knight, M., ... & Shapira, M. (2016). Assembly of the *Caenorhabditis elegans* gut microbiota from diverse soil microbial environments. *The ISME journal*, 10(8), 1998-2009.
- Bongers, T. (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.
- Bongers, T., & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 224-228.
- Bonkowski, M., B. Griffiths & C. Scrimgeour (2000) Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology*, 14, 37-53.
- Bonkowski, M. (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162, 617-631.
- Bonkowski, M. & M. Clarholm (2012) Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: Testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozoologica*, 51, 237-247.
- Chen, X., Daniell, T. J., Neilson, R., O'Flaherty, V., & Griffiths, B. S. (2014). Microbial and microfaunal communities in phosphorus limited, grazed grassland change composition but maintain homeostatic nutrient stoichiometry. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 94-101.
- Cheng, Y. H., Y. Jiang, B. S. Griffiths, D. M. Li, F. Hu & H. X. Li (2011) Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology*, 13, 369-372.
- Dillman, A. R., Macchietto, M., Porter, C. F., Rogers, A., Williams, B., Antoshechkin, I., ... & Mortazavi, A. (2015). Comparative genomics of *Steinernema* reveals deeply conserved gene regulatory networks. *Genome biology*, 16, 1-21.

- Dirksen, P., Marsh, S. A., Braker, I., Heitland, N., Wagner, S., Nakad, R., ... & Schulenburg, H. (2016). The native microbiome of the nematode *Caenorhabditis elegans*: gateway to a new host-microbiome model. *BMC biology*, 14, 1-16.
- Dirksen, P., Assié, A., Zimmermann, J., Zhang, F., Tietje, A. M., Marsh, S. A., ... & Samuel, B. S. (2020). CeMbio-The *Caenorhabditis elegans* microbiome resource. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 10(9), 3025-3039.
- Elser, J. J., Dobberfuhl, D. R., MacKay, N. A., & Schampel, J. H. (1996). Organism size, life history, and N: P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46(9), 674-684
- Eves-van Den Akker, S., Laetsch, D. R., Thorpe, P., Lilley, C. J., Danchin, E. G., Da Rocha, M., ... & Jones, J. T. (2016). The genome of the yellow potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, reveals insights into the basis of parasitism and virulence. *Genome biology*, 17, 1-23.
- Forge, T. A., & Simard, S. W. (2001). Short-term effects of nitrogen and phosphorus fertilizers on nitrogen mineralization and trophic structure of the soil ecosystem in forest clearcuts in the southern interior of British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science*, 81(1), 11-20.
- Gansfort, B., Uthoff, J., & Traunspurger, W. (2018). Interactions among competing nematode species affect population growth rates. *Oecologia*, 187, 75-84.
- García-Sánchez, M., Souche, M., Trives-Segura, C., & Plassard, C. (2021). The grazing activity of *Acrobeloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *Journal of Nematology*, 53, 1-13.
- Ghedini, E., Wang, S., Spiro, D., Caler, E., Zhao, Q., Crabtree, J., ... & Scott, A. L. (2007). Draft genome of the filarial nematode parasite *Brugia malayi*. *Science*, 317(5845), 1756-1760.
- He, Y., Jones, J., Armstrong, M., Lamberti, F., & Moens, M. (2005). The mitochondrial genome of *Xiphinema americanum* sensu stricto (Nematoda: Enoplea): considerable economization in the length and structural features of encoded genes. *Journal of Molecular Evolution*, 61, 819-833.
- Hodda, M. (2022a) Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa*, 5114, 1-289.
- Hodda, M. (2022c) Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa*, 5114, 290-317.

- Horiuchi, J., B. Prithiviraj, H. P. Bais, B. A. Kimball & J. M. Vivanco (2005). Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta*, 222, 848-857.
- Huixin, L., Inubushi, K., & Miwa, J. (2001). Effects of temperature on population growth and N mineralization of soil bacteria and a bacterial-feeding nematode. *Microbes and Environments*, 16(3), 141-146.
- Irshad, U., A. Brauman, C. Villenave & C. Plassard (2012) Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil*, 358, 148-161.
- Jiang, Y., Y. Wu, N. Hu, H. Li & J. Jiao (2020) Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*, 147, 103447.
- Johnke, J., Dirksen, P., & Schulenburg, H. (2020). Community assembly of the native *C. elegans* microbiome is influenced by time, substrate and individual bacterial taxa. *Environmental Microbiology*, 22(4), 1265-1279.
- Li, L., Luo, Z., Li, L., Niu, Y., Zhang, Y., He, R., ... & Nian, L. (2024). Long-term phosphorus fertilization reveals the phosphorus limitation shaping the soil micro-food web stability in the Loess Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1256269.
- Liu, T., L. Yu, J. Xu, X. Yan, H. Li, J. K. Whalen & F. Hu (2017) Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 467-474.
- Loulou, A., Chihani Hammas, N., & Kallel, S. (2023) Axenic mass culture of soil-borne nematodes using artificial egg yolk medium. *Biocontrol Science and Technology*, 33, 701-715.
- Lu, Q., Liu, T., Wang, N., Dou, Z., Wang, K., & Zuo, Y. (2020). A review of soil nematodes as biological indicators for the assessment of soil health. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 7, 275-281.
- Mao, X., Hu, F., Griffiths, B., & Li, H. (2006). Bacterial-feeding nematodes enhance root growth of tomato seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1615-1622.
- Mao, X., F. Hu, B. Griffiths, X. Chen, M. Liu & H. Li (2007) Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1816-1819.
- Masonbrink, R., Maier, T. R., Muppirala, U., Seetharam, A. S., Lord, E., Juvala, P. S., ... & Baum, T. J. (2019). The genome of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*)

- reveals complex patterns of duplications involved in the evolution of parasitism genes. *BMC Genomics*, 20, 1-14.
- Mekonen, S., Petros, I., Hailemariam, M., & Conservation, B. (2017). The role of nematodes in the processes of soil ecology and their use as bioindicators. *Agriculture and Biology Journal of North America*, 8(4), 132-140.
- Meyer, J. M., Baskaran, P., Quast, C., Susoy, V., Rödelsperger, C., Glöckner, F. O., & Sommer, R. J. (2017). Succession and dynamics of *Pristionchus* nematodes and their microbiome during decomposition of *Oryctes borbonicus* on La Réunion Island. *Environmental microbiology*, 19(4), 1476-1489.
- Mikola, J., & Setälä, H. (1998). Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos*, 83, 180-194.
- Moens, T., Verbeeck, L., de Maeyer, A., Swings, J., & Vincx, M. (1999). Selective attraction of marine bacterivorous nematodes to their bacterial food. *Marine Ecology Progress Series*, 176, 165-178.
- Ni, X., Zhu, X., Feng, Q., Zhao, D., Huang, W., & Pan, F. (2024). Effect of Application Rates of N and P Fertilizers on Soil Nematode Community Structure in Mollisols. *Agronomy*, 14(3), 507.
- Nielsen, U. N., Prior, S., Delroy, B., Walker, J. K., Ellsworth, D. S., & Powell, J. R. (2015). Response of belowground communities to short-term phosphorus addition in a phosphorus-limited woodland. *Plant and Soil*, 391, 321-331.
- Nykyri, J., Fang, X., Dorati, F., Bakr, R., Pasanen, M., Niemi, O., Palva, E., Jackson, R., & Pirhonen, M. (2014). Evidence that nematodes may vector the soft rot-causing enterobacterial phytopathogens. *Plant Pathology*, 63, 747-757.
- Olatunji, O. A., Gong, S., Tariq, A., Pan, K., Sun, X., Chen, W., ... & Tan, X. (2019). The effect of phosphorus addition, soil moisture, and plant type on soil nematode abundance and community composition. *Journal of Soils and Sediments*, 19, 1139-1150.
- Petersen, J. M., Kemper, A., Gruber-Vodicka, H., Cardini, U., Van Der Geest, M., Kleiner, M., ... & Weber, M. (2016). Chemosynthetic symbionts of marine invertebrate animals are capable of nitrogen fixation. *Nature Microbiology*, 2(1), 1-11.
- Postma-Blaauw, M. B., de Vries, F. T., De Goede, R. G. M., Bloem, J., Faber, J. H., & Brussaard, L. (2005). Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 142, 428-439.

- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., & Trap, J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108383.
- Samuel, B. S., Rowedder, H., Braendle, C., Félix, M. A., & Ruvkun, G. (2016). *Caenorhabditis elegans* responses to bacteria from its natural habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), E3941-E3949.
- Sarathchandra, S. U., Ghani, A., Yeates, G. W., Burch, G., & Cox, N. R. (2001). Effect of nitrogen and phosphate fertilisers on microbial and nematode diversity in pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(7-8), 953-964.
- Serra, L., Macchietto, M., Macias-Muñoz, A., McGill, C. J., Rodriguez, I. M., Rodriguez, B., ... & Mortazavi, A. (2019). Hybrid assembly of the genome of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* identifies the X-chromosome. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9(8), 2687-2697.
- Sundin, P., A. Valeur, S. Olsson & G. Odham (1990) Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *Fems Microbiology Ecology*, 73, 13-22.
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1997). Thermal constraints to population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(1), 63-74
- Venette, R. C., & Ferris, H. (1998). Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(7), 949-960.
- Wasilewska, L. (1997). Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes. *Russian Journal of Nematology*, 5(2), 113-126.
- Weber, S., & Traunsperger, W. (2013). Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology*, 15(3), 291-301.
- Wu, L., Hu, J., Chen, H., Wang, B., Wu, Y., Bai, Y., & Chen, D. (2023). Stronger effects of long-term P enrichment on soil biota than plants in grasslands. *Soil and Tillage Research*, 229, 105668.
- Xiao, H., Wang, B., Lu, S., Chen, D., Wu, Y., Zhu, Y., ... & Bai, Y. (2020). Soil acidification reduces the effects of short-term nutrient enrichment on plant and soil biota and their interactions in grasslands. *Global Change Biology*, 26(8), 4626-4637.
- Xue, X., Adhikari, B. N., Ball, B. A., Barrett, J. E., Miao, J., Perkes, A., ... & Adams, B. J. (2023). Ecological stoichiometry drives the evolution of soil nematode life history traits. *Soil Biology and Biochemistry*, 177, 108891.

- Yang, W., Petersen, C., Pees, B., Zimmermann, J., Waschina, S., Dirksen, P., ... & Schulenburg, H. (2019). The inducible response of the nematode *Caenorhabditis elegans* to members of its natural microbiota across development and adult life. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1793.
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G., Freckman, D. W., & Georgieva, S. S. (1993). Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25(3), 315.
- Zelenev, V. V., Berkelmans, R., Van Bruggen, A. H. C., Bongers, T., & Semenov, A. M. (2004). Daily changes in bacterial-feeding nematode populations oscillate with similar periods as bacterial populations after a nutrient impulse in soil. *Applied Soil Ecology*, 26(2), 93-106.
- Zelenev, V. V., Van Bruggen, A. H. C., Leffelaar, P. A., Bloem, J., & Semenov, A. M. (2006). Oscillating dynamics of bacterial populations and their predators in response to fresh organic matter added to soil: the simulation model 'BACWAVE-WEB'. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1690-1711.
- Zhao, J., Wang, F., Li, J., Zou, B., Wang, X., Li, Z., & Fu, S. (2014). Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 1-10.
- Zhang, F., Weckhorst, J. L., Assié, A., Hosea, C., Ayoub, C. A., Khodakova, A. S., ... & Samuel, B. S. (2021). Natural genetic variation drives microbiome selection in the *Caenorhabditis elegans* gut. *Current Biology*, 31(12), 2603-2618.
- Zhou, Y., Zheng, H., Gao, D., & Zhao, J. (2023). Population dynamics and feeding preferences of three bacterial-feeding nematodes on different bacteria species. *Agronomy*, 13(7), 1808.