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

En doctorat

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau

Portée par

Unité de recherche : Fonctionnement écologique et gestion durable des agrosystèmes bananiers et ananas - Geco

Etude des effets des pratiques agricoles sur la diversité des macro-invertébrés du sol et leurs conséquences sur la décomposition de la matière organique : Cas des agroécosystèmes bananiers en Martinique

Présentée par Meryem EL JAOUHARI

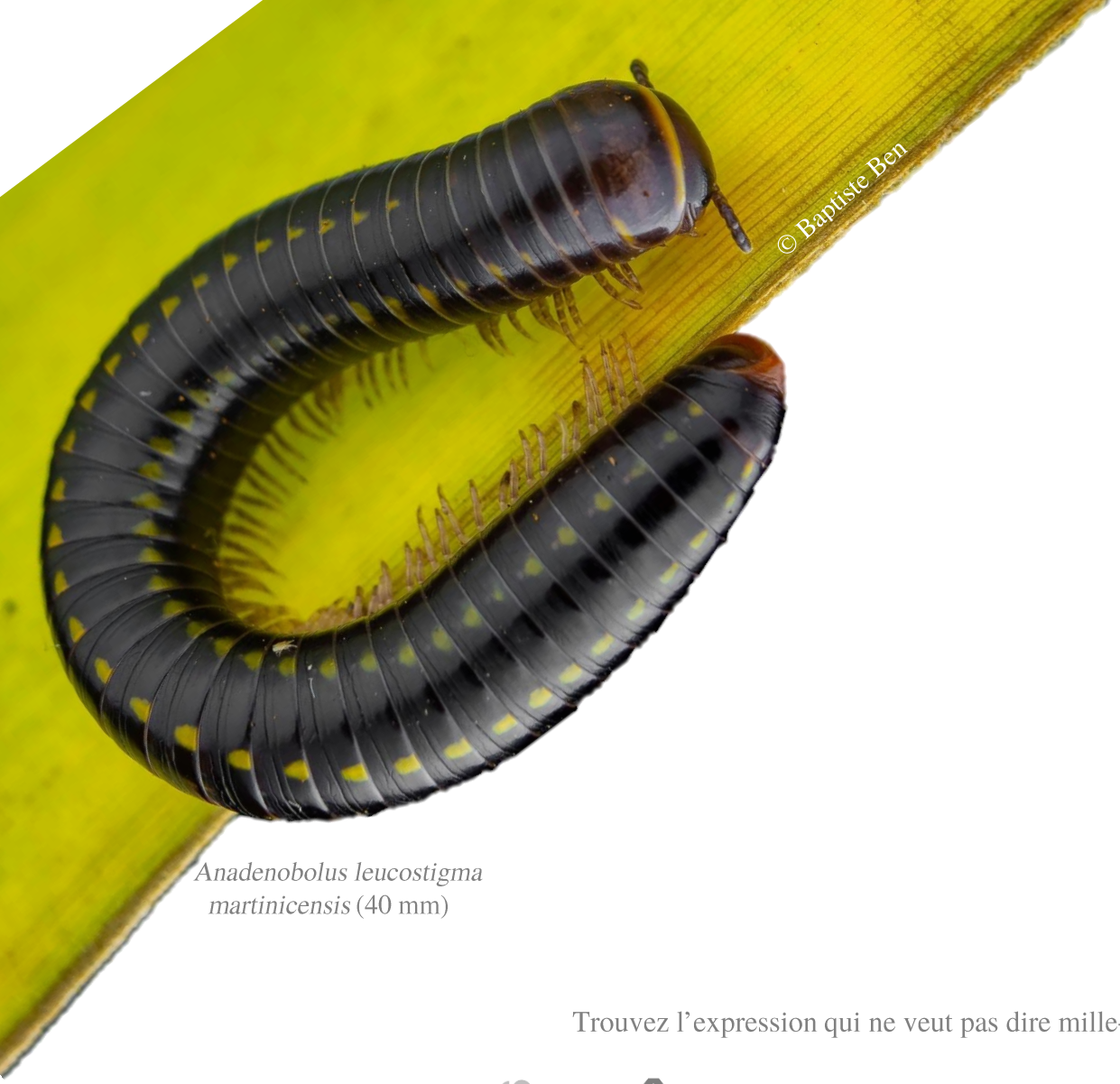
Sous la direction de Gaëlle DAMOUR
et encadrement de Mathieu COULIS

Devant le jury composé de

Mickaël AUBERT, Professeur, Université de Rouen	Rapporteur
Jérôme MATHIEU, Maître de conférences, Université de Sorbonne	Rapporteur
Françoise BINET, Directrice de recherche, Université de Rennes (Présidente du jury)	Examinatrice
François-Xavier JOLY, Maître de conférences, Université de Stirling	Examinateur
Gaëlle DAMOUR, Chercheuse, CIRAD	Directrice de thèse
Mathieu COULIS, Chercheur, CIRAD	Encadrant de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

L'INSTITUT agro Montpellier



Anadenobolus leucostigma martinicensis (40 mm)

Trouvez l'expression qui ne veut pas dire mille-pattes* :

L'ÂNE DE MA GRAND MÈRE

LA MÈRE DES QUARANTE-ET- UNE PATTES

IULE

CONGOLIO

BÈT-ZOREILLE

BÊTE-À-FÉ

*Bête-à-fé est la bonne réponse. En créole Martiniquais, Bête-à fé-veut dire luciole.

« La mère des quarante et une pattes » est la traduction du mot arabe pour dire mille-pattes. « L'âne de ma grand-mère » est la traduction du mot marocain qui désigne les diplopodes du genre Glomeris. « Congolio » et « Bèt-zoreille » veulent dire des diplopodes en créole guadeloupéen et martiniquais respectivement. Iule est le nom français commun pour dire diplopode à corps cylindrique et allongé.

A VOUS, MERCI !

Mais quel plaisir d'en arriver là !

Je te remercie Mathieu, mon encadrant de thèse et de mes deux derniers stages, mon enseignant du savoir-faire et du savoir être, avec toi j'ai connu la recherche et j'ai aimé la recherche. Ta passion et ton enthousiasme m'ont inspiré et m'inspireront encore. Je te remercie pour la confiance que tu m'as accordée et de m'avoir aidé à me dépasser, Merci ! Gaëlle, ma directrice de thèse, je te remercie pour ta bienveillance et de m'avoir toujours prêtée une oreille attentive. Je te remercie de m'avoir appris la rigueur, la remise en question et la clarté dans l'argumentation scientifique. Je vous remercie Gaëlle et Mathieu de vos corrections constructives et le soutien moral que vous m'aviez apportés ces trois années de thèse. J'ai été honorée d'être votre doctorante.

Je vous remercie, Eliane, Christiane, Nelly et Roger, de m'avoir aidé pendant les expérimentations et sur le terrain. C'était un pur plaisir de travailler avec vous. Eliane tu m'as aidé et appris à coudre mes sacs de litière, et mesurer les taux de cendre. Un travail minutieux, merci ! Christiane et Nelly vous m'aviez aidé à planter et à dépoter 160 bananiers. Un travail énergique, Merci ! Roger, je te remercie de m'avoir accompagné sur le terrain, de m'avoir soutenu et aussi de m'avoir appris à conduire.

Maëva ma première stagiaire de tous les temps, merci pour ta bonne humeur et ton enthousiasme. Même collecter les boulettes de iules était amusant avec toi. Léa ma deuxième stagiaire de tous les temps, c'était un pur plaisir de travailler avec toi. Merci pour ta curiosité, ta motivation et surtout ta bonne humeur. Maëva, Léa grâce à vous j'ai pris beaucoup de plaisir à transmettre mes connaissances.

Quentin, mon ami et accessoirement mon collègue, je te remercie d'avoir pris le temps de m'aider dans les différentes phases de ma thèse. Je n'aurais voulu perdre les clés de voiture dans un champ de bananes (sans eau à 13h quand le soleil tape) avec aucune autre personne que toi. Merci d'avoir contribuer au bonheur pendant cette thèse Quentino ! Lucilus, c'était un plaisir de partager ces années de thèse avec toi. Merci de m'avoir aidé pour la chose la plus douloureuse à faire ; la paperasse ! Je t'espère tout le bonheur du monde. Alexis mon co-bureau préféré, par quoi devrais-je commencer pour te montrer à quel point ta présence dans le bureau était…embêtante… plaisante je veux dire (grand sourire). Tu le sais sans doute ; tu as beaucoup contribué à mon bonheur bonheur pendant cette thèse. Tu n'as jamais su dire non quand je t'ai demandé de l'aide. Mais quelle chance pour un thésard d'avoir un statisticien derrière son bureau ! Je te souhaite une belle dernière année de thèse Alex ! Bryan, je te remercie d'avoir

toujours répondu présent quand j'avais besoin d'aide, du déplacement des poubelles lourdes remplies de sol à la relecture-mode-détection-laser-des-coquilles-en-2-secondes. Hâte de refaire des matchs de badminton avec toi !

La team cirad, quel plaisir d'avoir partagé ces trois années de thèse avec vous ! Alice, Camille, Chloé, Clarisse, Coralie, Julie, Karine, Paul, Pauline, Simon, Sophie, Perrine, Yuri de nos pauses café au tapage du pied devant le son… merci d'avoir contribuer au bonheur pendant ces trois années de thèse et merci surtout pour votre soutien moral ! Mes relecteurs privilégiés Béatrice, Bryan, Julie, Lilou, Perrine, Sophie et mes coloco Arthur, Eline, Sarah, grâce à vous mon manuscrit portera moins de fautes d'orthographes. Merci d'avoir pris le temps de le relire.

Je tiens énormément à te remercier Baptiste, pour ton incroyable talent de photographe ! J'ai eu l'immense chance de bénéficier de tes superbes photos que je présente tout au long de ce manuscrit.

Je vous remercie ma magnifique famille de m'avoir soutenu de très loin, pour être précis de 5 765 km de distance. C'est grâce à vous que j'ai eu l'audace et l'ardeur de quitter mon nid marocain et de découvrir de nouveaux horizons, Merci !

Et pour finir, mon amour Lucas, comment te remercier suffisamment pour la totalité de ton soutien. Tu as été là du début à la fin de la thèse, et dans chacune de ces phases tu as su me renforcer pour donner le meilleur de moi-même. Je te remercie !

Je dédie ce travail à vous !

TABLE DES MATIERES

A vous, Merci ! 5

Table des matières 7

Avant-Propos 9

Résumé 11

Abstract 12

Contextualisation 13

CHAPITRE I : Introduction générale 15

1. La biodiversité 15

2. La décomposition de la matière organique 26

3. La relation entre la biodiversité de la macrofaune du sol et le fonctionnement de l'écosystème 34

4. Quels effets de la macrofaune sur les plantes ? 37

5. La Martinique : île aux fleurs ou mer de banane ? 39

6. Problématique, questions et hypothèses de recherche et démarche adoptée 47

CHAPITRE II : Effet des pratiques agricoles sur la faune du sol 51

Avant-propos 52

Synthèse du 1er article 53

Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique 55

Synthèse du 2ème article 77

Glyphosate reduces the biodiversity of soil macrofauna and benefits exotic species over native species in a tropical agroecosystem 79

Après-propos 106

CHAPITRE III : Effet des pratiques agricoles sur la décomposition 107

Avant-propos 108

Synthèse de l'article 109

Organic farming increases decomposition rate in banana fields 112

Après-propos 133

CHAPITRE IV : Caractérisation fonctionnelle des espèces détritivores 134
Avant-propos 135
Synthèse de l'article 136
Specific Litter Consumption rate, Geophagy rate and Assimilation Efficiency for 19 decomposer macrofauna species feeding on banana leaf litter and soil 138
Après-propos 162
CHAPITRE V : Effet des communautés d'invertébrés du sol sur la décomposition et la croissance du bananier 163
Avant-propos 164
Synthèse de l'article 165
Macrofauna mixtures effect on decomposition and its cascading effect on banana growth: a greenhouse experiment 168
Après-propos 199
CHAPITRE VI : Discussion générale 200
1. Quel effet des pratiques agricoles sur la biodiversité du sol et le processus de décomposition ? 203
2. Quel effet de la macrofaune du sol et de sa diversité sur la décomposition ? 207
3. Quel effet de la macrofaune sur la structure du sol ? 214
4. Quel effet de la macrofaune sur la croissance du bananier ? 216
5. Quelles implications pour les agriculteurs ? 218
6. Perspectives pour les futures recherches 220
Messages à emporter 223
References 225
Annexe 1: Appendix of chapter II 252
Annexe 2: Appendix of chapter V 258
Résumé 262

AVANT-PROPOS

Ce manuscrit représente le résultat de quatre années de travail (deux stages de six mois et trois années de thèse). Un travail fait avec passion et avec amour. Un travail d'équipe !

Je vous présente six chapitres dont quatre sont rédigés en format article et en anglais. Dans ces chapitres, je vous propose également trois passages en français pour mieux vous situer : Un rappel de la question et les hypothèses de recherche (intitulé Avant-propos), une synthèse de la méthode et des résultats (intitulé Synthèse de l'article) et un commentaire introductif du chapitre suivant (intitulé Après-propos).

Je vous souhaite une agréable lecture !



Cubaris murina, photo prise par ©Baptiste Ben

RESUME

Les services écosystémiques rendus par la biodiversité sont la clé d'une production alimentaire durable. En Martinique, la banane destinée à l'exportation a longuement été cultivée avec une utilisation importante d'intrants chimiques. Cependant, depuis ces 20 dernières années, les pratiques agricoles ont évolué vers des systèmes intégrant de plus en plus de pratiques agroécologiques. Cette thèse s'intéresse à l'effet de ces changements de pratiques sur la biodiversité de la macrofaune du sol et ses conséquences sur la décomposition de la litière, processus primordial dans le fonctionnement des sols et des agroécosystèmes en particulier.

Pour répondre à ces objectifs, nous avons quantifié la diversité de la macrofaune du sol et la décomposition de la litière dans des parcelles de bananiers ayant des pratiques agricoles contrastées. Nous avons aussi mené des expérimentations en microcosmes afin de déterminer les performances alimentaires de 19 espèces détritivores, individuellement. Enfin, nous avons étudié, dans une expérimentation en pot, en serre, leurs effets sur la décomposition des litières et la croissance du bananier, individuellement et en communauté.

Nos résultats ont montré que les pratiques agricoles basées sur l'usage intensif d'herbicides dans les bananeraies conduisent à une diminution de 21% en moyenne de la richesse spécifique des macro-arthropodes du sol. De plus, nous avons montré que la cessation ou même la réduction de l'utilisation des herbicides a permis une augmentation de la proportion de certaines espèces natives, notamment d'araignées et de fourmis, suggérant un rôle important de la réduction des herbicides dans la conservation de la biodiversité du sol dans les agroécosystèmes tropicaux. En outre, les applications d'herbicides ont diminué la richesse spécifique des détritivores de 55%, probablement par des effets indirects via la suppression de la flore adventice. La couverture du sol apparait donc comme un élément important de l'agroécosystème, permettant non seulement un maintien de biodiversité du sol, mais aussi la procuration de services écosystémique par la macrofaune.

En serre et dans les parcelles de bananiers, la macrofaune a contribué à une augmentation de 28% et 14% de la décomposition totale, respectivement. Nous avons également montré que la décomposition de la litière dans les parcelles de bananiers augmentait significativement avec la richesse spécifique de la macrofaune détritivores. En serre, nous avons montré qu'une augmentation de la décomposition était accompagnée d'une augmentation de la croissance du bananier.

Outre un effet de la macrofaune détritivore sur la décomposition, nous avons aussi mis en évidence une importante géophagie (*i.e.* consommation de sol), aux valeurs comprises entre 38% et 95%. Cette géophagie suggère un rôle potentiel de ces espèces sur le processus de bioturbation participant au maintien de la porosité du sol et à la redistribution des minéraux dans le sol.

L'ensemble de ces résultats suggèrent que les pratiques agroécologiques mises en œuvre dans les bananeraies pour réduire les intrants chimiques sont pertinentes pour augmenter indirectement le processus de décomposition et, potentiellement, la structure du sol et la croissance des plantes.

Mots-clés

Agroécosystème, Biodiversité, Décomposition, Détritivores, Diplopodes, Gastéropodes, Herbicides, Isopodes, Macrofaune du sol, Structure du sol, Trait fonctionnel, Vers de terre.

ABSTRACT

Ecosystem services provided by biodiversity are the key to sustainable food production. In Martinique, bananas for export have been grown for a long time with a high use of chemical inputs. However, over the last 20 years, agricultural practices have evolved towards systems that increasingly integrate agroecological practices. This thesis focuses on the effect of these changes in practices on the soil macrofauna biodiversity and its consequences on the decomposition of litter, an essential process in the functioning of soils and agroecosystems in particular.

To address these objectives, we quantified soil macrofauna diversity and litter decomposition in banana fields with contrasting agricultural practices. We also conducted microcosm experiments to determine the feeding performances of 19 individual decomposer species. Finally, we studied their effects on litter decomposition and banana growth, individually and as a community, in a greenhouse pot experiment.

Our results showed that agricultural practices based on the intensive use of herbicides in banana plantations lead to a decrease of 21% on average in the species richness of soil macro-arthropods. Furthermore, we showed that cessation or even reduction of herbicide use led to an increase in the proportion of some native species, notably spiders and ants, suggesting an important role of herbicide reduction in the conservation of soil biodiversity in tropical agroecosystems. In addition, herbicide applications decreased the species richness of detritivores by 55%, probably through indirect effects via suppression of the weed flora. Soil cover thus appears to be an important element of the agroecosystem, allowing not only the maintenance of soil biodiversity, but also the provision of ecosystem services by the macrofauna.

In the greenhouse and in the banana fields, macrofauna contributed to an increase of 28% and 14% of total decomposition, respectively. We also showed that litter decomposition in the banana fields increased significantly with the species richness of decomposer macrofauna. In the greenhouse, we showed that an increase in decomposition was followed by an increase in banana growth.

In addition to an effect of the decomposer macrofauna on decomposition, we also found significant geophagy (*i.e.* soil consumption), with values ranging from 38% to 95%. This geophagy suggests a potential role for these species in the bioturbation process, helping to maintain soil porosity and redistribute minerals in the soil.

All these results suggest that agroecological practices implemented in banana plantations to reduce chemical inputs are relevant to indirectly increase the decomposition process and potentially soil structure and plant growth.

Key-words

Agroecosystem, Biodiversity, Decomposition, Detritivores, Diplopods, Gastropods, Herbicides, Isopods, Soil macrofauna, Soil structure, Functional trait, Earthworms.

CONTEXTUALISATION

Aujourd'hui, on assite à une époque où l'activité humaine a une importance majeure sur la biogéochimie et le fonctionnement écosystèmes : l'athropocène. Ces changements globaux ont des conséquences très importantes sur les organismes vivants. Une sixième extinction de masse est annoncée. L'agriculture intensive en intrants chimiques serait un des principaux moteurs de ce déclin (Maxwell et al., 2016). Les principaux moyens par lesquels elle affecte la biodiversité sont : la conversion des écosystèmes naturels en surfaces agricoles et leur intensification en intrants chimiques et en mécanisation. Les études scientifiques ce sont surtout focalisées sur le déclin des vertébrés et des insectes polinisateurs esthétiquement plaisants et peu de chose sont connues sur le déclin des invertébrés du sol malgré le rôle clé que jouent ces organismes dans le fonctionnement global et la stabilité des écosystèmes (Tamburini et al., 2020).

Tout comme les abysses océaniques et les canopées des forêts tropicales, le sol abrite un large éventail d'organismes et est un front de recherche pour l'étude de la biodiversité (Decaëns, 2010). La macrofaune du sol constitue une partie importante de la biomasse et de la diversité de la faune du sol. Elle fournit de nombreux services au sein de l'agroécosystème ; notamment la biorégulation des ravageurs et la décomposition de la matière organique (MO). La décomposition de la MO est un processus primordial dans le fonctionnement des agroécosystèmes pour maintenir la production des plantes en assurant la minéralisation des composés organiques en composés minéraux assimilables par les plantes. Dans cette thèse, je m'intéresse à la contribution de la macrofaune du sol et sa diversité au processus de décomposition.

A une échelle plus locale, cette thèse se déroule en Martinique ; faisant partie du *hotspot* de biodiversité des îles de la Caraïbe. La filière de la banane dessert export (variété Cavendish) en Martinique a une importance économique majeure et occupe 25 % de la surface agricole totale. Malgré une diminution importante ces 20 dernières années, elle reste consommatrice de produits phytosanitaires, fongicides et herbicides, polluant ainsi les sols et les eaux. Toutefois, une vaste diversité de pratiques culturales allant d'une agriculture conventionnelle utilisant des produits phytosanitaires à une agriculture raisonnée et biologique sont présentes en Martinique. Dans cette thèse, je m'intéresse donc à l'effet de ces pratiques agricoles sur la biodiversité et la structure des communautés de macrofaune du sol, ainsi qu'à l'effet de ces pratiques sur la décomposition de la matière organique

CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE

1. LA BIODIVERSITE

1.1. QU'EST-CE QUE ÇA VEUT DIRE ?

Avant toute chose, voyageons dans le temps depuis l'émergence du concept de la biodiversité jusqu'à sa définition. En 1859, Charles Darwin publie le livre le plus connu parmi les scientifiques *L'origine des espèces*. Ce livre est le premier à exposer le concept de la diversité du vivant, la théorie de son origine et de son évolution. A cette époque de la révolution industrielle, l'homme occidental voyait la nature comme un puit de ressources inépuisables à exploiter sans modération (Lévêque, 1994). La conservation de la diversité du vivant n'était donc pas sa priorité. De plus, à travers la colonisation, cette vision s'est propagée dans le reste du monde. En parallèle, naissait le mouvement romantique qui questionnait la relation entre Homme et Nature, conduisant à une prise de conscience collective progressive sur l'importance de préserver la nature (Besson, 2019). Or, il a fallu attendre la seconde guerre mondiale pour que l'on s'aperçoive de la crise écologique causée par les activités humaines. Des programmes internationaux se sont alors intéressés à la biodiversité, notamment le rapport sur l'état de l'environnement publié par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en 1950 et la Conférence de Stockholm en 1972, alarmant sur les dangers de la croissance exponentielle de la pollution et de la surexploitation des systèmes naturels. La discipline de la biologie de conservation fût créée et le terme « biodiversité » popularisé pour la première fois par Thomas Lovejoy en 1980. La conférence des Nations unies, nommée le premier Sommet de la planète Terre de Rio en 1992, est l'évènement marquant dans la prise de conscience internationale de l'importance la conservation de la biodiversité, donnant naissance à la convention internationale sur la biodiversité, signé aujourd'hui par 196 pays. Sur cette convention, la définition de la biodiversité est explicitée dans l'article 2 :

« *Variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes.* »

1.2. COMMENT LA MESURER ?

La biodiversité, comme il a été défini ci-dessus, englobe les variations biotiques, du niveau des gènes, en passant par celui de l'espèce, à celui des écosystèmes. Dans cette thèse, je m'intéresse uniquement à la biodiversité au niveau de l'espèce. Etudier comment la biodiversité est distribuée dans l'espace et sa dynamique dans le temps ne peut se faire sans la convertir en unité mesurable. Or, la biodiversité est un concept multidimensionnel (Purvis and Hector, 2000) et une seule mesure ne pourrait capturer l'intégralité de ce large concept sans perte d'information (Magurran, 1991). Ces dimensions peuvent donc être quantifiées séparément, comme il a été suggéré par Purvis et Hector (2002) :

- **Le nombre**[1] : La richesse spécifique est la dimension la plus utilisée pour les mesures de diversité. Elle ne tient compte que de l'identité des espèces, en considérant que toutes les espèces sont équitablement différentes. Elle est mesurée en comptant le nombre d'espèces d'un groupe d'organismes.
- **L'équitabilité**[2] : La biodiversité prend aussi en compte la répartition de l'abondance des individus parmi les espèces. Cela signifie que si un site contient 100 individus, la diversité n'est pas forcément élevée si 99% de ces individus appartiennent à la même espèce. Il existe aujourd'hui plusieurs indices qui combinent le nombre des espèces avec l'abondance des individus pour chaque espèce afin de mesurer l'équitabilité (Hill, 1973).
- **La différence :** Les espèces peuvent différer dans leur éloignement phylogénétique et/ou leur fonctionnement dans l'écosystème (Tilman, 1997; Warwick and Clarke, 1995). La diversité phylogénétique[3] est mesurée en prenant en compte les distances phylogénétiques entre les espèces. Plus cette dernière est grande dans une communauté (*e.g.* des espèces d'ordre ou de classe différentes) plus la diversité phylogénétique est grande. La diversité fonctionnelle[4] quant à elle est mesurée en prenant en compte la distance entre les attributs des traits de vie des espèces ; morphologiques, physiologiques ou comportementaux dans une communauté (Cornwell et al., 2006; Villéger et al., 2008; Violle et al., 2007).

---

[1] La dimension du nombre de la biodiversité a été mesurée dans les chapitres II, III et V de cette thèse.
[2] La dimension de l'équitabilité de la biodiversité a été mesurée dans le chapitre II.
[3] La dimension de la différence phylogénétique n'a pas été mesurée dans cette thèse.
[4] La dimension de la différence fonctionnelle a été mesurée dans le chapitre V.

Quels facteurs affectent la biodiversité ?

Prédire la biodiversité est devenu le sujet préoccupant des écologues depuis l'utilisation accrue des terres (Ewers et al., 2013). Diamond (1975), suivi de Keddy (1992), ont défini des règles d'assemblages qui ont comme objectif de prédire comment un sous-ensemble (pool local) découlant d'un ensemble d'espèces d'une région, peut se retrouver dans un habitat spécifique (Diamond, 1975; Keddy, 1992; Lortie et al., 2004). Ces règles agissent comme un ensemble de filtres conduisant à la conception des assemblages d'espèces (Figure 1). D'après la littérature existante, nous distinguons :

- Le filtre lié à **la dispersion** sélectionne les espèces qui du pool régional, pourront atteindre le pool d'espèce local selon leur locomotion et leur capacité à se déplacer et se disperser.
- Les filtres **environnementaux** englobent tous les facteurs externes influant sur les espèces en sélectionnant les espèces ayant les traits adaptés (Weiher and Keddy, 2001). Ces filtres peuvent être des contraintes historiques et biogéographiques sélectionnant les espèces qui partagent la même histoire biogéographique. Ils peuvent également être des contraintes liées à l'habitat (par exemple ; les microclimats et les propriétés du sol), ou aussi liée à l'utilisation des terres (Decaëns et al., 2008). Ces filtres environnementaux peuvent aussi avoir un effet indirect sur les espèces en influant sur leurs interactions ; par exemple dans le cas des espèces introduites excluants les espèces natives (Manchester and Bullock, 2000).

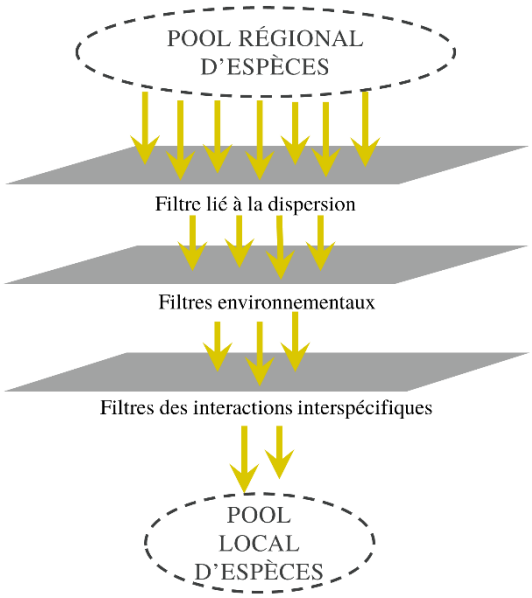


Figure 1 : Schéma indiquant les filtres régissant la conception d'un pool local d'espèces à partir d'un pool régional.

- Les filtres liés aux **interactions entre les espèces** qui font que les espèces s'excluent ou cohabitent dans une communauté (Cornwell et al., 2006). Les interactions interspécifiques compétitives vont exclure les compétiteurs faibles et sélectionner les espèces ayant des interactions facilitatrices pour former le pool local.

1.3. SON DECLIN : DE L'HOLOCENE A 'L'ANTHROPOCENE'

L'holocène est l'époque géologique interglaciaire actuelle qui a procuré pendant 11 700 ans une stabilité aux sociétés humaines permettant leur épanouissement et le développement de l'agriculture (Rockström et al., 2009). Or, depuis la révolution industrielle, l'Homme est à l'origine de changement globaux qui ont fait entrer notre époque dans 'l'anthropocène' (Steffen et al., 2011). 'L'anthropocène' désigne une époque géologique où l'activité humaine a une influence importante sur la biogéochimie et les écosystèmes (Holmes Rolston III, 2019; Laurance, 2019; Lewis and Maslin, 2015). Les conséquences de ces changements sont très importantes sur les organismes vivants. Les scientifiques s'accordent désormais sur l'idée que la Terre subit une 6ème extinction de masse, la première depuis l'extinction des dinosaures il y a 65 millions d'années (Briggs, 2017; Hallmann et al., 2017). Une extinction de masse se définie par la disparition d'une part importante de la biodiversité en un temps géologique relativement court (Ceballos and Ehrlich, 2018; Hallam and Wignall, 1997). Contrairement aux 5 précédentes extinctions causées par des phénomènes « naturels », celle-ci est entièrement causée par une seule espèce qui est l'être humain (Cowie et al., 2022). Cependant, l'attention s'est surtout portée sur le déclin des vertébrés (i.e. mammifères, oiseaux et amphibiens) esthétiquement plaisant comme les grands félins ou les pandas (Loehle and Eschenbach, 2012; McCallum, 2007), et peu sur les invertébrés (Cowie et al., 2022). Des études récentes ont montré un déclin massif des insectes (Hallmann et al., 2017; Semmens et al., 2016), et des arthropodes (Lister and Garcia, 2018). Le déclin de ces invertébrés peut engendrer un effet en cascade sur les réseaux trophiques et accentuer le déclin d'autres animaux de niveaux trophiques supérieures, ainsi que les plantes par manque de pollinisateurs (Goulson, 2019).

Les activités humaines (e.g. industrialisation, urbanisation, déforestation,…) sont en grande partie responsables de la perte de biodiversité (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019) dont deux qui ont été identifiées comme les principaux moteurs de ce déclin ; la surexploitation des ressources et l'agriculture (Figure 2) (Maxwell et al., 2016).

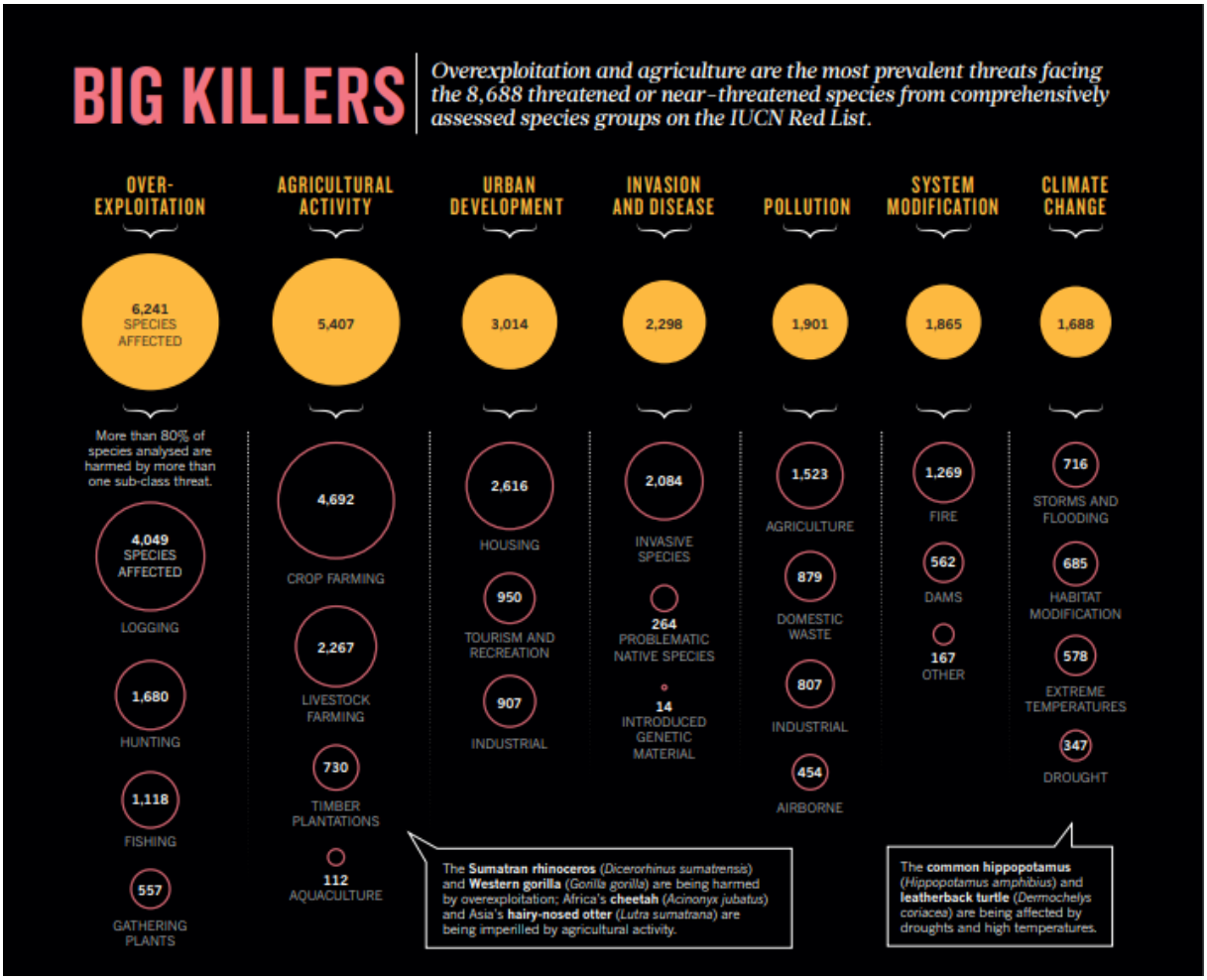


Figure 2 : Recensement des menaces pour plus de 8000 espèces, montrant que les principaux facteurs du déclin de la biodiversité sont ; la surexploitation (i.e. braconnage et prélèvement des espèces de leurs habitats naturels à des taux supérieures à leur reproduction) et l'agriculture. Figure extraite de (Maxwell et al., 2016).

1.4. L'AGRICULTURE, UN DES PRINCIPAUX MOTEURS DE CE DECLIN

L'agriculture couvre aujourd'hui le tier de la surface de la Terre (en excluant l'Antarctique et le Groenland) (Dudley and Alexander, 2017). Après la surexploitation des ressources, l'agriculture est la principale cause du déclin de la biodiversité. Les principaux moyens par lesquels elle affecte la biodiversité sont : (i) la conversion des écosystèmes naturels en exploitations agricoles et (ii) l'intensification en intrants chimiques des agroécosystèmes.

L'expansion de l'agriculture a conduit à une déforestation des forêts primaires tropicales, refuge d'une grande biodiversité, et leur conversion en vaste surfaces agricoles (Taylor et al., 2015). Ces surfaces sont souvent dédiées à des plantations en monoculture à grande échelle (Rudel et al., 2009). En outre, pour atteindre les quotas de rendements agricoles et accompagner les cours de marché, les systèmes agricoles traditionnels sont remplacés par des systèmes intensifs en intrants chimiques. L'utilisation des fertilisants chimiques a augmenté massivement ces dix dernières années (FAO, 2020b), causant des dégâts environnementaux majeurs. Les efflorescences algales, notamment causées par le surplus des nutriments dans les eaux suite à la fertilisation massive, sont responsables d'une perte de biodiversité des eaux douces (Dudley and Alexander, 2017). Pour lutter contre les ravageurs, l'agriculture intensive en intrant utilise massivement des pesticides (*i.e.* insecticides, herbicides et fongicides) qui exercent un effet direct par toxicité sur la faune. En général, les insecticides ont un impact délétère sur un large spectre d'espèces, plus ou moins marqué selon les types de molécules et d'adjuvants (Chagnon et al., 2015). Par exemple, les néonicotinoïdes - des insecticides neurotoxiques – sont parmi les plus utilisés dans le monde. Des études ont montré une diminution des populations d'insectes non-cibles, notamment abeilles, papillons et insectes aquatiques suite à une exposition à cette classe d'insecticide (Hladik et al., 2018; Wood and Goulson, 2017).

Les herbicides ont aussi un effet toxique sur les organismes non-cibles (Tajnaiová et al., 2020; Tamburini et al., 2020), notamment sur la macrofaune du sol qui fait l'objet de cette thèse. Leur toxicité dépend de la sensibilité du taxon considéré et de sa place dans le réseau trophique (Frampton, 2002). Le glyphosate est l'herbicide le plus utilisé dans le monde. Une étude récente entreprise à l'échelle d'un microcosme a montré que le glyphosate induisait un taux de mortalité plus élevé, un taux de reproduction plus faible et une masse corporelle plus faible pour les deux espèces de vers de terre ; *Lumbricus terrestris* et *Octodrilus complanatus* (Stellin et al., 2018). Straw et al. (2021) ont aussi montré un taux de mortalité élevé pour le bourdon *Bombus terrestris* suite à une exposition au Glyphosate (Straw et al., 2021). Certains fongicides peuvent aussi présenter des toxicités non spécifiques aux champignons mais touchant aussi les organismes non-cibles, notamment les vers de terres et les amphibiens (Da Marinho et al., 2020; Gomes et al., 2021; Wu et al., 2018). En effet, les fongicides de contact (i.e. pas absorbés par les tissus de la plante), tout comme les fongicides systémiques (*i.e.* absorbés par les tissus de la plante) agissent sur les fonctions cellulaires des champignons qui sont des fonctions de base rencontrés chez tous les êtres vivants eucaryotes (Gupta, 2018). La littérature commence à être fournie sur les effets directs de chacun de ces pesticides, en revanche, l'effet synergétique de ces pesticides - « l'effet

cocktail » - sur le déclin des organismes non-cibles est bien la face cachée de l'iceberg (Wood and Goulson, 2017). En outre, le labour exerce aussi un effet direct sur la faune du sol que ce soit dû à leur destruction mécanique suite au passage des engins ou à la modification physique de leur habitat (Coll et al., 2011; Pelosi et al., 2014; Robertson et al., 1994). Pelosi et al. (2014) considèrent que le labour joue un rôle de filtre environnemental en réduisant les espèces ayant un grand corps, notamment les vers de terre anécique, et en maintenant les vers de terre ayant un épithélium rigide et une petite taille (Pelosi et al., 2014).

Dans cette thèse, je m'intéresse, aux effets des pratiques agricoles sur la biodiversité ; plus particulièrement sur la biodiversité de la macrofaune du sol.

1.5. LA BIODIVERSITE DU SOL

Le sol abrite un large éventail d'organismes, allant des bactéries microscopiques de 2 µm aux vers de terre et aux myriapodes macroscopiques de 10 cm et même jusqu'à certains champignons de 1 ha (Bardgett and van der Putten, 2014; Decaëns, 2010; Stork, 2018). Tout comme les abysses océaniques et les canopées des forêts tropicales, le sol est décrit comme un réservoir de biodiversité (André et al., 1994; Decaëns et al., 2006; Decaëns, 2010). Dans le milieu des scientifiques, l'intérêt pour ces organismes a augmenté lors des trois dernières décennies, avec la prise de conscience du rôle clé qu'ils jouent dans le fonctionnement de l'écosystème (André et al., 2002; Bardgett and van der Putten, 2014; Díaz et al., 2019; Tilman et al., 2012).

Ainsi devant la grande diversité des organismes du sol, les scientifiques ont déterminé plusieurs classifications, afin de mieux échantillonner, identifier et étudier le comportement et le fonctionnement de cette faune :

La classification morphométrique : Cette classification selon la taille de la faune est utilisée depuis Swift et al. (1979). Elle distingue la microfaune avec une taille inférieure à 0.2mm, la mésofaune avec une taille entre 0.2 et 2mm et la macrofaune avec une taille supérieure à 2mm (Decaëns, 2010). Cette classification est très utile pour désigner le matériel d'extraction lors des échantillonnages. Or, elle reste limitée quand une espèce change de taille lors de ses différents stades de vie (*e.g.* d'un stade larvaire à un stade adulte).

La classification trophique : Les organismes du sol diffèrent aussi dans leur place dans la chaine trophique. Cette classification distingue donc les prédateurs, les herbivores et les détritivores. Cette classification est très importante pour étudier le transfert de la matière organique (Cebrian and Lartigue, 2004) ou de polluants dans les réseaux trophiques (Scheifler, 2002). Cette classification peut aussi être analogue à une classification fonctionnelle dans le contexte où l'étude cible un service écosystémique rendu par un des groupes trophiques, comme notamment la biorégulation des ravageurs par les prédateurs (Mollot et al., 2012) et la décomposition de la matière organique par les détritivores (Coulis et al., 2015).

La classification fonctionnelle : Cette classification vise à classer les espèces selon la fonction qu'ils possèdent dans l'écosystème. La classification des vers de terre en épigé, endogé ou anécique selon Bouché (1972) a été considérée par les scientifiques comme étant une classification fonctionnelle, bien qu'elle soit aujourd'hui controversée par certains chercheurs considérant plutôt ces groupes comme des groupes écologiques (Bottinelli and Capowiez, 2021). Lavelle (1996) a déterminé une classification de la faune du sol selon son effet sur la décomposition de la matière organique. Il a distingué les transformateurs de litière et les ingénieurs de l'écosystème. **Les transformateurs de litières** comprennent les enchytréidaes et les arthropodes de la mésofaune et la macrofaune. Ils consomment la litière, participent à sa fragmentation et excrètent des boulettes fécales incubatrices de l'activité microbienne. **Les ingénieurs de l'écosystème** comprennent les vers de terre et les insectes eusociaux : fourmis et termites. Ils sont responsables de la bioturbation du sol en creusant des galeries et construisent des structures organo-minérales (appelées turricules en cas de vers de terre).

1.6. ZOOM SUR LA MACROFAUNE DU SOL

La macrofaune du sol est généralement associée à une taille entre 2 mm et 20 mm (Figure 3). Elle constitue une partie importante de la biomasse et de la diversité de la faune du sol. Elle inclue les principaux groupes taxonomiques suivants : isopodes, myriapodes, arachnides, vers de terre gastéropodes, et certains ordres et familles d'insectes ; notamment les coléoptères, les isoptères, les larves de diptères et les fourmis.

Isopodes : Les isopodes terrestres aussi nommés cloportes forment un ordre parmi les crustacées. Ils sont d'ailleurs les seuls crustacés exclusivement terrestres. Leur corps est composé de métamères liés à

trois parties ; la tête, le thorax et l'abdomen. La tête appelée céphalon porte les pièces buccales. Le thorax appelé péréion porte les 7 paires de pattes. L'abdomen appelé pléon porte les organes reproducteurs et respiratoires. Habitant principalement la couche de litière (Zimmer et al., 2005), ils sont détritivores et sont classés dans le groupe des transformateurs de litière.

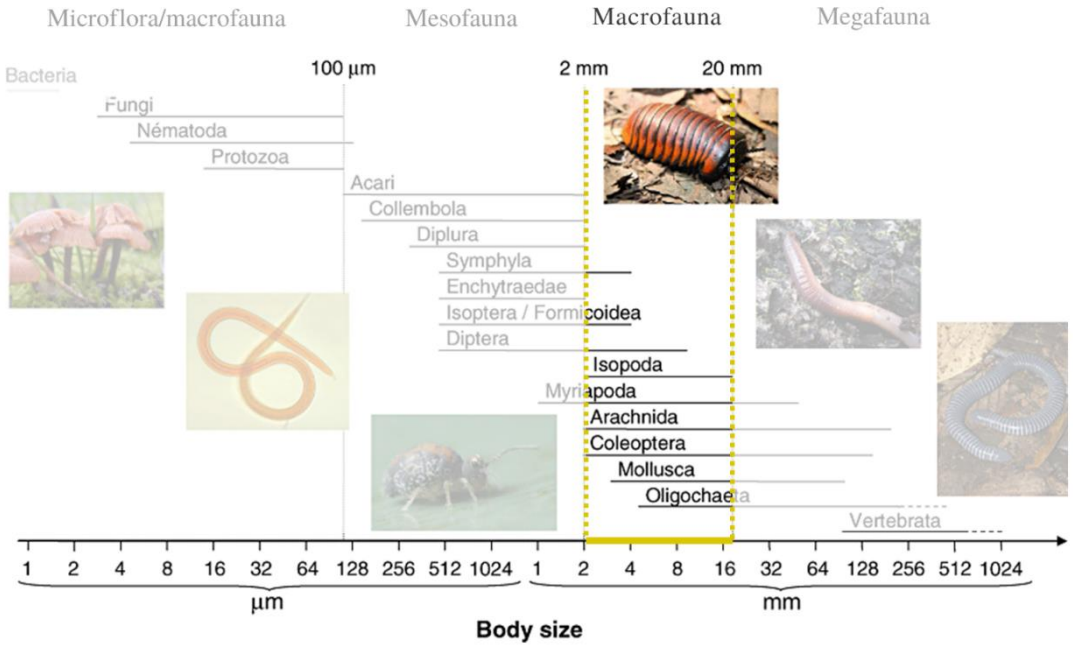


Figure 3 : Shéma représentant la macrofaune du sol parmi la diversité de la faune du sol, extrait et adapté de Decaëns (2010).

Myriapodes : Il s'agit d'un sous-embranchement des arthropodes aussi appelé « mille-pattes ». Les milles-pattes ont un corps allongé composé d'une tête suivie de nombreux segments, où à chaque segment s'insère une ou deux paires de pattes. Les milles-pattes regroupent les deux classes qui sont l'objet d'étude de cette thèse : les chilopodes et les diplopodes. **Les chilopodes** sont majoritairement prédateurs. Ils sont dotés de forcipules qui sont une paire de pattes modifiée en crochets à venin. **Les diplopodes** sont caractérisés par la présence de deux paires de pattes par segment, à partir du 5ème segment. Ce sont des détritivores lucifuges habitant les couches superficielles du sol (David, 2015). Ils sont classés dans le groupe des transformateurs de litière.

Arachnides : Il s'agit d'une grande classe taxonomique parmi les arthropodes regroupant l'ordre des araignées auquel je m'intéresse dans ce travail de thèse. Les araignées ont un corps composé de deux parties ; le céphalothorax où s'insèrent quatre paires de pattes, et l'abdomen. Les araignées possèdent des chélicères (crochets à venin) au lieu des mandibules, et sont uniquement prédateurs. Elles habitent dans tous les niveaux terrestres, sur et dans le sol, cela selon leurs modes de chasse (Figure 4).



Figure 4 : Araignée de la famille des Salticidae *Phidippus regius* prise en photo en Martinique, en train de chasser un charançon, par Lilou Leonetti.

Vers de terre : Ils regroupent la classe taxonomique des clitellates de l'embranchement des annélides. Les vers de terre ont un corps mou, symétrique et composé de plusieurs anneaux portant des soies. Le corps est composé d'une petite bouche appelée prostomium et d'un clitellum visible à l'âge adulte. Les vers de terre se nourrissent du sol et de matière organique très décomposée. En raison de leur fonction sur la structure du sol, ils sont catégorisés dans le groupe des ingénieurs de l'écosystème. On distingue trois groupes de vers de terre (Bouché, 1972) : **Les épigés** ont une petite taille, une couleur foncée et vivent dans les horizons superficiels. **Les endogés** ont une taille moyenne, une pigmentation faible et creusent des galeries horizontales. **Les anéciques**, les plus grands, ont une couleur plus foncée du côté de la tête et vivent dans l'ensemble du profil du sol.

Gastéropodes : Il s'agit d'une classe taxonomique de l'embranchement des mollusques. Ce sont des animaux à corps mou, mais pas annelés comme les vers de terre. Le corps est généralement asymétrique et divisé en trois parties : l'avant du corps, la partie ventral et la partie dorsale. L'avant du corps est muni des yeux et de la cavité buccale. Cette dernière renferme la radula qui est une langue râpeuse. La partie ventrale est munie du pied et la partie dorsale porte la coquille qui est très variable selon les espèces. Les régimes alimentaires des gastéropodes sont très diversifiés (Delannoye et al., 2015). Dans cette thèse, je m'intéresse uniquement aux gastéropodes détritivores catégorisés dans le groupe des transformateurs de litière.

Insectes : Il s'agit de la classe taxonomique des hexapodes, la plus diversifiée de la macrofaune. Ils ont un corps segmenté en trois parties ; tête, thorax et abdomen. La tête porte les antennes et les pièces buccales. Le thorax est muni de trois paires de pattes et des ailes. L'abdomen peut porter des organes comme les pinces chez les dermaptères. Les régimes alimentaires sont très variables selon les groupes taxonomiques au sein des insectes. Parmi cette diversité, je m'intéresse dans cette thèse aux coléoptères, aux larves de diptères, aux isoptères et aux fourmis (Figure 5). Les deux derniers groupes jouent un rôle important dans la structure du sol. Ils sont catégorisés dans le groupe des ingénieurs de l'écosystème.



Figure 5 : Photographie de la fourmi *Solenopsis geminata* prise par © Baptiste Ben.

Dans cette thèse, je m'intéresse, aux effets des pratiques agricoles sur la biodiversité ; plus particulièrement sur la biodiversité de la macrofaune du sol, et sur le processus de la décomposition de la matière organique.

2. LA DECOMPOSITION DE LA MATIERE ORGANIQUE

Avant d'expliciter les mécanismes régissant le processus de décomposition de la matière organique, il est indispensable de visualiser la place de la matière organique dans le sol. Les sols contiennent environ trois fois plus de carbone que l'atmosphère sous la forme de carbone organique contenu dans la matière organique (Dignac et al., 2017). En effet, le sol est le plus grand réservoir de carbone organique ; estimé à plus de trois fois la masse de tous les matériaux organiques situés au-dessus de la surface de la Terre (BATJES, 1996; Schlesinger, 1995). Dans le sol, la matière organique est présente sous forme vivante (i.e. racine, microorganisme et invertébrés du sol), et morte (*i.e.* résidus des organismes végétaux et animaux, Figure 6) (Calvet et al., 2011).

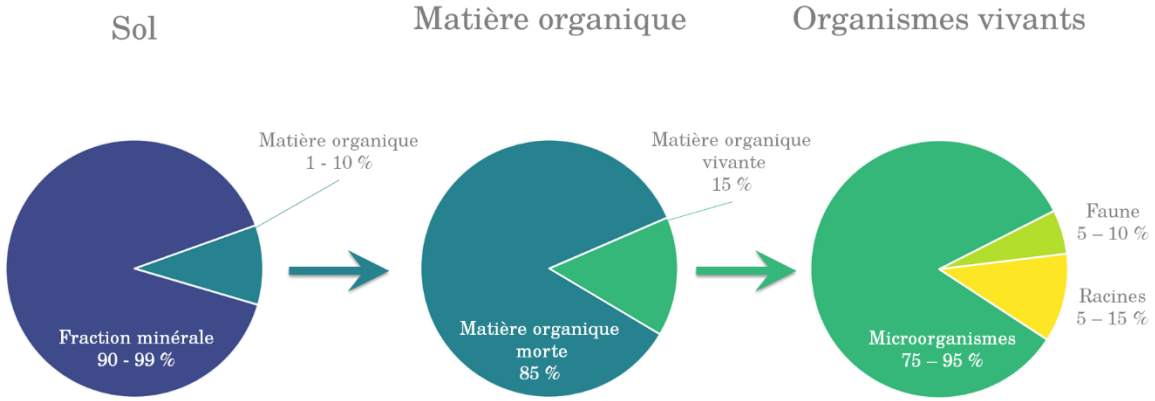


Figure 6 : Approximation des proportions des constituants organiques dans le sol. Extrait et adapté de cavet et al. (2011) et (Sauvadet, 2016), d'après (Van-Camp et al., 2004).

Le fonctionnement des écosystèmes terrestres peut se résumer à travers l'agencement de trois sous-systèmes tels que définis par Swift et al. (1979) : le sous-système des plantes, le sous-système des herbivores et le sous-système de la décomposition comme le montre la Figure 7. L'ensemble de ce fonctionnement est régi par le transfert d'énergie et de matière entre ces trois sous-systèmes (Swift et al., 1979). De plus, les herbivores ne sont responsables que d'une petite partie de la consommation de

la biomasse végétale (Cebrian and Lartigue, 2004). Outre les racines mortes et exsudats racinaires qui sont préalablement dans le sol, le restant de la biomasse végétale rejoint, après sa sénescence, le pool de la matière organique morte du sol, sous forme de litière. Ainsi, pour maintenir la production des plantes, la décomposition de la litière est primordiale pour assurer la minéralisation des composés organiques en composés minéraux, assimilables par les racines des plantes.

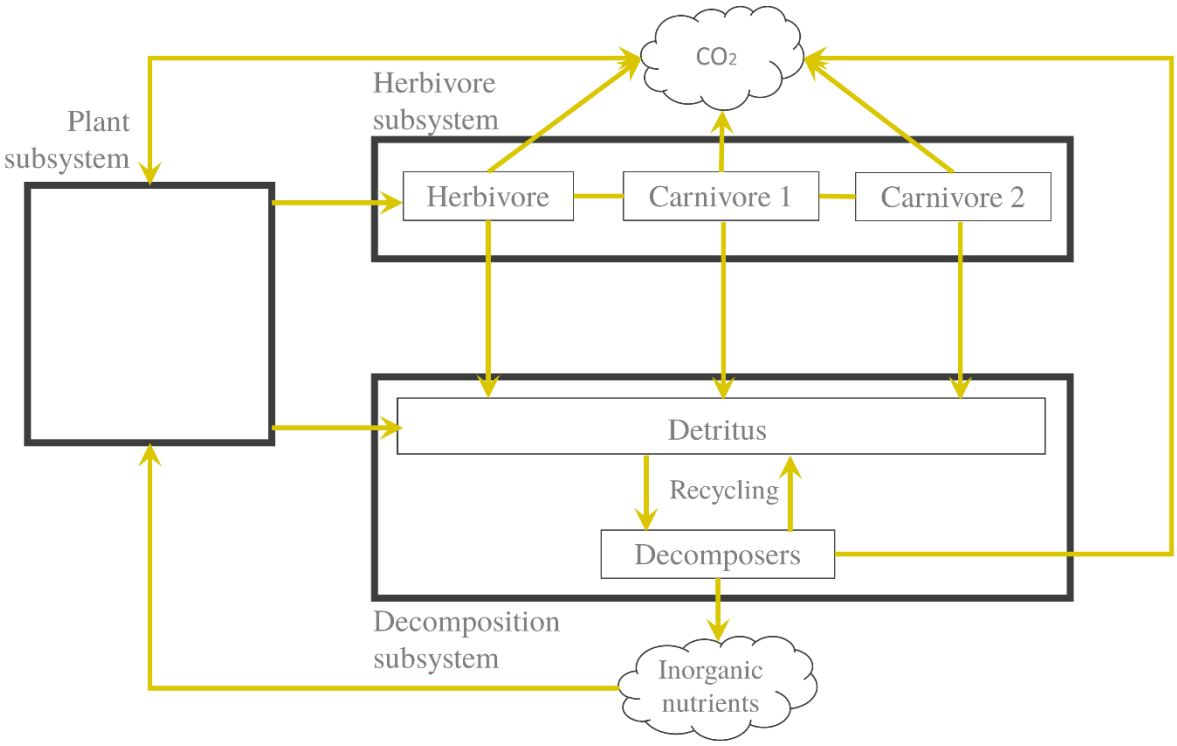


Figure 7 : Représentation schématique du modèle général de structure d'un écosystème. Les rectangles à contours noirs montrent les trois sous-systèmes ; Sous-système des plantes, sous-système des herbivores et sous-système de la décomposition. Les rectangles à contours gris montrent les pools de matière organique. Les nuages montrent la matière inorganique. Les flèches montrent les flux de transfert de la matière entre les pools de matière organique dans l'écosystème. Extrait et adapté de Swift et al. (1979).

2.1. LES MECANISMES DE LA DECOMPOSITION

La décomposition de la matière organique est le processus durant lequel la litière est transformée en nutriments assimilables par les plantes par la minéralisation (on distingue une minéralisation primaire à partir de la matière organique fraiche, et une minéralisation secondaire à partir de la matière organique

humifiée), et en matière organique stabilisée dans le sol par l'humification. C'est un processus déterminé par plusieurs mécanismes physiques et biochimiques (Adair et al., 2008; Chapin et al., 2002) :

- La dégradation abiotique de la litière suite à l'exposition aux UV ou suite aux successions d'évènements d'asséchement et ré-humectation de la litière.
- Le lessivage des éléments solubles de la litière par la pluie.
- La dégradation enzymatique de la litière par les microorganismes.
- La fragmentation des litières par la faune du sol.

Ces mécanismes agissent d'une manière simultanée dans une dynamique temporelle.

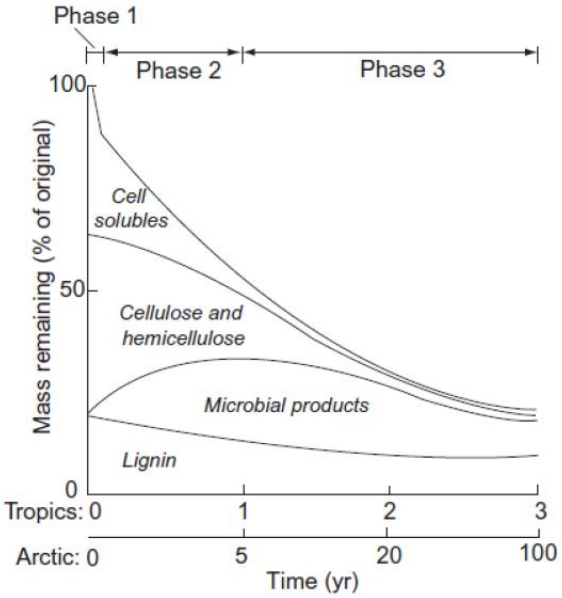


Figure 8 : Dynamique de la décomposition des litières dans les tropiques et en arctique ; en trois différentes phases. Extrait de Chapin et al. (2002).

2.2. LA DYNAMIQUE DE DECOMPOSITION

La première phase est conditionnée par les éléments solubles de la litière qui vont rapidement se lessiver et conduire à une perte de masse rapide de la litière. La deuxième phase correspond à la dégradation plus lente par les microorganismes des molécules de celluloses, hémicelluloses (Machinet et al., 2011). Et finalement la troisième phase, la plus lente, conditionnée surtout par la dégradation de la lignine restante à la fin de la décomposition (Coûteaux et al., 1995; Cragg et al., 2015; Snajdr et al., 2011). Lavelle et al. (1993) ont déterminé un modèle hiérarchique reprenant les différents déterminants du

processus de décomposition, qui agissent simultanément dans les différentes phases présentées dans la figure 8.

2.3. QUELLE HIERARCHIE ENTRE LES FACTEURS CONTROLANT LE PROCESSUS DE DECOMPOSITION ?

À l'échelle globale, en suivant ce modèle hiérarchique, le climat est le facteur le plus impactant sur la décomposition, suivi par la qualité de la litière et finalement les organismes décomposeurs (Coûteaux et al., 1995; Hättenschwiler et al., 2005; Lavelle et al., 1993). En effet, le climat exerce un effet direct sur la décomposition en favorisant le lessivage des nutriments, dans le cas d'une augmentation de l'humidité et de précipitations, et a un effet indirect en influençant le taux métabolique des organismes décomposeurs (Gillooly et al., 2001; Meehan, 2006b). À l'échelle régionale, cette hiérarchie peut présenter une certaine plasticité. Lorsque les contraintes des facteurs climatiques sont faibles, comme c'est le cas pour les facteurs climatiques dans les tropiques, les contraintes biologiques deviennent dominantes (Lavelle et al., 1993). La décomposition est ainsi influencée par un ensemble de traits physiques et chimiques de litière : concentration en azote, lignine, polyphénoles, le taux C/N, capacité de rétention en eau et la dureté de la litière (Coq et al., 2018; Fortunel et al., 2009; Hättenschwiler et al., 2011; Kazakou et al., 2009; Makkonen et al., 2012; Yang et al., 2022), et finalement par les organismes décomposeurs (micro-organismes et faune du sol ; (García-Palacios et al., 2013; Lodato et al., 2021; Yang et al., 2022)). Les micro-organismes du sol (*i.e.* bactéries et champignons) sont les principaux organismes décomposeurs car ils participent à la dégradation enzymatique des cellules de plantes (e.g. par les cellulases et hémicellulases, (King et al., 2010). De plus, les interactions entre les bactéries et les champignons sont bénéfiques pour la décomposition de la litière, car les champignons facilitent la dissémination des bactéries dans les tissus des végétaux, où les deux peuvent décomposer chimiquement les polymères des cellules des feuilles (Boer et al., 2005). En revanche, la faune du sol n'est pas seulement facilitatrice de l'activité des micro-organismes, comme cela a longtemps été considéré (Lustenhouwer et al., 2020). En effet, en addition du rôle physique que la faune joue dans la fragmentation de la litière, la faune du sol tout comme les microorganismes joue aussi un rôle chimique en synthétisant des enzymes capables de dégrader les cellules des plantes.

Dans cette thèse, je m'intéresse aussi à comprendre le rôle de la macrofaune du sol détritivores (*i.e.* diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre) sur la fragmentation et la minéralisation de la matière organique.

2.4. EFFET DE LA MACROFAUNE DU SOL SUR LA DECOMPOSITION

Les groupes taxonomiques d'invertébrés macrofaune agissant sur le processus de décomposition sont les isopodes, les diplopodes, les gastéropodes, les vers de terre, les termites et les larves de coléoptères. Aujourd'hui, il existe une quantité croissante de preuves expérimentales prouvant leur contribution significative à la perte de masse de la litière (Fujii et al., 2018; García-Palacios et al., 2013; Yang et al., 2020). García-Palacios et al. (2013) ont montré une augmentation de 27 % de la perte de masse de la litière lorsque la faune du sol était incluse dans leur étude de terrain. Cependant, la question qui se pose toujours est comment la macrofaune agit sur la décomposition ? La compréhension de l'effet de la macrofaune sur la décomposition est complexe car elle inclut divers mécanismes directs et indirects agissant à différentes échelles spatio-temporelles (Frouz, 2018) (Figure 9). En effet, les différents mécanismes ; consommation et broyage de la litière, assimilation des nutriments et excrétion des boulettes fécales (Bardgett and Chan, 1999; Joly et al., 2020) se produisent sur des échelles de temps et d'espaces différentes. De plus, après que la faune ait excrété des boulettes fécales, l'âge de ces derniers affecte l'activité microbienne au sein des excréments (Des Marteaux et al., 2020; Joly et al., 2018). La faune du sol peut aussi agir sur la décomposition en transportant la matière organique dans le profil du sol par la bioturbation (Frouz, 2018; Le Mer et al., 2022; Tuma et al., 2019). Afin d'expliciter ces processus, ici je présente ces mécanismes avec un effet direct ou indirect.

L'effet direct de la macrofaune du sol sur la décomposition, se traduit par la transformation physique et chimique de la litière suite à son ingestion par la faune. De plus, à l'échelle du microcosme, plusieurs recherches ont étudié le devenir de cette perte de masse de litière dans les boulettes fécales (Figure 9).

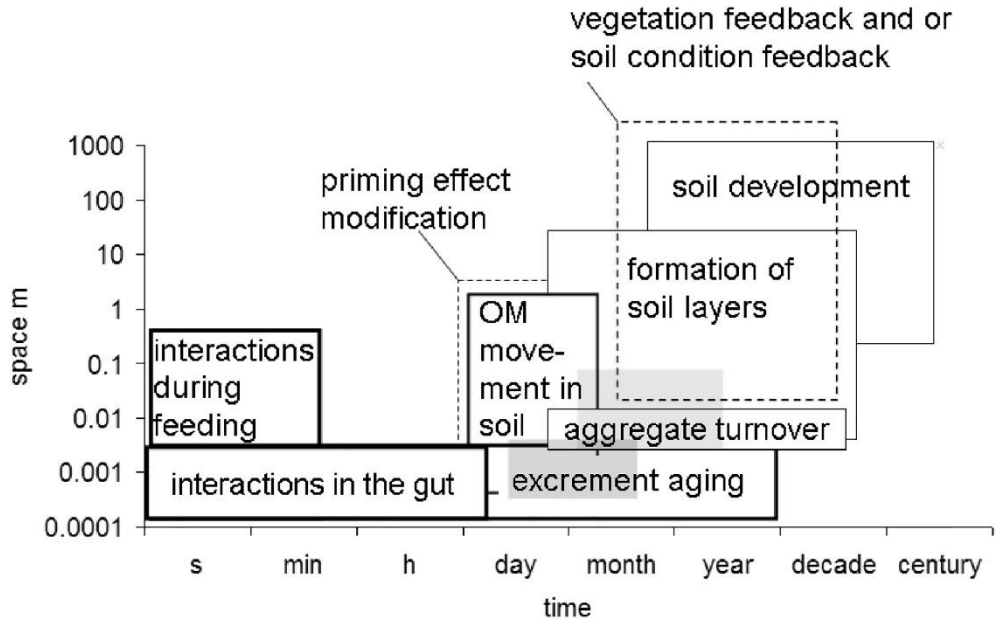


Figure 9 : Représentation graphique des effets directs (encadrement gras), et les effets indirects (encadrement fin) en fonction des dimensions spatio-temporelles, extrait de Frouz (2018).

Ces derniers sont des structures organo-minérales compactes (Figure 10), constituées de particules millimétriques suite à la fragmentation de la litière en petits morceaux selon les mandibules et le système intestinal de la macrofaune (Joly et al., 2020). Outre la transformation physique, la transformation chimique des molécules constitutives des cellules végétales de la litière dépend des enzymes (*i.e.* cellulase et l'hémicellulase) synthétisées par les espèces de macrofaune et les symbiotes microbiens intestinaux (Chang and Lai, 2018; Griffiths et al., 2021). Chang et al. (2018) ont comparé la présence de gènes codant pour la cellulase et l'hémicellulase pour un ensemble d'organismes parmi les taxons d'animaux et ont constaté que les isopodes (11 gènes) suivis des gastéropodes (10 gènes) sont les taxons dont le nombre de gènes est le plus proche de celui des bactéries et des champignons (14 gènes) parmi tous les autres taxons d'animaux. Cependant, les myriapodes ont un nombre de gènes codant pour la cellulase et l'hémicellulase comparable à celui des vertébrés (4 gènes pour les mille-pattes et les vertébrés (Chang and Lai, 2018). En conséquence, des études ont montré un rapport C/N faible et des concentrations plus élevées du carbone organique dissous et de l'azote total dissous dans les boulettes fécales (Bastow, 2011; Coulis et al., 2016; Joly et al., 2020).

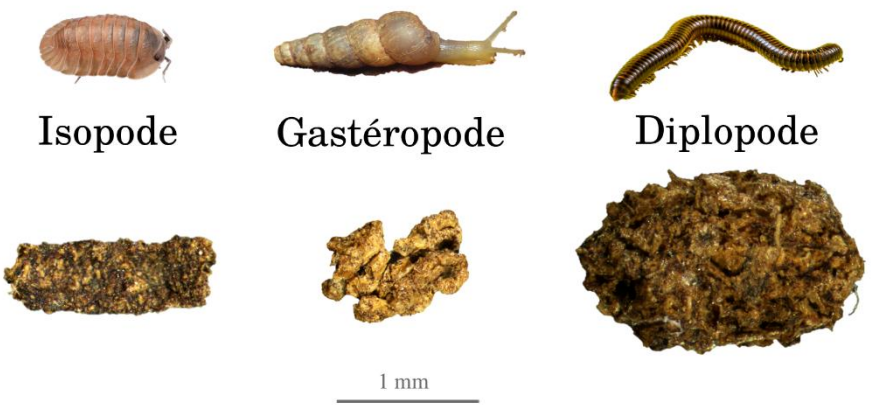


Figure 10 : Boulettes fécales de trois groupes taxonomiques étudiés dans cette thèse : isopodes, gastéropodes et diplopodes.

La conversion de la litière en boulettes fécales par la faune du sol, représente aussi un effet indirect de la faune sur la décomposition en stimulant l'activité microbienne (Joly et al., 2018). En effet, les propriétés suivante : rapport C/N faible, les concentrations plus élevées du carbone organique dissous et de l'azote total dissous dans les boulettes fécales (Bastow, 2011; Coulis et al., 2016; Joly et al., 2020) ; la teneur en eau plus élevée (Suzuki et al., 2013) et les teneurs en tanins plus faibles (Coulis et al., 2009), favorisent l'activité des microorganismes. En revanche, la transformation de la litière en boulettes fécales pourrait aussi ralentir la décomposition en augmentant les composés récalcitrants ; notamment la lignine (Coulis et al., 2016; Rawlins et al., 2007). La faune du sol affecte aussi indirectement la transformation de la matière organique par son mucus et d'autres substances excrétées qui fournissent des conditions appropriées (*i.e.* des habitats et des nutriments) aux communautés microbiennes (Bernard et al., 2012; Bray et al., 2019; Des Marteaux et al., 2020; Maraun and Scheu, 1996; Theenhaus and Scheu, 1996). Une étude a montré une augmentation de la diversité bactérienne et de la biomasse des champignons, accompagné par une augmentation des enzymes extracellulaires importantes pour la minéralisation de la matière organique ; notamment la phenol oxidase et la glucosidase, en présence de la macrofaune du sol dans des sols tempérés (Bray et al., 2019). Une autre étude a montré une augmentation de 24 % de la minéralisation de lignine en présence de vers de terre (Marhan and Scheu, 2006). De plus, en présence d'isopodes, une étude a montré une augmentation de l'abondance et de la diversité des bactéries (Des Marteaux et al., 2020). La bioturbation est aussi un effet indirect de la macrofaune sur la décomposition. En effet, la bioturbation engendre une modification des habitats et le

transport de la matière organique dans le profil du sol rendant accessible la matière organique à d'autres espèces détritivores et aux microorganismes (Frouz et al., 2013; Frouz, 2018; Wardle et al., 2004).

Dans cette thèse, outre la compréhension du rôle de la macrofaune du sol détritivores (*i.e.* diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre) sur la fragmentation et la minéralisation de la matière organique, je m'intéresse aussi à l'effet de la diversité fonctionnelle de la macrofaune du sol sur la décomposition de la litière.

3. LA RELATION ENTRE LA BIODIVERSITE DE LA MACROFAUNE DU SOL ET LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME

3.1. CADRE THEORIQUE DES ETUDES SUR LA RELATION DIVERSITE-FONCTIONNEMENT

Dans le contexte de perte importante de biodiversité (voir partie 1.3), plusieurs études ont cherché à comprendre le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Bardgett and van der Putten, 2014; Díaz et al., 2019; Hooper et al., 2005). Comprendre ces liens nécessite de quantifier la biodiversité, ce qui peut être fait de différentes manières selon les facettes de la diversité considérées (NOSS, 1990). En effet, la diversité spécifique, l'identité fonctionnelle ainsi que la diversité fonctionnelle des communautés d'espèces influencent toutes les processus écosystémiques (Hooper and Vitousek, 1997; Mokany et al., 2008; Mouillot et al., 2011). La diversité spécifique, en mesurant la richesse spécifique, est la première et la plus utilisée des facettes de la biodiversité pour expliquer les processus écosystémiques (Tilman et al., 1996). Une des hypothèses associée à la richesse spécifique est l'hypothèse linéaire considérant que chaque espèce a un rôle unique dans le fonctionnement de l'écosystème et prédisant une relation linéaire entre la richesse spécifique et un processus donné (Naeem, 2002). Cependant, de nombreuses études ont montré un effet plus contrasté de la richesse spécifique sur le fonctionnement des écosystèmes (Aarssen, 1997; Bardgett, 2010; Cortet et al., 2003; Lawton, 1994), notamment en fonction des espèces incluses dans les communautés d'espèces (hypothèse du *sampling effect*) et des différences fonctionnelles entre les espèces. Cela suggère qu'un nombre croissant d'espèces peut entraîner une augmentation de la probabilité d'observer (i) des espèces dont les effets sont importants et disproportionnés par rapport aux autres espèces (Aarssen, 1997) et (ii) des interactions négatives ou positives entre les espèces, affectant ainsi l'intensité du processus. Des résultats croissants montrent que l'identité fonctionnelle des plantes et la diversité fonctionnelle des communautés jouent un rôle crucial dans l'explication des processus écosystémiques (Díaz, Lavorel, Chapin et al., 2007; Díaz and Cabido, 2001; Tilman, 1997). Deux hypothèses complémentaires ont émergé pour expliquer les effets des communautés sur les processus écosystémiques :

L'hypothèse de dominance ou de « mass-ratio » soutient que les valeurs de traits (Pey et al., 2014; Violle et al., 2007) des espèces les plus abondantes expliquent davantage les processus de l'écosystème

(Grime, 1998; Mokany et al., 2008). Le trait moyen d'une communauté (*Community Weighted Mean* - CWM) calculé à partir des traits et des abondances des espèces rend compte de cette hypothèse (Garnier et al., 2004; Ricotta and Moretti, 2011).

L'hypothèse de « complémentarité de niche » (Petchey and Gaston, 2006) considère que les processus écosystémiques dépendent de la divergence fonctionnelle au sein de la communauté. Elle considère que dans un assemblage d'espèces, les interactions interspécifiques peuvent conduire soit, à des interactions positives (par exemple des effets de complémentarité ou de sélection (Hättenschwiler et al., 2005; Loreau and Hector, 2001, 2001; Montès et al., 2008) soit, à des interactions inhibitrices dues à des effets de compétition (Heemsbergen et al., 2004). Il existe de plus en plus d'indices pour mesurer la diversité fonctionnelle (Mouchet et al., 2010; Mouillot et al., 2011; Petchey and Gaston, 2006). L'entropie quadratique de Rao est l'un des indices les plus utilisés ; il est préconisé pour bien décrire la diversité fonctionnelle et révéler les effets de complémentarité (Botta-Dukát, 2005).

Aujourd'hui, plusieurs études admettent que l'effet des communautés sur les processus écosystémiques est mieux expliqué par l'hypothèse de dominance que par l'hypothèse de complémentarité des niches, mais que les deux hypothèses contribuent à la plupart des processus (Bílá et al., 2014; Díaz, Lavorel, Bello et al., 2007; Kazakou et al., 2022; Mahaut et al., 2020; Mokany et al., 2008). De plus, la plupart des études portant sur les différentes facettes fonctionnelles de la biodiversité et leur impact sur les processus des écosystèmes se sont concentrées sur les plantes (par exemple (Garnier et al., 2004; Kazakou et al., 2022; Mahaut et al., 2020; Sonnier et al., 2010) et peu sur les invertébrés du sol (Bílá et al., 2014; Coulis et al., 2015).

3.2. QUE SAIT-ON DE LA RELATION DIVERSITE-FONCTIONNEMENT ENTRE LA MACROFAUNE DU SOL ET LE PROCESSUS DE DECOMPOSITION ?

Des études ont montré que la consommation de litière, calculée au niveau de la communauté (CWM) dans une communauté de macrofaune détritivores, expliquait une grande partie de la décomposition de la litière (Bílá et al., 2014; Treplin et al., 2013). Il a également été montré que la diversité fonctionnelle des communautés expliquait la décomposition de la litière (Bílá et al., 2014; Coulis et al., 2015). Cependant, dans les études comparant les contributions des traits moyens des communautés et de la diversité fonctionnelle, les traits moyens des communautés expliquaient une plus grande partie de la

variabilité que la diversité fonctionnelle (Bílá et al., 2014; Treplin et al., 2013). En outre, plusieurs études ont montré des effets non-additifs des espèces dans les communautés de macrofaune du sol sur les processus du sol (Heemsbergen et al., 2004; Oliveira et al., 2010; Smedt et al., 2021). Par exemple, Oliveira et al. (2010) ont montré la complémentarité dans des assemblages de gastéropodes et de diplopodes pour la décomposition de la litière fraîchement tombée, où l'escargot décompose partiellement cette litière, ce qui facilite sa consommation par le diplopode (Oliveira et al., 2010). En outre, Smedt et al. (2021) ont démontré la complémentarité temporelle des isopodes et des diplopodes pour la décomposition de la litière, bien qu'ils présentent des préférences d'habitats similaires (Smedt et al., 2021). Heemsbergen et al. (2004) ont montré que la dissimilarité fonctionnelle entre les espèces détritivores est un facteur important de la perte de masse de la litière et de la respiration du sol. Ils ont mis en évidence les effets inhibiteurs dus à la concurrence pour les mêmes ressources dans les assemblages d'espèces fonctionnellement similaires et les effets facilitateurs dus à la complémentarité et à l'exploitation différenciée des ressources dans les assemblages d'espèces fonctionnellement dissimilaires (Heemsbergen et al., 2004). En outre, une étude à grande échelle, allant des tropiques aux régions subarctiques, a montré que l'augmentation de la diversité fonctionnelle des organismes détritivores stimule le cycle du carbone et de l'azote (Handa et al., 2014).

La plupart de ces recherches sur la relation diversité-fonction se sont concentrées sur les processus du sol sans atteindre l'effet de la diversité sur la croissance des plantes qui est l'une des conséquences de ces processus du sol. Dans cette thèse je m'intéresse aussi à l'effet de la diversité de la macrofaune du sol sur la croissance du bananier.

4. QUELS EFFETS DE LA MACROFAUNE SUR LES PLANTES ?

La macrofaune du sol peut influer sur la croissance des plantes via des effets trophiques (i.e. la décomposition de la MO) et via des effets non-trophiques (*i.e.* bioturbation et effet *hormone-like*) (Griffiths et al., 2021) (Figure11).

Les effets trophiques résultent de la minéralisation des nutriments suite à la dégradation enzymatiques des cellules végétales de la litière (voir partie effet direct de la faune sur la décomposition), et/ou la stimulation de l'activité microbienne au sein des boulettes fécales et via le mucus excrété par la faune du sol (voir partie : effet indirect de la faune sur la décomposition) (Bernard et al., 2012; Bray et al., 2019; Des Marteaux et al., 2020). En effet, des études ont montré une augmentation de la biomasse aérienne des plantes et de la concentration en azote dans les feuilles suite à une augmentation des nutriments dans le sol, notamment de nitrate et de phosphore, en présence d'invertébrés du sol (Coulis et al., 2014; Hines et al., 2015; Li et al., 2021; Setala and Huhta, 1991; Xiao et al., 2018). Ces études mettent l'accent sur l'importance des interactions entre microorganismes et invertébrés du sol pour la décomposition de la matière organique et la croissance des plantes (Griffiths et al., 2021).

Les effets non-trophiques de la macrofaune du sol sur les plantes résultent de la modification de la structure du sol, lors de ses déplacements et sa construction de nids dans le sol, appelé aussi bioturbation (Meysman et al., 2006; Tuma et al., 2019). Cette bioturbation participe à la distribution des minéraux dans le sol, la porosité et l'aération du sol ainsi que l'augmentation de son humidité (Kretzschmar, 2004; Lavelle et al., 2006; Tuma et al., 2019). La bioturbation peut aussi influencer les nutriments dans le sol (Dangerfield et al., 1998; Le Mer et al., 2022; Marhan and Scheu, 2006) les rendant disponibles et facilement assimilables par les racines des plantes, et en conséquence augmenter la croissance des plantes (Ashton et al., 2019; Brown, G. G. et al., 2004; Laossi et al., 2010). De plus, des études ont montré l'effet de la bioturbation sur la dispersion des microorganismes entomopathogènes contre les pathogènes se nourrissant des racines, réduisant donc la densité de ces derniers et favorisant la croissance des plantes (Clapperton et al., 2001; Fattore et al., 2020). D'autres part, des études ont montré que les vers de terre induisent la production de substances dites « *auxine-like* » dans les fractions humiques dérivées de leurs turricules (Bertrand et al., 2015; Muscolo, 1999). Ces substances sont analogues aux phytohormones qui tendent à améliorer la croissance des plantes.

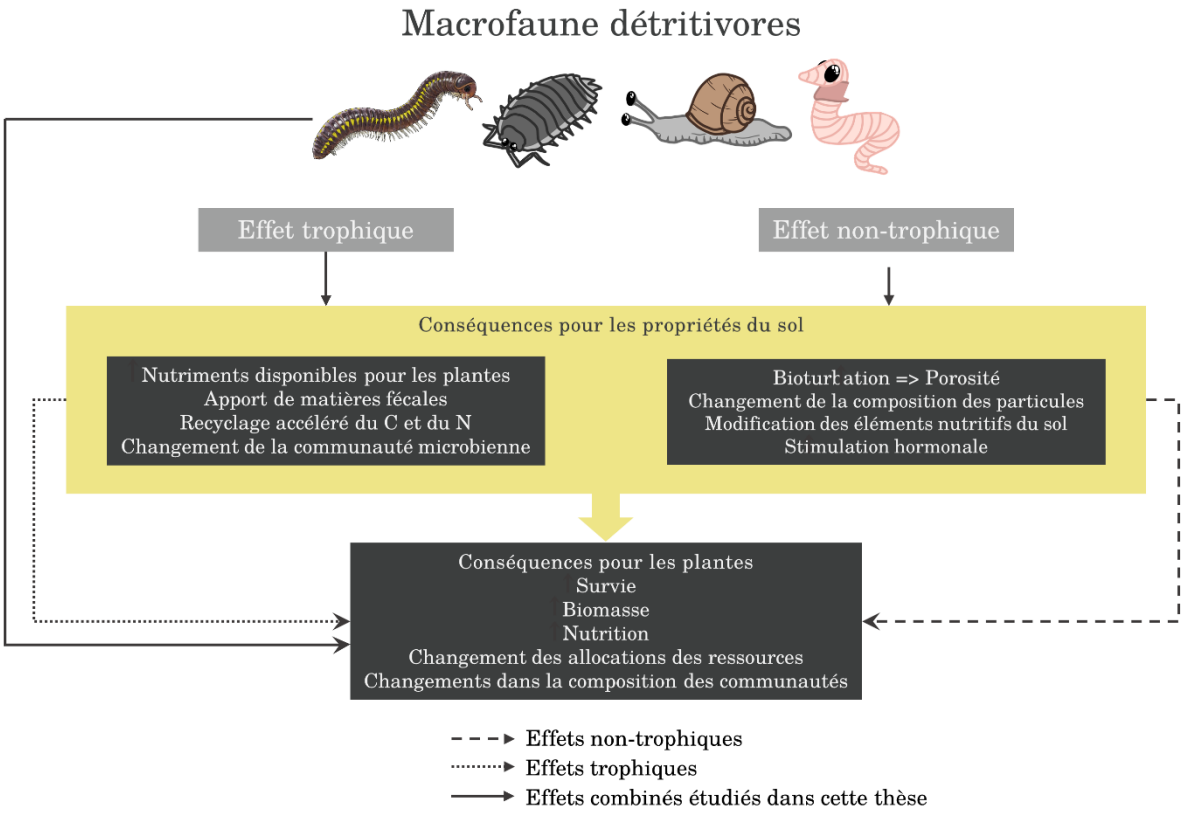


Figure 11 : Les effets trophiques et non-trophiques de la macrofaune du sol détritivores sur les propriétés du sol et leurs conséquences pour les plantes. Les études se sont souvent intéressées aux effets séparés de la macrofaune du sol (flèches en pointillées et en tirés) au lieu de mesurer les effets combinés de la décomposition de la matière organique ainsi que la structure du sol sur la croissance des plantes (flèche en trait continu Griffiths et al., 2021), ce qui est un des objectifs de cette thèse. Figure extraite, traduite et adaptée de (Griffiths et al., 2021). Le diplopode dessiné par Lucas Vallerie. Le cloporte, l'escargot et le vers de terre dessinés par Pauline Fournier.

Dans cette thèse, l'ensemble des composantes écologiques introduites lors des précédentes parties, sont étudiées en Martinique.

5. LA MARTINIQUE : ILE AUX FLEURS OU MER DE BANANE ?

Les expérimentations et les terrains qui se sont déroulés lors de cette thèse, ont été menés en Martinique. Il s'agit d'une île située dans la mer des Caraïbes, dans l'arc volcanique des petites Antilles située à 14° de latitude nord et 61° de longitude ouest (Figure 12). Cette île est un département français d'outre-mer d'une superficie de 1 128 km², composée de 34 communes où vivent 364 508 habitants.

5.1. CARACTERISTIQUES PEDOCLIMATIQUES

5.1.1. Les sols

Se situant sur une faille de subduction de la plaque atlantique ouest sous la plaque caraïbéenne, la Martinique s'est formée au cours des 24 derniers millions d'années suite à plusieurs siècles d'activités volcaniques (Germa et al., 2010). Les sols de la Martinique sont donc des jeunes sols d'origine volcanique (estimé entre 1 000 et 100 000 ans) comparés aux sols de la Guyane âgés de quelques millions d'années. Hormis le jeune âge de leur formation, les différents microclimats de la Martinique font que les sols sont très diversifiés sur l'île. En effet, au nord de la Martinique, les sols sont peu évolués sur ponces ; majoritairement sableux à allophane. Sur la côte nord atlantique, les sols sont bruns rouille à halloysite, limoneux-argileux. Dans le centre de l'île les sols sont majoritairement ferralitiques compacts. Et au sud de l'île, les sols sont généralement des vertisols ; argileux à smectite très compacts et gonflants.

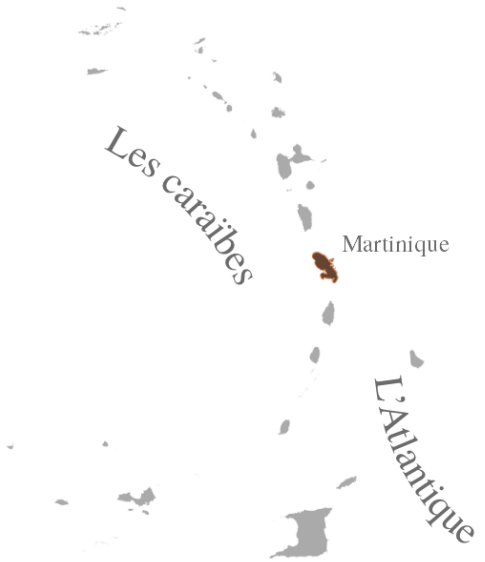


Figure 12: Localisation de la Martinique dans l'archipel antillais.

5.1.2. Climat tropical humide

Le climat en Martinique est tropical humide avec une variabilité des précipitations annuelles distinguant deux saisons. Une saison sèche appelée le « Carême » se déroulant de décembre à mai, et caractérisée

par de faibles averses. Les températures les plus basses sont observées en cette saison avec une température maximale de 29°C et minimale de 22°C. La saison humide appelée l'« hivernage », se déroulant de juin à novembre, caractérisée par de fortes précipitations et une montée des températures, avec une température maximale de 31°C et minimale de 25°C. La pluviométrie est en moyenne de 1 950 mm par an, mais elle est soumise à une grande variabilité selon les reliefs et le sens du vent des alizés. En effet, le nord de l'île étant plus montagneux est caractérisé par des précipitations dépassant les 3 000 mm, et les régions du sud, moins montagneuses, sont caractérisées par des précipitations ne dépassant pas les 2 000 mm. De plus, la côte atlantique soumise aux alizés (i.e. vents soufflant d'est en ouest ; générés par les pressions subtropicales et les basses pressions équatoriales), dite « côte au vent », connaît plus de précipitations que la côte caraïbe dite « côte sous le vent ».

5.1.3. Biogéographie et Macrofaune de la Martinique

La Martinique fait partie de l'écozone néotropicale (i.e. région biogéographique) réunissant l'Amérique centrale, l'Amérique du sud et les Antilles. Les néotropiques sont caractérisés par une forte biodiversité et un taux d'endémisme élevé. Dans le contexte insulaire, les Antilles en particulier sont considérés comme un hotspot de biodiversités (Sieber et al., 2018). La richesse spécifique des îles qui n'ont jamais été reliées aux continents (ce qui est le cas pour les îles de l'archipel antillais), est conditionnés par les évènements de colonisations, de spéciations et d'extinctions (MacArthur and Wilson, 2001). Elle dépend aussi de l'âge, de la superficie et des habitats de l'île (Lescure, 2000). Etant donné que la Martinique est une des îles des Petites Antilles les plus éloignées du continent et ainsi du principal foyer de dispersion de la faune et de la flore qui est l'Amérique du sud, les évènements de colonisation y sont donc limités (Delannoye et al., 2015). En revanche, même si elle est dotée d'une faible superficie, la Martinique a une biodiversité importante incluant des espèces endémiques aux Petites Antilles et endémiques strictes, ce qui laisse supposer une spéciation active dans l'île.

En Martinique, la macrofaune du sol comparé à d'autres groupes de la faune terrestre a été étudiée qu'à partir des 10 dernières années (Figure 13). Ainsi, leur niveau de connaissance reste limité par rapport aux autres taxons de la faune terrestre de la Martinique. Aujourd'hui, à notre niveau de connaissance, la Martinique compte plus d'une centaine d'espèces d'araignées (Leonetti et al., 2020), 28 espèces de chilopodes, 29 espèces de diplopodes (Iorio and Coulis, 2020), 13 espèces d'isopodes (Noël, 2015), 86 espèces de gastéropodes (Delannoye et al., 2015), et 50 espèces de vers de terre (Dupont et al., 2022).



Figure 13 : Photographie de quatre espèces de diplopodes de Martinique, prise par Baptiste Ben.

5.2. REPARTITION DES TERRES

Les forêts de Martinique occupent aujourd'hui une superficie de 48 600 ha, soit 43 % de la superficie totale de la Martinique. Elles comptent des forêts humides, des forêts sèches, des mangroves et des forêts de plage. La surface agricole utilisée (SAU), quant à elle, occupe 21 894 ha, soit 19 % de la surface totale de la Martinique selon le recensement de 2021 (Agreste, 2021). Elle comprend les principales cultures suivantes : canne à sucre, banane, fruitiers, tubercules, maraichage, plantes aromatiques, fleurs et plantes ornementales et les jachères. Les exploitations agricoles en gestion biologiques ont quadruplé leurs nombres depuis 2010. Nous comptons aujourd'hui 121 exploitations ; représentant 3 % de la SAU qui sont engagées en gestion biologique (Agreste 2021).

5.3. LA BANANE : PREMIERE RICHESSE AGRICOLE EN MARTINIQUE

La banane[5] aujourd'hui est le deuxième fruit tropical produit après la mangue avec une production mondiale de 50 millions de tonnes. C'est aussi le fruit tropical le plus consommé avec une moyenne annuelle de 15 kg / personne (FAO, 2020a). La variété Cavendish est la plus commercialisée, estimée à 40-50 % de la production mondiale de la banane. La filière de la banane Cavendish en Martinique constitue une importance économique majeure. Sa culture occupe une surface de 5 570 ha, représentant 25 % de la SAU et 5 % de la surface totale de la Martinique. Par ailleurs, elle est destinée majoritairement à l'export avec uniquement 2 % de la production totale qui est destinée au marché local. Lors des deux dernières décennies, la production bananière en Martinique a connu plusieurs fluctuations. En effet, l'achèvement de l'Organisation Commune de Marché Banane[6] (OCMB) en 2001 a conduit à une chute de la production suite à la chute de la SAU de la banane et le nombre des exploitations. Afin de pallier à cette chute de production, les groupements de producteurs ont dû fusionner pour créer Banamart en 2005. Par ailleurs, le Programme d'Option Spécifique à l'Eloignement et l'Insularité (POSEI) est venu reprendre une partie du programme OCMB assurant des aides financières aux producteurs. Il s'agit d'une adaptation de la politique agricole commune aux départements d'outre-mer qui a comme objectif d'améliorer la production des filières agricoles dans les régions insulaires (Odeadom, 2021). Aujourd'hui, les aides POSEI représentent 40 % du revenu des producteurs de banane. Or, ces aides ne sont versées qu'aux planteurs de la variété Cavendish et Gros Michel comme condition d'atteindre un quota de 80 % de leurs références calculées sur leurs productions historiques.

[5] La culture de la banane date d'il y a 10 000 ans, au Néolithique en Papouasie-Nouvelle-Guinée. Elle s'est répandue d'abord en Afrique il y a 2 500 ans (Mbida Mindzie et al. (2001), puis aux îles Canaries en 1482, aux Antilles en 1516, et finalement en Amérique latine ; Lassoudière (2007).

[6] L'Organisation Commune de Marché Banane (OCMB) a été créé en 1993 par l'union européenne pour procurer des aides compensatoires aux producteurs communautaires et conditionner l'importation de la banane « dollar » (produite en Amérique latine ; Costa Rica, Equateur, Colombie…) par rapport à l'importation de la banane communautaire.

5.4. SYSTEME DE CULTURE BANANIER EN MARTINIQUE

5.4.1. Biologie du bananier

Le bananier appartient à l'ordre des scitaminales et à la famille des Musacea. Cette dernière comporte trois genres dont le genre Musa qui est le plus cultivé aujourd'hui dans le monde. Le genre Musa comporte des variétés comestibles à fruits charnus et des espèces sauvages. Les variétés comestibles sont généralement des clones triploïdes stériles et aspermes issues de croisement de deux espèces sauvages *Musa acuminata et Musa balbusiana.* Le clone (AAA) issu de la seule *espèce M. acuminata*, est le clone de la banane dite « dessert », dont le cultivar Cavendish (Lassoudière, 2007).

Le bananier est une herbe monocotylédone de grande taille. Il n'a pas de tige aérienne, mais plutôt une tige souterraine (ou bulbe) où se différencient les rejets pour assurer la reproduction asexuée du bananier. **Le système racinaire** est de type fasciculé, avec des racines primaires et secondaires se développant tout au long de la phase végétative. **Le pseudotronc** est issu de l'imbrication des gaines foliaires, assurant un rôle de soutien et de réserve minérale et hydrique. **Le système foliaire** est émis par le bulbe et est en croissance dans le pseudotronc. Une feuille de bananier a une surface très importante qui peut être supérieure à 3 m^2. Elle est composée d'une gaine, d'un pétiole qui prolonge la gaine à l'extérieur et du limbe développé autour d'une nervure centrale. **L'inflorescence** du bananier est variable selon les variétés de bananiers. Pour la variété Cavendish, l'inflorescence se forme au niveau de la tige souterraine et sort de l'extrémité du pseudotronc. Le bananier produit des fleurs mâles et des fleurs femelles. Les fleurs mâles sont généralement caduques, et les fleurs femelles constituent la part consommable du bananier qui est le régime de bananes.

5.4.2. Gestion des bananeraies

Le système de culture bananier majoritaire en Martinique est le système conventionnel en monoculture monovariétale de la variété Cavendish. Les bananiers dans une parcelle sont généralement organisés en rangs jumelés avec des petits inter-rangs de 2 mètres et des grands inter-rangs de 4 mètres de large permettant une meilleure circulation dans la parcelle. Le bananier est une culture semi-pérenne, consistant à remplacer les bananiers par les rejets de la tige souterraine après chaque cycle. Un cycle de

bananiers dure 9-10 mois en moyenne, selon les conditions pédoclimatiques de la bananeraie. La récolte se fait à la fin de chaque cycle. Au bout de 10 ans en moyenne après la plantation, la bananeraie connait

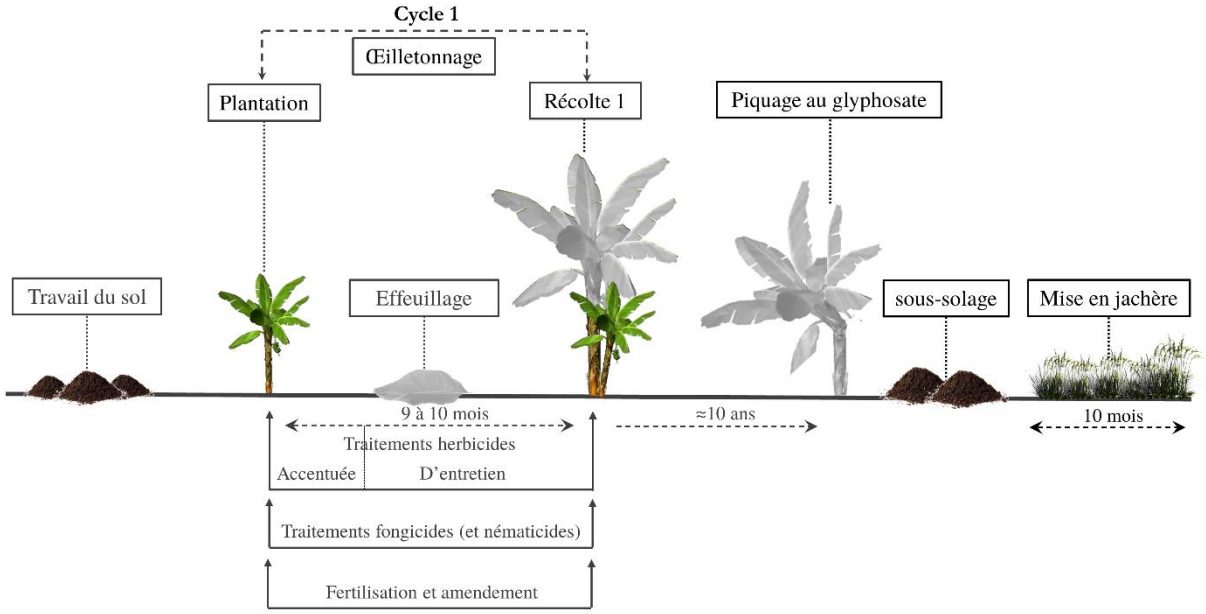


Figure 14 : Conduite d'une parcelle de bananiers en gestion conventionnelle, adapté de Lassoudière (2007).

une baisse de fertilité du sol et une augmentation de la pression parasitaire accompagnée par la baisse du rendement (Lassoudière, 2007). La destruction de la bananeraie se fait par piquage au glyphosate au niveau du pseudotronc de chaque bananier. Les bananiers sont ensuite détruits mécaniquement et enfouis dans le sol. L'installation d'une jachère est ensuite indispensable pour l'assainissement des sols (Figure 14).

Le système de culture bananier basé sur la monoculture a permis le développement de nombreux ravageurs. Les principaux ravageurs, causant des dégâts majeurs sont : les nématodes, la cercosporiose noire et le charançon noir du bananier. Le principal nématode phytoparasite du bananier est ***Radopholus similis***. Il s'attaque à la racine, causant des lésions et des nécroses, ouvrant la voie à de nombreux autres parasites. La lutte contre ces nématodes se fait chimiquement par le Némathorin (seul nématicide

aujourd'hui homologué) et par l'assainissement des sols par jachère ou rotation culturale avec la canne à sucre, suivi de plantation de vitroplants indemnes de nématodes.

La cercosporiose noire est une maladie fongique causée par le champignon ascomycète ***Pseudocercospora fijiensis*** (Figure 15). Ce dernier s'attaque aux feuilles causant des jaunissements, ce qui réduit la capacité photosynthétique du bananier et donc son rendement. Aujourd'hui, plusieurs produits chimiques sont toujours utilisés pour lutter contre la cercosporiose comme l'huile de paraffine et les triazoles. Certains planteurs utilisent aussi la lutte biologique par la bactérie *Bacillus subtilis* commercialisé sous le nom de Serenade, qui a une action fongicide naturelle. L'effeuillage hebdomadaire des parties nécrosées des feuilles du bananier est une pratique agroécologique, complémentaire à la lutte chimique et biologique contre la cercosporiose. De plus, les feuilles nécrosées sont déposées sur le sol, dans les petits inter-rangs, conférant un apport considérable de litière au sol.



Figure 15 : Photographie de lésions causées par le champignon *Pseudocercospora fijensis*, prise par Simon Gibert.

Le charançon noir du bananier, ***Cosmopolites sordidus*** (Figure 16), est un coléoptère qui, à son stade larvaire, creuse des galeries dans le bulbe du bananier. Ces galeries compliquent le transport de la sève élaborée et des nutriments, fragilisant le bananier et conduisant donc à sa chute (Lassoudière, 2007). La lutte contre ce coléoptère a fait l'objet d'un grand scandale lors des deux dernières décennies. En effet, la chlordécone, insecticide organochloré actuellement interdit, a été utilisé pendant 20 ans de 1972 à 1993 pour lutter contre le charançon. Depuis, on estime que plus de 2/5 de la SAU totale martiniquaise est toujours polluée par cet organochloré contraignant le maraichage et la culture des tubercules. Aujourd'hui, la gestion du charançon se fait par pièges à phéromone disposés dans la parcelle. Quand la pression du charançon est très importante, certains planteurs utilisent le Némathorin ; nématicide agissant également comme insecticide.



Figure 16 : photographie du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus*, prise par © Baptiste Ben.

En dehors des ravageurs, les adventices, notamment les lianes grimpantes, constituent une problématique majeure pour les planteurs. La lutte contre les adventices se fait généralement chimiquement par la pulvérisation du glyphosate. Il s'agit de l'intrant chimique le plus utilisé en bananeraie. Il a une action non sélective mais généralisée sur les plantes monocotylédones et dicotylédones. Certains planteurs utilisent aussi la débroussailleuse (*i.e.* outil électrique portatif) ou le gyrobroyeur (*i.e.* machinerie motrice remorquée par un tracteur équipé d'une lame rotative) pour la gestion mécanique des adventices.

6. PROBLEMATIQUE, QUESTIONS ET HYPOTHESES DE RECHERCHE ET DEMARCHE ADOPTEE

Dans le contexte martiniquais actuel, et surtout depuis la mise en évidence des problèmes environnementaux et de santé, ces deux dernières décennies, liés à l'application de chlordécone (insecticide actuellement interdit mais utilisé pendant 20 ans pour lutter contre le charançon du bananier), nous assistons au développement de pratiques agricoles innovantes dans les bananeraies. Ces pratiques agricoles s'illustrent notamment par des jachères et par l'application de traitements en fonction du suivi des populations de ravageurs et d'adventices. Toutefois, ces pratiques innovantes ne sont pas encore standardisées chez tous les agriculteurs. Une vaste diversité de pratiques culturales allant d'une agriculture conventionnelle (application systématique des produits phytosanitaires) à une agriculture raisonnée (application de produits phytosanitaires en fonction des populations de ravageurs) et biologique est toujours présente en Martinique. Ces deux derniers types d'agriculture ont pour objectif d'améliorer les impacts environnementales des bananeraies. Le sol, sa faune et les fonctions associées étant un élément clé du fonctionnement durable des agroécosystèmes, il apparait nécessaire d'évaluer les effets de ces pratiques sur la biodiversité et la structure des communautés de macrofaune du sol et l'impact de cette dernière sur la décomposition de la matière organique. Ainsi, nous formulons la problématique principale de cette thèse :

Dans quelle mesure des pratiques agroécologiques peuvent restaurer la biodiversité du sol et le processus de décomposition ?

Cette problématique se traduit par 4 questions de recherche, ayant chacune un chapitre dédié (Figure 17) :

Le chapitre II vise à répondre, dans des conditions réelles chez les agriculteurs, à la question suivante : **(Q1) Quels effets exercent les pratiques agricoles sur les communautés de macrofaune du sol ?** Deux articles y répondent. Le premier article s'intéresse à un large spectre de pratiques agricoles pratiquées dans les bananeraies et vise à tester l'hypothèse selon laquelle **(H1a) la diversité et l'abondance de la macrofaune du sol diminuent en fonction de l'intensification agricole en intrants chimiques des systèmes bananiers.** Pour vérifier cette hypothèse, un ensemble de 15 parcelles représentant un éventail de pratiques agricoles contrastées, allant de parcelles mettant en œuvre des

pratiques agroécologiques à des parcelles recevant le plus d'intrants chimiques. Ces parcelles ont été sélectionnées sur la base d'entretiens avec des agriculteurs portant sur leur gestion de l'enherbement et des ravageurs. Afin de quantifier les communautés de macrofaune du sol, l'échantillonnage de cette dernière a été faite par la méthode des quadras. Le deuxième article se focalise sur une pratique agricole en particulier qui est l'utilisation des herbicides et a pour but d'étudier son effet sur la biodiversité de la macrofaune du sol. Il vise à tester l'hypothèse selon laquelle **(H1b) les herbicides affectent le réseau trophique de la macrofaune du sol par un effet « *Bottom-up* », en éliminant la ressource primaire (les adventices), et donc diminuant l'abondance et la diversité des espèces détritivores**. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons sélectionné 13 parcelles avec des gestions contrastées de l'enherbement, conduisant à différents niveaux d'application d'herbicides sur les parcelles. La macrofaune a été échantillonnées avec des pièges barbers récupérés 7 jours après leur installation.

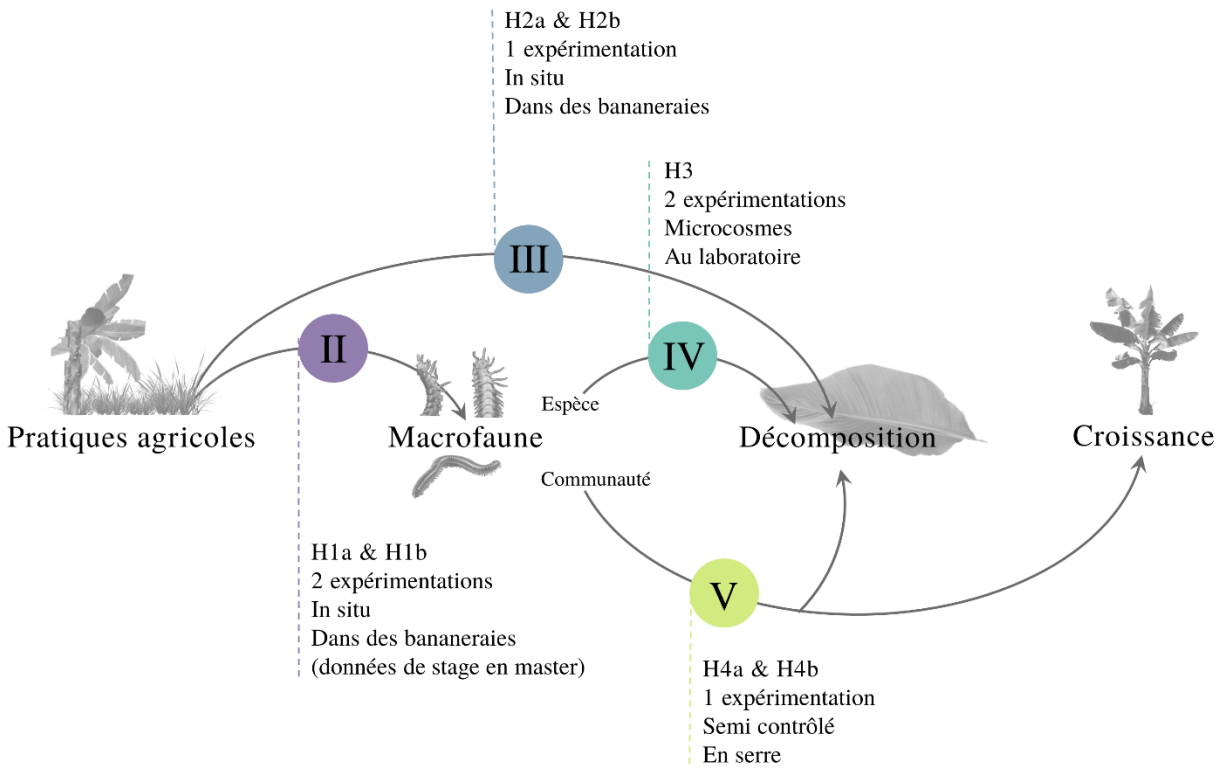


Figure 17 : Schéma descriptif des relations entre les différentes composantes (pratiques agricoles, macrofaune, décomposition et croissance du bananier) étudiées dans cette thèse. Les chiffres romains indiquent le numéro du chapitre traitant chaque relation.

Dans le chapitre III, toujours dans des conditions réelles dans des bananeraies, nous traitons la question : **(Q2) Est-ce que les pratiques de l'agriculture biologiques (AB) permettent d'agir positivement**

sur la décomposition de la litière dans les agrosystèmes bananiers ? Pour cela, nous avons comparé la décomposition dans des parcelles AB et des parcelles en agriculture conventionnelle. Nous nous attendions à observer **(H2a) une abondance et une diversité des invertébrés détritivores (diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre) plus élevées dans les parcelles biologiques**, résultant d'un effet en cascade des pratiques AB telles le désherbage mécanique (fauchage) - au lieu de l'utilisation des herbicides – qui augmenteraient la couverture végétale dans les parcelles, favorisant ainsi ressources, habitat et microclimat favorables pour la macrofaune. Par conséquent, nous nous attendons ensuite à **(H2b) une augmentation de la décomposition due à la macrofaune et aux microorganismes dans les parcelles biologiques par rapport aux parcelles conventionnelles.** Pour vérifier ces hypothèses, nous avons mesuré la décomposition microbienne et la contribution de la macrofaune à la décomposition, dans des parcelles en AB et des parcelles en agriculture conventionnelle en plaçant des sacs de litière à petites et à grandes mailles. Ces sacs ont été laissés en place pendant 3 mois dans les parcelles. Les caractéristiques biotiques et abiotiques des parcelles (ombrage, température, humidité relative, couverture du sol, richesse spécifique des plantes, abondance et richesse des détritivores) ont été mesurées pour chacune des parcelles et des relations avec les deux types de décomposition ont été recherchées.

Le chapitre IV a pour objectif d'étudier en détail les stratégies alimentaires de la macrofaune détritivores et vise à répondre, en microcosme au laboratoire, aux questions suivantes : **(Q3) Quels sont les caractéristiques fonctionnelles des espèces de la macrofaune détritivore de Martinique ? Est-ce que les traits fonctionnels liés à la décomposition de la litière permettent de retrouver les groupes fonctionnels construits à priori tels que les transformateurs de litière et les ingénieurs de l'écosystème ?** Nous nous attendions à ce que **(H3) les transformateurs de litière (diplopodes, isopodes et gastéropodes) consomment très peu de sol contrairement aux ingénieurs de l'écosystèmes (vers de terre).** Pour vérifier cette hypothèse, nous avons tout d'abord sélectionné 19 espèces incluant 8 diplopodes, 3 isopodes, 3 gastéropodes, et 4 vers de terre, sur lesquels nous avons mesuré des quatre traits fonctionnels d'effet sur la décomposition de litière du bananier et la consommation du sol. Nous avons réalisé deux expériences différentes : la 1ère visait à mesurer le rendement d'assimilation (AE) et le taux de consommation spécifique de la litière en absence du sol (SLCs-), et la 2ème visait à mesurer la consommation spécifique de la litière avec la présence du sol (SLCs+) et la proportion de sol ingéré dans l'alimentation de la macrofaune, que nous avons appelé « Géophagie ».

Le chapitre V porte sur la relation entre diversité et fonctionnement, dans des conditions semi-contrôlées en serre. L'originalité de ce travail est d'étudier le rôle de la macrofaune sur le système sol-plante et d'aller au-delà de la relation diversité-décomposition, en examinant l'effet des communautés de macrofaune détritivores sur la croissance du bananier. Ce chapitre vise ainsi à répondre à la question suivante : **(Q4) Comment les facettes structurelles et fonctionnelles d'une communauté de macrofaune détritivores influent sur la décomposition de la litière et sur la croissance du bananier ?** Nous nous attendons à ce que **(H4a) les traits moyens de la communauté expliquent le processus de décomposition (selon l'hypothèse de dominance) et que les communautés très dissimilaires fonctionnellement aient des effets nets plus élevés sur la décomposition de la litière et la croissance des bananiers, que les communautés moins dissimilaires fonctionnellement (selon l'hypothèse de la complémentarité entre les espèces).** Enfin, nous nous attendons à **(H4b) une relation positive entre la décomposition et la croissance du bananier**, ce qui permettrait d'établir un lien entre biodiversité de la macrofaune et la croissance du bananier via le processus de décomposition. Pour vérifier ces hypothèses, nous avons choisi 5 espèces de détritivores à partir des traits fonctionnels mesurés en amont (chapitre IV). Ensuite, nous avons créé 8 assemblages d'espèces de la macrofaune suivant un gradient de diversité spécifique et de dissimilarité fonctionnelle. Ces assemblages ont été placés pendant 2 mois dans des pots où de jeunes bananiers (vitroplants) avaient été plantés et contenant du sol pauvre en nutriments et de la litière de feuilles de bananier. Afin de mesurer l'effet net des assemblages (i.e. la différence entre l'effet observé d'un mélange et son effet prédit par la somme des effets des espèces le composant) sur la décomposition et la croissance du bananier, nous avons inclus des modalités monospécifiques des 5 espèces dans le plan expérimental.

CHAPITRE II : EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LA FAUNE DU SOL



Figure 18: Photos montrant l'ensemble du déroulement des échantillonnages de la macrofaune du sol dans les parcelles de bananiers, réalisés dans ce chapitre.

AVANT-PROPOS

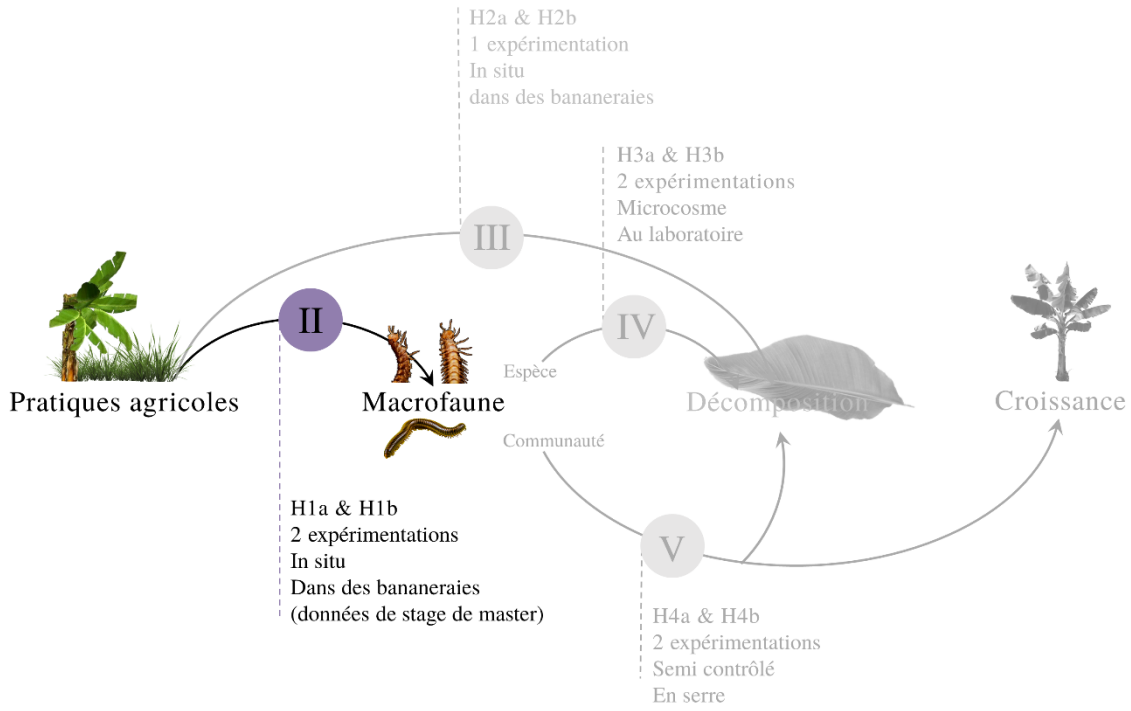


Figure 19 : Schéma descriptif de la relation entre les pratiques agricoles et la macrofaune, étudiée dans ce chapitre.

Ce chapitre présente deux articles qui, dans des conditions réelles chez les planteurs de bananier, visent à répondre à la question (Figure 19) : **Quels effets exercent les pratiques agricoles sur la macrofaune du sol ?**

Le **1er article** compare les communautés de macrofaune du sol, plus précisément les macro-arthropodes du sol, dans un gradient de pratiques agricoles incluant de l'agroforesterie, l'agriculture raisonnée et l'agriculture conventionnelle, en émettant l'hypothèse :

- **H1a :** La diversité et l'abondance la macrofaune du sol diminuent en fonction de l'intensification agricole en intrants chimiques des systèmes bananiers.

Le **2ème article** se focalise plus spécifiquement sur l'effet des herbicides sur les communautés de macrofaune du sol, en sélectionnant des parcelles où uniquement le nombre de passages herbicides varient. Il vise à tester l'hypothèse :

- **H1b :** Les herbicides affectent le réseau trophique de la macrofaune du sol par un effet « Bottom-up », en éliminant la ressource primaire (les adventices) et donc diminuant l'abondance et la diversité des espèces détritivores.

SYNTHESE DU 1ER ARTICLE

METHODES

Suite aux entretiens avec les planteurs de bananiers sur la gestion de leurs parcelles, nous avons sélectionné 15 parcelles de bananiers, se situant dans le nord atlantique de la Martinique (Figure 21), de manière à former un gradient de pratiques agricoles dans les agroécosystèmes bananiers allant de pratiques agroécologiques aux pratiques intensives en intrants chimiques. Le gradient de pratiques comporte trois catégories représentant des pratiques agricoles contrastées : conventionnel, raisonnée, agroforesterie. En plus des bananeraies, nous avons sélectionné 5 forêts et 5 jachères représentant respectivement le milieu non perturbé et l'état initial de la parcelle.



Figure 21 : Localisation des parcelles de bananier, jachères et forêts confondues au nord de la Martinique.



Figure 20 : L'extraction de la faune du sol par la méthode Tullgren-Berlèse

De plus, nous avons étudié l'effet de la répartition des résidus de culture dans la parcelle, le petit inter-rang étant la zone où les feuilles de bananier sont déposées (après effeuillage) et le grand inter-rang étant la zone de passage de la machinerie.

Pour estimer l'abondance et la diversité des macro-arthropodes du sol dans les différentes parcelles, nous avons effectué un total de 250 quadrats, suivie d'une extraction de la litière et de

sol par la méthode de Tullgren-Berlèse (Figure 20). Après extraction, presque tous les invertébrés macro-arthropodes dont la taille était supérieure à 2 mm ont été dénombrés et ont été identifiés au niveau de l'ordre.

RESULTATS & DISCUSSION

L'abondance des communautés de macro-arthropodes est 50 % plus faible dans les agroécosystèmes bananiers conventionnels que dans les écosystèmes forestiers. De plus, au sein des systèmes bananiers, nous avons montré une abondance plus faible dans les parcelles conventionnelles. Le groupe trophique des détritivores est le plus impacté par les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. Plus spécialement pour les isopodes, nous avons observé en système conventionnel une diminution de 87 % par rapport au système agroforestier et 33 % par rapport au système raisonné. De plus, nous avons confirmé que la présence d'une grande quantité de litière favorise les détritivores, ceci en agroforesterie et de manière générale au niveau du petit inter-rang au sein de l'ensemble des parcelles.

***

EFFETS DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES MACRO-ARTHROPODES DU SOL DANS LES BANANERAIES DE MARTINIQUE

Article publié dans la revue « Etude et Gestion des Sols » pour le numéro spécial Biodiversité des sols

Meryem El jaouhari[1,3], Gaëlle Damour[2,3], Christiane Mauriol[1,3], Mathieu Coulis[1,2]

[1] CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France

[2] CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France

[3] UPR GECO, Université de Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Auteur correspondant : Meryem EL JAOUHARI meryem.el_jaouhari@cirad.fr

Résumé

Les services écosystémiques rendus par la biodiversité du sol sont la clé d'une production alimentaire durable. En Martinique, la banane est la principale culture s'étendant sur 26 % de la surface agricole. Elle est cultivée en tant que monoculture d'exportation et subit une forte pression parasitaire nécessitant l'utilisation de produits phytosanitaires et la mise en œuvre de pratiques souvent nuisibles pour la biodiversité du sol. Il est donc urgent d'identifier et de promouvoir les pratiques innovantes aidant à préserver cette biodiversité. Cette étude vise donc à déterminer l'effet des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol. Pour ce faire, nous avons sélectionné 25 parcelles de bananiers de manière à former un gradient de pratiques agricoles dans les agrosystèmes bananiers allant de pratiques agroécologiques aux pratiques intensives en intrants chimiques. Le gradient de pratiques comporte trois catégories représentant des pratiques agricoles contrastées : conventionnel, raisonnée, agroforesterie qui sont complétées par des forêts comme milieu non perturbé et des jachères comme état initial des bananeraies avant la plantation. De plus, nous avons étudié l'effet de la répartition des résidus de culture dans la parcelle, le petit inter-rang étant la zone où les feuilles de bananier sont déposées et le grand inter-rang étant la zone de passage des engins. L'abondance et la diversité des macro-arthropodes du sol ont été mesurées par la méthode des quadrats, suivie d'une extraction de la litière et de sol par la méthode de Tullgren. Un total de seize ordres taxonomiques a été repertorié dans l'ensemble des parcelles de cette étude. Cependant, la diversité n'a pas significativement changé selon les pratiques agricoles. Nos résultats ont montré que l'abondance est plus élevée en parcelles raisonnées (1,187±146 ind/m²) que

dans les parcelles conventionnelles (971±131 ind/m²). Les détritivores sont le groupe trophique le plus impacté par les pratiques agricoles intensives avec 517±118 ind/m² dans les parcelles agroforestières contre 141±20 ind/m² dans les parcelles conventionnelles. Les isopodes représentent le taxon le plus impacté par les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. D'autre part, à l'échelle intraparcellaire, nos résultats montrent que l'abondance des macro-arthropodes est 20 % plus élevée dans le petit inter-rang, où la masse de litière est plus importante, que dans le grand inter-rang. Cet effet est principalement du à une forte augmentation de l'abondance des détritivores dans le petit inter-rang. Pour conclure, cette étude montre que la réduction des intrants chimiques et l'adoption des pratiques agroécologiques telles que l'agroforesterie et le paillage peuvent augmenter les populations des macro-arthropodes du sol, notamment les espèces détritivores qui jouent un rôle majeur dans la fertilité des sols.

Mots-clefs

Biodiversité du sol, Petites Antilles, Agroécosystème tropical, Diplopoda, Isopoda, Chilopoda, Arachnida, Insecta

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes agricoles, la biodiversité des groupes taxonomiques liée aux différents compartiments de la matière organique dans le sol joue un rôle primordial dans la fourniture des services écosystémiques (Bardgett and van der Putten, 2014; Cardinale et al., 2012; Swinton et al., 2007; Tamburini et al., 2020). Ces services se concentrent sur le recyclage des nutriments et du carbone, le maintien de la structure du sol et sa fertilité ainsi que la régulation biologique des ravageurs (Power, 2010). Néanmoins, l'agriculture est une des activités anthropiques qui, en modifiant l'écosystème, peut provoquer un grand impact sur la vie dans le sol, notamment avec les différentes opérations culturales comme le labour, la fertilisation, l'irrigation et l'utilisation des produits phytosanitaires (Paoletti et al., 1991; Pelosi et al., 2014; Williams et al., 2021).

En effet, de nombreux invertébrés du sol sont sensibles aux perturbations environnementales et répondent rapidement à une pollution des sols (Paoletti, 2012), cela soit par une toxicité due aux pesticides ou par suppression du couvert végétal suite à des traitements herbicides. En outre, le labour exerce un effet direct sur la faune du sol par l'exposition des organismes aux prédateurs, la mortalité des

individus suite au passage des engins, ou la modification physique de leurs habitats (Pelosi et al., 2014). L'effet délétère de ces pratiques agricoles sur ces organismes dépend de plusieurs caractéristiques, notamment leur sensibilité, leur stade de développement au moment de l'application (plus l'organisme est à un stade jeune, plus il est vulnérable), leur stratégie de développement *K* ou *r* (les populations d'invertébrés ayant un développement K sont plus amenés à disparaître), ainsi que leur distribution verticale dans le sol et leur capacité de recolonisation (Pelosi et al., 2014). De plus, l'absence d'un organisme peut se répercuter sur les liens trophiques engendrant des effets en cascade.

Toutefois, il existe des pratiques agroécologiques comme le paillage, la fertilisation organique, la diminution du labour et la mise en jachère qui pourront amoindrir les perturbations liées à l'agriculture sur les invertébrés du sol, ceci en augmentant leur abondance et leur diversité (Coulis, 2021; Pelosi et al., 2014). Il est donc urgent de définir l'effet des pratiques agricoles sur les communautés d'invertébrés du sol (Ponge et al., 2013).

Plusieurs études se sont intéressées à l'effet des systèmes agricoles sur les communautés d'invertébrés du sol. Ces études comparent des savanes, pâturages, et différents systèmes de cultures annuelles ou pérennes entre elles (Fragoso et al., 1999; Marichal et al., 2014; Suárez et al., 2018). Au-delà de mettre en regard des systèmes de culture très différents, l'effet de la variabilité des pratiques agricoles au sein d'une même culture a été relativement moins étudié (Rousseau et al., 2013). Pourtant, l'hétérogénéité intra-parcellaire est un facteur important de la distribution des organismes du sol, car les organismes sont souvent agrégés dans des micro-habitats qui leur sont favorables. De plus, les pratiques agricoles peuvent fortement modifier cette hétérogénéité intra-parcellaire ; par exemple dans les plantations de palmiers à huile en Indonésie, la disposition des résidus de taille influence la distribution des invertébrés du sol ainsi que la disponibilité des nutriments (Blanche Collard, 2020; Carron et al., 2015, 2016).

Pour combler ces lacunes, notre étude vise à déterminer l'effet des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol en particulier, à travers une étude de cas (i) d'un gradient de pratiques agricoles dans les agrosystèmes bananiers en Martinique, et (ii) de l'hétérogénéité spatiale au sein des parcelles.

En Martinique, la culture de la banane Cavendish est actuellement d'une importance économique majeure. Le système majoritaire est la monoculture de la variété Cavendish, qui connait une grande pression parasitaire (nématodes, champignons et charançons) ce qui a conduit à une forte utilisation de produits phytosanitaires, notamment les nématicides, fongicides et herbicides, polluant ainsi les sols. De plus, Le chlordécone, insecticide actuellement interdit (mais employé jusqu'au début des années 90), a été utilisé pendant 20 ans afin de lutter contre le charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*) et a

causé des problèmes environnementaux et de santé humaine majeurs. Il s'agit d'un des éléments déclencheurs ayant poussé les producteurs de la filière banane au développement de pratiques agricoles innovantes. Ces pratiques agricoles s'illustrent par des jachères couplées à l'utilisation de vitroplants de bananiers indemnes de nématodes, par l'application de traitements en fonction du suivi des populations de ravageurs ainsi que l'introduction d'arbres au sein des parcelles. L'utilisation de produits phytosanitaires a donc fortement diminué dans certaines exploitations mettant en œuvre ces pratiques (Risède et al., 2019).

A l'échelle des parcelles, les bananiers sont généralement organisés en rangs jumelés avec des petits inter-rangs de 2 mètres et des grands inter-rangs de 4 mètres de large permettant une meilleure circulation dans la parcelle. Afin de lutter contre la cercosporiose noire (champignon parasite des bananiers), les feuilles nécrosées sont découpées et les résidus sont déposés dans les petits inter-rangs. Ces résidus forment alors une couche épaisse de litière sur le sol (Poeydebat et al., 2017). Dans les grands inter-rangs, le passage des engins est possible pour l'épandage d'engrais, de produits phytosanitaires et le désherbage. Ils sont généralement enherbés ou laissés sol nu.

Toutefois, ces pratiques innovantes ne sont pas encore standardisées chez tous les planteurs. Une vaste diversité de pratiques agricoles allant d'une agriculture conventionnelle à une agriculture utilisant peu de produits phytosanitaires (agriculture raisonnée) et des pratiques innovantes telles que l'agroforesterie sont présentes en Martinique. Notre objectif est donc d'utiliser ces situations contrastées pour étudier l'effet des pratiques agricoles sur la biodiversité des macro-arthropodes du sol dans les bananeraies. Nous faisons l'hypothèse que (1) l'abondance est plus élevée dans les forêts que dans les agroécosystèmes et que (2) l'abondance totale et en particulier des détritivores augmente lorsque l'on passe d'une bananeraie conventionnelle à une bananeraie raisonnée. Nous nous attendons également à ce que (3) la diversité des ordres taxonomiques augmente lorsque l'on passe d'une bananeraie conventionnelle à une bananeraie raisonnée. Cela en partant de l'hypothèse que les produits phytosanitaires ; notamment les herbicides, peuvent avoir un effet direct par toxicité sur les espèces de macro-arthropodes et indirect par suppression du couvert végétal.

A l'échelle intra-parcellaire, nous émettons l'hypothèse que le paillage du sol dans le petit inter-rang confère un habitat et une ressource pour les macro-arthropodes (Coulis, 2021) et que le passage des engins dans le grand inter-rang perturbe les communautés des macro-arthropodes du sol (Paoletti et al., 1997). Nous nous attendons donc à trouver (4) une plus grande abondance totale ainsi que (5) une plus grande diversité dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang.

MATERIELS ET METHODES

Contexte de l'étude

Cette étude a été menée dans un contexte de milieu insulaire tropical à la Martinique. Il s'agit d'une île volcanique située dans l'archipel des petites Antilles (14°40" N, 61°00" W). Elle est bordée par la mer des Caraïbes à l'ouest et l'Océan Atlantique à l'est. Sa superficie est de 1 128 km² et elle compte environ 370 000 habitants. Son relief est montagneux dans l'ensemble et culmine à 1 397 m d'altitude (Montagne Pelée).

Le climat est tropical et comporte deux saisons faiblement prononcées : une saison humide de mai à novembre marquée par des précipitations abondantes, de fortes températures et des risques de vents violents (cyclones), et une saison sèche de février à avril appelée aussi carême, marquée par un déficit de pluviométrie faiblement prononcé. Le climat est variable, il dépend de l'altitude ainsi que de la situation géographique, la côte-au-vent étant beaucoup plus arrosée et exposée au vent que la côte sous-le-vent. La plupart des bananeraies se situent sur la côte atlantique (au-vent), le climat y est caractérisé par une température moyenne annuelle de 26°C et une moyenne annuelle des précipitations de 2 406 mm (Meteo France, 2018). Nos prélèvements ont tous été réalisés dans le nord atlantique de l'île, en plein cœur de la zone de culture de banane de la Martinique. Dans cette zone, les sols sont issus d'un volcanisme andésitique récent, on retrouve soit des sols peu évolués sur cendre et ponce, soit des andosols jeunes. Ce sont des sols majoritairement sableux, à allophane, à faible CEC et à forte teneur en matière organique.

Choix des parcelles expérimentales

Un ensemble de 15 parcelles de bananiers se répartissant sur 7 exploitations a été sélectionné de manière à représenter tout l'éventail des pratiques agricoles réalisées en Martinique. Cet ensemble de parcelles contrastées a ensuite été ordonné selon un gradient de pratiques agricoles allant des parcelles agroécologiques aux parcelles recevant le plus d'intrants chimiques. La sélection des parcelles a été réalisée à la suite d'entretiens semi-directifs avec des agriculteurs dans le nord-est de la Martinique (secteur où la culture de la banane occupe une place prépondérante). Les agriculteurs ont été interrogés sur leur gestion de l'enherbement, leur gestion des ravageurs, sur le précédent cultural de la parcelle ainsi que sur la présence d'arbres ou non dans les parcelles. Dans le cas où l'enherbement est géré par des herbicides, les deux principales molécules utilisées sont par ordre d'importance le glyphosate et le

glufosinate. La seule molécule autorisée comme nématicide et également comme insecticide est le fosthiazate. Toutes les parcelles ont eu un travail de sol similaire avant la plantation (roto-bêche et sous-solage à 80 cm). Ainsi, un gradient de pratique agricole a été conceptualisé d'une manière discrète sous forme de 3 catégories, en assignant à chaque exploitation et à chaque parcelle étudiée un type de gestion en fonction des données collectées lors des entretiens (tableau 1) :

- Bananeraies en agroforesterie : 2 parcelles dans une plantation (AF)
- Bananeraies raisonnées : 7 parcelles dans 4 plantations (R1, R2, R3 et R4)
- Bananeraies conventionnelles intensives : 6 parcelles dans 2 plantations (C1 et C2)

En plus des bananeraies, nous avons sélectionné 5 forêts et 5 jachères représentant respectivement le milieu non perturbé et l'état initial de la parcelle (Figure 1). Les écosystèmes et agroécosystèmes ont été classés de la manière suivante selon un gradient d'intensité des pratiques qui reflète notamment une utilisation plus ou moins intense des pesticides : Forêts (F)> Jachères (J) > Bananeraies en agroforesterie (AF)> Bananeraies raisonnées (R)> Bananeraies conventionnelles (C). L'IFT est un indicateur de fréquence de traitements phytosanitaires, il correspond ici au nombre de traitements réalisés par an selon le dosage règlementaire. Il est décliné pour les herbicides (les molécules utilisées sont principalement le glyphosate et le glufosinate) et pour les insecticides/nématicides (la seule molécule utilisée est le fosthiazate).

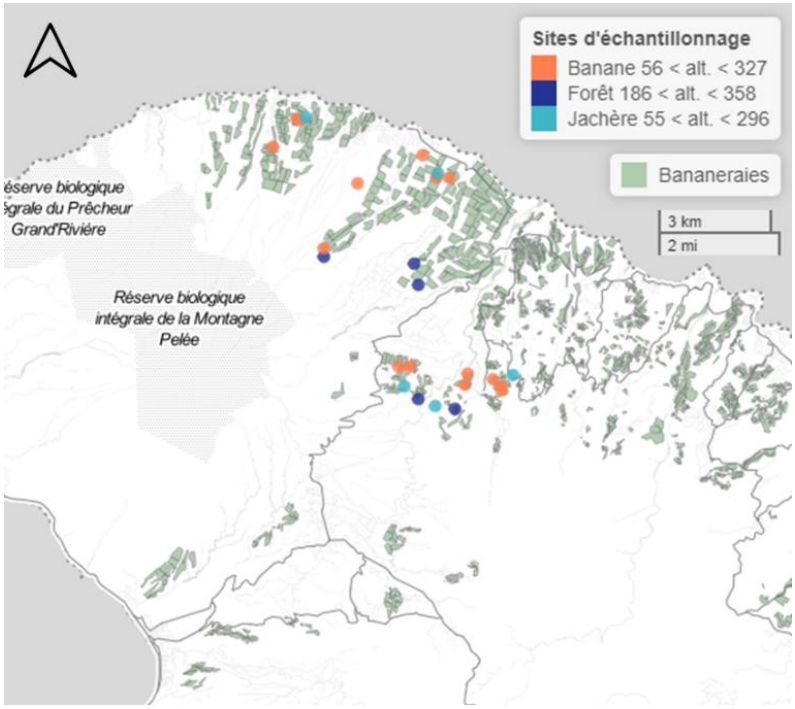


Figure 1 : Localisation des parcelles échantillonnées dans le nord de la Martinique. Pour chaque catégorie, la gamme de variation de l'altitude est indiquée dans la légende.

Tableau 1 : Synthèse des pratiques agricoles recensées lors des entretiens avec les agriculteurs de chaque exploitation. Les pratiques sont considérées homogènes sur toutes les parcelles de chaque exploitation. L'IFT est un indicateur de fréquence de traitements phytosanitaires, il correspond ici au nombre de traitements réalisés par an selon le dosage règlementaire. Il est décliné pour les herbicides (les molécules utilisées sont principalement le glyphosate et le glufosinate) et pour les insecticides/nématicides (la seule molécule utilisée est le fosthiazate).

Exploitation	Catégorie de pratique agricole	Nombre de parcelles (nbr d'échantillons)	Précèdent cultural	IFT Herbicide	IFT nématicide/ insecticide	Présence d'arbres
C1	Conventionnelle	3 (30)	Bananier	5	1	Non
C2	Conventionnelle	3 (30)	Jachère solarisée	2	0	Non
R1	Raisonnée	1 (10)	Canne à sucre	2	0	Non
R2	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	1	0	Non
R3	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	1	0	Non
R4	Raisonnée	2 (20)	Jachère enherbée	0.5	0	Non
AF	Agroforesterie	2 (20)	Jachère enherbée	0.5	0	Oui

Echantillonnage des macro-arthropodes du sol

Cette étude concerne les macro-arthropodes du sol superficiel. Pour estimer leur abondance et leur diversité dans les différentes parcelles, nous avons fait un échantillonnage par la méthode des quadrats, suivie d'une extraction de la litière et de sol par la méthode de Tullgren-Berlèse (Coulis, 2021; David et al., 1999). La période d'échantillonnage a duré du 24/03/2018 au 21/06/2018. Durant cette période, 10 quadrats ont été prélevés sur chacune des parcelles, représentant 250 échantillons au total. Cet échantillonnage a été fait au cours de deux sessions (5 échantillons ont été prélevés sur l'ensemble des 25 parcelles pendant la 1ère session, les 5 échantillons suivants pendant la 2ème session), cela afin d'éviter un effet de la saisonnalité sur l'ensemble de la campagne d'échantillonnage (les dates de prélèvement exactes sont indiquées dans le tableau de données disponible sur le dataverse https://doi.org/10.18167/DVN1/FBZYCT). De plus, dans le but d'analyser l'effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés des macro-arthropodes du sol, les 10 échantillons prélevés sur chaque parcelle de bananeraies ont été répartis équitablement entre le petit inter-rang (n=5 échantillons) et le grand inter-rang (n=5 échantillons). Les jachères et les forêts n'ayant pas

d'organisation spatiale particulière, les 10 prélèvements ont donc été répartis aléatoirement sur les parcelles.

Le quadrat utilisé, d'une surface de 25 x 25 cm², a été enfoncé au sol jusqu'à une profondeur de 10 cm. La litière ainsi qu'environ 3 cm de profondeur du sol ont été prélevés et mis directement dans un sachet hermétiquement fermé jusqu'au laboratoire. Le contenu du sachet a ensuite été mis sur une grille placée dans un entonnoir de 35 cm de diamètre sur 45 cm de hauteur. Une ampoule à incandescence a assuré le chauffage et la dessiccation de l'échantillon, ainsi qu'une production de lumière ayant pour effet la descente des invertébrés dans un récipient contenant un liquide de préservation. La faune de chaque prélèvement a donc été collectée dans des pots remplis de 50 % d'éthanol à 70° et 50 % d'éthylène-glycol afin de la conserver en bon état. Après 10 jours, les récipients ont été retirés des extracteurs et transportés au laboratoire pour le tri.

Les litières récupérées ont ensuite été triées au laboratoire afin d'enlever les agrégats de sol collés sur les feuilles en décomposition. Conditionnées dans des barquettes, elles ont été mises dans une étuve à 60°C pendant 48h puis pesées afin d'estimer la masse des litières en kg par m². Cela a été fait pour 6 échantillons par parcelle en prenant en compte 3 échantillons dans le petit inter-rang et 3 échantillons dans le grand inter-rang.

Tous les invertébrés dont la taille était supérieure à 2 mm ont été dénombrés, à l'exception des vers de terre, des guêpes, des diptères, les termites ailés, et des gastéropodes, pour lesquels la méthode d'échantillonnage n'était pas adaptée. Les spécimens ont été identifiés à des niveaux taxonomiques différents selon leur groupe mais, *in fine*, le niveau de détermination commun qui a été retenu est l'ordre. Une identification plus fine au niveau de certains taxons, tels que les familles d'insectes, a permis de créer 4 groupes trophiques fiables : prédateurs, omnivores, herbivores et détritivores (Tableau 2).

Tableau 2 : Récapitulatif de l'ensemble des taxons considérés dans cette étude et des groupes trophiques qui leur ont été attribués. Le niveau de détermination est précisé pour chaque taxon (Cl. : Classe, Or. : Ordre, Fam. : famille).

Classe	Taxon	Groupe trophique
Diplopoda	Glomeridesmida (Or.)	Détritivore
	Polydesmida (Or.)	Détritivore
	Polyxenida (Or.)	Détritivore
	Spirobilida (Or.)	Détritivore
	Spirostreptida (Or.)	Détritivore
Chilopoda	Geophilomorpha (Or.)	Prédateur
	Lithobiomorpha (Or.)	Prédateur
	Scolopendromorpha (Or.)	Prédateur
Arachnida	Aranea (Or.)	Prédateur
Malacostraca	Isopoda (Sous Or.)	Détritivore
Insecta	Dermaptera (Or)	Prédateur
	Formicidae (Fam.)	Omnivore
	Blattoptera Or.)	Détritivore
	Dermesticidae (Fam.)	Détritivore
	Hydrophilidae (Fam.)	Détritivore
	Carabidae (Fam.)	Prédateur
	Scarabeidae (Fam.)	Détritivore
	Staphylinidae (Fam.)	Prédateur
	Curculionidae (Fam.)	Détritivore
	Hemiptera (Or.)	Herbivore
	Orthoptera (Or.)	Omnivore
	Lepidoptera (Or.)	Herbivore

Traitement statistique

L'abondance des invertébrés du sol par m² a été calculée pour l'ensemble de la communauté des invertébrés du sol, ainsi que pour les groupes trophiques. Elle a été obtenue en comptant le nombre d'individus de chaque ordre par échantillon (25x25 cm²) et en le multipliant par 16 pour avoir le nombre d'individus par m². La richesse a été calculée en additionnant le nombre d'ordres taxonomiques retrouvés dans chaque échantillon. L'indice de Shannon et l'équitabilité ont été calculés en utilisant le package « vegan ». Afin de décrire les changements dans la composition de la communauté entre les différents écosystèmes, une analyse multidimensionnelle non métrique (NMDS) et une analyse des similitudes (ANOSIM) (à l'aide des fonctions MetaMDS et anosim du package « vegan ») ont été réalisées. L'effet des pratiques agricoles ainsi que celui de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur l'abondance totale

des groupes trophiques, des classes et les ordres taxonomiques, ainsi que sur les métriques de diversité (richesse des ordres taxonomiques, indice de Shannon et équitabilité) ont été testés par des modèles linéaires généralisés mixtes du package « lme4 » avec un effet aléatoire sur la parcelle. L'abondance suivait une distribution de Poisson, la richesse des ordres et l'indice de Shannon suivaient une distribution normale et l'équitabilité suivait une distribution binomiale. Les tests de Tukey, du package « multcomp », ont été utilisés pour réaliser les tests *post hoc* et construire les groupes. Pour tester si la masse de litière explique l'abondance totale, celle des groupes trophiques et les métriques de diversité, des tests de corrélation entre les variables ont été explorés avec la méthode de régression SMA (en utilisant le package « smartr »). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R version 3.3.2 (R core team, 2016).

RESULTATS

Un total de 19 646 individus a été échantillonné, dont une majorité de fourmis (13 820 individus). L'abondance moyenne par m² sur l'ensemble du jeu de données était de 1 257±76 individus/m². Un ensemble de seize ordres différents ont été identifiés avec une richesse moyenne par échantillon de 5,4±0,1.

Effet des pratiques agricoles sur les communautés d'invertébrés

L'abondance des macro-arthropodes a été significativement plus élevée dans les écosystèmes forestiers (1 934±215 ind/m²) que dans les agroécosystèmes (1 088±74 ind/m²). L'abondance n'a pas significativement varié entre les jachères et les bananeraies agroforestières et raisonnées mais elle était significativement plus faible dans les bananeraies conventionnelles (971±131 ind/m²) (Figure 2). La diversité des ordres et l'indice de Shannon n'ont pas significativement varié en fonction des pratiques agricoles (Figure 2). En revanche, en termes de composition en ordres, l'analyse de similarité (ANOSIM) a montré une légère dissimilarité significative entre les communautés des macro-arthropodes selon les pratiques agricoles (R=0,06, P=0,001).

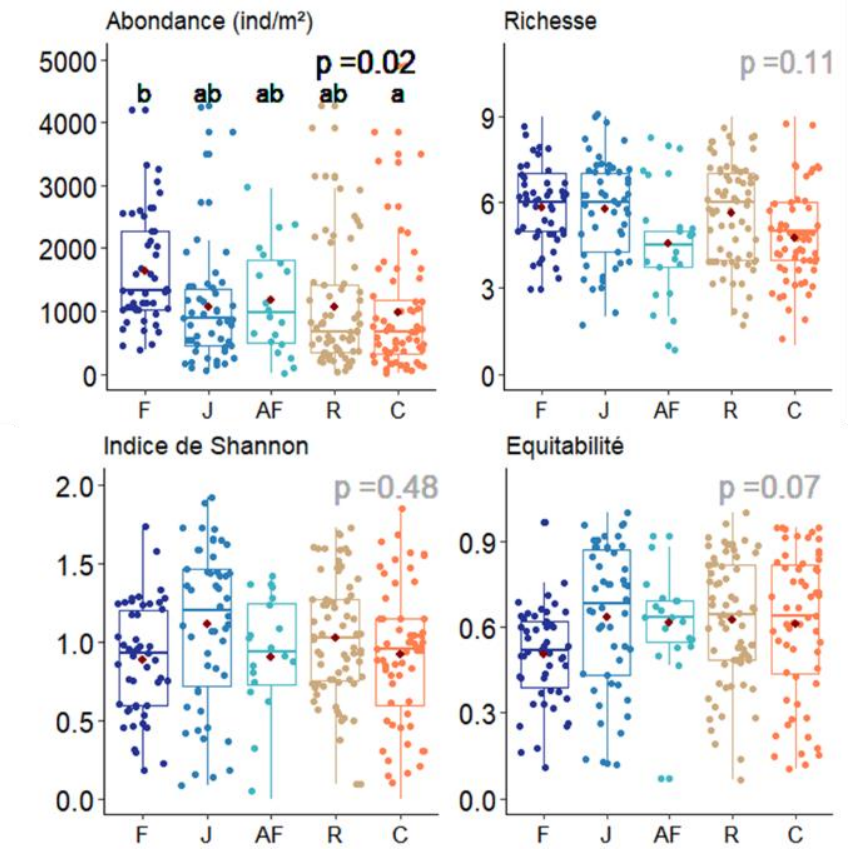


Figure 2 : Boîtes à moustache montrant l'abondance et trois indices de diversité en fonction des pratiques agricoles. Les catégories sont classées par ordre croissant d'intensification. F : Forêt (n=50), J : Jachère (n=50), AF : Agroforesterie (n=20), R : Raisonnée (n=70), C : Conventionnelle (n=60). Les comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de TukeyHSD, sont indiquées par les lettres minuscules.

L'abondance des omnivores, prédateurs et herbivores n'a pas significativement varié entre les pratiques agricoles tandis que les détritivores ont été significativement plus abondants dans les systèmes forestiers et agroforestiers, et ont été moins abondants dans les bananeraies avec des pratiques conventionnelles (Figure 3).

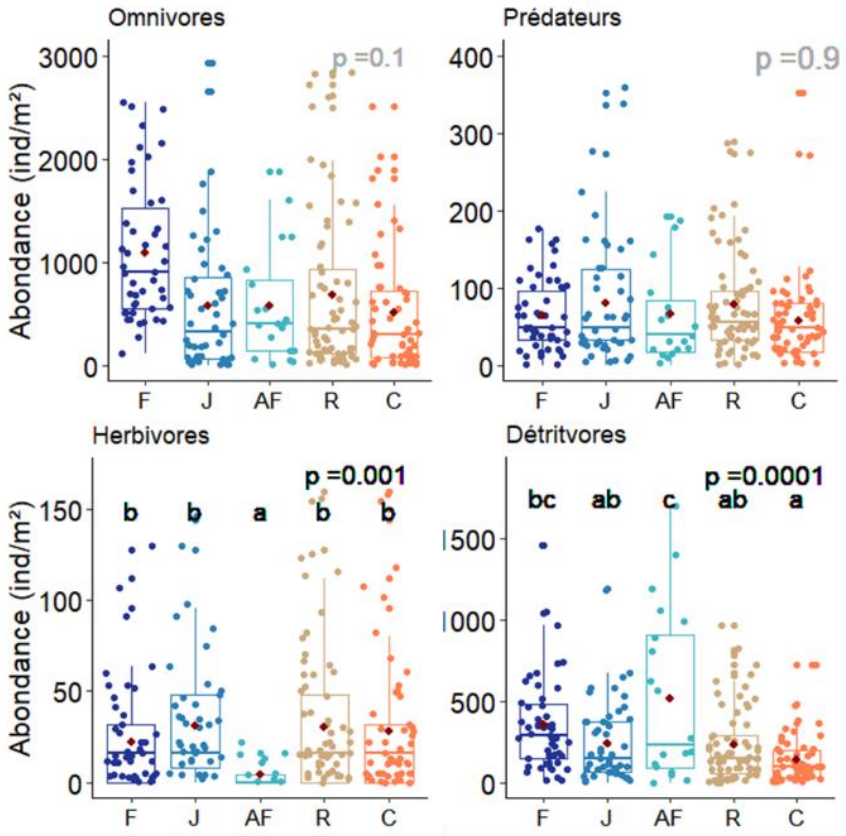


Figure 3 : Boîte à moustache montrant l'abondance de chaque groupe trophique en fonction des pratiques agricoles. Les catégories sont classées par ordre croissant d'intensification. F : Forêt (n=50), J : Jachère (n=50), AF : Agroforesterie (n=20), R : Raisonnée (n=70), C : Conventionnelle (n=60). Les points rouges indiquent la moyenne. Les comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de Tukey, sont indiquées par les lettres minuscules.

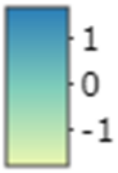
Les groupes taxonomiques ont répondu différemment selon les pratiques agricoles. Les arachnides étaient moins abondants dans les bananeraies conventionnelles. Leur abondance était 40 % plus faible que dans les bananeraies raisonnées. Les isopodes (Malacostraca) étaient plus abondants dans les parcelles agroforestières que dans les parcelles raisonnées et conventionnelles (80 % et 87 % respectivement, Tableau 3). Cependant, au sein des chilopodes, les géophilomorphes et les scolopendromorphes étaient plus abondants dans les bananeraies avec des pratiques agricoles intensives et les lithobiomorphes étaient plus abondants en forêts. De plus, les Glomeridesmidae et les Polyxenidae sont des ordres de diplopodes qui ont été retrouvés uniquement en forêt. En revanche, les Polydesmidae étaient plus abondants dans les bananeraies raisonnées (96±16 ind/m²) qu'en forêt (3±1ind/m²). De même pour les Spirobolidae qui étaient absents en forêt. Cependant, les Spirostreptidae ont été

représentés avec des valeurs très faibles dans notre échantillonnage (en moyenne 0,4±0,1 ind/m²) (Figure 4).

Les insectes, notamment les coléoptères et les hyménoptères, étaient significativement plus abondants dans les forêts que dans les bananeraies conventionnelles. En revanche, les orthoptères étaient plus abondants dans les jachères (3±1 ind/m²) et n'ont pas été collectés en forêts ni dans les parcelles agroforestières. Les larves de lépidoptères étaient plus abondantes dans les bananeraies raisonnées et conventionnelles (3±1 ind/m² pour les deux pratiques). Les blattoptères et les dermaptères étaient significativement plus abondants dans les parcelles agroforestières (respectivement 4±2 et 12,8±6 ind/m²). Les hémiptères étaient plus abondants dans les jachères et les parcelles conventionnelles (38±6 ind/m²) que dans les parcelles agroforestières (4±1 ind/m²) (Tableau 3, figure 4).

Tableau 3 : Abondance des 5 Classes d'arthropodes en fonction des pratiques agricoles (F : forêt, J : jachère, AF : agroforesterie, R : raisonnée, C : conventionnelle). Les données sont exprimées en nombre d'individus/m² (moyenne±erreur type). L'effet des catégories a été testé pour chaque Classe par un modèle de type glm, la significativité de cette variable catégorique dans le model est indiquée dans la colonne de droite. De plus, des comparaisons multiples entre les catégories, effectuées par le test de TukeyHSD, ont permis de construire des groupes qui sont indiqués par les lettres minuscules. Le code couleur correspond à la moyenne de chaque catégorie pondérée à la moyenne des abondances de tous les systèmes confondus par chaque Classe.

Classe	F (n=50)	J (n=50)	AF (n=20)	R (n=70)	C(n=60)	p
Arachnida	18±3	19±3,4	22±6	21±3,5	8±2	0.11
Diplopoda	112±15	75±14	37±16	122±19	71±17	0.57
Chilopoda	9±2	8±2,7	5±2	10±2	17±3	0.21
Insecta	1595±209^{b}	834±120^{ab}	652±117^{ab}	946±131^{ab}	818±128^{a}	**0.04**
Malacostraca	210±35^{ab}	128±23^{ab}	460±112^{b}	93±22^{a}	62±11^{a}	**0.001**



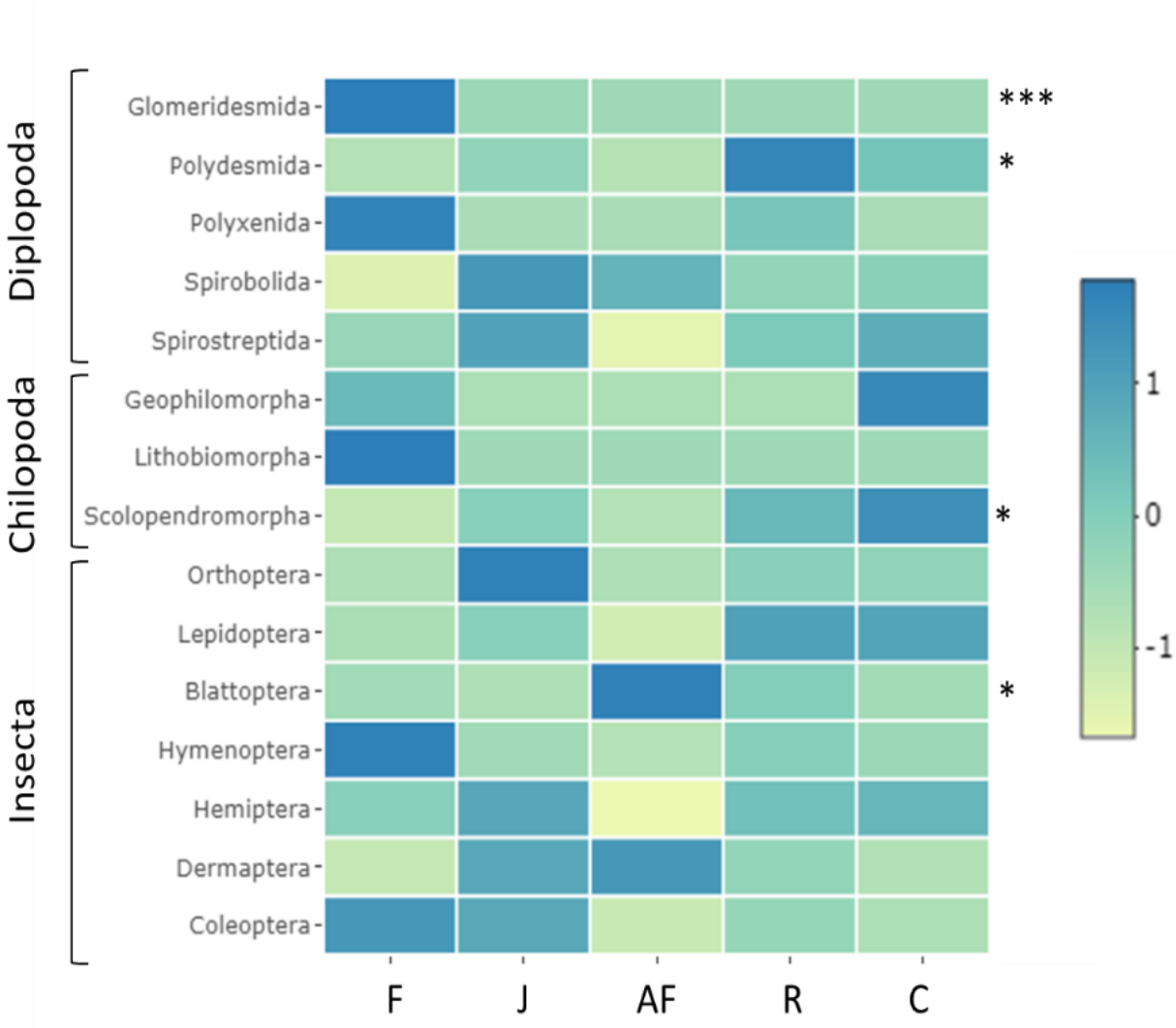


Figure 4 : Heatmap de l'abondance de chaque Ordre taxonomique en fonction des pratiques agricoles. Le heatmap propose une représentation en dégradé de couleur basée sur la moyenne pondérée de l'abondance dans chaque système de culture par rapport à la moyenne générale, chaque ordre étant analysé indépendamment. Pour chaque Ordre, un modèle de type glm suivi d'un test Tukey HSD a permis de déterminer si les différences observées sont significatives. Code de significativité : 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*'.

Effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés d'invertébrés du sol

L'abondance des macro-arthropodes était significativement plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang. En moyenne, 1 216±130 ind/m² dans le petit inter-rang, contre 981±123 ind/m² dans le grand inter-rang, soit une abondance 20 % plus élevée dans le petit inter-rang. En revanche, la diversité des ordres taxonomiques (richesse, Shannon et équitabilité) n'était pas significativement différente entre les deux inter-rangs (Figure 5).

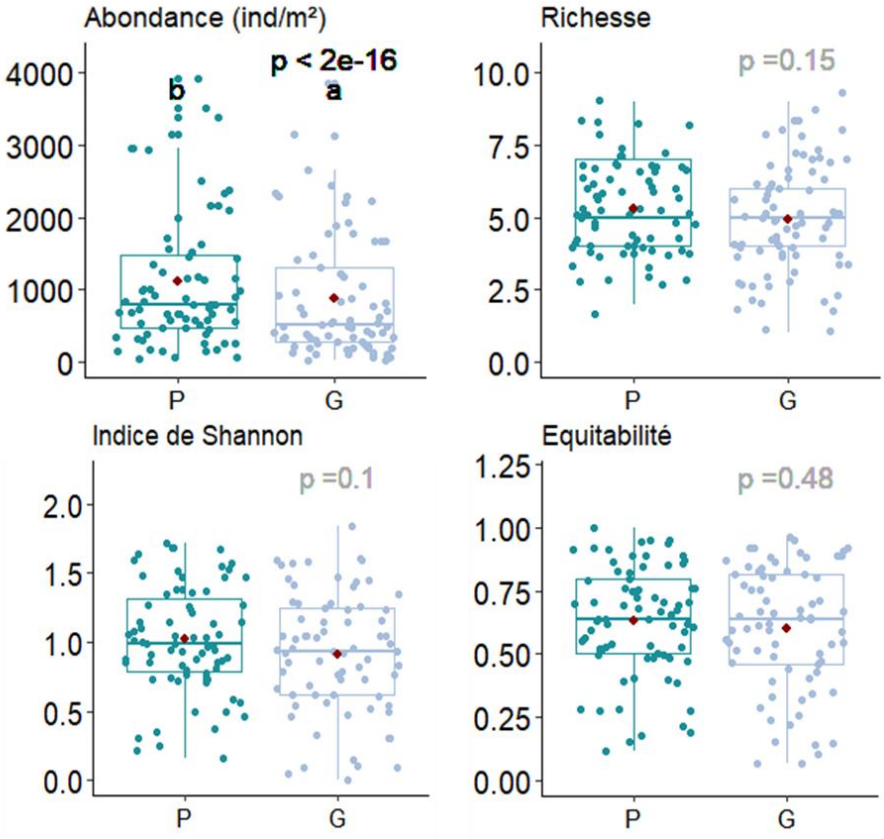


Figure 5 : Boîtes à moustache montrant l'abondance et trois indices de diversité en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=75), G : grand inter-rang (n=75)). Les trois indices de diversité sont calculés à l'échelle de l'échantillon en prenant en compte l'Ordre comme unité taxonomique de référence. Les points rouges indiquent la moyenne.

L'abondance des 4 groupes trophiques a significativement varié entre le petit et le grand inter-rang. Deux types de réponses face à l'hétérogénéité spatiale sont à distinguer. D'une part, les herbivores étaient concentrés dans le grand inter-rang avec une abondance en moyenne 47 % plus élevée que dans le petit inter-rang (Figure 6). D'autre part, les détritivores et les prédateurs (les omnivores dans une moindre mesure) avaient tendance à être plus concentrés dans le petit inter-rang. En effet, les prédateurs étaient en moyenne 29 % plus abondants, les détritivores ont été en moyenne 53 % plus abondants et

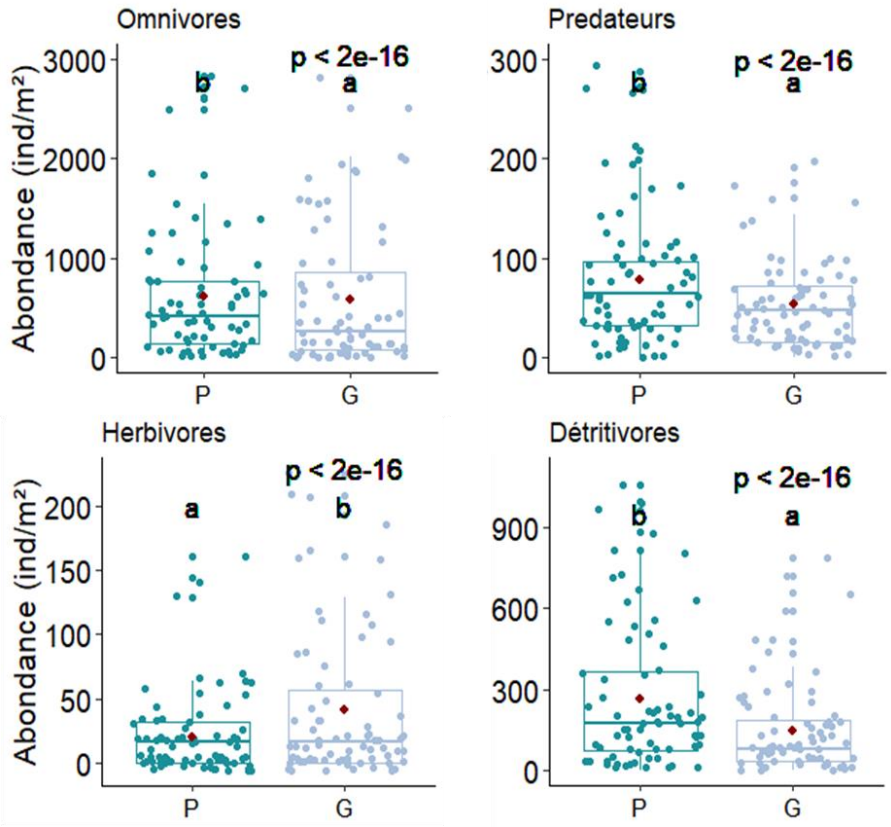


Figure 6 : Boîtes à moustache montrant l'abondance de chaque groupe trophique en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=75), G : grand inter-rang (n=75)). Les points rouges indiquent la moyenne.

La masse de litière était deux fois plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang (respectivement 325±53 et 165±24 g/m², figure 7) et était corrélée positivement avec l'abondance des détritivores (R^2=0,2, P=1.6e^{-8}) (Figure 8).

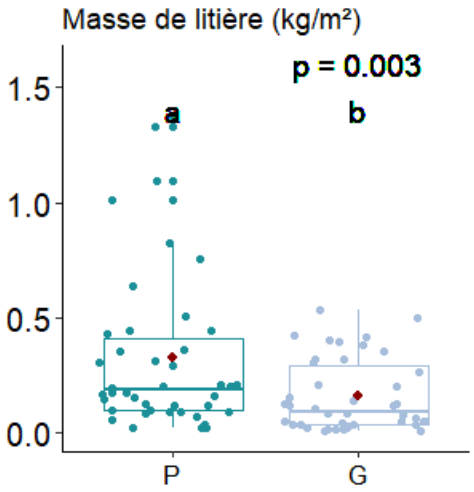


Figure 7 : Boîtes à moustache montrant la masse de litière (Kg/m²) en fonction de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire (P : petit inter-rang (n=48), G : grand inter-rang (n=48)). Les points rouges indiquent la moyenne.

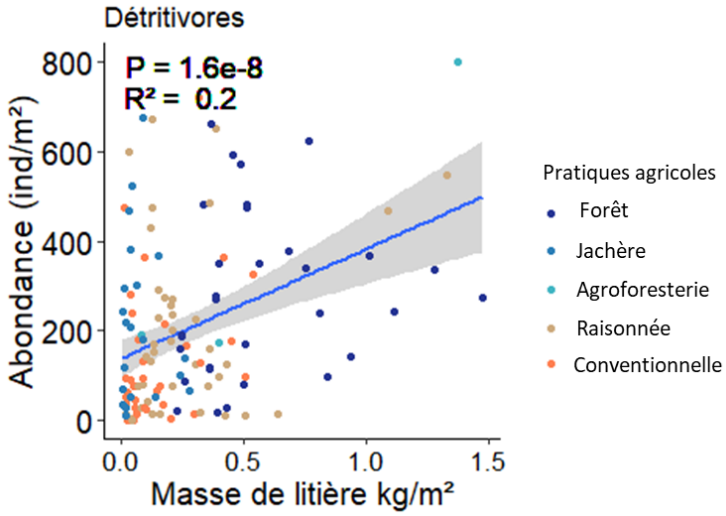


Figure 8 : Relation entre la masse de litière et l'abondance des détritivores. Les points correspondent aux échantillons et leurs couleurs correspondent aux catégories de pratiques agricoles.

DISCUSSION

Cette étude contribue à améliorer la connaissance de l'écologie des macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique. L'abondance moyenne par mètre carré des macro-arthropodes du sol observée en Martinique dans ce travail (1 257±76 individus/m²) est comparable à celle observée en Amazonie Colombienne (1 496±155 individus/m²) (Suárez et al., 2018). Nos données confirment les études de l'effet des pratiques agricoles sur les invertébrés du sol et montrent également que l'abondance des macro-arthropodes du sol est 44 % plus élevée dans des forêts que dans des systèmes cultivés, ce qui confirme notre hypothèse (1). Cette étude confirme également l'existence d'ordres strictement inféodés aux milieux forestiers, ce qui est le cas pour les Glomeridesmidae et Polyxenidae (Diplopoda) et les Lithobiomorpha (Chilopoda).

Effet des pratiques agricoles sur les communautés des macro-arthropodes

Plusieurs études se sont intéressées à l'effet des pratiques agricoles sur les communautés de macro-arthropodes du sol selon des gradients d'intensité des pratiques agricoles, ceci en calculant un indice d'intensification agricole qui prend en compte la fréquence des interventions mécaniques et chimiques et la durée des périodes pendant lesquelles la terre est cultivée (Decaëns and Jiménez, 2002; Tondoh et al., 2011). Ces études comparent différents systèmes de culture tels que les savanes, les pâturages, les cultures annuelles ou pérennes. Dans ce cadre, la comparaison de ces systèmes ayant des pratiques agricoles extrêmement contrastées ; allant de pratique de brulis et de labour intense à la forêt primaire sans aucune intervention, produit des résultats souvent très marqués.

Dans notre étude, nous nous sommes restreints à une seule culture, le bananier. Il s'agit d'une culture semi-pérenne (une parcelle de bananiers est replantée tous les 6 à 8 ans), subissant moins de labour comparativement à d'autres cultures annuelles telles que le maraichage. On retrouve une abondance moyenne de 208 ind/m2 de macrofaune de sol en maraichage conventionnel dans le centre de la Martinique (Barois et al., 1988). Par contre, en bananeraies conventionnelles, l'abondance moyenne retrouvée dans cette étude des macro-arthropodes est de 974 ind/m². Afin d'étudier l'effet des pratiques agricoles sur les communautés de macro-arthropodes en bananeraie, nous avons conçu le dispositif expérimental de manière à exprimer la gradation de l'intensité des pratiques agricoles allant du système forestier sans aucune intervention humaine au système conventionnel intensif utilisant régulièrement des intrants de synthèse et des pratiques nuisibles pour la biologie du sol.

Nos résultats montrent que l'abondance des macro-arthropodes est plus faible dans les parcelles conventionnelles que dans les autres parcelles, ce qui confirme l'hypothèse (2). L'utilisation fréquente des herbicides est la pratique qui distingue le plus les parcelles conventionnelles des autres parcelles (Tableau 1). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la différence d'abondance observée entre les pratiques agricoles peut être expliquée par l'utilisation des herbicides. Cette pratique agit indirectement sur les communautés des macro-arthropodes en supprimant les adventices couvrant le sol. Cette suppression peut entraîner une altération des conditions microclimatiques (augmentation de la température et diminution de l'humidité) et aussi une suppression des ressources et des apports en matière organique, entrainant une diminution de l'abondance des espèces, et surtout des détritivores (Menezes and Soares, 2016; Shelton and Edwards, 1983). Cela peut également impacter les niveaux trophiques supérieurs tels que les araignées (Brust, 1990). Nos résultats sont compatibles avec ce raisonnement. En effet, les détritivores et les prédateurs sont moins abondants dans les parcelles conventionnelles (Figure 3, tableau 3). Leur faible abondance peut donc être un reflet des pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. Ils sont également considérés comme auxiliaires de culture. En effet, les araignées et les dermaptères sont des prédateurs des ravageurs de cultures (Altieri and Letourneau, 1982; Dassou and Tixier, 2016). Les dermaptères les plus abondants que nous avons observés dans nos échantillons sont du genre *Euborellia*. Ces derniers sont de potentiels bio-régulateurs pour le charançon noir *Cosmopolites sordidus* ; ravageur du bananier (Mollot et al., 2014). Les détritivores, quant à eux, participent à la fragmentation, la modification de la structure des litières et stimulent l'activité microbienne dans leurs boulettes fécales (Coulis et al., 2014; Joly et al., 2018).

Des études montrent également un effet direct des herbicides par toxicité, ce qui se traduit par un taux de mortalité élevé et un déclin des populations d'isopodes dans des systèmes agricoles intensifs (Paoletti and Hassall, 1999). Nos résultats vont également dans ce sens. En effet, l'abondance des isopodes est 33 % plus élevée dans les parcelles raisonnées et 87 % plus élevée dans les parcelles agroforestières que dans les parcelles conventionnelles. Ce résultat est compatible avec l'étude de (Coulis, 2021) qui montre un déclin drastique de l'abondance des isopodes dans les parcelles de cannes à sucre conventionnelles comparées aux parcelles biologiques. Les isopodes peuvent donc être considérés comme bioindicateurs des pratiques agroécologiques. De plus, ils ont un grand intérêt dans la décomposition de la matière organique dans le sol en contribuant à sa fragmentation et à sa minéralisation

La solarisation (assainissement du sol par élévation de température en utilisant l'énergie solaire) est une pratique utilisée dans une partie des bananeraies conventionnelles de cette étude avant la plantation. Cette pratique consiste à augmenter la température du sol à des hauts niveaux pour éliminer les organismes pathogènes. Or, elle est aussi nuisible pour diverses espèces de la faune du sol (Seman-Varner, 2005). De plus, une partie des bananeraies conventionnelles utilisent un insecticide à base de fosthiazate pour lutter contre le charançon (*Cosmopolites sordidus*). Cet insecticide agit par contact et par ingestion. Il élimine les nématodes et les insectes. Ces pratiques pourraient certainement expliquer la baisse de l'abondance totale de la communauté des macro-arthropodes.

D'autre part, dans les parcelles agroforestières, nos résultats montrent que les détritivores sont plus abondants (517± 118 ind/m²). L'agroforesterie est définie par la présence d'arbres dans les écosystèmes cultivés. Ces arbres confèrent un habitat stable et hétérogène, apportant une couverture au sol avec une plus grande quantité de litière et par conséquent un plus grand approvisionnement en ressources et en micro habitats favorables aux espèces détritivores (Gibson et al., 2011).

En revanche, en ce qui concerne la diversité, nos résultats ne montrent pas une diminution selon le gradient de pratiques agricoles, ce qui rejette l'hypothèse (3). Cela pourrait être expliqué en partie par la différence de composition en taxons entre les différents écosystèmes étudiés. En effet, les chilopodes semblent être plus présents dans les parcelles conventionnelles que dans les autres écosystèmes. Les polydesmes sont plus abondants dans les parcelles raisonnées. Les orthoptères, les spirostreptides et les spirobolides sont plus abondants dans les jachères. Les isoptères et les isopodes sont plus abondants dans les parcelles agroforestières. Et dans les forêts, les hyménoptères, les coléoptères, les Glomeridesmidae et les Polyxenidae sont plus abondants. Il y a donc en parallèle une diminution dans un groupe et une augmentation dans un autre, ce qui pourrait expliquer l'effet non significatif de l'intensification agricole sur la diversité. D'autre part, la diversité dans cette étude est mesurée à l'échelle de l'ordre. La diversité spécifique est donc inconnue. De plus, de nombreuses espèces peuvent avoir des réponses différenciées face aux pratiques agricoles. Or, la résolution taxonomique à l'échelle de l'ordre ne permet pas de détecter ces effets. Un autre biais concerne l'estimation de la diversité, sachant que le nombre des espèces n'est pas équivalent selon les ordres. Une résolution taxonomique plus fine (à l'échelle de l'espèce) dans notre étude pourrait apporter plus d'informations sur la composition en espèces des communautés. Nous nous attendrions donc à une différence plus marquée de la composition spécifique des communautés selon le gradient de pratiques agricoles.

Effet de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire sur les communautés des macro-arthropodes

Indépendamment des pratiques culturales, nos résultats montrent une abondance totale 20 % plus élevée dans le petit inter-rang que dans le grand inter-rang, ce qui confirme l'hypothèse (4). Dans les bananeraies de Martinique, l'effeuillage, qui est pratiqué pour lutter contre un champignon parasite des feuilles, a pour conséquence la formation d'un mulch localisé dans le petit inter-rang. La masse de litière au sol est de 325±53 g/m² en moyenne dans le petit inter-rang contre 165±24 g/m² en moyenne dans le grand inter-rang ce qui fournit un apport de matière organique (ressource) et un habitat pour les organismes du sol. Ceci concerne les détritivores se nourrissant de la litière qui sont 53 % plus abondants dans le petit inter-rang, et également les taxons de niveau trophique supérieur notamment les prédateurs et omnivores qui sont respectivement 29 % et 8 % plus abondants dans le petit inter-rang. Les herbivores en revanche sont 47 % plus abondants dans le grand rang que dans le petit inter-rang. Indépendamment des pratiques agricoles et notamment de l'utilisation d'herbicides, le manque de paillage dans le grand inter-rang entraine un développement des plantes adventices. Par conséquent, même dans les parcelles où les herbicides sont utilisés, il y a « concentration » des herbivores dans le grand inter-rang. Ces derniers sont souvent ailés, notamment les curculionidés, les lépidoptères et les hémiptères. Le passage des engins dans le grand inter-rang pourrait ne pas éliminer leurs populations car ils sont en mesure de fuir mais également de recoloniser plus facilement ce milieu, contrairement aux autres espèces de détritivores et de prédateurs qui sont principalement non-ailées dans cette étude. Nous trouvons d'ailleurs un niveau de diversité similaire entre grand inter-rang et petit inter-rang, rejetant l'hypothèse (5), ce qui suggère, un effet compensatoire d'un groupe par un autre.

Cette étude met ainsi clairement en évidence l'importance du paillage dans les parcelles pour le maintien des communautés de détritivores qui jouent un rôle important dans la fragmentation, la modification de la structure des litières et la stimulation de l'activité microbienne (Coulis et al., 2014; Joly et al., 2015; Lavelle et al., 1993).

CONCLUSION

Pour conclure, cette étude montre qu'en passant d'un écosystème forestier aux agroécosystèmes bananiers conventionnels, 50 % de l'abondance des communautés de macro-arthropodes du sol est perdue. De plus, au sein des systèmes bananiers, nous avons montré une réponse marquée de

l'abondance vis-à-vis des pratiques agricoles, manifestement avec une abondance plus faible dans les parcelles conventionnelles. Le groupe trophique des détritivores est le plus impacté par les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques. Or, nous avons confirmé que la présence d'une grande quantité de litière favorise les détritivores, ceci en agroforesterie et de manière générale au niveau du petit inter-rang au sein de l'ensemble des parcelles. En ce qui concerne la diversité des ordres taxonomiques, la réponse de l'ensemble de la communauté n'a pas changé significativement selon les pratiques agricoles. La diminution dans un groupe et l'augmentation simultanée dans un autre groupe expliquent l'effet non significatif des pratiques agricoles sur la diversité. La principale limite de cette étude est sa faible résolution taxonomique (ordre), une identification des espèces permettrait d'étudier plus en détail l'effet des pratiques agricoles sur la diversité et permettrait probablement de distinguer des réponses contrastées en fonction des stratégies écologiques des espèces.

Remerciements

Nous souhaitons adresser nos remerciements les plus sincères aux agriculteurs qui ont pris le temps de nous écouter et de répondre à nos questions et qui nous ont permis de réaliser cette étude sur leurs plantations. Nous remercions Laurent Gervais pour son aide dans la sélection des bananeraies, Jérôme Sainte-Rose et Roger Rieux pour leur précieuse aide lors des échantillonnages sur le terrain ainsi que Lilou Leonetti et Patrick Maréchal pour leur aide dans l'identifications des araignées. Nous tenons à remercier également Eric Blanchart et Pascale Jouquet pour leur relecture et leurs commentaires très constructifs qui ont poussé à la clarification des propos débattus dans ce manuscrit.

Ce travail a pu être réalisé grâce aux financements obtenus par le Cirad dans le cadre du projet AgroBioDev « Agroécologie et Biodiversité locale au service du Développement agricole en Martinique » financé par les fonds Feder (fonds européens de développement régional) et la Collectivité Territoriale de Martinique.

***

SYNTHESE DU 2EME ARTICLE

METHODES

Suite aux entretiens avec les planteurs de bananiers sur la gestion de leurs parcelles, nous avons sélectionné 13 parcelles, situées au centre de la Martinique (Figure 22), avec des gestions contrastées de l'enherbement, conduisant à différents niveaux d'application d'herbicides sur les parcelles. Environ la moitié des parcelles ne recevaient pas d'herbicides et l'autre moitié recevaient des applications régulières d'herbicides. Dans les six parcelles sans herbicide, la gestion des mauvaises herbes était uniquement mécanique effectuée soit, avec une débroussailleuse soit, avec un rotobêche. Dans les sept autres parcelles, les applications d'herbicides ont été classées en deux catégories : quatre parcelles avaient 2-3 passages d'herbicides par an et trois parcelles avaient 4-5 passages d'herbicides par an.



Figure 22 : Localisation des parcelles de bananiers sélectionnées pour l'étude de l'effet des herbicides sur la macrofaune du sol ; situées au centre de la Martinique.

Les macro-arthropodes ont été échantillonnés avec des pièges barbers (Figure 23). Au total, 96 pièges ont été réparti d'une manière à obtenir un nombre égal d'unités d'échantillonnages entre les parcelles avec ou sans application d'herbicides. Les pièges avaient un diamètre de 7 cm (Figure 23) et étaient remplis d'une solution 50/50 d'eau déminéralisée/monopropylène glycol. Ils ont été récupérés 7 jours après leur installation dans les parcelles.



Figure 23 : Disposition des pièges barber utilisés pour l'échantillonnage des macro-arthropodes du sol.

RESULTATS & DISCUSSION

La richesse spécifique moyenne des macro-arthropodes était inférieure de 21 % dans les parcelles où la fréquence d'application des herbicides était la plus élevée (Figure 24). Cependant, aucun effet concluant des herbicides sur l'abondance des macro-arthropodes n'a été mis en évidence. La richesse spécifique moyenne des groupes trophiques (prédateurs, omnivores, herbivores et détritivores) a également diminué avec les applications d'herbicides ; elle était respectivement de 22 %, 17 %, 55 % et 55 % plus faible dans les parcelles où la fréquence d'application des herbicides était la plus élevée que dans celles sans herbicides. La composition spécifique des communautés de macro-arthropodes a varié significativement avec les applications d'herbicides. Plus spécifiquement, l'abondance relative des espèces natives dans les parcelles où aucun herbicide n'a été utilisé a été plus élevé que dans les parcelles recevant les herbicides. Cela suggère que les pratiques agroécologiques mises en œuvre au niveau de la parcelle pour réduire la fréquence d'utilisation des herbicides sont pertinentes pour jouer un rôle dans la conservation de la biodiversité du sol.

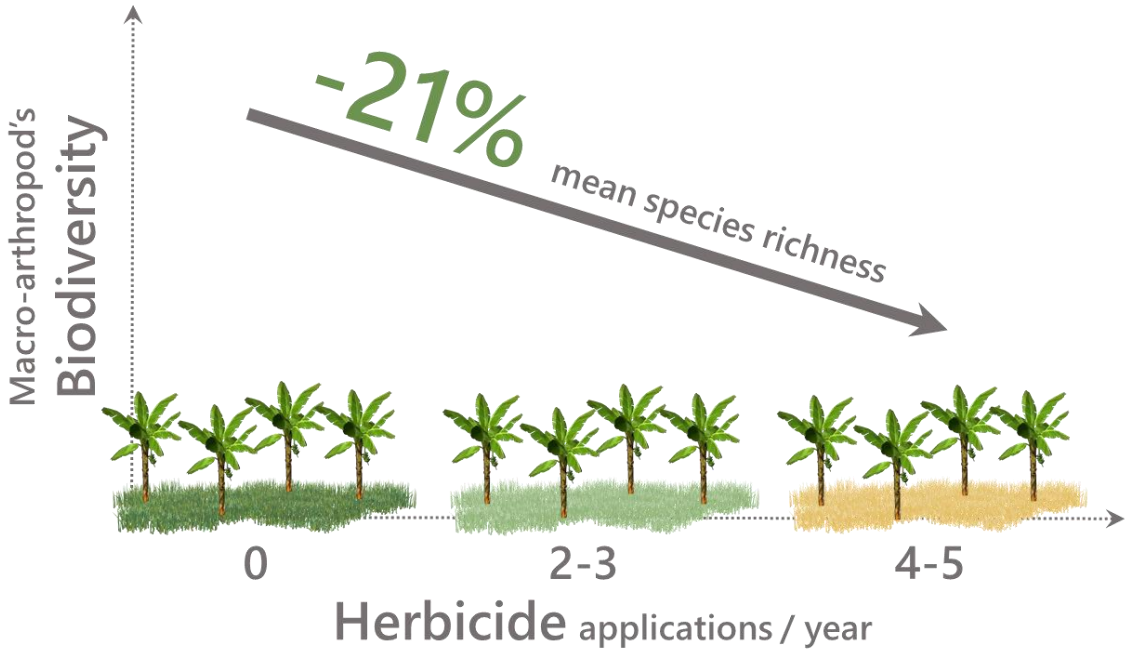


Figure 24 : Résumé graphique des résultats obtenus de ce 2ème article du chapitre II.

***

GLYPHOSATE REDUCES THE BIODIVERSITY OF SOIL MACROFAUNA AND BENEFITS EXOTIC SPECIES OVER NATIVE SPECIES IN A TROPICAL AGROECOSYSTEM

Article submitted after revision to the journal « Basic and Applied Ecology ».

Meryem El jaouhari[a,c], , Gaëlle Damour[b,c], Philippe Tixier[b,c], Mathieu Coulis[a,c]

[a]CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France
[b]CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France
[c]GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Correspondence :
Meryem El jaouhari
Email: Meryem.elja@gmail.com

Abstract

Herbicides are the most applied pesticides in the world. Despite numerous laboratory studies demonstrating the toxic effect of herbicides on non-target organisms, the effect of herbicides on soil organisms in the field remains complex to understand and is still controversial. In order to understand how changes in agricultural practices aiming to reduce herbicide use could impact soil biodiversity, we studied the effect of the frequency of herbicide application on soil biodiversity in a tropical agroecosystem.

The study was conducted on banana farms in Martinique, an island with a humid tropical climate belonging to the Caribbean biodiversity hotspot. Thirteen banana plots from five different farms were selected because they presented contrasting weed management scenarios, ranging from plots receiving no herbicides to plots receiving 4-5 applications per year. Soil macro-arthropods were sampled using pitfall traps resulting in the collection of over 6,200 individuals. Of the 100 taxa that were differentiated, 75 could be identified to species level which allowed to assign each taxon to a trophic group and when possible to classify them according to whether they were introduced or in their natural range.

Macro-arthropod mean species richness was 21% lower in plots with the highest frequency of herbicide application. However, no conclusive effect of herbicides on macro-arthropod abundance was

demonstrated. Trophic group (predators, omnivores, herbivores and decomposers) mean species richness also decreased with herbicide applications; 22%, 17%, 55% and 55% respectively lower in plots with high herbicide applications compared to plots with no herbicide use. Species composition of macro-arthropod communities varied significantly with herbicide applications. More specifically, we found a greater proportion of native species abundances in plots where no herbicides were used; suggesting that agroecological practices implemented at the field level to reduce the frequency of herbicide use are potentially relevant to play a role in soil biodiversity conservation.

Keywords

Banana, Biodiversity hotspot, Caribbean islands, Conservation, Martinique, Herbicide, Macro-arthropods, Tropical agroecosystems.

INTRODUCTION

Herbicides are the most frequently applied pesticides worldwide. In 2019, 2 million tonnes of herbicides were applied around the world, accounting for 50% of all pesticide applications (FAOSTAT, 2019), with glyphosate being the most widely used (Giesy et al., 2000). Despite relatively low toxicity compared to other pesticides (Gunstone et al., 2021), large volumes of glyphosate spread in the environment can pose a risk for human health and the environment (van Bruggen et al., 2018). In this respect, the effect of herbicides on non-target organisms has aroused the interest of many studies. Research has mostly focused on vertebrates. Several studies have demonstrated herbicide toxicity on algae, birds, fish and amphibians (Kortekamp, 2011; Relyea, 2005; Tajnaiová et al., 2020). Less is known about the impact of herbicides on invertebrates (but see Fiera et al., 2020; Massoni et al., 2017), despite the key role these organisms play in the overall functioning and stability of ecosystems (Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2019; Tamburini et al., 2020).

Herbicides may have harmful effects on invertebrate communities, either directly by toxicity (Correia & Moreira, 2010; Stellin et al., 2018), or indirectly by changing and reducing the diversity of weed communities and thereby altering microclimatic conditions (Menezes & Soares, 2016; Shelton & Edwards, 1983). The effect of herbicides depends on the sensitivity of the taxon considered and its place in the food web (Frampton, 2002). For predators, the direct toxicity of glyphosate on survival rates appears to be low in contrast to other more toxic herbicide molecules (Ward et al., 2022). However,

glyphosate and its adjuvants may influence other life history traits, including reduced hunting activity, which could have a negative impact on bioregulation (Niedobova et al., 2019; Korenko et al., 2016). In contrast, for detritivores, the direct toxicity effects of glyphosate and 2-4D have been shown in the laboratory on the earthworm Eisenia foetida (Correia & Moreira, 2010). A recent study undertaken on a microcosm scale showed that glyphosate (Roundup 360®) induced a higher mortality rate, a lower reproduction rate and a lower body mass for several earthworm species (Lumbricus terrestris and Octodrilus complanatus) (Stellin et al., 2018). Evidence shows that contamination occurs either by ingestion of active substances or by epidermic penetration of the herbicide into the body (Menezes & Soares, 2016). The hazard of several herbicides via direct contact has thus been relatively well demonstrated by these in vitro laboratory studies. However, the results of in situ studies are few and far between. Given the complexity of the ecological systems studied, the effect of herbicides on invertebrate communities is sometimes difficult to interpret. Giesy et al. (2000) claimed that herbicides are non-toxic when they are used under recommended concentrations in the field. However, by removing vegetation herbicides can reduce habitats for herbivores, decomposers and, in turn, impact predators such as carabids and spiders (Brust, 1990; Brooks et al., 2005; Haughton, 2000). Some field studies have shown declining populations of isopods and carabids in agricultural systems with a high frequency of herbicide applications (Brust, 1990). However, there are some contrasting results. Indeed, other studies have shown no effect of herbicides, especially of glyphosate, on arthropod abundance or community composition in the field (Lindsay & French, 2004; Hagner et al., 2019; Nakamura et al., 2008). Most of these studies were field trials with short-term glyphosate application (Niemeyer et al., 2018), which limits the scope of the conclusions.

Agricultural landscapes generally support the spread of invasive alien species (Lonsdale, 1999). This effect can be related to direct introduction (Hulme et al., 2008), or the creation of a disturbance regime that tends to promote introduced species that are opportunist in their foraging and habitat preferences (Alpert, 2006; Stavert et al., 2017). However, there have so far been few studies on the role played by herbicides currently widely used in conventional agriculture in promoting introduced species. A few studies have focused on this topic for vascular plants (Ellis, Antill, & Kreft, 2012), but to our knowledge no studies have been conducted on soil invertebrates. This point is particularly important in the context of the 6th mass extinction (Ceballos & Ehrlich, 2018), and especially in the face of declining insect populations in different parts of the world (Hallmann et al., 2017; Semmens et al., 2016). Indeed, it seems important that agricultural areas should play a role in the conservation of species (land sharing)

and that this service is not only maintained in natural protected areas (land sparing) (Tscharntke et al., 2012). Reducing herbicides in cropping systems could be a lever for increasing biodiversity and thus making these systems useful in the conservation of certain invertebrate species.

Our study set out to determine the effect of herbicides on soil macro-arthropod communities taking a field approach in farmers' plantations in the context of the Lesser Antilles. Banana agroecosystems are a suitable field for our research because banana is a semi-perennial crop whose plots are cultivated for 8 to 10 years; it is thus possible to test the effect of herbicides over a longer period of time than in trials conducted with single applications of herbicides, or over short periods of time. Moreover, farmers are increasingly converting to new agroecological practices. Indeed, an increasing number of farmers have reduced or stopped the use of herbicides on their own initiative before being obliged to by regulations. This all creates a favourable context for observing the effect of different levels of herbicide applications on soil macro-arthropod communities.

Based on earlier studies highlighting herbicide toxicity on macro-arthropods, we expected to find a higher abundance and diversity of macro-arthropods in plots with no herbicide use (hypothesis 1). Considering that macro-arthropods are preserved when the ecosystem is not disturbed and when non-crop habitats are maintained, we expected to find a different species composition in macro-arthropod communities depending on the frequency of herbicide applications (hypothesis 2). In plots with herbicides, we expected to find a high abundance of species that were able to adapt to the herbicide disturbance, such as introduced species having undergone a high introduction effort by exchanges of crops and inputs, and which often proliferate (Blackburn et al., 2015; Blackburn & Duncan, 2001). It is likely that such species are more adapted to agricultural disturbance. We thus expected that introduced species would outcompete native species and be more abundant in plots with herbicide applications (Manchester & Bullock, 2000). In addition, we expected herbicides to affect the food web through a bottom-up effect, by removing the primary resource (weeds), hence the abundance of herbivores and detritivores should decrease the most, followed by predators, which should be affected by a decrease in the abundance of prey (hypothesis 3). To test these hypotheses, macro-arthropod communities were sampled using pitfall traps in banana fields with different herbicide application frequencies.

MATERIALS AND METHODS

The study sites

The study was conducted in banana fields in central Martinique (Lesser Antilles), on the Atlantic coast. The climate in Martinique is tropical humid, with a mean annual temperature of 26 °C and a mean annual rainfall of 2,406 mm (Average of 1,981-2,010 mm from the Lezarde meteorological station, located in the vicinity of the sampling area). The relief is generally mountainous, especially in the North and South of the island. The centre is characterized by a relatively flat relief with small escarpments (Germa, 2010).

Based on interviews with farmers about their crop management, we selected farms with contrasting weed management leading to different levels of herbicide application in the field. Interviews resulted in the selection of 13 plots on 5 farms (between 2 and 3 plots per farm). Six plots were free of herbicides and seven plots had regular herbicide applications. Seven plots were selected for the herbicide modality, making the design slightly unbalanced, as some plots were too narrow or too steep to allow for a sufficient number of traps to be placed under good conditions (Table 1). In the six plots without herbicide, weed management was only mechanical, carried out either with a brush-cutter or with a rotary cutter, in both cases the residues were left in the field. In the other seven plots, herbicide applications could be classed in two categories: four plots had two to three herbicide applications per year and three plots had four to five herbicide applications per year (herbicides/year). Therefore, herbicide use could be divided into three categories, i.e. 0 herbicide applications per year, 2 or 3 herbicide applications per year, 4 or 5 herbicide applications per year; this was retained for the statistical analyses (Table 1).

The plots were banana monocultures (cultivar ‘Grande Naine’, Cavendish sub-group, grown worldwide for dessert banana export), planted at a density of 1 800 plants per hectare. Apart from weed management, all the plots were under similar management practices, representative of those used in the banana production area in Martinique. No insecticides were used in these plots and all of them were preceded by a fallow period.

Table 1: Summary of plot characteristics, relative to the number of samples, pedoclimatic factors and herbicide application frequencies identified during interviews with farmers. The herbicide molecules used are mainly glyphosate and glufosinate. Means are indicated in the grey line.

Fields	Sample number	Area (ha)	Age (year)	Altitude (m)	Soil			Herbicide applications/year	Herbicide molecules
					Organic matter (g/kg)	pH	C/N		
RC-LG	8	1.2	4	180	93	5.2	10.7	0	--
RC-CR	8	0.5	4	202	64.7	5.9	10.4	0	--
RC-BL	8	0.3	4	212	107	6.8	10.9	0	--
TB-GP	8	3.6	1	164	66	6.8	10.6	0	--
TB-GV	8	3.3	1	253	96.1	6.1	12.3	0	--
TB-DT	8	3.8	1,5	193	67.3	5.7	10.4	0	--
Mean		**2.1**	**2.5**	**200**	**82.4**	**6.1**	**10.9**		
GL-C3	8	1.2	5	18	79.7	6.5	12.7	3	2 Glyphosates, 1 Glufosinate
GL-C2	8	0.4	5	30	66.5	7.1	10.8	2	1 Glyphosates, 1 Glufosinate
DS-MR	8	2.1	2	75	40.3	6.7	10.5	2	2 Glyphosates
DS-TY	4	1.2	4	94	34.6	6.6	9.4	2	2 Glyphosates
Mean		**1.2**	**4**	**54**	**55.3**	**6.7**	**10.9**		
MT-RV	8	0.5	5	76	31.1	5.4	9.5	4	3 Glyphosates, 1 Glufosinate
MT-BM	4	0.8	5	43	25.7	5.1	8.9	5	4 Glyphosates, 1 Glufosinate
GL-C4	8	1.4	5	10	84.8	6.5	13.3	4	3 Glyphosates, 1 Glufosinate
Mean		**0.9**	**5**	**43**	**47.2**	**5.7**	**10.6**		

Sampling and identification of soil macro-arthropods

Macro-arthropods were sampled using pitfall traps. The protocol was designed to achieve an equal number of sampling units between plots with and without herbicide application. Consequently, 48 pitfall traps were distributed in the six herbicide-free plots (hence, eight traps per plot). Then, 48 more pitfall traps were distributed throughout the seven plots with herbicide application (see table 1 for sample distribution between treatments). The pitfall traps were 7 cm in diameter and filled with a 50/50 solution of demineralized water/monopropylene glycol, which allows good conservation of invertebrates and is not toxic for non-target animals (Weeks & McIntyre, 1997). We added some droplets of soap to the solution to reduce surface tension and prevent macro-arthropods from floating and escaping. The traps were kept in the plots for a week. The sampling campaign for all the plots lasted from 1 to 23 July 2019. Once in the laboratory, the macro-arthropods were transferred to 70% ethanol. They were then identified mostly up to species or morpho-species level, otherwise we stopped at the family level. When the taxa were juveniles, we stopped at the class level and they were considered only in the abundance analysis and not in the diversity analysis. For the three major macro-arthropod groups in our dataset (ants, spiders and diplopods), which were also the best-known groups, we collected information on their geographical distribution from the literature and from local specialists of each group. In the end, we assigned a status to each species based on its distribution: either native, introduced, or unknown if knowledge about its distribution was insufficient. A similar approach was taken to assign a trophic group to each species, the types being omnivores, predators, herbivores and decomposers (see Appendix A: Table 1).

In each sampling position, two kinds of measurements were taken in the vicinity of the pitfall trap. Litter was sampled in a 25 x 25 cm^2 quadrat. Litter was sorted in the laboratory in order to remove soil aggregates stuck to decaying leaves, then placed in an oven at 60 °C for 48 hours and weighed to estimate the mass of litter per square metre. Below the quadrat of litter, soil was sampled in order to carry out a chemical analysis: organic matter was measured by a sulphochromic oxidation method, C/N by the Dumas method, pH by water extraction and exchangeable soil cations (K2O, MgO, CaO) were extracted by shaking the test sample in an ammonium acetate solution and determined by atomic absorption spectrometry.

Data analyses

All analyses were carried out with R software (Version 1.4.1106). Excepting for species accumulation curves plotted at the treatment level using the specaccum function, all analyses are conducted at the level of the pitfall trap. The abundance of soil macro-arthropods was obtained by counting the number of individuals per pitfall. Species richness was calculated by summing the number of different species trapped per pitfall. Evenness and the Shannon index were calculated as per the Hill (1973) formula using the 'VEGAN' package (Oksanen et al., 2013).

To test the effect of herbicides while considering the pedoclimatic differences between the plots, we constructed models integrating pedoclimatic variables (altitude, organic matter, C/N, K2O, MgO, CaO and pH of soil) as co-variables. To reduce the number of co-variables, and avoid collinearity between them, the coordinates of each banana field on the two dimensions of a principal component analysis (PCA) conducted on the pedoclimatic variables (Dim1, Dim2) were integrated in the statistical models.

To select the best statistical model, we proceeded in a similar way for the 26 variables studied to test the different hypotheses. First, the non-significant variables were removed from the complete generic model presented below based on the Akaike Information Criterium, using the 'dredge' function of the 'MUMIN' package (Barton, 2020). Then this model established with only fixed effects was compared to several models similar but integrating random effects taking into account the hierarchical structure of the error (random effect placed either on the farm, or on the plot, or on the pitfall trap, or on different combinations of these levels). When the mixed models (glmer) explained a larger part of the variance and had an AIC lower than 5 compared to the model with fixed effect (glm or lm), they were retained. In the end 5 models were implemented with random factor placed on the plot level for the following variables: abundance of herbivore, richness of herbivore, evenness of detritivore and proportion of native spider.

Y ~ Herbicides + Dim1 + Dim2 + (Herbicides: Dim1) + (Herbicides: Dim2) +

(Herbicides: Dim1: Dim2) + (Dim1: Dim2)

Herbicide application frequencies (Herbicides) were included in the models as a categorical variable accounting for the frequency of treatments. For each response variable (Y), a link function was chosen according to the distribution of the data. For total abundance and omnivore abundance a negative binomial function was used to deal with overdispersion. For decomposer, herbivore and predator

abundances a Poisson function was used. For the evenness, Shannon and richness data a Gaussian function was used. For the data on the proportion of native and non-native species abundance a binomial function was used. Tukey tests, from the 'TUKEYC' package (Faria et al., 2021) were then used to build groups with the same mean and indicate letters on the graphics.

To test the second hypothesis (H2), i.e., the effect of herbicides on community composition, non-metric multidimensional scaling (NMDS) was conducted on the community matrix. An analysis of similarity (ANOSIM) was then performed to test for the differences between the three herbicide application frequencies. In order to consider variability induced by pedoclimatic conditions, the PCA coordinates of the pedoclimatic variables (Dim1, Dim2) were fitted to the NMDS analysis, using the envfit function from the 'VEGAN' package. The significance of all correlations between PCA coordinates of the pedoclimatic variables and species composition was assessed using permutation tests (n = 999 permutations).

RESULTS

Multivariate analyses of pedoclimatic variables in the banana plots

The first dimension of the PCA (Dim1) explained 59.4% of total inertia mostly representing soil chemical properties. The contribution of the variables CaO, MgO, K2O and C/N to this dimension was 22.6%, 20.4%, 17.5%, and 16%, respectively (see Appendix A: Fig. 1). The second dimension (Dim2) explained 20.7% of total inertia representing mostly altitude and soil organic matter, contributing 58.9% and 30% to this dimension, respectively (see Appendix A: Fig. 1). Banana plots with no herbicide use were positioned at the top of the second dimension where altitude and soil organic matter were high (Table 1). Banana plots with herbicide use (2-3 and 4-5 herbicides/year) were mostly positioned at the bottom of the second dimension where altitude and soil organic matter were low (Table 1).

Macro-arthropods in banana plots

Of the 6,211 individuals trapped, 103 species and morphospecies were identified. Insects were represented by seven different taxonomic orders, including Isoptera, Diptera, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera and Hymenoptera (Fig. 1). The most represented taxon was ants. Indeed, 39 species of ants have been recorded with great abundance levels in the banana plantations of Martinique. The most abundant species found were the two species of the Myrmicinae subfamily; Wasmannia

auropunctata and Solenopsis geminata. In addition, 13 different spider species and morphospecies, from seven families, were recorded in all the samples. We also identified 10 species and morphospecies of diplopods from four different orders (Fig. 1). Chilopoda were not numerous in our samples, no Geophilomorpha were trapped, and only 4 Scolopendromorpha were found in all the samples

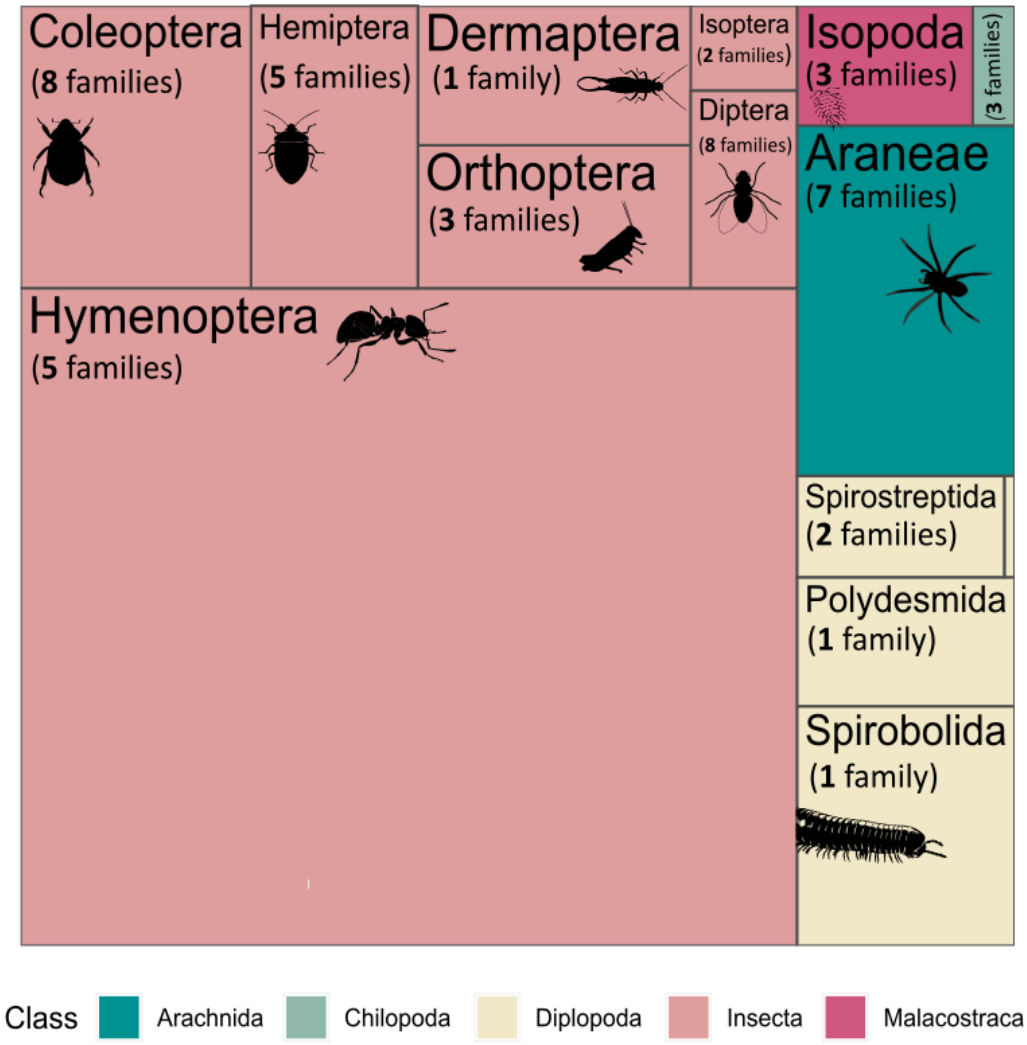


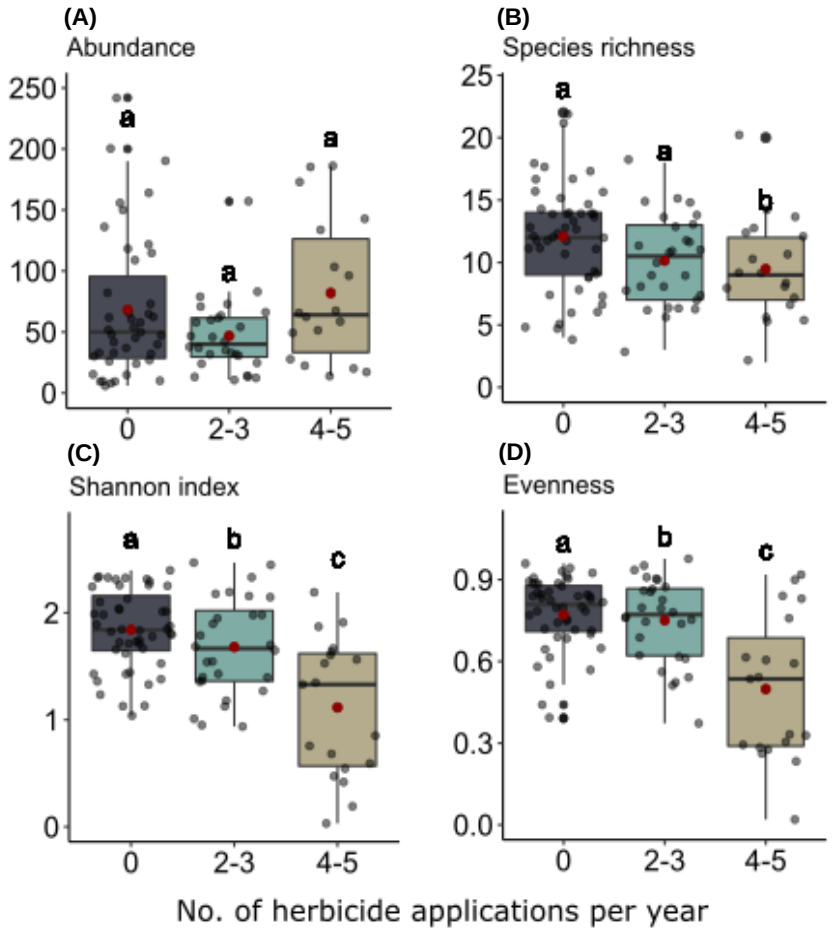
Figure 1: Treemap of mean species richness of macro-arthropods per pitfall trap, according to their taxonomic orders. The area of the rectangle represents the species richness per pitfall trap for the given taxonomic order. The number of taxonomic families, found in all the traps, is given in brackets.

Effect of herbicide on soil macro-arthropod diversity and abundance

Overall, the species accumulation curves for plots with and without herbicide use reached saturation (see Appendix A: Fig. 2). Alpha diversity, corresponding to local diversity (in each plot), decreased with herbicide use (plots without herbicides: $\alpha = 12.08$, plots with herbicides: $\alpha = 9.85$), whereas beta

diversity, corresponding to inter-plot diversity, was higher in plots with herbicides compared to plots without herbicide use; 69.15 and 59.96 respectively. Reducing herbicide applications did not significantly affect litter mass (g/m²) in banana plots ($p > 0.05$, see Appendix A: Fig. 3).

Reducing the frequency of herbicide applications positively affected the local diversity of soil arthropod communities in a significant way (Table 2, Fig. 2). More specifically, the mean species richness per sampling unit was 16% and 21 % lower in plots with 2-3 and 4-5 herbicides/year, respectively, compared to plot with no herbicide use. In the same way, the Shannon index and Evenness decreased significantly in line with the frequency of herbicide applications (Table 2, Fig. 2). The Shannon index in plots with 2-3 and 4-5 herbicides/year decreased of 9% and 39% respectively, compared to plots without herbicides. Evenness in plots with 2-3 and 4-5 herbicides/year decreased of 2% and 36%, respectively, compared to plots without herbicides. The pedoclimatic variables had either a direct or indirect impact on macro-arthropod diversity (see interaction terms in Table 2), but the single variable of herbicide frequency still explained most of the variance, as shown by the chi-square values (Table 2). Herbicide applications and pedoclimatic variables (Dim1 and Dim2) had a significant effect on the total abundance



of soil macro-arthropods. The latter averaged 75.0 ± 11 in plots with no herbicide use and 81.9 ± 13.9 in plots with 4-5 herbicides/year. Plots with 2-3 herbicides/year had the lowest abundance (46.8 ± 5.7).

Figure 2: Boxplots showing abundance (A) and diversity metrics: Species richness (B), Shannon index (C) and Evenness (D) of soil macro-arthropods according to the number of herbicide applications per year in banana plots. The bold horizontal bars indicate the median, the box indicates the first and the third quartile and whiskers indicate the minimum and maximum excluding the outliers. Red points indicate means. Grey points indicate samples; n = 48 for 0 herbicides/year, n = 24 for 2-3 herbicides/year and n = 20 for 4-5 herbicides/year). Lowercase letters indicate significant differences after Tukey post-hoc test ($p < 0.05$), depending on herbicide applications per year in banana plots.

Table 2: Results of LM and GLM p-values to test for the effects of herbicide applications and pedoclimatic factors on the abundance and diversity metrics of soil macro-arthropod communities. "-" indicates that the variable was not selected in the most parsimonious model.

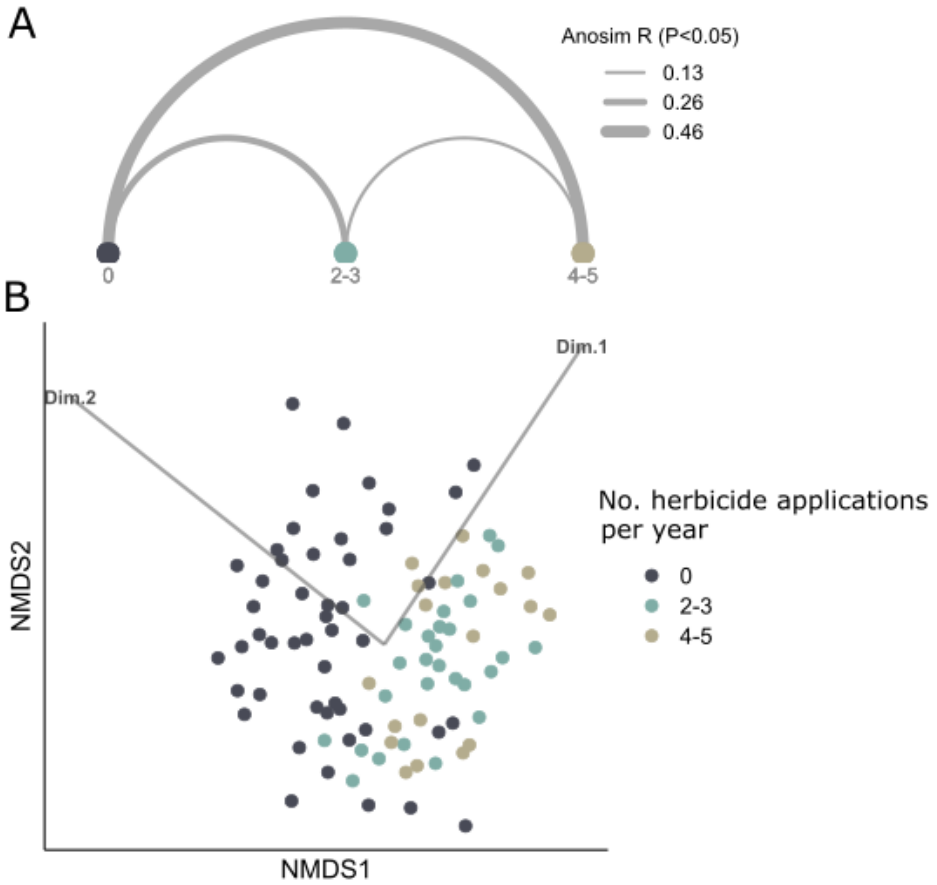
	Abundance			**Richness**			**Shannon**			**Evenness**		
	DF	chi	P	DF	F	P	DF	F	P	DF	Chi	P
Herbicides/year	2	13.965	0.001*	2	4.129	0.019*	2	21.384	$2.84e^{-8}$*	2	37.639	$3.5e^{-6}$*
Dim1	1	8.772	0.003*	1	0.002	0.967	1	2.383	0.126	1	3.904	0.067
Dim2	1	2.017	0.156	1	0.426	0.515	1	0.971	0.327	1	3.755	0.079
Herbicides/year : Dim1	2	2.477	0.290	3	2.753	0.047*	3	7.212	0.0002*	-	-	-
Herbicides/year : Dim2	2	0.493	0.782	3	2.569	0.05	3	2.807	0.044*	2	22.57	0.0003*

Effect of herbicides on the composition of soil macro-arthropod communities

Pedoclimatic factors greatly influenced the composition of macro-arthropod communities, as shown by the significant high squared correlation coefficient (R^2) of the effect of PCA coordinates Dim1 and Dim2 when they were fitted to the NMDS analysis (Dim1 $R^2 = 0.32$, Dim2 $R^2 = 0.45$, $p = 0.001$, Fig. 3). However, herbicides also played a significant structuring role in soil macro-arthropod communities, as shown by the significant dissimilarity of their communities depending on herbicide applications (ANOSIM $p = 0.001$, Fig. 3). The macro-arthropod community in plots with no herbicide use was

significantly but moderately different from plots with 2-3 herbicides/year (ANOSIM R = 0.26), and very different from plots with 4-5 herbicides/year (ANOSIM R = 0.46). However, arthropod communities did not differ greatly between plots with 2-3 and 4-5 herbicides/year (ANOSIM R = 0.13).

Figure 3: (A) Arcplot representing the results of a similarity analysis (ANOSIM) comparing soil macro-arthropod community species composition depending on herbicide applications per year in



banana plots. The thickness of the arc represents the R statistic. The higher the R is, the more dissimilar the communities are. (B) NMDS plot of species composition of soil macro-arthropod communities according to herbicide applications per year. Vectors represent relationships between macro-arthropod communities and pedoclimatic factors represented by the PCA coordinates; Dim1 and Dim2 (squared correlation coefficient $R^2 = 0.32$ and 0.45 respectively, $p = 0.001$).

The results regarding the composition of macro-arthropod communities depending on the range of species origins showed that the effect of herbicides on the proportion of individuals belonging to native species differed depending on the taxon considered. Spiders and ants had a similar response, i.e., the proportion of native species tended to decrease significantly with increasing frequency of herbicide use (55% and 75% lower in plots with 4-5 applications per year compared to plots with no herbicide use; Fig. 4 and Table 3). However, very few native diplopod species were present in the plots (84% of all individuals sampled in plots belonged to introduced species) and their proportion was not significantly affected by the frequency of herbicide use. Pedoclimatic variables (Dim2) had a significant effect on the proportion of individuals belonging to native species for ants and diplopods only, but not for spiders (Table 3).

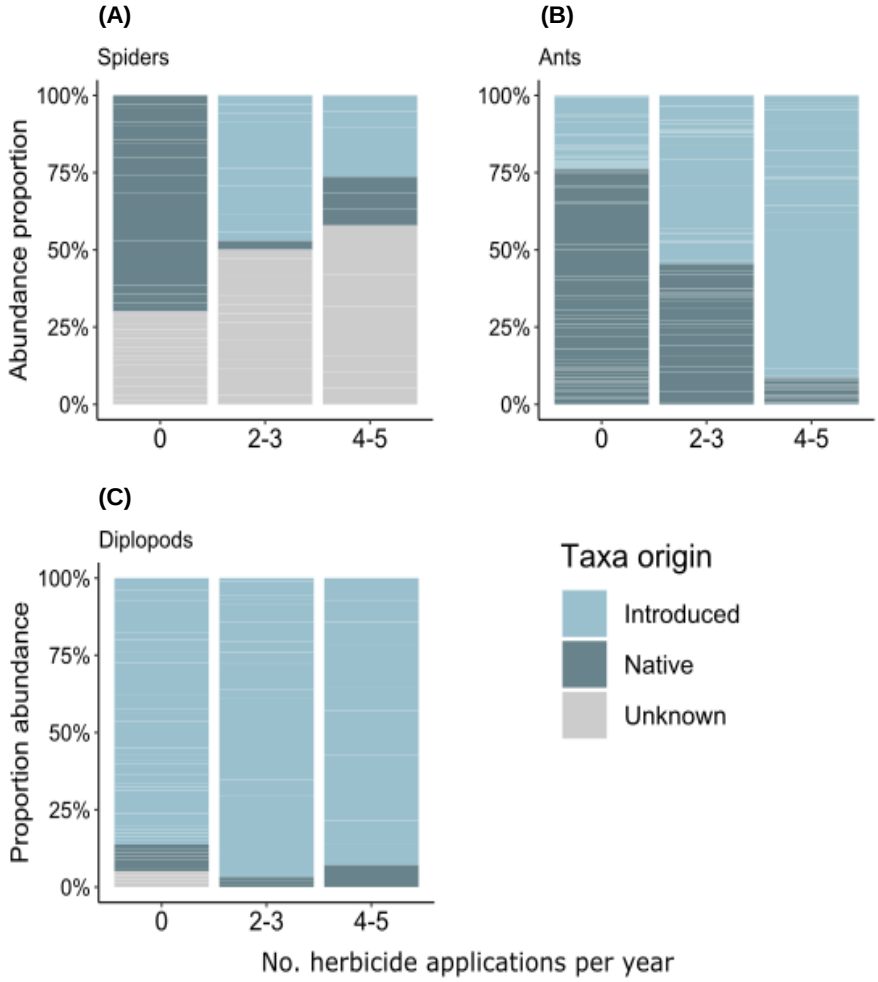


Figure 4: Proportions of native and introduced species abundance for spiders (A) ants (B) and diplopods (C) depending on herbicide applications per year in banana plots. Species of unknown origin are assigned to the unknown category.

Table 3: Results of GLM p-values to test for the effects of herbicide applications and pedoclimatic factors on native species abundance proportions. "-" indicates that the variable was not selected in the most parsimonious model.

	Spiders			Ants			Diplopods		
	DF	Chi	P	DF	Chi	P	DF	Chi	P
Native proportion									
Herbicides/year	2	9.6	0.008*	2	18.6	9.e-5 *	2	2.2	0.322
Dim1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dim2	1	0.8	0.371	1	5.8	0.016*	1	3.9	0.047*
Herbicides/year: Dim1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herbicides/year: Dim2	-	-	-	-	-	-	2	7.8	0.02*
Introduced proportion									
Herbicides/year	2	13.0	0.001*	2	18.6	9.e-5 *	2	2.2	0.322
Dim1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dim2	1	4.2	0.041*	1	5.8	0.016*	1	3.9	0.047*
Herbicides/year: Dim1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herbicides/year: Dim2	-	-	-	-	-	-	2	7.8	0.02*

Effect of herbicides on soil macro-arthropod trophic groups

Trophic group abundances showed a contrasting response in the banana plots depending on herbicide applications (Fig. 5). The abundance of predators, herbivores and decomposers decreased significantly in plots with 4-5 herbicides/year (54%, 8% and 23%, respectively) while omnivores significantly increased with 55% in plots with 4-5 herbicides/year compared to plots with no herbicide use. However, the diversity (mean species richness, Shannon index and evenness) of all trophic groups significantly decreased in plots with 4-5 herbicides/year. More specifically, the mean species richness of omnivores, predators, herbivores and decomposers was 17%, 22%, 55% and 55% lower, respectively, in plots with 4-5 herbicides/year compared to plots with no herbicide use. Shannon index and evenness followed the same trend and decreased significantly in plots with 4-5 herbicides/year compared to plots with no herbicide use (Fig. 5). The pedoclimatic variables (Dim1 and Dim2) only had a significant effect on omnivore abundance, predator abundance, decomposer abundance, and the mean species richness (Table 4).

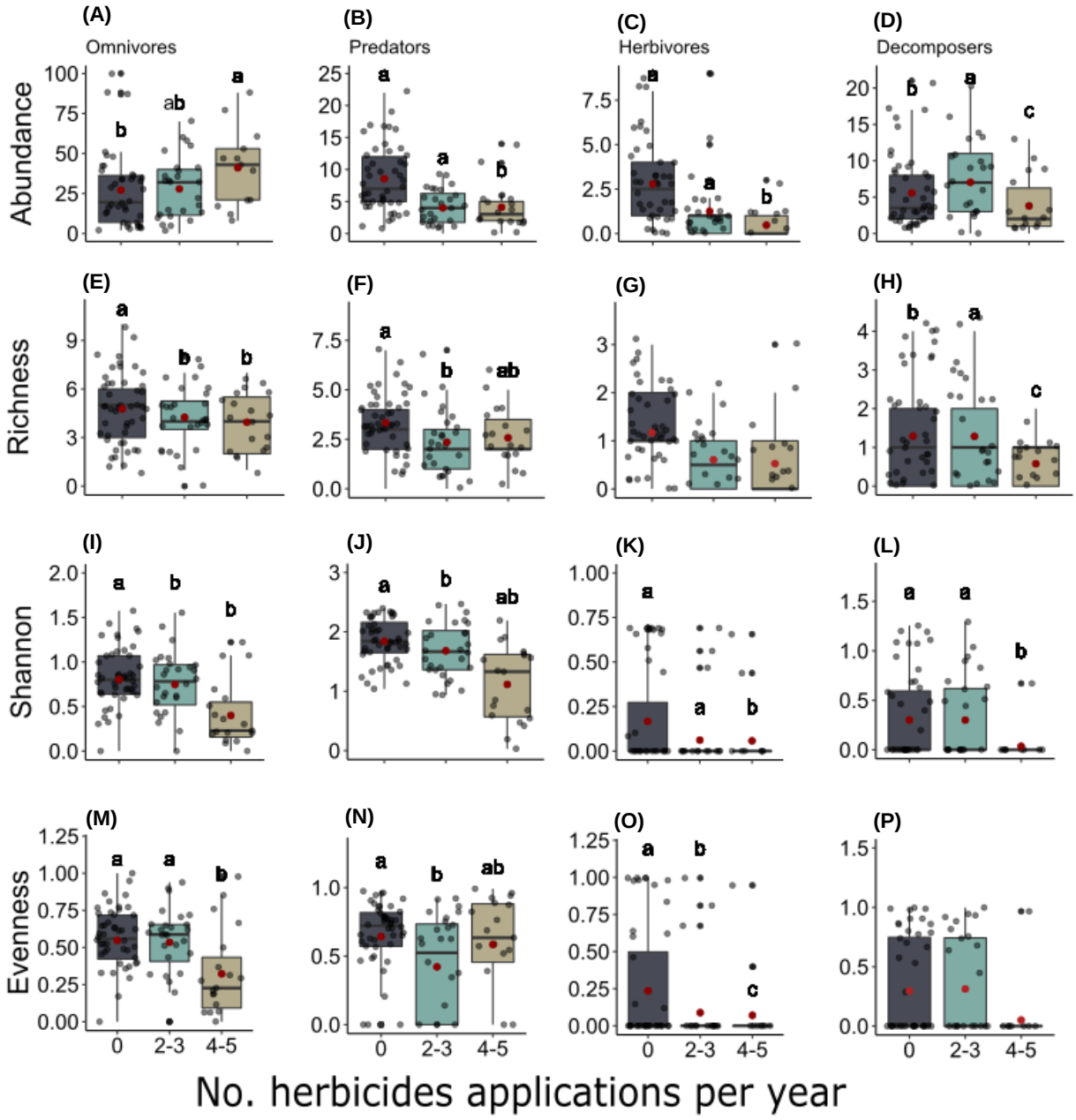


Figure 5: Boxplots of abundance (A, B, C, D) and diversity metrics: Species richness (E, F, G, H), Shannon index (I, J, K, L) and Evenness (M, N, O, P) for soil macro-arthropod trophic groups depending on herbicide applications per year in banana plots. The bold horizontal bars indicate the median, the box indicates the first and the third quartile and whiskers indicate the minimum and maximum excluding the outliers. Red points indicate means. Grey points indicate samples; n = 48 for 0 herbicides/year, n = 24 for 2-3 herbicides/year and n = 20 for 4-5 herbicides/year. Lowercase letters indicate significant differences after Tukey post-hoc test ($p < 0.05$), depending on herbicide applications per year in banana plots.

Table 4: Summary of LM and GLM p-values to test for the effects of herbicide applications and pedoclimatic factors on the abundance and diversity metrics of soil macro-arthropod trophic groups. "-" indicates that the variable was not selected in the most parsimonious model.

	Abundance				Richness				Shannon				Evenness			
	Omn	Pred	Herb	Dec	Omn	Pred	Herb	Dec	Omn	Pred	Herb	Dec	Omn	Pred	Herb	Dec
Herbicides/year	7.1e-7*	0.001*	$4.7e^{-7}$*	$2.2e^{-16}$*	0.251	0.02*	0.179	0.001*	0.003*	0.004*	0.239	0.04*	0.001*	0.015*	0.04*	0.277
Dim1	0.009*	0.002*	0.8	$6.9e^{-14}$*	0.972	-	-	0.407	0.09	-	-	-	0.318	-	0.06	-
Dim2	0.198	0.761	0.06	$3.2e^{-13}$*	0.413	-	-	0.01*	0.99	-	-	-	-	-	-	0.868
Herbicides/year:Dim1	0.287	0.001*	$1.1e^{-9}$*	0.001	-	-	-	0.06	-	-	-	-	0.002*	-	-	-
Herbicides/year:Dim2	0.309	0.001*	$2.7e^{-10}$*	$1.02e^{-10}$*	0.004*	-	-	0.041*	0.001*	-	-	-	-	-	-	0.015*

Significant values are marked with an asterisk* when $P < 0.05$

DISCUSSION

Diversity loss due to herbicide applications: a cascading effect

Recent studies documented a massive decline of insects (Hallmann et al., 2017; Semmens et al., 2016). Industrial farming practices, such as intensive use of pesticides, in addition to habitat loss, were clearly in focus as the likely causes of this decline (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Dudley & Alexander, 2017). Our results come with clear evidence that herbicide applications cause a significant decrease in soil macro-arthropod diversity in farmers' banana fields in Martinique. The mean species richness was 21% lower when herbicides were applied at a high frequency. Moreover, our results showed that the diversity of all trophic groups (omnivores, predators, herbivores and decomposers) decreased with herbicide applications: e.g., 17%, 22%, 55% and 55% lower mean species richness, respectively, in plots with high herbicide applications compared to plots with no herbicide use (Fig. 5). These results conflict with the findings of (Hagner et al., 2019), who showed that there was no effect of herbicide (Glyphosate) on soil trophic groups in a controlled field study. Our study, carried out in situ in cultivated fields and on very diverse invertebrate communities (more than 100 species), does not allow us to draw conclusions on a possible direct toxicity of herbicides. It would require manipulative experiments on a large number of species to unravel this question. However, our results suggest that the effect of herbicides on macro-arthropod diversity could be mediated by a bottom-up trophic effect. Indeed, although a modification of the micro-habitat may have played a role, we believe that it is probably through the suppression of an important primary resource in soil food web (ie. weeds and weed residues) that herbicides influenced macro-arthropod diversity in this study (Menezes & Soares, 2016; Brust, 1990; Cortet & Poinsot-Balaguer, 2000). Indeed, disturbing or removing that primary resource could influence detritivore and herbivore as well as predators that feed on mesofauna, triggering a cascading effect throughout the food web (Dyer & Letourneau, 2003) that may even reach vertebrates living in the agroecosystem. It has been shown that populations of lizards, birds and frogs declined at the same time when a declining trend in arthropods was spotted (Lister & Garcia, 2018).

Herbicide effects on macro-arthropod abundance depend on the trophic group: a pendulum effect

Unlike diversity, total macro-arthropod abundance did not display the same downward trend with the frequency of herbicide use. Our analysis on trophic groups showed that predator, herbivore and decomposer abundances decreased significantly, and drastically, with herbicide applications. These results are consistent with other studies, suggesting that predator (such as spiders, carabids and beetles), herbivore and decomposer abundances are higher in organic farming fields due to a large amount of weeds and a consistent soil cover when herbicides are not used (Coulis, 2021; Dassou & Tixier, 2016). Indeed, herbivores are directly affected by the suppression of weeds, leading to a decrease in their abundance and thus a decline in predator abundance. Conversely, omnivore abundance increases significantly with herbicide applications, probably because they are generalists occupying vacant niches, with a broader range of food preferences (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Orthoptera (Gryllidae/Grylloidea), for example, were very abundant in plots with high herbicide applications: 4 ± 0.9 individuals per trap in plots with 4-5 herbicide/year compared to 0.6 ± 0.1 in plots with no herbicide use. This finding supports other studies that have shown their great abundance at disturbed sites (Báldi & Kisbenedek, 1997). Given that plots receiving herbicides undergo suppression of the soil cover, crickets could be favoured and proliferate under such conditions. This pendulum effect (decrease in one group and increase in another at the same time) explains the inconclusive effect of herbicide applications on the abundance of the overall community.

A shift in community composition: herbicides may modify agroecosystem functioning

Beyond the decrease in local richness, our results showed that macro-arthropod community composition was drastically modified by herbicide use. Such a change in community composition may alter ecosystem functioning and its stability (Chapin et al., 2000). Many of the macro-arthropods found in plots with reduced herbicide applications provide services within the agroecosystem (pest bioregulation, soil structuring and nutrient cycling). Indeed, predator biodiversity can play an important role in pest regulation. For instance, in banana agroecosystems several predators, such as ants and earwigs, have been shown to feed on Cosmopolites sordidus (Mollot et al., 2014), the banana weevil for which chlordecone, an organochlorine insecticide, was used until 1993 (Cabidoche et al., 2009). A richer and more abundant predator community can therefore boost conservation biological control and help reduce insecticide use. Moreover, decomposers, such as diplopods and isopods, make an important contribution

to litter comminution and its decomposition (Coulis et al. 2016). Indeed, studies have shown that they are not only facilitators of microbial decomposition, but also able to chemically break down organic matter with their endogenic enzymes (Joly et al., 2020; Griffiths et al., 2021). Increasing decomposer populations in agroecosystems can consequently enhance nutrient cycling and plant growth.

Management implications

On the one hand, our results show an increase in non-native species in plots treated with glyphosate, suggesting a synergy between two important factors in the decline of global biodiversity (pesticides and invasive alien species) (Maxwell et al, 2016). Thus, pesticides may have an even greater effect on biodiversity than previously thought via this feedback loop on Invasive Alien Species. In our study, the removal of vegetation cover and residues by herbicides probably favoured non-native species with greater dispersal capabilities and tolerance to local microclimatic conditions than native species that evolved in a tropical island environment that was primarily forested and whose microclimate was probably highly buffered. On the other hand, a cessation or reduction of herbicides could play a role in conserving soil macro-arthropod biodiversity. The herbicide-free banana fields that were monitored in this study were part of former farms that were much more heavily treated than they are today, according to the practices in effect twenty years ago. Our results have therefore indirectly shown that an ecological restoration of environments disturbed by intensive agriculture is possible. Nevertheless, it is important to specify that a return of soil biodiversity following the cessation of herbicides is not systematic. Indeed, in the case of the use of ploughing as an alternative method of weed control can be even more detrimental to soil biology than herbicides, as has been observed in organic vineyards in the south of France for example (Coll et al., 2011). In our case, the weed control was done by mowing the vegetation cover (dethatching) which is a practice that allows to preserve the soil and is therefore particularly interesting to preserve the soil biodiversity.

Our results strongly suggest that a decrease in herbicide use also favoured the return of a greater proportion of native species, whose conservation could be at stake. In the current context, with an extinction rate of 2.5% per year, it is crucial to seek to conserve macro-arthropods, before reaching a loss of biodiversity that leads to irreversible destabilization of the ecosystem (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Proponents of land sparing advocate input intensification in agriculture to maximize yields and to avoid the destruction of natural habitats (Phalan et al., 2011). However, in the context of the Caribbean Biodiversity Hotspot (Marchese, 2015; Sieber et al., 2018), the remaining primary natural

habitats account for only 11% (Myers et al., 2000). The rate of endemism is very high and some species are sometimes endemic to a single mountain or small locality. It therefore seems preferable to maximize areas that can serve as habitats for potentially threatened species. Thus, by reducing harmful agricultural practices, such as herbicide use, large agricultural areas could provide useful habitats for potentially threatened species that are restricted in distribution. Ultimately, our results showed that a conservation strategy of the land sharing type (Tscharntke et al., 2012) could be effective and constitute a complementary lever to nature reserves, especially in a tropical island context.

CONCLUSION

Our research showed a significant decrease in soil macro-arthropod diversity with herbicide applications in banana fields. Moreover, this diversity loss was observed for all trophic groups. The latter strongly suggests that the effect of herbicides was related to a cascading effect on the food web due to removal of the primary trophic resource. Our results also showed that species composition inside macro-arthropod communities varied significantly with herbicide applications. The abundance of native spiders and ants was greater in herbicide-free plots. This finding suggests that reducing herbicide applications may contribute to the conservation of native species, which is a crucial issue in the context of a worldwide decline in insects. Furthermore, the farmers involved in our study were technically able to turn a new leaf and reduce their herbicide use. As a consequence, our study clearly suggests a return of biodiversity in their plots, which is a major ecological benefit in the functioning and stability of their agroecosystems.

Acknowledgements

We should like to express our sincere thanks to the farmers who took time to listen to us and answer our questions and who allowed us to carry out this study on their farms. We are very grateful to Thibault Ramage (ant specialist), Lilou Leonetti and Patrick Maréchal (spider specialists) for their valuable help in identifying macro-arthropods and determining their distribution in the Caribbean. We are grateful to Damien Beillouin for his help with the statistical analysis. We should like to thank Laurent Gervais for his help in selecting the banana plantations. We also thank Christiane Mauriol, Jérôme Sainte-Rose and Roger Rieux for their valuable help during field sampling.

This work was made possible thanks to funding provided by the Sustainable Banana Plan II project co-financed by Europe (EAFRD fund) and the territorial community of Martinique (CTM).

Authors' contributions

Experimental design: M.C., M.E. and P.T., macro-arthropod and soil sampling: M.C. and M.E., statistical analysis: M.C., M.E., G.D. and P.T., paper writing: M.C., M.E., G.D. and P.T.

Data availability statement

Data available via https://doi.org/10.18167/DVN1/ROYNXM

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at XXXXX.

References

Alpert, P. (2006). The advantages and disadvantages of being introduced. Biological Invasions, 8(7), 1523–1534. doi: 10.1007/s10530-005-5844-z.

Báldi, A., & Kisbenedek, T. (1997). Orthopteran assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary. Agriculture, ecosystems & environment, 66(2), 121-129.

Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'mumin'. Version, 1(18), 439.

Blackburn, T.M. & Duncan, R.P. (2001). Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. Journal of Biogeography, 28(7), 927–939. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00597.x.

Blackburn, T.M., Lockwood, J.L., & Cassey, P. (2015). The influence of numbers on invasion success. Molecular Ecology, 24(9), 1942–1953. doi: 10.1111/mec.13075.

Briggs, J.C. (2017). Emergence of a sixth mass extinction? Biological Journal of the Linnean Society, 122(2), 243–248. doi: 10.1093/biolinnean/blx063.

Brooks, D.R., Clark, S.J., Perry, J.N., Bohan, D.A., Champion, G.T., & Firbank, L.G., … Woiwod, I.P. (2005). Invertebrate biodiversity in maize following withdrawal of triazine herbicides. Proceedings. Biological sciences, 272(1571), 1497–1502. doi: 10.1098/rspb.2005.3102.

Brust, G.E. (1990). Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). Pesticide Science, 30(3), 309–320. doi: 10.1002/ps.2780300308.

Cabidoche, Y.-M., Achard, R., Cattan, P., Clermont-Dauphin, C., Massat, F., & Sansoulet, J. (2009). Long-term pollution by chlordecone of tropical volcanic soils in the French West Indies: a simple leaching model accounts for current residue. Environmental pollution, 157(5), 1697–1705. doi: 10.1016/j.envpol.2008.12.015.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., & Venail, P., … Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature, 486(7401), 59–67. doi: 10.1038/nature11148.

Ceballos, G. & Ehrlich, P.R. (2018). The misunderstood sixth mass extinction. Science, 360(6393), 1080–1081. doi: 10.1126/science.aau0191.

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., & Reynolds, H.L., … Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. Nature, 405(6783), 234–242. doi: 10.1038/35012241.

Coll, P., Le Cadre, E., Blanchart, E., Hinsinger, P., & Villenave, C. (2011). Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France. Applied Soil Ecology, 50, 37-44.

Correia, F.V. & Moreira, J.C. (2010). Effects of glyphosate and 2,4-D on earthworms (Eisenia foetida) in laboratory tests. Bulletin of environmental contamination and toxicology, 85(3), 264–268. doi: 10.1007/s00128-010-0089-7.

Cortet, J. & Poinsot-Balaguer, N. (2000). Impact de produits phytopharmaceutiques sur les microarthropodes du sol en culture de maïs irrigué : approche fonctionnelle par la méthode des sacs de litière. Canadian Journal of Soil Science, 80(2), 237–249.

Coulis, M., Hättenschwiler, S., Coq, S., & David, J. F. (2016). Leaf litter consumption by macroarthropods and burial of their faeces enhance decomposition in a Mediterranean ecosystem. Ecosystems, 19(6), 1104-1115.

Coulis, M. (2021). Abundance, biomass and community composition of soil saprophagous macrofauna in conventional and organic sugarcane fields. Applied Soil Ecology, 164, 103923.

Dassou, A. G., & Tixier, P. (2016). Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. Ecology and Evolution, 6(4), 1143-1153.

Díaz, S.M., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H., Guèze, M., & Agard, J., … Zayas, C. (2019). The global assessment report on biodiversity and ecosystem services: Summary for policy makers. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

Dudley, N. & Alexander, S. (2017). Agriculture and biodiversity: a review. Biodiversity, 18(2-3), 45–49. doi: 10.1080/14888386.2017.1351892.

Dyer, L.A. & Letourneau, D. (2003). Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. Ecology Letters, 6(1), 60–68. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00398.x.

Ellis, E.C., Antill, E.C., & Kreft, H. (2012). All is not loss: plant biodiversity in the anthropocene. PLOS ONE, 7(1), e30535. doi: 10.1371/journal.pone.0030535.

Faria, J. C., Jelihovschi, E. G., Allaman, I. B., & Faria, M. J. C. (2021). Package 'TukeyC'.

FAOSTAT (2019). FAOSTAT pesticides use dataset. https://www.fao.org/faostat/en/#compare (23/11/2021).

Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Buchholz, J., Querner, P., Bunea, C. I., Strauss, P., Bauer, T., Kratschmer, S., Winter, S., & Zaller, J. G. (2020). Tillage intensity and herbicide application influence surface-active springtail (Collembola) communities in Romanian vineyards. Agriculture, Ecosystems & Environment, 300, 107006.

Frampton, G.K. (2002). Long-term impacts of an organophosphate-based regime of pesticides on field and field-edge Collembola communities. Pest management science, 58(10), 991–1001. doi: 10.1002/ps.580.

Galhano, V., Gomes-Laranjo, J., Fernández-Valiente, E., Videira, R., & Peixoto, F. (2011). Impact of herbicides on non-target organisms in sustainable irrigated rice production systems: state of knowledge and future prospects. Herbicides and environment. InTech, Rijeka, 45-72.

Germa, A. (2010). Evolution volcano-tectonique de l'île de la Martinique (arc insulaire des Petites Antilles): nouvelles contraintes géochronologiques et géomorphologiques, Université Paris Sud - Paris XI.

Giesy, J. P., Dobson, S., & Solomon, K. R. (2000). Ecotoxicological risk assessment for Roundup® herbicide. Reviews of environmental contamination and toxicology, 35-120.

Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Parr, C. L., & Eggleton, P. (2021). The impact of invertebrate decomposers on plants and soil. New Phytologist, 231(6), 2142-2149.

Gunstone, T., Cornelisse, T., Klein, K., Dubey, A., & Donley, N. (2021). Pesticides and Soil Invertebrates: A Hazard Assessment. Frontiers in Environmental Science, 9, 122. doi: 10.3389/fenvs.2021.643847.

Hagner, M., Mikola, J., Saloniemi, I., Saikkonen, K., & Helander, M. (2019). Effects of a glyphosate-based herbicide on soil animal trophic groups and associated ecosystem functioning in a northern agricultural field. Scientific Reports, 9(1), 8540. doi: 10.1038/s41598-019-44988-5.

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., & Schwan, H., … Kroon, H. de (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLOS ONE, 12(10), e0185809. doi: 10.1371/journal.pone.0185809.

Haughton, A.J. (2000). Impact of glyphosate drift on non-target field margin invertebrates (Doctoral dissertation, The Open University).

Hill, M.O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. Ecology, 54(2), 427–432. doi: 10.2307/1934352.

Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., ... & Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. Journal of Applied Ecology, 45(2), 403-414.

Joly, F. X., Coq, S., Coulis, M., David, J. F., Hättenschwiler, S., Mueller, C. W., ... & Subke, J. A. (2020). Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. Communications biology, 3(1), 1-9.

Kaspari, M. & Valone, T.J. (2002). On ectotherm abundance in a seasonal environment studies of a desert ant assemblage. Ecology, 83(11), 2991–2996. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2991:OEAIAS]2.0.CO;2.

Korenko, S., Niedobová, J., Kolářová, M., Hamouzová, K., Kysilková, K., & Michalko, R. (2016). The effect of eight common herbicides on the predatory activity of the agrobiont spider Pardosa agrestis. BioControl, 61, 507-517.

Lindsay, E.A. & French, K. (2004). The impact of the herbicide glyphosate on leaf litter invertebrates within Bitou bush, Chrysanthemoides monilifera ssp rotundata, infestations. Pest management science, 60(12), 1205–1212. doi: 10.1002/ps.944.

Lister, B.C. & Garcia, A. (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(44), E10397-E10406. doi: 10.1073/pnas.1722477115.

Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology, 80(5), 1522-1536.

Manchester, S.J. & Bullock, J.M. (2000). The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. Journal of Applied Ecology, 37(5), 845–864. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00538.x.

Marchese, C. (2015). Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. Global Ecology and Conservation, 3, 297–309. doi: 10.1016/j.gecco.2014.12.008.

Masoni, A., Frizzi, F., Brühl, C., Zocchi, N., Palchetti, E., Chelazzi, G., & Santini, G. (2017). Management matters: A comparison of ant assemblages in organic and conventional vineyards. Agriculture, Ecosystems & Environment, 246, 175-183.

Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. Nature, 536(7615), 143-145.

Menezes, C.W.G. de & Soares, M.A. (2016). Impactos do controle de plantas daninhas e da aplicação de herbicidas em inimigos naturais. Revista Brasileira de Herbicidas, 15(1), 2. doi: 10.7824/rbh.v1i1.407.

Mollot, G., Duyck, P.-F., Lefeuvre, P., Lescourret, F., Martin, J.-F., & Piry, S., … Tixier, P. (2014). Cover cropping alters the diet of arthropods in a banana plantation: a metabarcoding approach. PLOS ONE, 9(4), e93740. doi: 10.1371/journal.pone.0093740.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403(6772), 853–858. doi: 10.1038/35002501.

Nakamura, A., Catterall, C.P., Kitching, R.L., House, A.P.N., & Burwell, C.J. (2008). Effects of glyphosate herbicide on soil and litter macro-arthropods in rainforest: Implications for forest restoration. Ecological Management & Restoration, 9(2), 126–133. doi: 10.1111/j.1442-8903.2008.00404.x.

Niedobová, J., Skalský, M., Ouředníčková, J., Michalko, R., & Bartošková, A. (2019). Synergistic effects of glyphosate formulation herbicide and tank-mixing adjuvants on Pardosa spiders. Environmental Pollution, 249, 338-344.

Niemeyer, J.C., Santo, F.B. de, Guerra, N., Ricardo Filho, A.M., & Pech, T.M. (2018). Do recommended doses of glyphosate-based herbicides affect soil invertebrates? Field and laboratory screening tests to risk assessment. Chemosphere, 198, 154–160. doi: 10.1016/j.chemosphere.2018.01.127.

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.

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., & Green, R.E. (2011). Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. Science, 333(6047), 1289–1291. doi: 10.1126/science.1208742.

Relyea, R.A. (2005). The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. Ecological Applications, 15(2), 618–627. doi: 10.1890/03-5342.

Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. Biological Conservation, 232, 8–27. doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.020.

Semmens, B. X., Semmens, D. J., Thogmartin, W. E., Wiederholt, R., López-Hoffman, L., Diffendorfer, J. E., ... & Taylor, O. R. (2016). Quasi-extinction risk and population targets for the Eastern, migratory population of monarch butterflies (Danaus plexippus). Scientific reports, 6(1), 1-7.

Shelton, M.D. & Edwards, C.R. (1983). Effects of Weeds on the Diversity and Abundance of Insects in Soybeans1. Environmental Entomology, 12(2), 296–298. doi: 10.1093/ee/12.2.296.

Sieber, I.M., Borges, P.A., & Burkhard, B. (2018). Hotspots of biodiversity and ecosystem services: The Outermost Regions and Overseas Countries and Territories of the European Union. One Ecosystem 3 (2018), e24719. doi: 10.15488/4279.

Stavert, J.R., Pattemore, D.E., Gaskett, A.C., Beggs, J.R., & Bartomeus, I. (2017). Exotic species enhance response diversity to land-use change but modify functional composition. Proceedings. Biological sciences, 284(1860). doi: 10.1098/rspb.2017.0788.

Stellin, F., Gavinelli, F., Stevanato, P., Concheri, G., Squartini, A., & Paoletti, M.G. (2018). Effects of different concentrations of glyphosate (Roundup 360®) on earthworms (Octodrilus complanatus, Lumbricus terrestris and Aporrectodea caliginosa) in vineyards in the North-East of Italy. Applied Soil Ecology, 123, 802–808. doi: 10.1016/j.apsoil.2017.07.028.

Straw, E.A., Carpentier, E.N., & Brown, M.J.F. (2021). Roundup causes high levels of mortality following contact exposure in bumble bees. Journal of Applied Ecology, 58(6), 1167–1176. doi: 10.1111/1365-2664.13867.

Tajnaiová, L., Vurm, R., Kholomyeva, M., Kobera, M., & Kočí, V. (2020). Determination of the Ecotoxicity of Herbicides Roundup® Classic Pro and Garlon New in Aquatic and Terrestrial Environments. Plants, 9(9), 1203. doi: 10.3390/plants9091203.

Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T.C., Kremen, C., van der Heijden, M.G.A., Liebman, M., & Hallin, S. (2020). Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. Science advances, 6(45). doi: 10.1126/sciadv.aba1715.

Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., & Perfecto, I., … Whitbread, A. (2012). Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. Biological Conservation, 151(1), 53–59. doi: 10.1016/j.biocon.2012.01.068.

van Bruggen, A.H.C., He, M.M., Shin, K., Mai, V., Jeong, K.C., Finckh, M.R., & Morris, J.G. (2018). Environmental and health effects of the herbicide glyphosate. The Science of the total environment, 616-617, 255–268. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.10.309.

Ward, W., Heinly, B., Preston, J., Johnson, C., Sweger, A., & Persons, M. (2022). Lethal and sublethal effects of five common herbicides on the wolf spider, Pardosa milvina (Araneae: Lycosidae). Ecotoxicology, 1-18.

Weeks, R.D. & McIntyre, N.E. (1997). A comparison of live versus kill pitfall trapping techniques using various killing agents. Entomologia Experimentalis et Applicata, 82(3), 267–273. doi: 10.1046/j.1570-7458.1997.00140.x.

***

APRES-PROPOS

Ce chapitre a permis de montrer que les pratiques agricoles intensives en intrants chimiques ont bien un effet néfaste sur la biodiversité du sol. Un des groupes d'espèces les plus impactés était les espèces détritivores. Ces espèces telles que les diplopodes et les isopodes, contribuent de manière importante à la fragmentation de la litière et à sa décomposition. Cela nous laisse alors supposer que dans les agroécosystèmes n'utilisant pas d'intrants chimiques, la décomposition pourrait être améliorée via l'augmentation des populations de détritivores. Dans le prochain chapitre, nous testons cette hypothèse en essayant de comprendre par quels mécanismes les pratiques agricoles agroécologiques peuvent améliorer le processus de décomposition.

CHAPITRE III : EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LA DECOMPOSITION



Figure 25 : Sacs de litière récupérés après 3 mois d'expérimentation dans les parcelles de bananier, colonisés par des champignons et faune du sol.

AVANT-PROPOS

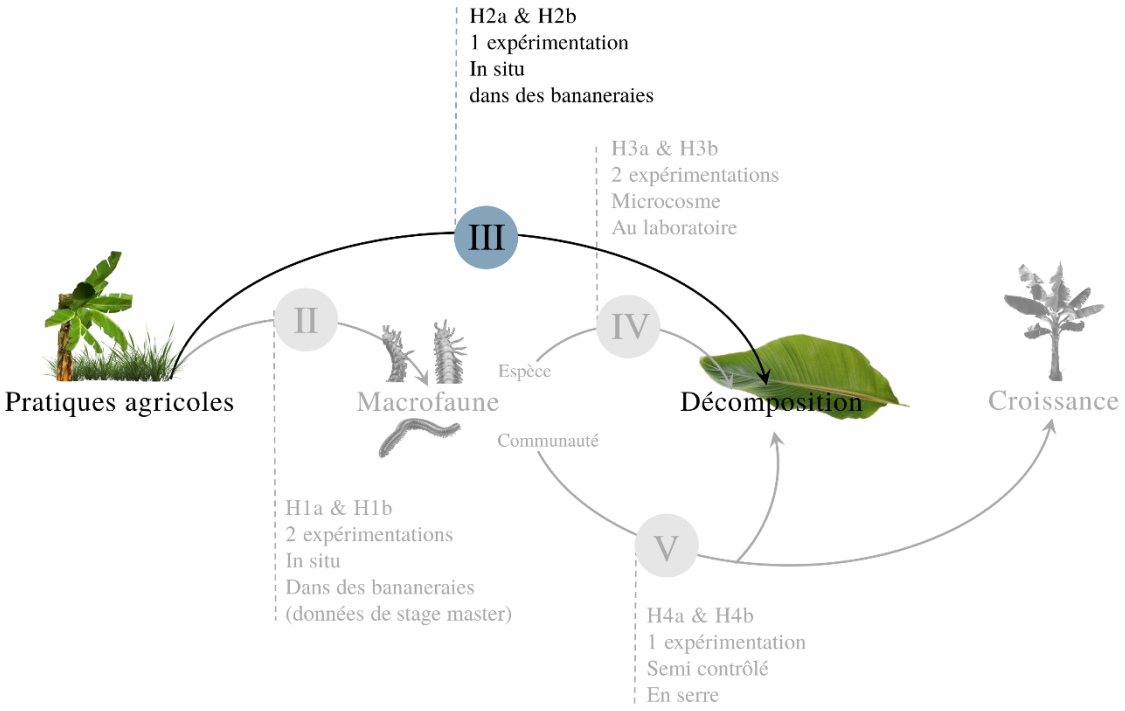


Figure 26 : Schéma descriptif de la relation entre les pratiques agricoles et la décomposition de la litière, étudiée dans ce chapitre.

Dans ce chapitre III, présenté sous forme d'article en cours de préparation, nous répondons à la question (Figure 26) : **Est-ce que les pratiques agricoles biologiques permettent d'agir positivement sur la décomposition de la litière dans les agroécosystèmes bananiers ?** Pour cela nous avons comparé la décomposition dans deux systèmes de cultures bananiers contrastées en termes de pratiques agricoles, le système conventionnel et le système biologique.

Les hypothèses testées sont :

- **H2a :** La décomposition due aux microorganismes et à la macrofaune est plus élevée dans les parcelles en gestion biologique que dans les parcelles en gestion conventionnelle
- **H2b :** Les pratiques biologiques, telles le désherbage mécanique (fauchage) au lieu de l'utilisation des herbicides, augmente la couverture végétale dans les parcelles ce qui favoriserait, ressources, habitats et microclimats favorables pour les invertébrés détritivores (diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre), expliquant donc le fort taux de décomposition dans les parcelles biologiques.

SYNTHESE DE L'ARTICLE

METHODES :

Nous avons sélectionné six parcelles de bananier en gestion biologique et six parcelles de bananier en gestion conventionnelle situés dans deux zones bioclimatiques de l'île (Figure 27). La caractérisation des pratiques agricoles au sein des parcelles a été fait suite aux entretiens avec les agriculteurs. Afin de mesurer la décomposition microbienne et la contribution de la macrofaune à la décomposition, nous avons placé dans les parcelles un total de 264 sacs de litière, comprenant des sacs à petites et à grandes mailles (Figure 28).



Figure 28 : Disposition dans une parcelle, des sacs de litière à petite et à grande maille utilisant de la litière contaminée par le Glyphosate et de la litière sans Glyphosate.

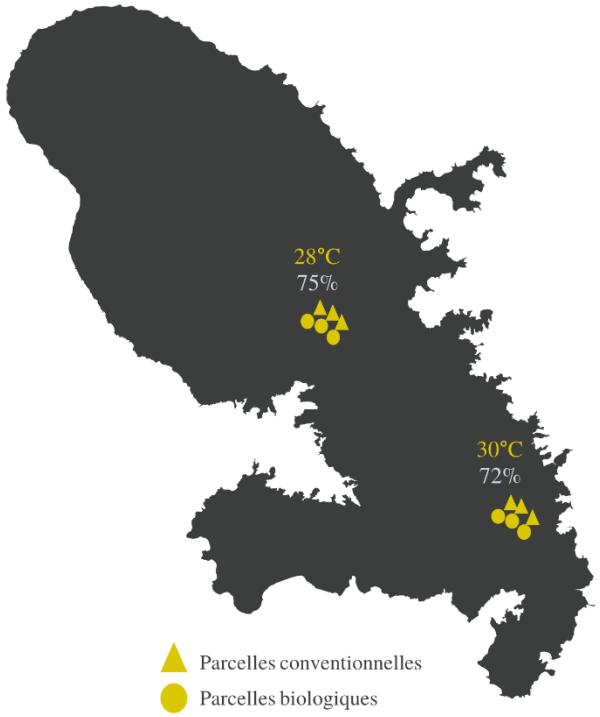


Figure 27 : Localisation des parcelles conventionnelles et biologiques dans les deux zones bioclimatiques de la Martinique. La zone centre ayant eu une température moyenne de 28 °C et une humidité relative de l'air de 75 %. Et la zone sud ayant eu une température moyenne de 30 °C et une humidité relative de l'air de 72 % pendant les trois mois de l'expérimentation.

Pour étudier l'effet du glyphosate sur la décomposition des feuilles de bananiers, la litière utilisée dans les sacs provenait de deux lots différents. Le premier lot de litière a été collecté sur des bananiers détruits par injection de glyphosate (litière contaminée par le glyphosate). Le second lot a été prélevé sur des bananiers détruits par entaillage du pseudotronc (litière sans glyphosate). Les sacs de litière ont été gardés pendant trois mois sur les parcelles.

Afin de comprendre précisément l'effet de l'agriculture biologique sur le processus de décomposition, les parcelles de bananier ont été caractérisées par un ensemble de variables biotiques et abiotiques. L'ombrage de la parcelle par la canopée des bananiers (%) et la couverture du sol par les adventices (%) ont été déterminés à partir de traitements d'images hémisphériques. La richesse spécifique des plantes dans chaque parcelle a été calculée à partir de l'identification des espèces sur des quadrats placés dans les parcelles (Figure 29). L'abondance et la richesse spécifique de la macrofaune détritivores ont été déterminées avec des échantillonnages de litière et du sol avec la méthode des quadras. La température et l'humidité relative de l'air ont été mesurées avec un capteur climatique positionné au centre de chaque parcelle, à une hauteur de 10 cm du sol.



Figure 29 : Photos des differentes methodes utilisees pour la caracterisation biotique des parcelles de bananier. A) Quadra pour mesurer la richesse specifique des plantes. B) Photo hemispherique pour mesurer le pourcentage du couvert vegetal du sol. C) Photo hemispherique pour mesurer l'ombrage. D) Quadra pour echantillonnage de la macrofaune du sol.

RESULTATS ET DISCUSSION

Au cours des trois mois de l'expérimentation sur le terrain, la décomposition a atteint une perte de masse de 51% en moyenne dans les sacs à litière à grande maille, et ce dans toutes les parcelles de bananier combinées. Globalement, la macrofaune a augmenté la perte de masse de la litière de 14 %. En outre, nos résultats mettent en évidence l'effet positif de l'agriculture biologique sur la décomposition globale de la litière comparée à l'agriculture conventionnelle. En effet, la perte de masse était 24 % plus élevée dans les parcelles biologiques que dans les parcelles conventionnelles. L'agriculture biologique a augmenté à la fois la décomposition microbienne et la contribution de la macrofaune, puisqu'elles étaient respectivement 20 % et 55 % plus élevées dans les parcelles biologiques que dans les parcelles conventionnelles. Les mécanismes potentiels identifiés expliquant l'augmentation de la décomposition de la litière dans les parcelles biologiques sont : la toxicité des herbicides, la stimulation de l'activité microbienne par la fertilisation organique et l'effet de la diversité des plantes et la couverture végétale du sol. Nos résultats suggèrent fortement un faible effet de la toxicité directe des herbicides, mais plutôt un effet indirect des herbicides sur la décomposition, en supprimant la couverture végétale qui confère à la fois des ressources et des microhabitats appropriés pour la macrofaune du sol (Figure 30).



Figure 30 : Végétation autour des sacs de litière après trois mois d'expérimentation, dans une parcelle biologique (photo A) et dans une parcelle conventionnelle (photo B).

***

ORGANIC FARMING INCREASES DECOMPOSITION RATE IN BANANA FIELDS

Article in preparation for the journal « Plant and Soil » for the special issue « Soil biodiversity at the basis of ecological intensification for sustainable agriculture ».

Meryem El jaouhari[1,3], Gaëlle Damour[2,3], Mathieu Coulis[1,3]

[1] CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France
[2] CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France
[3] GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Abstract

Background and Aims: Litter decomposition is a fundamental process for agroecosystem functioning, as it drives nutrient cycling that sustain plant growth. In a tropical context where climate is not a limiting factor for decomposition and where biological activity is the driving of the process, disturbance of microorganisms and decomposer macrofauna by input-intensive agriculture can have a strong impact on this key process. In order to unravel the effect of agricultural practices on litter decomposition, we compared litter decomposition in conventional and organic managed fields in tropical agroecosystems.

Methods: We focused our study on banana cropping systems of Martinique (Lesser Antilles), where the climate is tropical humid. We selected six organic and six conventional banana fields located in two bioclimatic zones of the island. In order to measure microbial and macrofaunal contribution to decomposition, we placed a total of 264 litterbags, including small and large mesh size litterbags, using glyphosate contaminated banana leaf litter and glyphosate free banana leaf litter, left in the field for three months. During the field trial, we measured biotic and abiotic field characteristics.

Results: Farming practices had a significant effect on decomposition, as both microbial decomposition and macrofaunal contribution to decomposition were significantly higher in organic fields than it was in conventional fields; i.e. 20% and 55% higher in organic fields respectively. We identified potential supporting mechanisms behind the increase of litter decomposition in organic fields which are; herbicide toxicity, stimulation by organic fertilizer, effect of plant diversity and the effect of plant cover in providing microhabitats. Our results suggest a weak effect of the direct toxicity by glyphosate contaminated litter ingestion, but an indirect effect of herbicides by destroying the plant cover which provides resources and microhabitats for soil macrofauna.

Conclusion: We believe that herbicides had a strong indirect effect on decomposition. An alternative practice to replace herbicides would be mowing, which is also more favorable for macrofauna decomposers as it provides a significant contribution of litter to the soil.

Keywords

Banana, Decomposition, Herbicides, Organic management, Soil macrofauna, Tropical agroecosystems

INTRODUCTION

An invaluable amount of plant biomass returns to the soil and is subjected to the decomposition process (Cebrian, 1999). Decomposition stands out as a fundamental foundation of ageoecosystem functioning, as it drives nutrient cycling that sustain plant growth (Asigbaase et al., 2021; Gessner et al., 2010). Climate, litter quality, soil mineralogy and decomposer organisms (micro-organisms and soil macrofauna), all influence litter decomposition (Coûteaux et al., 1995). However, the relative importance of these factors depends strongly on the spatial scale considered. At a global scale, climate is the most impacting factor on litter decomposition, followed by litter quality and decomposer organisms (Hättenschwiler et al., 2005; Lavelle et al., 1993). At a regional scale, this hierarchy may have some plasticity. When constraints on climatic factors are weak, as is the case for climatic factors in the tropics, biological constraints become dominant (Lavelle et al., 1993). Soil microorganisms (bacteria and fungi) play then the major role in decomposition and mineralisation (Bernard et al., 2012; Lodato et al., 2021). Soil macrofauna decomposers (i.e. earthworms, diplopods, gastropods and woodlice) play an important role as they are involved in litter comminution and excrete organo-mineral structures incubating microbial activity (Bernard et al., 2012; Coulis et al., 2016; Coulis, 2021; Joly et al., 2018). Yet, soil macrofauna decomposers are not only facilitators of micro-organism's activity, as it has long been considered (Lustenhouwer et al., 2020). García-Palacios and co-workers (2013) feature including macrofauna in decomposition studies as they found an increase of 27% of litter mass loss, when soil fauna were included in their field study (García-Palacios et al., 2013). In addition to their physical function in litter breakdown, studies have demonstrated that they can also chemically breakdown constitutive molecules of plant cells (hemicellulose) with cellulase and hemicellulase enzymes synthesis (Chang and Lai, 2018; Griffiths et al., 2021), and thus contribute highly to organic matter mineralization.

Locally, in a tropical agroecosystem context, where biological activity is the driving of the process, disturbance of microorganisms and macrofauna by conventional agriculture can have a strong impact on this key process for maintaining soil fertility. Indeed, in agroecosystems, farming practices can affect litter quality and decomposer organism communities, and thus affect litter decomposition (Aerts, 1997). For instance, in order to control weed, tropical conventional agroecosystems use large amounts of herbicides, which can have a direct toxic effect on decomposer macrofauna (García-Pérez et al., 2016; Stellin et al., 2018; Tamburini et al., 2020). A recent study undertaken at a microcosm scale showed that glyphosate induced higher mortality, lower reproductive rate and lower body mass for the two earthworm species; *Lumbricus terrestris* and *Octodrilus complanatus* (Stellin et al., 2018). Another microcosm study have found a significant effect of Glyphosate litter contamination on the decline in earthworm's biomass (García-Pérez et al., 2016). Furthermore, herbicide use can lead to a removal of plant cover, which reduces habitats and then modify microclimates reducing the abundance and diversity of decomposer soil micro-organisms (Giri et al., 2022; Ramula et al., 2022), and macrofauna (Cortet and Poinsot-Balaguer, 2000a; Menezes and Soares, 2016). Replacing herbicides by tillage to control weed, can also be harmful for soil macrofauna and decomposition either through mechanical destruction by machinery or through physical modification of their habitat (Pelosi et al., 2014). Moreover, mineral fertilization can lead to soil nitrogen enrichment which reduces plant species richness (Pichon et al., 2020). The latter might change plant biomass altering microclimatic conditions (Pichon et al., 2020; Wright et al., 2004), which results in a reduced diversity and biomass in soil microorganisms and thus a shift in microbiota activity (Hättenschwiler et al., 2005; Lavelle et al., 1993; Valencia et al., 2018), and also in a loss of decomposer organisms diversity and abundance (Milcu et al., 2008). This biodiversity loss is a major driver of a decrease in litter decomposition, nutrient cycling, and thus a disruption of agroecosystem functioning with a cascading consequence for plant growth (Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2019; Tamburini et al., 2020; Tilman et al., 2012), and carbon sequestration.

Organic farming, in turn, sustains soil decomposer organisms and environment health, by prohibiting applications of synthetic pesticides and fertilizers, promoting mulching by grass-cutting and applying organic fertilizers. Indeed, a study in tropical agroecosystems have shown the return of macrofauna decomposers diversity when the use of herbicides was stopped (El jaouhari et al., 2023). Other studies demonstrated the positive effect of mulching on decomposer macrofauna abundance and richness (Coulis, 2021; El jaouhari et al., 2022). Moreover, a long term study have demonstrated the increase in soil microbial biomass and diversity when using compost and manure as organic fertilization instead of

mineral fertilization (Zhong et al., 2010). However, studies have shown contrasting effects of organic farming on litter decomposition, and to our knowledge, few studies were held on tropical agroecosystems (Asigbaase et al., 2021; Bonanomi et al., 2016; Domínguez et al., 2014; Scheller and Rainer Georg Joergensen, 2008). A study in Argentinian temperate soils has demonstrated that decomposition rate was enhanced in organic fields compared to conventional fields, via an increase in meso- and macrofauna abundance (Domínguez et al., 2014). Another study in south Italy has demonstrated a higher decomposition in organic fields, via eukarya diversity in soils (Bonanomi et al., 2016). Conversely, a study conducted in Germany showed that decomposition of straw was more decomposed in conventional fields than in organic fields, due to Nitrogen enrichment of straw due to mineral fertilization in conventional fields (Scheller and Rainer Georg Joergensen, 2008).

Our study aims at unravelling the effect of organic farming on litter decomposition in a tropical agroecosystem. We focused on banana cropping systems of Martinique (Lesser Antilles) which is the main agricultural product of Martinique. Conventional management of banana fields uses mineral fertilization and a large amount of pesticides; especially fungicides to control banana black sigatoka, and glyphosate (2 and 3 kg/ha/year active fungicide herbicide substances respectively, (Ecophyto, 2019). Moreover, to destruct a banana plantation, each banana plant is injected with glyphosate and buried into the soil after two weeks. Since recently, few farmers are converting to organic farming, using no pesticides and only organic fertilization and destroying the banana plantation by notching the banana trees. To our knowledge, no study yet has compared the effects of organic and conventional management of banana fields on microbial and macrofauna contribution to decomposition, nor on the effect of glyphosate contamination of litter on its decomposition in the field.

We thus aim to answer the questions: (1) Does organic farming enhance litter decomposition in banana cropping systems of Martinique? and (2) does glyphosate contamination of banana litter affect its decomposition in-situ?

We hypothesized that (H1) both microbial and macrofaunal contribution to litter decomposition rate are higher in organic fields than in conventional ones. This could be due to indirect effects of organic farming practices, such as no herbicide use leading to an important plant cover, which favours suitable microclimate (H2) for microbial communities and (H3) for soil macrofauna decomposers (diplopods, isopods, gastropods and earthworms). We also hypothesized that (H4) glyphosate contaminated leaf litter are less decomposed than glyphosate free leaf litter, due to the toxicity by ingestion of Glyphosate and its primary degradation products on soil macrofauna.

To test these hypotheses, we used litterbags with small and large mesh sizes, using glyphosate contaminated banana litter and glyphosate free banana litter. A total of 264 litterbags were then placed in six organic and six conventional banana fields located in two bioclimatic zones of the island (i.e. center and south of Martinique), and removed three months later. During the field trial, we measured shading, soil cover, plant species richness and soil macrofauna richness and abundance at the field scale.

MATERIALS AND METHODS

Banana fields

The study was conducted in banana fields of Martinique (Lesser Antilles). In general, on the island, the climate is humid tropical with frequent rainfall throughout the year except during a dry season lasting about 3 months from February to April. In order to study the effect of conversion to organic agriculture on litter decomposition, conventional and organic banana fields were selected in two bioclimatic zones of the island. One zone is located in the south of Martinique where the climate is generally dryer with a mean annual temperature of 27.4°C and a mean annual rainfall of 1,247 mm (average 1997-2017, from the Vauclin meteorological station located in the vicinity of banana fields, source Météo-France). The soil type is Vertisol which is a very compact swelling soil with smectite clays (2:1). After interviewing different farmers about their crop management, we selected 3 organic banana fields and 3 conventional banana fields having the same date of plantation and similar field area (1.5 ha on average). The other zone is located in central Martinique where the climate is more humid with a mean annual temperature of 26,4°C and a mean annual rainfall of 2,413 mm (average 1997-2017, from the Lezarde meteorological station located in the vicinity of banana fields, source Météo-France). In this zone, 3 organic banana fields and 3 conventional banana fields were selected in an experimental station managed like a farm. These fields have a ferrisol soil type which is Kaolinite clay soil (1:1) and are smaller than southern fields with a mean area of 500 m².

All the fields were banana monocultures (Cavendish sub-group, grown worldwide for dessert banana export). Conventional fields used fungicides (Triazoles) for controlling black sigatoka, synthetic mineral nutrient for fertilization and herbicide for weed control, with glyphosate applications 2 to 4 times per year completed by grass-cutting once a year (Table 1). Organic fields used mineral oil for controlling black sigatoka, organic fertilizers and weed control is made with grass-cutter only (Table 1).

Table 1: Soil characteristics and farming practices in organic and conventional banana fields investigated. Data from the south were collected during interviews with farmers and data from center come from a CIRAD experimental farm.

Field	Area (ha)	Age (year)	Farming	Location in Martinique	Soil	Weed control	Herbicide active substances	Fertilization	Fungicide active substances
B-PR21	1.81	2.2	Organic	South	Vertisol	Grass-cutter + mower	0	Organic fertilization (16 times/y) + compost (3Kg/plant)	Paraffin oil (2 times/y)
B-PR10	3	1.7	Organic	South	Vertisol		0		
B-PR20	0.96	1.8	Organic	South	Vertisol		0		0
B-EX1	0.05	2.1	Organic	Center	Ferrisol	Grass-cutter (11 times/y)	0	Organic fertilization; 7%N+ 5% + P_2O_5 + 2% MgO (250g/plant, 12 times/y)	Paraffin oil + *Bacillus subtilis* (9 times/y)
B-EX2	0.05	2.1	Organic	Center	Ferrisol		0		
B-EX3	0.04	2.1	Organic	Center	Ferrisol		0		
C-PRET	0.84	4.8	Conventional	South	Vertisol	Grass-cutter + rotary harvester + herbicides	Glyphosate + isopropylamine salt (3-4 times/y)	Mineral fertilization (10 times/y)	Paraffin oil + *Bacillus subtilis* + propiconazole + trifloxystrobine (6 times/y)
C-PRPL	1.43	2	Conventional	South	Vertisol		Glyphosate + isopropylamine salt (2 times/y)		
C-PRBT	1 .47	2.4	Conventional	South	Vertisol				
C-EXC1	0.06	2.1	Conventional	Center	Ferrisol	Grass-cutter (8 times/y) + herbicides	Glyphosate + fluazifop-P-butyl (3 times/y)	Mineral fertilization; 14%N + 5%P_2O_5 + 20%K + 5MMgO (100g/plant, 12 times/y)	Paraffin oil + difenoconazole + propiconazole + fluopyram + trifloxystrobine (9 times/y)
C-EXC2	0.04	2.1	Conventional	Center	Ferrisol				
C-EXC3	0.05	2.1	Conventional	Center	Ferrisol				

Characterization and collection of leaf litter

To study the effect of glyphosate on banana leaf decomposition, we collected two batches of litter from randomly selected banana trees in a production field. The first batch of litter was collected from 6 randomly selected banana plants that were destroyed by injection of glyphosate (Glyphosate litter), at a dose of 1.08g per plant. The second batch was collected from 6 randomly selected banana plants that were destroyed by notching the pseudostem (Glyphosate free litter). After destruction, the leaves were left to dry suspended on the pseudostem for a week and collected before they fell to the ground. Then, the leaves were cut into pieces of ≈10x10 cm² and air-dried in the laboratory.

Glyphosate and Aminomethylphosphonic acid (AMPA) which is one of the primary degradation products of glyphosate concentrations were than analyzed. They were quantified using liquid chromatography-mass spectrometry (LC-MS/MS) method. C and N were quantified using dry combustion and an elemental analyzer. Minerals (P, K, Ca, Mg, Na) were quantified using plasma torch spectrometry (ICP-AES). Ash rate for was measured by determining litter mass loss previously crushed and dried, after calcination in a muffle furnace at a temperature of 550°C. (Table 2).

Biotic and Abiotic characterization of organic and conventional banana fields

In order to understand precisely the effect of organic farming on the decomposition process, the banana fields where the experiments were conducted were characterized by a set of biotic and abiotic variables. Field shading by the banana canopy (%) and weed soil cover (%) were determined from hemispheric photographs taken respectively from 1 m above the ground facing the sky and from 1 m above the ground facing the soil. Photos (one of each) were taken in three sampling units randomly selected within a field and analyzed with imageJ© software. In each field, plant species richness was calculated from species determinations on five 50x50 cm quadrats positioned randomly within the field. Macrofauna decomposer's abundance and richness were determined after litter or soil cube samplings. Macro-arthropods (isopods, diplopods, gastropods and cockroaches) were sampled after litter collection in a 25x25cm quadrat followed by tullgren fauna extraction and conserved in 70° alcohol solution for identification (Coulis, 2021; David et al., 1999). We made five sampling units per southern fields and three sampling unit per central fields (as they were smaller than southern fields). Earthworms were hand sorted in 30x30x30 cm soil cubes, in three sampling units per field, decimated in 70° alcohol solution and conserved in 90° alcohol solution (Coulis, 2021). On each sample, individuals were counted to determine the abundance per m² (for macro-arthropods) and per m^3 (for earthworms), and identified

mostly to species level (otherwise we stopped at the family level) to calculate species richness. Temperature and relative air moisture were measured with a climatic sensor positioned in the center of each field, at a height of 10 cm from the ground. The sensor recorded temperature and relative air moisture every 20 min during all the 96 days of the trial. For all these biotic and abiotic variables, a mean was calculated to represent each field.

Field decomposition trial

Banana leaf litter decomposition was measured using 15x15 cm litterbags with two different mesh sizes: 0.5 mm (small mesh) and 1 cm (large mesh). Small mesh prevented meso- and macrofauna from entering bags and then enable to assess the microbial contribution to decomposition. Large mesh enabled access for all decomposers to the bags. Difference in mass loss between the two mesh size litterbags enabled to calculate the macrofaunal contribution to decomposition. Small mesh litterbags were made in Nylon fabric used to cover greenhouses. Large mesh litterbags were made in plastic garden fencing in the upper side and Nylon fabric in the lower side, in contact with the soil, to avoid the loss of small fragments of litter. All litterbags were filled with 3,302 ± 183 mg of dry leaf litter either glyphosate contaminated or glyphosate free (see 2.2).

To compare leaf litter decomposition rates between organic and conventional fields, and also between glyphosate leaf litter and glyphosate free leaf litter, 264 litterbags were installed on the soil surface in the 12 fields selected. They were laid by groups of four (2 mesh sizes x 2 leaf litter types) on a 35x35 cm soil surface, and fixed to the soil with a stainless-steel wire (3 cm mesh). 6 groups of litterbags were randomly positioned within each field of south Martinique zone and 5 groups in each field of central Martinique zone (as they were smaller than southern fields). In order to monitor decomposition rates and prevent them from reaching 100% of decomposition, 7 control large mesh litterbags with glyphosate free litter were placed in a banana field near the laboratory (14°37'N, 60°58'E). Once in 14 days, one of the control litterbags was removed, dried and weighed for decomposition rate measurement. We removed all the litterbags 96 days after their installation. Once collected, litterbags were placed in paper bags, dried at 60°C for 48 h, and then weighted to measure the final leaf litter dry mass. To correct this final dry mass for potential soil contamination in the litter, the ash rate was measured for each litterbag.

We thus calculated the ash free decomposition rate; i.e. the difference between the initial dry litter mass, corrected for the specific initial ash rate, and the final dry litter mass, corrected for the final ash rate in each litterbag, divided by the initial dry litter mass corrected for the specific initial ash rate (Formula 1).

$$(1)\%\ decomposition_i = \frac{(mi_i - \%ash_i) - (mf_i - \%ash_i)}{mmi_i - \%ash_i}$$

Considering that decomposition in small mesh litterbags corresponds to microbial decomposition, we also calculated the macrofaunal contribution to decomposition; which is the difference between the decomposition rate in large mesh litterbag and the mean microbial decomposition rate at the field scale (to consider intra-field variability in microbial decomposition) (Formula 2).

$$(2)\ \%\ Macrofauna\ contribution\ to\ decomposition_i = \%\ decomposition\ in\ large\ mesh\ litterbag_i - mean\ (\%decomposition\ in\ small\ mesh\ litterbag_i)/field$$

Statistical analyses

Differences between initial chemical characteristics of leaf litter from glyphosate injected banana trees and leaf litter from notched banana trees were tested using ANOVA. Differences between biotic and abiotic field variables according to farming practices were tested using linear models with the biotic and abiotic variable as respond variables. Differences of decomposition rates according to farming practices, mesh size of the litterbags and litter glyphosate contamination were tested using a linear mixed model. Farming practices (organic vs. conventional), mesh size (large vs. small) and litter glyphosate contamination (glyphosate and glyphosate free litter) were used as fixed factors, and fields nested within soil type (vertisol vs. ferrisol) as random factors. The separate effects of field biotic and abiotic variables on microbial and macrofauna contribution were tested using linear regressions.

All statistical analyses were carried out with R software (Version 1.4.1106).

RESULTS

Initial characteristics of leaf litter

Table 2: Initial chemical characteristics (mean ± SE) of leaf litter from glyphosate injected banana trees (Glyphosate litter) and notched banana trees (Glyphosate free litter), with ANOVA p-values. Numbers given in brackets inform on the amount difference (%) referred to glyphosate free litter [100 x (Glyphosate free – Glyphosate litter)/glyphosate free]. Significantly high values are written in bold.

		Glyphosate free litter	Glyphosate litter	P-value	Amount difference (%)
[Glyphosate] mg/kg	n=6	0.18 ± 0.06	**33.68 ± 20.15**	0.002	(-99)
[AMPA] mg/Kg	n=6	0	**0.36 ± 20.15**	< 0.001	(-100)
Ash%	n=3	0.11	0.11	--	--
N%	n=3	**2.22 ± 0.02**	2.09 ± 0.01	0.001	(+6)
C%	n=3	47.12 ± 0.04	**47.41 ± 0.11**	0.007	(-1)
C: N	n=3	21.23 ± 0.19	**22.68 ± 0.15**	< 0.001	(-6)
P%	n=3	0.18 ± 0.001	**0.19 ± 0.001**	0.002	(-5)
K%	n=3	3.25 ± 0.13	3.47 ± 0.14	0.123	--
Ca%	n=3	**0.96 ± 0.02**	0.69 ± 0.02	< 0.001	(+28)
Mg%	n=3	**0.59 ± 0.01**	0.52 ± 0.01	0.001	(+11)
Na%	n=3	0.012 ± 2e-18	**0.015 ± 0.001**	0.001	(-20)

Chemical characteristics varied significantly between leaf litter from glyphosate injected banana trees (glyphosate litter) and notched banana trees (glyphosate free litter) (Table 2). Glyphosate concentration was 99% higher in glyphosate litter than it was in glyphosate free litter. The latter didn't contain the primary degradation product of glyphosate (AMPA), while it was found in glyphosate litter with a concentration of 0.36 mg/Kg. Nitrogen (N), Calcium (Ca) and Magnesium (Mg) concentrations were significantly higher in glyphosate free litter than glyphosate litter; 6%, 28% and 11% higher respectively. While in contrast, C:N ratio, Carbon (C), Phosphorus (P) and Sodium (Na) concentrations were significantly lower in glyphosate free litter than glyphosate litter; 6%, 1%, 5% and 20% lower respectively. Yet, ash content and potassium concentration (K) of both litter batches didn't significantly change (Table 2).

Ash free decomposition rate

During the 96 days of the field trial, the mesh size of litterbags strongly influenced the overall decomposition rate; 14% higher decomposition rate in large mesh litterbags than in small mesh litterbags (51.0 ± 1.5% and 44 ± 1 % respectively, $Chi^2 = 28.4$, p-value < 0.001, Table 3). Farming practices and its interaction with the litterbag mesh size, also influenced significantly the decomposition rate ($Chi^2 = 15.89$ and 4.64, p-value < 0.001 and = 0.03 respectively). Indeed, microbial decomposition (in small mesh litterbags) was 20% significantly higher in organic fields compared to conventional fields (49 ± 1% and 39 ± 1% respectively, p-value = 0.03). Moreover, the macrofaunal contribution to decomposition (large mesh litterbags – small mesh litterbags) was 55% significantly higher in organic fields than it was in conventional fields (9 ± 2% and 4 ± 1% respectively) (Figure 1). Glyphosate litter contamination didn't have a significant effect on the overall decomposition rate (Table 3), even though macrofauna contribution to glyphosate litter decomposition was 21% lower compared to glyphosate free litter decomposition.

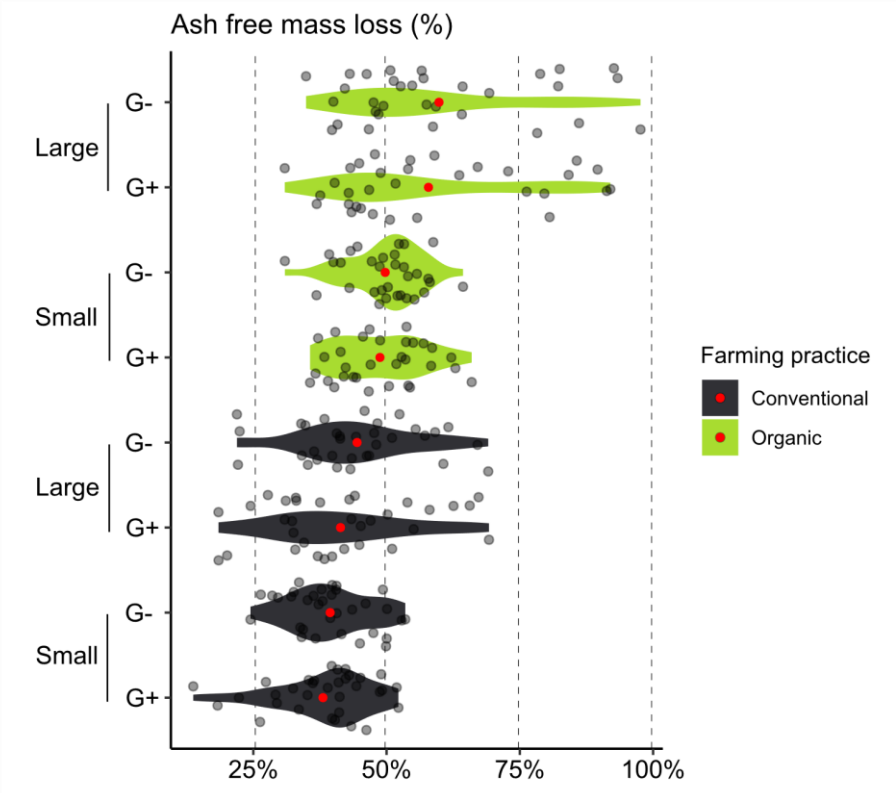


Figure 1: Violin plot of ash free mass loss (%) according to farming practices (conventional vs. organic), mesh size litterbags (large vs. small) and glyphosate litter contamination (G- vs. G+). Grey points indicate samples; n = 33 for each modality. Red points indicate means.

Table 3: Summary of LMER p-values performed to test the effects of farming practices, mesh size litterbags, glyphosate litter contamination and their interactions on ash free decomposition rate. Significant values are written in bold.

Variable	Chi²	Df	P-value
Farming practices	15.89	1	**< 0.001**
Mesh size litterbag	28.44	1	**< 0.001**
Glyphosate litter contamination	1.87	1	0.17
Farming: mesh size	4.64	1	**0.03**
Farming: glyphosate	0.12	1	0.72
Mesh size: glyphosate	0.35	1	0.55
Farming: mesh size: glyphosate	0.01	1	0.93

Field biotic and abiotic characterization

Table 4: Field biotic and abiotic variables (mean ± SE) according to framing practices (organic vs. conventional). P-values are derived from linear regressions to test the effect of farming practices on the biotic and abiotic variables. Significant values are written in bold.

Biotic and abiotic variables		Organic	Conventional	P-value
Microclimatic variables	Mean relative air moisture (%)	73.9 ± 0.9	73.3 ± 0.9	0.15
	Minimum relative air moisture (%)	52.8 ± 0.4	52.3 ± 0.4	0.48
	Maximum relative air moisture (%)	**95.0 ± 0.2**	94.2 ± 0.22	0.03
	Mean temperature (°C)	**29.8 ± 0.1**	29.0 ± 0.1	< 0.001
	Maximum temperature (°C)	**37.2 ± 0.2**	35.7 ± 0.2	< 0.001
	Minimal temperature (°C)	22.5 ± 0.1	22.4 ± 0.1	0.19
	Thermal amplitude (°C)	**14.7 ± 0.2**	13.3 ± 0.2	< 0.001
Plant variables	**Plant species richness**	**3.30 ± 0.02**	1.5 ± 0,1	< 0.001
	Shading (%)	64.0 ± 0.5	**67.5 ± 0.7**	< 0.001
	Soil weed cover (%)	**84.5 ± 1.2**	17.4 ± 1.1	< 0.001
Macrofauna variables	**Macro-arthropod's decomposers richness (mean per sample)**	**2.9 ± 0.1**	1.8 ± 0.1	< 0.001
	Arthropod's decomposers abundance (mean per m²)	**372 ± 19**	147 ± 14	< 0.001
	Earthworms richness (mean per sample)	0.85 ± 0.05	0.83 ± 0.01	0.86
	Earthworms abundance (mean per m3)	**442 ± 42**	158 ± 16	< 0.001

Almost all biotic and abiotic variables significantly varied between organic fields and conventional fields. Maximum relative air humidity, thermal amplitude, mean and maximum temperature during the field trial were significantly higher in organic fields than in conventional fields. Indeed, organic fields had a 1% higher maximum air relative humidity, 0.8°C higher mean temperature, 1.5°C higher maximum temperature and 1.4°C higher thermal amplitude. Mean plant species richness was 55% significantly higher in organic fields and soil weed cover was 79% significantly higher in organic fields than in conventional fields. Whereas shading was 5% significantly higher in conventional fields. Macro-arthropods decomposers richness and abundance, as well as earthworm's abundance were significantly higher in organic fields than in conventional fields (39%, 60% and 64% higher respectively).

Effect of field biotic and abiotic variables on microbial decomposition and macrofaunal contribution to decomposition

By testing the effect of each field biotic and abiotic variable separately on microbial decomposition, we found that microbial decomposition increased significantly with temperature (amplitude, mean and maximum temperature) and maximum relative air moisture ($F = 11.66$, 4.48, 8.53 and 9.07, Table 5). It also increased considerably with soil weed cover and plant weed richness. The latter contributed the most to microbial decomposition ($F = 44.07$ and 14.21 respectively, $p < 0.001$). While it decreased significantly with shading. Meanwhile, macrofauna decomposition was affected differently than microbial decomposition by field biotic and abiotic variables (Table 5, Figure 2 and 3). Indeed, by testing the effect of each field biotic and abiotic variable separately on macrofaunal decomposition, we found that macrofaunal decomposition increased significantly with air moisture (mean and maximum moisture, $F = 11.83$ and 28.84 respectively, $p < 0.001$, Table 5) and soil weed cover ($F = 9.81$, $p = 0.002$). It also increased with macro-arthropod's richness, earthworm's abundance and richness, with the highest contributions ($F = 26.52$, 50.47 and 47.80 respectively, $p < 0.001$, Figure 2). However, macrofaunal decomposition decreased significantly with minimum temperature ($F = 19.78$, $p < 0.001$).

Table 5: Summary of lm analysis of microbial decomposition and macrofaunal contribution to decomposition according to field biotic and abiotic variables. Significant values are written in bold.

	Microbial decomposition			Macrofaunal decomposition		
	Estimate	F value	P-value	Estimate	F value	P-value
Thermal amplitude	0.013	11.66	**< 0.001**	0.010	3.45	0.070
Mean temperature	0.015	4.48	**0.040**	-0.010	1.20	0.270
Maximum temperature	0.011	8.53	**0.004**	0.001	0.11	0.736
Minimum temperature	-0.014	1.97	0.160	-0.064	19.78	**< 0.001**
Mean relative air moisture	0.004	2.48	0.120	0.013	11.83	**< 0.001**
Maximum relative air moisture	0.010	9.07	**0.003**	0.024	28.84	**< 0.001**
Minimum relative air moisture	0.001	0.22	0.640	0.005	2.99	0.090
Soil weed cover	0.001	44.07	**< 0.001**	0.001	9.81	**0.002**
Plant species richness	0.028	14.21	**< 0.001**	0.004	0.10	0.754
Shading	-0.003	7.81	**0.006**	-0.001	0.04	0.830
Macro-arthropod's abundance	--	--	--	-5e-5	0.75	0.388
Macro-arthropod's richness	--	--	--	0.048	26.52	**< 0.001**
Earthworm's abundance	--	--	--	6e-5	50.47	**< 0.001**
Earthworm's richness	--	--	--	0.156	47.80	**< 0.001**

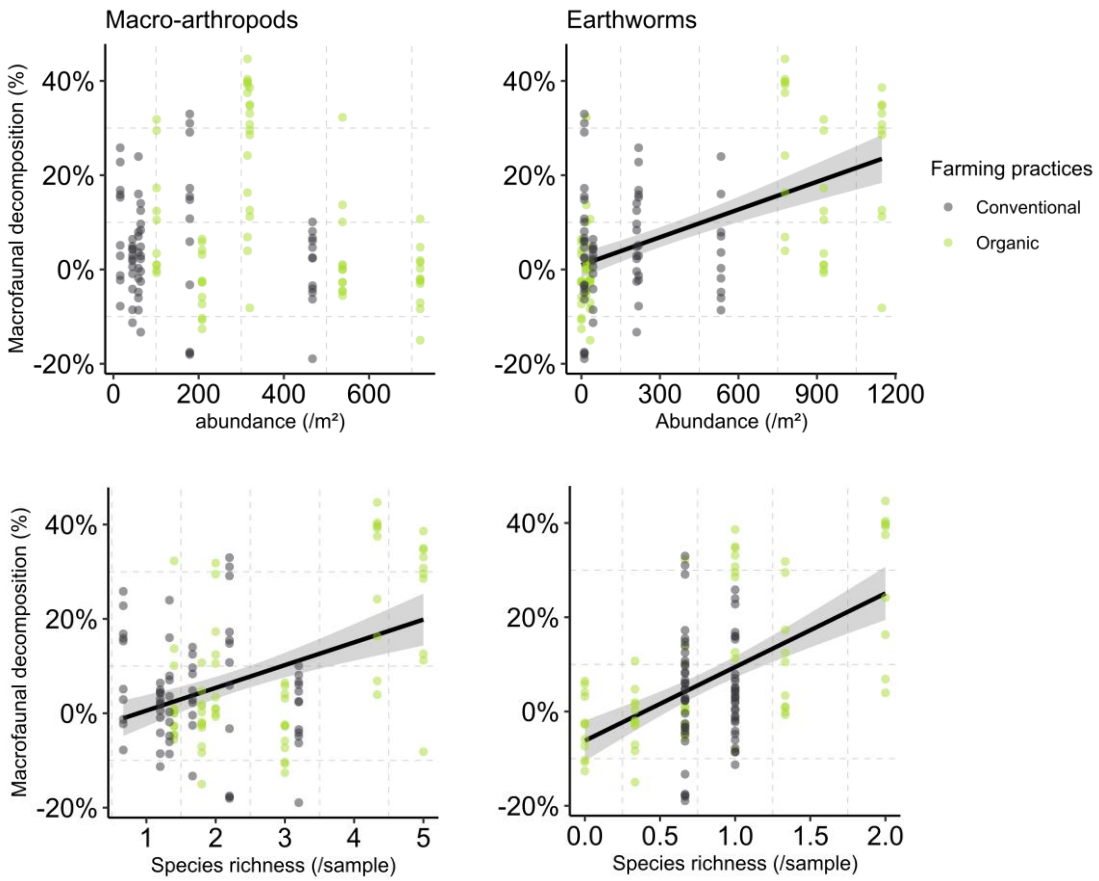


Figure 2: Relationship between macrofaunal contribution to decomposition and macro-arthropod's and earthworm's abundance and richness. Black lines represent significant linear regressions with standard error. Dots indicate data according to farming practices (conventional and organic).

DISCUSSION

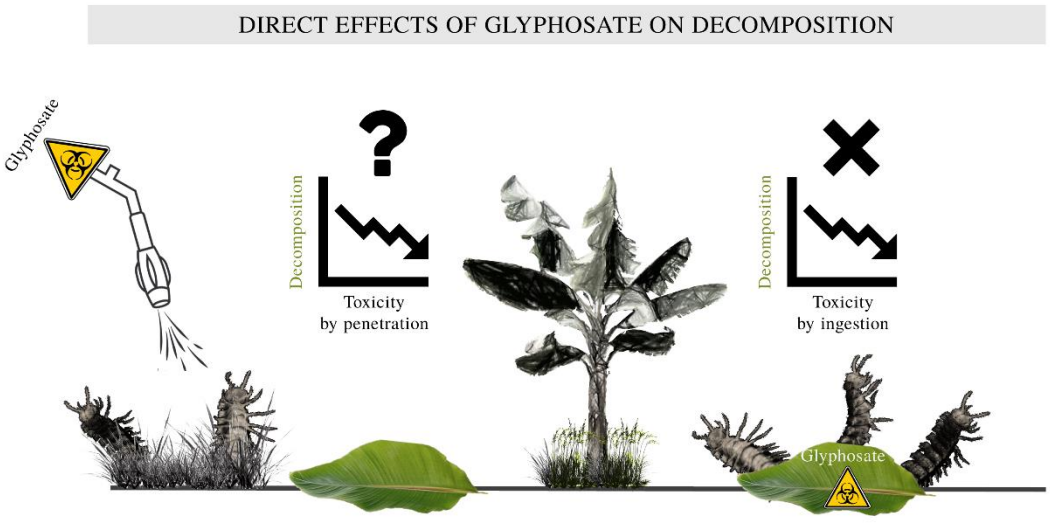
During the three months of the field experiment, decomposition reached mass loss of an average of 51% in large mesh litterbags across all banana fields combined. This result is consistent with the claim that in tropical agroecosystems, 30-50% of litter, decomposes in the first four months (Kumar, 2008). Overall, the macrofauna increased the litter mass loss by 14%. This finding, in line with García-Palacios and co-workers (2013), shows that even in intensively cultivated agroecosystems achieving high yield standards, the contribution of macrofauna to decomposition can be of the same order of magnitude as in natural environments (García-Palacios et al., 2013). Furthermore, our results support our general first hypothesis (H1) that organic farming increases overall litter decomposition compared to conventional farming. Indeed, the mass loss was 24% higher in organic than in conventional fields. This result is in line with Martínez-García and co-workers (2021) who also compared litter decomposition between organic and conventional farming during a three month field trial, and found a higher litter decomposition in organic fields (Martínez-García et al., 2021). Another study found 34% greater decomposition rate in organic than conventional cocoa farms in Ghana (Asigbaase et al., 2021). Moreover, we found that organic farming increased both microbial and macrofaunal contributions to decomposition, as they were 20% and 55% respectively higher in organic than in conventional fields, which confirms our second and third hypotheses (H2 and H3). Interestingly, macrofaunal decomposition was increased to a greater magnitude (55%) than microbial decomposition (20%), which indicates that organic farming has removed a constraint of conventional farming that was affecting macrofauna more than microbial communities.

Here, we propose that the supporting mechanisms behind the increase of litter decomposition in organic fields compared to conventional fields are: (i) the toxicity of herbicide (especially glyphosate) on decomposer macrofauna in conventional fields, (ii) the stimulated microbial activity due to organic fertilization in organic fields (Lori et al., 2017) and the beneficial effect of plants (iii) via their diversity increasing both microorganisms and macrofauna diversity (Wardle et al., 2006), and/or (iv) via the provision of favourable microhabitats for both microorganisms and decomposer macrofauna.

Effect of Glyphosate

In this study, conventional fields used large amounts of herbicides, i.e. 2 to 4 applications per year with 1 to 2 kg/ha of active substance (Glyphosate) sprayed in the fields. Herbicides can have a direct toxic effect on soil macrofauna contribution to decomposition either by ingestion of active substances of litter or by epidermic penetration of the herbicide into the body (Hedde et al., 2012; Menezes and Soares, 2016). Here, the litterbags offered either glyphosate-contaminated litter or uncontaminated litter, so the soil macrofauna could choose and possibly avoid litter with a certain toxicity. Although, a laboratory study using banana litter have found a significant effect of Glyphosate litter contamination on the decline in earthworm's biomass (García-Pérez et al., 2016), our results shows that in situ at the agroecosystem scale, glyphosate litter contamination did not result in a decrease of macrofaunal contribution to decomposition. This suggests that Glyphosate toxicity by ingestion might not be an important factor explaining the lower litter decomposition in conventional agriculture (Figure 3).

Moreover, soil fauna may be subject to direct contact with herbicides. However, because of their luciferous lifestyle, almost all soil fauna hide in litter or other microhabitats and burrow during the day. They are thus relatively protected from product application unlike flying insects that are directly affected (Battisti et al., 2021; Ledoux et al., 2020). Our results suggest that in situ and at the agroecosystem scale, the toxic effect of glyphosate on the decomposition process is quite low. This may seem inconsistent with laboratory studies showing that glyphosate can affect mortality and reproductive rates of several earthworm species through direct contamination (Stellin et al., 2018). However, there are still grey areas in understanding all the mechanisms involved but it is likely that direct exposure of soil invertebrates to



herbicides is low which decreases the direct toxicity of herbicides on decomposer populations and communities.

Figure 3: Direct effect of glyphosate on decomposition by toxicity by penetration into the body of macrofauna (untested hypothesis), and by ingestion of contamination litter (refuted hypothesis).

Effect of organic fertilizers

Despite a non-significant effect of herbicides on the decomposition process, our study showed a strong effect of conversion to organic farming on soil macrofauna communities. Indeed, a significant decrease of 37% of macro-arthropod's richness, 60% of macro-arthropod's abundance, and 64% of earthworm's abundance was observed in conventional fields compared to organic fields. Comparable results have also been found in organic sugarcane in Martinique (Coulis, 2021). These results could be the consequence of the stimulation of soil macrofauna and microbial activity by the application of organic fertilizers in organic fields instead of mineral fertilizers in conventional fields. Data from the literature support this hypothesis. Indeed, a meta-analysis found that organic systems had 32% to 84% higher microbial biomass compared to conventional systems which was explained partly by organic inputs such as compost and manure in organic fields (Lori et al., 2017). Indeed, a long term study have demonstrated that using compost, manure and organic fertilizers instead of mineral fertilization increases soil microbial biomass (bacteria and fungi) and diversity and stimulates their activity (Zhong et al., 2010), as well as soil enzymes (Chang et al., 2007). This mechanism is probably at stake here, although we have no evidence to confirm it (Figure 4). However, stimulation by organic fertilizer might not be the only factor explaining the observed effect of organic farming.

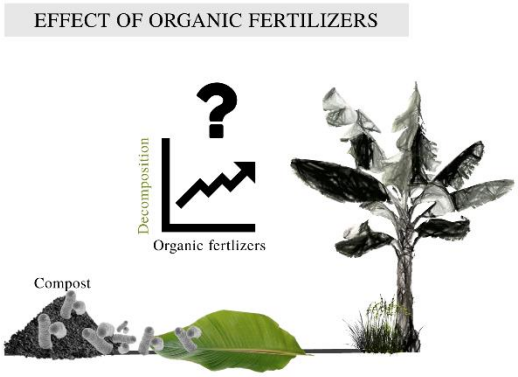


Figure 4: positive effect of organic fertilizers on microbial communities and thus decomposition (untested hypothesis).

Vegetation-induced effects

Organic farming significantly increased plant species richness as it was 55% higher in organic than in conventional fields. Studies have demonstrated the negative effect of mineral fertilization, applied in conventional fields, on plant species richness by nitrogen enrichment of soils (Pichon et al., 2020). Moreover, our results highlight the significant positive effect of plant richness on microbial

decomposition. High plant species richness can be associated to a high diversity and biomass in soil microorganisms either directly via increasing the biochemical and organic compounds or indirectly by providing multiple habitats to bacteria and fungi (Valencia et al., 2018; Vries et al., 2012; Wardle et al., 2006; Zak et al., 2003). While increasing microbial diversity, there is an increasing likelihood for facilitative interactions (Gessner et al., 2010). For instance, the interactions between fungi and bacteria are beneficial for leaf litter decomposition, as fungi facilitate the dissemination of bacteria in leaf tissue where both can chemically breakdown polymers of leaf cells (Boer et al., 2005). Studies have supported this relationship between plant diversity, microorganisms and decomposition as they demonstrated via microbial respiration measurements, that decomposition rate increased with plant diversity (Zak et al., 2003).

Organic farming also significantly increased soil cover as it was 79% higher in organic than in conventional fields. Our results highlight the significant positive effect of soil cover on macro-arthropod's and earthworm's richness, which both increased significantly the macrofaunal contribution to decomposition. A recent study in the similar context of banana cultivation in Martinique, found a decrease of 55% in decomposer macro-arthropods richness in conventional banana field with high herbicide applications (El jaouhari et al., 2023). The latter compared banana fields having the same fertilization and similar practices but with only herbicide applications varying. The magnitude of the response was close to the one found here, as we found a decrease of 37 % of decomposer macro-arthropod's richness in conventional fields. These recent results, coupled with the result of this paper showing a weak direct effect of herbicides, suggest that glyphosate acts indirectly on soil invertebrates via alteration of the plant cover, which is an important component of the agroecosystem because it provides resources, habitats and suitable microclimats for invertebrates (Figure 5) (Brooks et al., 2005; Brust, 1990; Cortet and Poinsot-Balaguer, 2000b; Coulis, 2021; El jaouhari et al., 2022). Coulis (2021) have also shown a modification of microhabitats induced by sugarcane conventional farming using herbicides, as weed biomass was 61% higher and litter mass was 35% higher in organic fields than in conventional fields. The latter induced a 50 % higher relative humidity in organic fields.

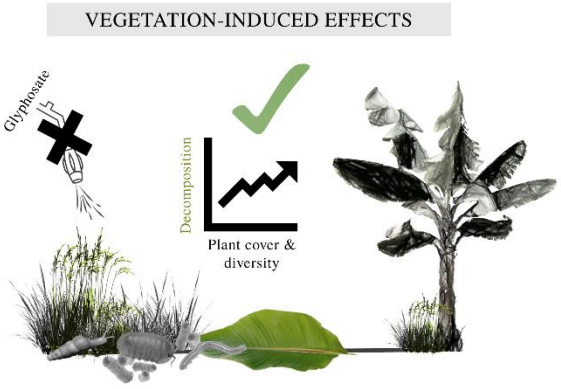


Figure 5: positive effect of plant cover and diversity on macrofauna and thus decomposition (verified hypothesis).

Macrofauna diversity effect on decomposition

Field evidence of the effect of macrofauna decomposer's diversity on litter decomposition, are scarce. Most studies are conducted in microcosms and demonstrated possible but not systematic synergistic effects of soil macrofauna (Hedde et al., 2010; Heemsbergen et al., 2004; Zimmer et al., 2005). These findings show that facilitative interactions enhancing litter decomposition are more likely to be present in communities with divergent functional traits (Heemsbergen et al., 2004). In our case, the significant positive effect of decomposer macro-arthropods (i.e. isopods and diplopods) and earthworm's richness on litter decomposition, is certainly due to a higher likelihood of having facilitative interactions between these macrofauna species. Indeed, organic farming have increased both macro-arthropod and earthworm's richness; two taxa functionally different. This fact suggests that organic farming, not only increased macrofauna richness, but also have increased the functional diversity within macrofauna communities. To support this claiming, an interesting perspective would be to measure the functional traits of the species found it the macrofauna communities of this study. Furthermore, another aspect that we didn't investigate in this study is that the increase of microbial decomposition could've increased litter quality and palatability for macrofauna which increased the macrofaunal contribution to decomposition (Coq et al., 2018).

CONCLUSION

Our results confirm the beneficial effect of conversion to organic agriculture on the decomposition process (+24%) and provide new data for a worldwide important crop, banana. An interesting result is that both microbial and macrofaunal decomposition were significantly increased under organic farming. The simultaneous increase in macrofaunal abundance and mass loss in large mesh litterbags suggests that litter consumption by macrofauna is responsible for the increased mass loss in organic farming. The potential mechanisms identified and discussed above are (i) herbicide toxicity, (ii) stimulation by organic fertilizer, (iii) the effect of plant diversity, (iv) the effect of plant cover in providing a microhabitat. Our results strongly suggest a weak effect of the direct toxicity of herbicide (Glyphosate) but an indirect effect of herbicide by destroying the plant cover that is a source of food and contribute to provide suitable microhabitats for soil macrofauna.

These conclusions must be contextualized and can only be applied in certain tropical agroecosystems where, on the one hand, herbicides have a low toxicity, in fact there are herbicides based on more toxic molecules that could have strong direct effects on decomposers (Niemeyer et al., 2018). On the other

hand, it is very important to consider which weed management method is used to replace herbicides. In our case it was mowing/mowing, a practice that is more favorable for decomposers as shown in this study and in El Jaouhari (2023). Nevertheless, other solutions to control weediness could be worse than the use of herbicides, such as shallow tillage (Coll et al., 2011).

***

APRES-PROPOS

Un des résultats les plus intéressants de cet article est l'effet positif significatif de la richesse spécifique des macro-arthropodes détritivores (*i.e.* isopodes et diplopodes) et des vers de terre sur la décomposition de la litière. Ce résultat est certainement dû à une plus grande probabilité d'avoir des interactions facilitatrices entre ces espèces de macrofaune. L'agriculture biologique aurait donc augmenté la richesse à la fois des macro-arthropodes et des vers de terre, deux taxons fonctionnellement différents. Ce fait suggère que l'agriculture biologique aurait augmenté également la diversité fonctionnelle au sein des communautés de macrofaune. Pour tester cette hypothèse, dans le prochain chapitre nous allons mesurer les traits fonctionnels des espèces échantillonnées dans les communautés de macrofaune de cette étude.

CHAPITRE IV : CARACTERISATION FONCTIONNELLE DES ESPECES DETRITIVORES



Figure 31 : Photos de quartes espèces parmi les 19 étudiées dans ce chapitre, utilisées pour la mesure des traits ; les deux diplopodes *Orthoporus sp1*, *Orthoporus sp2*, l'isopode *Spherarmadillo cf. nebulosus* et le vers de terre *Eudrilus eugeniae.*

AVANT-PROPOS

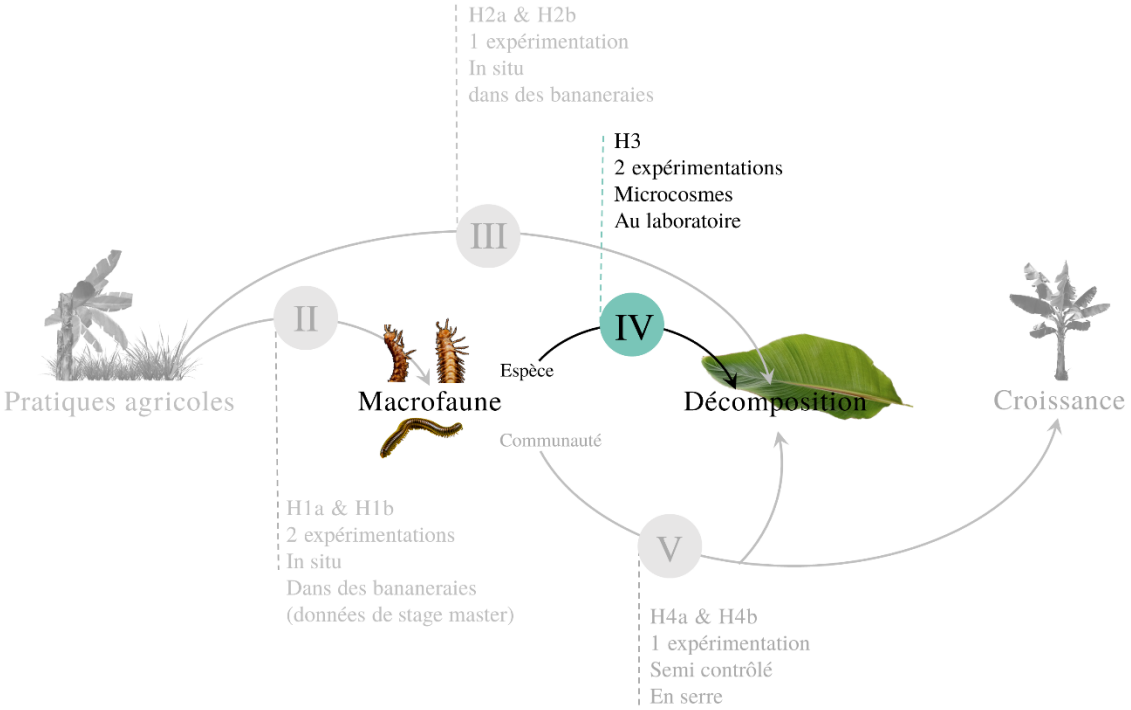


Figure 32 : Schéma descriptif de la relation entre les espèces de macrofaune détritivore et la décomposition de la litière, étudiée dans ce chapitre.

Dans ce chapitre IV, nous allons étudier en détail les stratégies alimentaires de la macrofaune détritivores à l'échelle du microcosme et répondre à la question suivante (Figure 32) : **Quelles sont les caractéristiques fonctionnelles des invertébrés détritivores de Martinique ? Est-ce que les traits fonctionnels liés à la décomposition de la litière permettent de retomber sur les groupes fonctionnels construits à priori tels que les transformateurs de litière et les ingénieurs de l'écosystème ?**

Les hypothèses testées sont :

- **H3 :** les transformateurs de litière (diplopodes, isopodes et gastéropodes) consomment très peu de sol contrairement aux ingénieurs de l'écosystèmes (vers de terre).

SYNTHESE DE L'ARTICLE

METHODES

Nous avons sélectionné 19 espèces appartenant aux quatre classes taxonomiques ; diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre. Nous avons par la suite réalisé deux expériences différentes, en microcosme, pour mesurer leurs performances alimentaires. La première expérimenation vise à mesurer le rendement d'assimilation (AE) et le taux de consommation spécifique de la litière en absence du sol (SLCs-). La deuxième expérimentation vise à mesurer la consommation spécifique de la litière avec la présence du sol (SLCs+) et la proportion de sol ingéré par les animaux, appelée ici géophagie. Toutes les expériences ont été menées dans des étuves régulant la température à 25 °C.

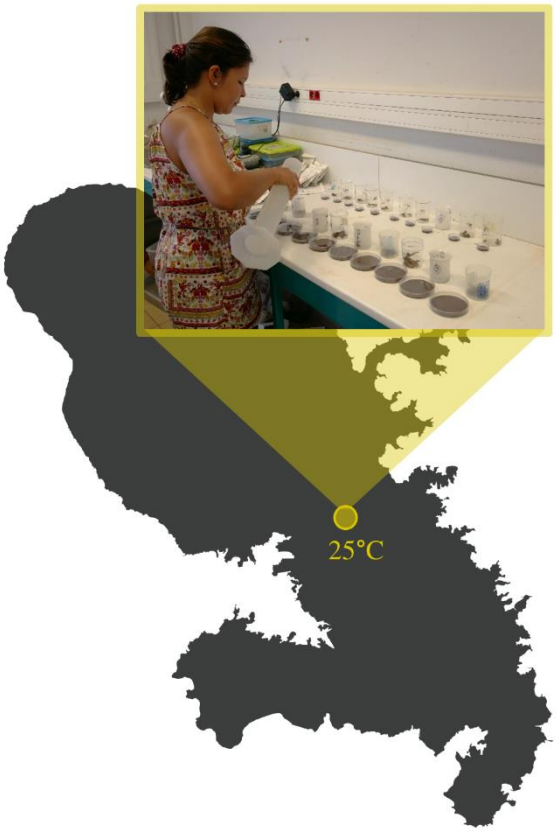


Figure 33 : Localisation du laboratoire en Martinique où les expériences ont été effectuées.



Figure 34 : Photo du microcosme de la 2ème expérience montrant la litière et le sol utilisés. L'espèce étudié dans ce microcosme est *Leptogoniulus sorornus.*

La litière utilisée dans les deux expérimentations était des feuilles de bananier de la variété Cavendish pré-décomposée à 40 %. Le sol utilisé dans la 2ème expérimentation était argileux de type ferrisol. Il a été séché et broyé en particules très fines afin de le différencier des boulettes fécales à la fin de l'expérience (Figure 34).

RESULTATS ET DISCUSSION

Nous avons montré des différences significatives entre les performances alimentaires des 19 espèces détritivores, favorisant une approche par gradient plutôt que la classification fonctionnelle en catégorie. En effet, nous avons tout d'abord montré qu'il existait un lien général entre la consommation spécifique de litière et la biomasse fraîche de la macrofaune. Cependant, cette dernière est loin d'être un indicateur fiable de la consommation de litière par la macrofaune, car elle dépend aussi de la nourriture disponible (litière / sol) et des taxons considérés. De plus, nous avons constaté que la macrofaune détritivores compensait sa consommation en ayant une consommation spécifique de litière plus élevée lorsqu'il n'y avait pas de sol disponible. Cela afin d'équilibrer leurs besoins en minéraux, notamment en Calcium et en Phosphore dont les concentrations étaient plus élevées dans le sol que dans la litière de feuilles de bananiers. En outre, toutes les espèces ont consommé le sol avec des taux supérieures à 38 %, ce qui suggère un effet de bioturbation et la structure du sol pour les diplopodes, les isopodes et les gastéropodes. Enfin, nous avons montré que, comme prévu, les gastéropodes et les isopodes avaient des rendements d'assimilation plus élevés que les diplopodes, mais certaines espèces de diplopodes avaient des rendements d'assimilation plus élevés que ce qui est communément attendu des diplopodes.

***

SPECIFIC LITTER CONSUMPTION RATE, GEOPHAGY RATE AND ASSIMILATION EFFICIENCY FOR 19 DECOMPOSER MACROFAUNA SPECIES FEEDING ON BANANA LEAF LITTER AND SOIL

Article in preparation

Meryem El jaouhari[1,3], Pastoret Maëva, Gaëlle Damour[2,3], Mathieu Coulis[1,3]

[1] CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France

[2] CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France

[3] GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Abstract

Decomposer macrofauna play a relevant role in litter decomposition as they convert litter to faecal pellets by physical and chemical breakdown of organic matter. At the meantime, species can show contrasting consumption strategies related to litter quality and soil availability, which can influence decomposition rates. Soil structuring, on the other hand, have long been appropriated as a function only for earthworms, and not for diplopods, isopods and gastropods. Here, we compared feeding strategies of 19 decomposer macrofauna species, from Martinique island, representing the four taxonomic classes (i.e. diplopods, isopods, gastropods and earthworms). We conducted two different monospecific microcosm experimental designs. The 1st experiment aimed at measuring Assimilation Efficiency and Specific Litter Consumption rate in absence of soil. The 2nd experiment aimed at measuring the proportion of soil in animal diet (Geophagy rate) and Specific Litter consumption with the presence of soil. We firstly showed that there is a general link between specific litter consumption and macrofauna fresh biomass. However, the latter is far from being a reliable proxy of macrofauna litter consumption, as it depends on the food available and the taxa considered. We also found that decomposer macrofauna compensate for their consumption by having a higher specific litter consumption when there's no soil available. Interestingly, we found that all species consume soil with higher rates than commonly assumed, suggesting the soil structuring function of diplopods, isopods and gastropods. And lastly, we

found that, as expected, gastropods and isopods have higher assimilation efficiencies than diplopods, but the latter had quite high efficiencies compared to what is found in previous studies.

Key words

Assimilation Efficiency, functional traits, Geophagy, Soil macrofauna, Specific consumption rate.

INTRODUCTION

Dead organic matter decomposition and soil structuring are key processes to nutrient cycling and plant growth in agroecosystems (Asigbaase et al., 2021; Gessner et al., 2010). Decomposer soil macrofauna (e.g. diplopods, isopods, gastropods and earthworms) play an important role in these processes. Studies have quantified the large amount of litter they consume; average of 27% of mass loss (García-Palacios et al., 2013), and the large amount of faecel pellets they produce (Joly et al., 2018; M. Ardestani et al., 2019). Indeed, decomposer macrofauna convert litter to faecal pellets directly by physical and chemical breakdown of organic matter. The direct physical transformation is performed by litter comminution into small pieces depending on the macrofauna mandibles and intestinal system (Joly et al., 2020). While the direct chemical transformation depends on the enzymes; as cellulase and hemicellulase, produced by the macrofauna species and the gut microbial symbionts. Decomposer macrofauna also indirectly affect organic matter transformation by their mucus and other substances excreted, that change the substrate properties and are usually thought to provide more suitable conditions (i.e. habitats and nutrients) for microbial communities (Maraun and Scheu, 1996; Theenhaus and Scheu, 1996).

Studies have found significant relationships between animal consumption rates and their biomass, as they found the smaller the animal is, the more it consumes per unit of body biomass (Ardestani et al., 2020; Ganault et al., 2022). This finding is supported by previous researches advocating that metabolic rates increase when animals have small biomasses (Astor et al., 2015; Brown, J. H. et al., 2004; Hechinger, 2013; Jochum et al., 2021; Peters, 1989). This fact may suggest that this easily measurable morphological trait can be a proxy for species consumption rate which is, conversely, harder to measure (Astor et al., 2015). In this study, we also test this hypothesis and we compare the specific consumption rate – body mass relationship for the 4 taxa, diplopods isopods gastropods and earthworms.

Decomposer macrofauna, have also contrasting consumption strategies that influence decomposition rates and nutrient cycling (Oliveira et al., 2010; Wieser, 1978). Studies have demonstrated the feeding

preferences they have related to chemical and physical characteristics of their food. For instance, gastropods have a radula which allow them to consume fresh and tough litter (Wieser, 1978). In contrast, diplopods and isopods, prefer litter with low C:N ratio, low condensed tannins and low lignin concentration making litter less tough (Hattenschwiler et al., 1999). In addition, they prefer microbial colonized litter as it increases its palatability (Hassall et al., 1987; Oliveira et al., 2010; Toledo Castanho and Oliveira, 2008). Whereas earthworms, have very specific organic matter feeding strategy as they only consume soil organic matter and very decayed litter. They are known to be ecosystem engineers (Lavelle, 1975) and few studies have quantified their litter feeding performances (Curry and Bolger, 1984; Curry and Schmidt, 2007; Lavelle, 1975; Martin et al., 1992).

On the other hand, geophagy is considered to be uncommun among diplopods, isopods and gastropods, as they are categorized as 'litter transformers' (HOPKIN and READ, 1992; Lavelle, 1996; Speiser and Rowell-Rahier, 1991). Geophagy is a practice commonly adopted by the animal kingdom (Abrahams and Parsons, 1996; Diamond, 1999). It is therefore not surprising at all to suggest that soil macrofauna, and not only earthworms, ingest soil as well (Bottinelli et al., 2015; Bottinelli and Capowiez, 2021; Kaneko, 1999). (Toyota et al., 2006) and (Kaneko, 1999) have demonstrated the mixed-feeding on litter and soil for the japaneese polydesme diplopod *Parafontaria laminate,* and suggest their ability of ecosystem engineering. Other studies have found soil in isopods and gastropods faeces (Diamond, 1999; Mwabvu, 2018; Speiser and Rowell-Rahier, 1991). Hypothesized reasons behind geophagy might be that soil can absorb toxins, can regulate the gut pH, can supply mineral and nutrient-poor diets and can also can help grind food (Diamond, 1999; Krishnamani and Mahaney, 2000). However, to the best of our knowledge, no clear quantification of the proportion of ingested soil has been done for diplopods, isopods and gastropods, nor the comparison between species geophagy in these taxa. Moreover, assuming the geophagy trait of these organisms, we expected that litter consumption may be altered by the presence of soil. Indeed, decomposer macrofauna can adapt to nutrient availability and thus regulate the rate of food consumed to compensate the lack or the or the supply of required nutrients; the so called compensatory feeding behavior (Ardestani et al., 2020; Hillebrand et al., 2014; Jochum et al., 2017; Ott et al., 2012).

A commonly accepted view about decomposer macrofauna feeding strategy is that they have low assimilation efficiencies of organic matter (David, 2014; van der Drift, 1951). Indeed, assimilation and thus digestion depend on enzymes capable of degrading plant cell molecules (Griffiths et al., 2021). Microorganisms and fungi such as white-rot fungi (Leonowicz et al., 1999) are capable of excreting

oxidative free radicals that destroy lignocelluloses (Ayuso-Fernández et al., 2019). Yet, it was long thought that decomposer macrofauna rely exclusively on endosymbionts to digest lignocelluloses (Cragg et al., 2015). It is only recently, that studies have encountered this dogma as genes contributing to lignocellulose digestion encoding cellullase and hemicellulase have been identified in bilaterians (Lo et al., 2003). Seven years later, these genes were identified in isopods (King et al., 2010) and currently these genes were identified in isopods and gastropods, but only few in myriapods (Chang and Lai, 2018). The latter can be the key explanation for fairly high assimilation efficiencies for gastropods and isopods (Dudgeon et al., 1990; Loureiro et al., 2006; Wieser, 1978), and lower assimilation efficiencies for diplopods (David, 2014; Gillon and David, 2001).

It appears that different species of soil macrofauna have evolved contrasting feeding strategies to exploit dead organic matter, a highly abundant but relatively nutrient-poor food source. These strategies can be the subject of evolutionary convergence, as for example isopods and gastropods which have respectively developed powerful digestive enzymes. But there are also very contrasting strategies within the same taxon, as shown by the contrasting assimilation rates in diplopods. Thus, by analyzing a broad spectrum of tropical macrofauna species, this study aims to identify the major strategies and to understand the trade-offs that may exist between the different feeding parameters (i.e. specific litter consumption rate, geophagy and assimilative efficiency) of these species.

We experimentally quantified feeding performances of 19 decomposer macrofauna species (eight diplopods, three isopods, three gastropods and four earthworms) feeding on partially decomposed banana leaf litter and soil. We hypothesized that (H1) decomposer macrofauna species with high biomass, have lower specific consumption rates, and that independently to their taxonomic class. Additionally, assuming that species can regulate the rate of food consumed according to their nutrient requirements, we hypothesized that (H2) in the absence of soil, species compensate for their consumption by consuming more litter, proving plasticity in their consumption. For that we expected that (H3) diplopods, isopods and gastropods consume high proportions of soil compared to what is expected. And finally, we expected that (H4) isopods and gastropods have high assimilation efficiencies compared to diplopods, since they should have more genes that code for enzymes degrading plant cells.

MATERIAL AND METHODS

Leaf litter and soil

The leaf litter used in this experiment was banana leaf blades of the Cavendish variety. As freshly collected litter are not considered palatable for detritivore species (Oliveira et al., 2010), a cafeteria pre-experiment using the dioplopod *Anadenobolus monilicornis* with fresh litter and litter at three different partial decomposition rates was conducted to determine which of the latter banana leaf blade litter becomes palatable. According to this pre-experiment *A. monilicornis* consumed partially decomposed litter with no significant preferences. We thus decided to use litter with 40% of partial decomposition. Banana leaves of the main experiment were then collected from 6 randomly selected banana plants, in a banana field from the south Atlantic coast of Martinique (N14°32'59.282", O60°50'54.809"). They were gathered one week after notching the pseudostem of the banana plants and before the leaves fell to the ground. The main vein of the banana leaves was removed, the limb was cut into small pieces 10x10 cm and air-dried in the laboratory. Banana limb pieces were placed into five 50 x 50 cm small mesh litterbags, after being weighed to determine the initial litter dry mass of each litterbag. The latter were laid in the experimental banana field of CIRAD research station and fixed to the soil with a stainless-steel wire in order to prevent them from being displaced by passing animals. During litterbag exposure, we monitored partial decomposition using 4 control litterbags (5 x 5 cm, same mesh size). Once in 14 days, one control litterbag was removed, dried and weighed for partial decomposition measurement. Litterbags were removed after 50 days (from the 11 of February to the 1st of April 2021) when decomposition rate in control litterbags reached 39%. Thereafter, leaf litter from each litterbag was weighed to determine the actual decomposition rate (which was 40 ± 3 %). And finally, litter was carefully sort out from the litterbags in the laboratory and air dried for a week to stop the microbial activity. We thus determined the actual decomposition of litter.

The soil used in this study was taken from the top layer (≈ 10 cm) of a sugarcane field located in the centre of the Atlantic coast of Martinique (N14°42'45.914, O60°56'14.819"). We chose this field because it has been planted with sugarcane (C4 plant) for more than 70 years. The soil is Ferrisol type, which is very compact clay. It was dried and crushed to very fine particles (96 ± 20 µm) in order to differentiate it from faeces at the end of the experiment.

Fresh litter, decomposed litter and soil were chemically analysed. C and N were quantified using dry combustion and an elemental analyzer. Minerals (P, K, Ca, Mg, Na) were quantified using plasma torch spectrometry (ICP-AES) (Table 1).

Table 2 : Chemical characteristics (mean ± SE) of initially collected litter, partly decomposed litter and soil used in the experiment

	Initially collected litter	Partly decomposed litter (40% mass loss)	Soil
N total (%)	2.22 ± 0.02	2.99 ± 0.05	0.22 ± 0,01
C (%)	47.13 ± 0.04	48.28 ± 0.04	2.50 ± 0.05
C/N	21.23 ± 0.19	16.13 ± 0.26	11.56 ± 0.18
Ca (%)	0.18 ± 0.00	0.21 ± 0.00	0.36 ± 0.03
K (%)	3.25 ± 0.13	0.41 ± 0.02	0.23 ± 0.01
Mg (%)	0.96 ± 0.02	1.55 ± 0.03	0.35 ± 0.01
Na (%)	0.59 ± 0.01	0.74 ± 0.01	0.20 ± 0.002
P (%)	0.01 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.11 ± 0.001

Soil macrofauna

Nineteen species exclusively decomposers were selected for our experiments, including three isopods, three gastropods, four earthworms and eight diplopods. They were collected at different sites in Martinique form February to March 2021 (Table 2).

These species were then kept under laboratory conditions at least one week before the experiment. They were kept in monospecific boxes made up of transparent and non-hermetic plastic. The boxes were filled with a deep soil layer (≈ 10 cm) for earthworms, and a thin soil layer (≈ 1 cm) for diplopods, isopods and gastropods. Banana leaf litter as well as small wood pieces were provided to ensure a suitable habitat. The boxes were moistened daily, by fogging the lid of the box and the top surface of the soil and litter.

Table 3 : Detritivore species taxonomic affiliation, petri dish size used in experiment 2, and the traits measured for each species. SLCs- for Specific Litter Consumption in the absence of soil, SLCs+ for Specific Litter Consumption in the presence of soil, AE for Assimilation Efficiency and G for Geophagy.

Classe	Family	Species	code	Petri dish size	Measured traits
Malacostraca	Armadillidae	*Cubaris murina*	CuM	M	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Scleropactidae	*Spherarmadillo cf. nebulosus*	SpN	M	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Platyarthridae	*Trichorhina sp*	TrS	S	SLCs-, SLCs+, AE, G
Diplopoda	Glomeridemidae	*Glomeridemus marmoureus*	ClM	S	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Rhinocricidae	*Anadenobolus monilicornis*	AnM	L	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Rhinocricidae	*Anadenobolus leucostigma*	AnL	L	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Trigoniulidae	*Leptogoniulus sorornus*	LeS	L	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Spirostreptidae	*Orthoporus sp1*	OrL	XL	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Spirostreptidae	*Orthoporus sp2*	OrM	XL	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Spirostreptidae	*Nanostreptus geayii*	NaG	L	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Sphaeriodesmidae	*Haplocyclodesmus angustipes*	HaA	M	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Paradoxosomatidae	*Orthomorpha coarctata*	OrC	L	SLCs-, SLCs+, AE, G
Gastropoda	Helicinidae	*Helicina guadeloupensis*	HeG	M	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Pleurodontidae	*Pleurodonte guadeloupensis*	PlG	XL	SLCs-, SLCs+, AE, G
	Subulinidae	*Subulina octona*	SuO	M	SLCs-, SLCs+, AE, G
Clitellata	Megascolescidae	*Perionyx excavatus*	PeE	L	SLCs+, G
	Acanthorilidae	*Dichogaster balaui*	DiB	L	SLCs+, G
	Eudrilidae	*Eudrilus eugenieae*	EuE	L	SLCs+, G
	Rhinodrilidae	*Pontoscolex corethrurus*	PoC	L	SLCs+, G

Experimental set up

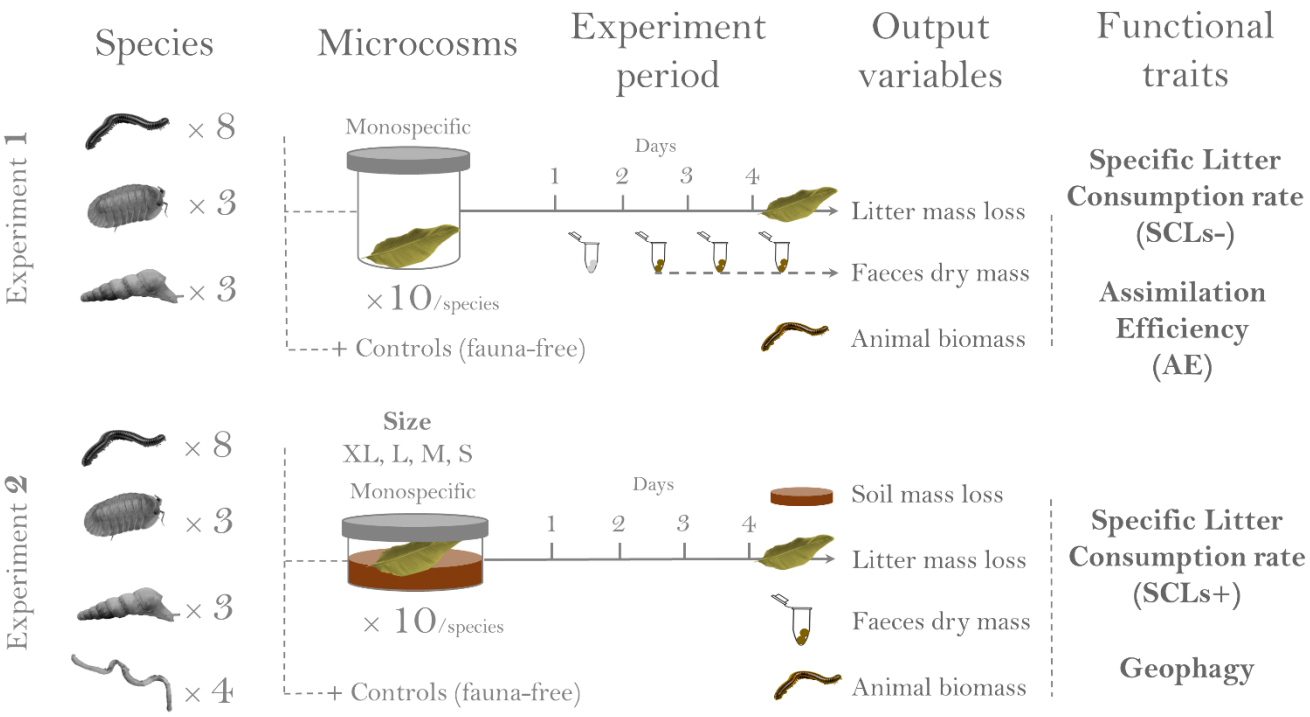


Figure 1: Experimental design for functional traits measurement, describing the number of species used, the composition of the microcosms and the output variables measured.

To test for these hypotheses, we conducted two different monospecific microcosm experiments (Figure 1). The 1st experiment aimed at measuring Assimilation Efficiency (AE) and Specific Litter Consumption rate in absence of soil (SLCs-). 15 species were investigated (Table 2), earthworms' species could not be included in this experimentation as they require soil to survive (this was confirmed by preliminary test). The 2nd experiment aimed at measuring the proportion of soil in animal diet (hereafter designated by geophagy) and Specific Litter consumption with the presence of soil (SLCs+). All taxa could be investigated in this second experiment (Table 2). Both experimentations were conducted in the laboratory of the Caribbean agro-environmental campus (CAEC), a CIRAD research station located in Le Lamentin in Martinique (14°37'N, 60°58'E). All experiments were conducted in climate chambers regulating temperature at 25°C (which is close the mean annual temperature in Martinique (i.e. 26°C at the location of the research station). Experimentations were run between Monday and Friday (4 days) and microcosms were always set up with one individual (excepting control without animal).

Experiment 1

We excluded earthworms from this experimental design since they didn't survive in the microcosms without soil during preliminary tests. The microcosms used for SLCs- and AE measurements were non-hermetic polystyrene transparent cylindrical pots of 5.8 cm width and 8 cm height. In each microcosm, litter was initially weighted (≈1g of dry litter representing a non-limiting quantity of food), moistened with total immersion in distilled water for 2 hours, and dried in absorbent paper to avoid small animals to drown in large drops of water on the leaves. The individuals were weighed before being introduced into their microcosms. An additional 20 microcosms without macrofauna were used as controls to estimate the microbial decomposition of litter. They were in the same experimental conditions as macrofauna microcosms (i.e. kept in climate chamber at 25°C). The experiment lasted 4 days, on each day, the faecal pellets were collected and placed in an oven at 60°C for 48h to stop the microbial activity. We made sure to open each control microcosms daily the same time it takes to collect the faecal pellets of one macrofauna microcosm, in order to keep ambient moisture as similar in control microcosms as in macrofauna microcosms. The faecal pellets from the first day were discarded as they could contain food consumed by macrofauna before the experiment. At the end of the experiment (day 4), the macrofauna were individually weighed, the litter was carefully brought out from the microcosms, placed in small coded paper bags, dried at 60°C for 48 h, and weighed to measure the final leaf litter dry mass, and the daily collected faecal pellets were weighed for each species after oven-drying at 60 °C for 48 h. Ten repetitions of measurements were made on each of the 15 species studied in this experiment (Table 2), which led to a total number of microcosms with a fauna of 150.

The consumption was measured gravimetrically as the difference between the initial and final mass corrected for litter decomposition due to leaching and microorganisms (from control microcosms). The mass loss of litter from the controls (D) was estimated as (1):

$$D = \frac{M'_i - M'_f}{M'_i} \qquad (1)$$

Where M'_i and M'_f are the initial and final dry mass of control litter, respectively. We calculated the mean proportion of control litter mass loss separately from the microcosms with only litter the microcosm with litter and soil to calculate litter consumption by macrofauna (in presence and absence of soil respectively). The macrofauna litter consumption in absence of soil (LC_{s-}) was expressed in mg and estimated using the formulae (2) from (David, 1998):

$$LC = \frac{M_i - M_i \times D - M_f}{\sqrt{1 - D}} \qquad (2)$$

Where M_i and M_f are the initial and final dry masses of litter in macrofauna microcosms. The specific litter consumption rate (SLC mg/g/day) in absence soil (SLC_{s-}) was then expressed per unit of animal biomass (g); which was assessed by the mean of initial and final biomass of each individual, and per unit of time (day). Assimilation efficiency (AE %) was calculated as the relative difference between the litter consumption rate and the dry mass of the daily collected faecal pellets (Formulae 3). As we discarded the faecal pellets produced on the first day, AE was calculated with a LC estimated for 3 days only.

$$AE = \frac{\frac{LC_{s-}}{4} \times 3 - M_{faecal\ pellets}}{\frac{LC_{s-}}{4} \times 3} \times 100 \qquad (3)$$

Experiment 2

The microcosms used for Geophagy and SLCs+ measurement were polystyrene petri dishes. This container was selected to facilitate the sorting of faecal pellets when it is deposited on and mixed with soil. We used four different sizes of petri dishes to be proportional to the size of the macrofauna species (Table 2). the largest boxes were 14 cm width by 1.7 cm height (XL), the second largest boxes were 9 cm width by 1.2 cm height (L), the medium size boxes (M) were 5.5 cm width by 1.2 cm height and the smallest boxes (S) measured 3.6 cm width 1 cm height. We used 10 microcosms for each species, the size of the box used for each species is shown in Table 2. Soil was introduced in the boxes, weighed, and water gently spayed to reach 60% of moisture. Litter and animals were introduced in the same way as experiment 1.

The experiment lasted 4 days, the faecal pellets were only removed on the last day as it requires destructuring the soil layer to collect the buried faeces. Additional macrofauna-free microcosms for each petri box size were used as controls (6 XL, 12 L, 9 M and 6 S controls). The latter were kept under the same experimental conditions as macrofauna microcosms. At the end of the experiment (day 4), each macrofauna individual was weighed. Litter, faeces and soil were carefully brought out from the microcosms, separated and placed in small coded paper bags, dried at 60°C for 48 h, and weighed to measure their final dry mass. Ten repetitions of measurements were made on each of the 19 species studied in this experiment (Table 2), which led to a total number of microcosms with a fauna of 190.

Specific Litter consumption with the presence of soil (SLC+) was calculated as in experiment 1. Then, in order to account for the relative importance of soil in the diet of different macrofauna species, we intended to develop an index that provides information on the proportion of soil in the total amount of food ingested (Geophagy rate). This is why we propose to use the following formula which simply corresponds to the percentage of soil in the total food intake based on the Specific Consumptions of each food (Formulae 4):

$$G = \frac{SSC}{SLC_{s+} + SSC} \times 100 \qquad (4)$$

Where G is Geophagy rate and SSC is the Specific Soil Consumption measured in the same way as litter consumption; following formulae 1.

Statistical analysis

Since specific litter consumption rate (SLCs- and SLCs+) and fresh biomass are variables measured on the same individuals SMA were used to fit relationship and test for slopes, using the "SMATR" package (Warton et al., 2012). The differences between SLCs- and SLCs+ among the different species were tested using two-way ANOVA (factors presence/absence of soil and identity of macrofauna species). Comparisons of SLCs-, SLCs+, Geophagy and Assimilation Efficiency (AE) between different taxonomic classes and between different species were conducted using one-way ANOVA followed by post-hoc Tukey test from the package TukeyC (Faria et al., 2021). For all analyses, SLCs- and SLCs+ data were log transformed to achieve normality. All statistical analyses were performed using R v4.2.0 (R core team, 2020) and its RStudio environment (RStudio Team, 2022).

RESULTS

During the 4 days of the experiments, the mortality rate in the microcosms with litter only was 17% and the mortality rate in the microcosms with litter and soil was 14%. Most of the dead animals belonged to the three species *H. angustipes*, *C. murina* and *Trichorhina sp.* whose mortality was particularly high in the microcosms without soil.

Link between fresh biomass and specific litter consumption

Specific litter consumption measured in microcosms with only litter (SLCs-) decreased significantly with macrofauna fresh biomass, with an intensity depending on the taxa considered (Figure 2, Table 3).

Indeed, diplopods, isopods and gastropods showed significant differences in slopes, with gastropods having the highest slope followed with isopods, and diplopods having the lowest slope (slope = -0.85, -0.73 and -0.51 respectively, $p < 0.01$). For diplopods, *G. marmoreus* had the highest mean SLCs- and *H. angustipes* had the lowest mean SLCs- with 318 ± 75 and 12 ± 4 mg/g/day respectively. For isopods, *Trichorina sp.* had the highest mean SLCs- and *C. murina* had the lowest mean SLCs- with 383 ± 80 and 65 ± 12 mg/g/day respectively. For gastropods, *S. octona* had the highest SLCs- and *P. guadeloupensis* had the lowest mean SLCs-with 383 ± 80 and 7 ± 1 mg/g/day respectively. However, Specific litter consumption measured in microcosms with litter and soil (SLCs+) decreased significantly with fresh biomass only for isopods and earthworms ($P < 0.001$ and $p < 0.05$ respectively, Figure 2, Table 3), while relationships were not significant for diplopods and gastropods ($P > 0.05$).

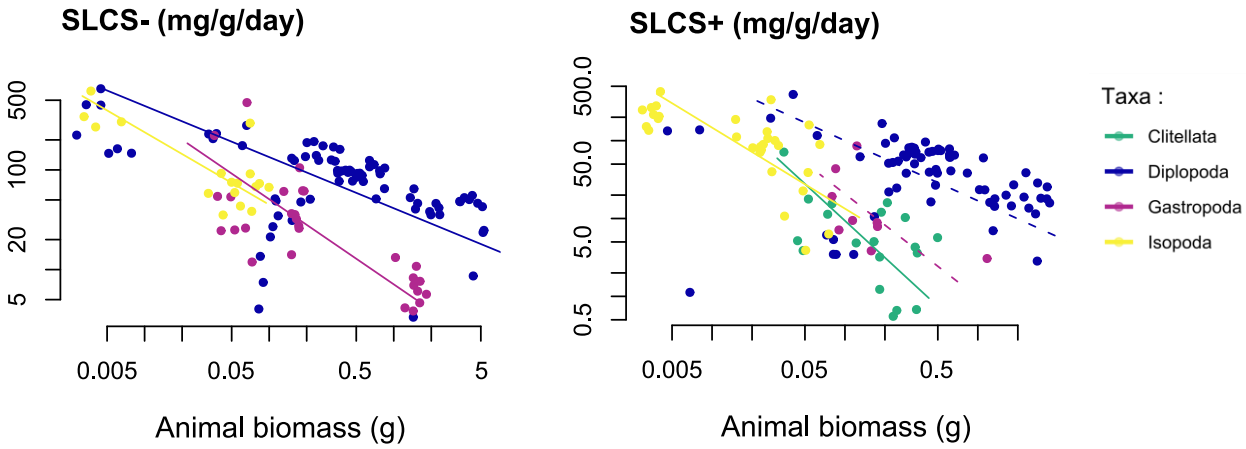


Figure 2: SMA relationships between specific litter consumption rates and macrofauna fresh biomass (g). SLCs- is for specific litter consumption in microcosms with only litter (earthworms were not included), and SLCs+ is for specific litter consumption in microcosms with litter and soil. Full lines and dashed lines indicate respectively significant and non-significant relationships. Dots indicate macrofauna individuals. The x and y axis are log transformed to visualize small values.

Table 3: Summary of sma analysis of Specific Litter Consumption rate (SLCs- and SLCs+) according to macrofauna fresh biomass and the taxonomic class of species. Significant values are written in bold.

	SLCs-			SLCs+		
	Slope	**R^2**	**P value**	**Slope**	**R^2**	**P value**
Diplopoda	-0.51	0.25	**< 0.001**	-0.77	0.03	0.18
Isopoda	-0.73	0.62	**< 0.001**	-1.04	0.44	**< 0.001**
Gastropoda	-0.85	0.59	**< 0.001**	-1.33	0.32	0.11
Clitellata	--	--	--	-1.57	0.27	**< 0.05**
P value	**< 0.01**	--	--	**< 0.05**	--	--

Effect of soil presence on litter consumption

Specific litter consumption was significantly affected by the presence of soil in the microcosms ($F = 30.1$, $P < 0.001$), by macrofauna species ($F = 25.9$, $P < 0.001$) and by the interaction of the presence of soil in the microcosms and species ($F = 2.5$, $P < 0.01$). Indeed, for almost all species SLCs- was higher than SLCs+, except for *C. murina* and *O. coarctata* whom specific litter consumption was 43% and 4% lower when they had only litter (Figure 3, Table 4). *G. marmoreus* had the highest difference between specific litter consumption rates as SLCs- was 91% higher than SLCs+ (318 ± 75 and 30 ± 34 mg/g/day respectively) and *N. geayi* had the lowest difference between specific litter consumption rates (73 ± 14 mg/g/day for SLCs-compared to 57 ± 14 mg/g/day for SLCs+). In addition, as we couldn't measure SLCs- for the four earthworm species (since they didn't survive in the microcosms without soil during preliminary tests), our results show that the earthworm *D. bolaui* consumed litter with a rate of 14 ± 7 mg/g/day. The latter is statistically close to SLCs+ of the two gastropods *H. guadeloupensis* and *S. octona* and the two diplopods *Orthoporus sp1* and *Orthoporus sp2* (Table 4). In contrast *P. Guadeloupensis* didn't consume litter when soil was added in the microcosms.

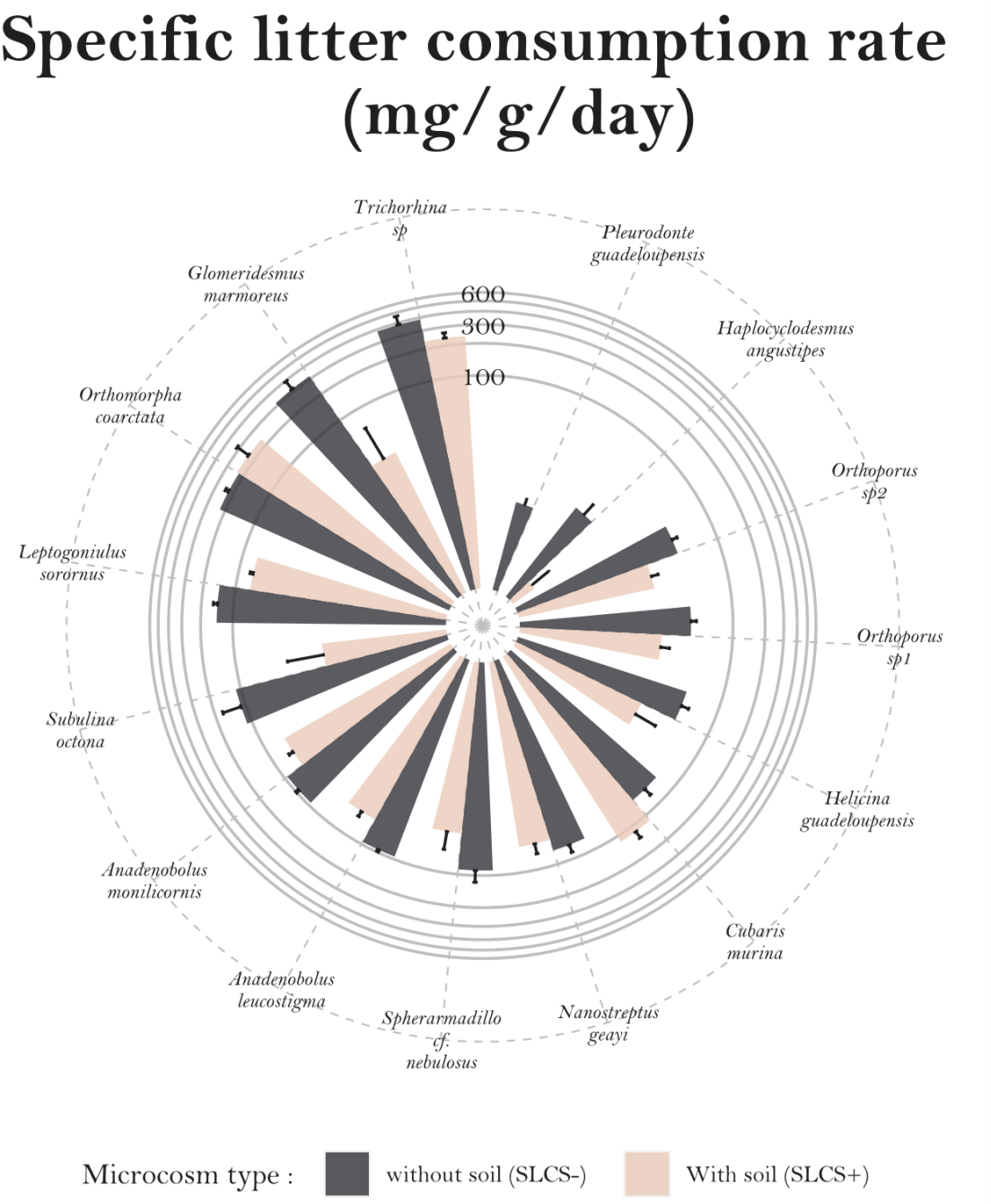


Figure 3: Specific Litter Consumption rate (SLCs- and SLCs+) for each macrofauna species. The columns indicate the mean of SLC and errobars indicate the standard error. The y axis is log transformed to visualize small values.

Geophagy of macrofauna

Moreover, we found that all species had a geophagy rate above 38 % (Figure 4). Taxonomic class had a significant effect on geophagy, especially for earthowrms ($F = 33.8$, $p < 0.001$). Earthworms generally had the highest mean geophagy rate (*i.e.* 100.2 ± 0.4 %), followed by gastropods (*i.e.* 94.7 ± 5.7 %) , isopods (*i.e.* 83.6 ± 2.1 %) and diplopods (*i.e.* 66.0 ± 2.7 %, Table 4). Species belonging to diplopods, gastropods and isopods followed a gradient of geophagy as is it shown with the tukey test ($F = 27.5$, $P < 0.001$, Table 4).

The nine diplopod species geophagy ranged from 38.0 ± 6.3 % for *A. leucostigma* to 95.5 ± 2.7 % for *H. angustipes*. The three gastropods species geophagy was scattered along the gradient, as *H. guadeloupensis* had a geophagy rate of 78.0 ± 8.3 %, *S. octona* had a geophagy rate of 87.3 ± 19.5 % and *P. guadeloupensis* had the highest geophagy rate of all species of this study; 109.9 ± 4.1 %. In contrast, the three isopod species had significantly close geophagy rates ranging from 79.8 ± 2.8 % for *C. murina*, to 86.7 ± 1.5 % for *Trichorhina sp.* (Table 4).

Assimilation efficiencies of macrofauna

Taxonomic class had a significant effect on AE ($F = 56.7$, $p < 0.001$). In general, Diplopods had significantly lower mean AEs; 18.2 ± 2.8 %, compared to gastropods and isopods. The two latter had non-significantly different mean AEs; 70.6 ± 4.8 % and 70.0 ± 7.8 % respectively. In addition, AE was also significantly affected by macrofauna species ($F = 19.1$, $p < 0.001$, Figure 5). Mean diplopod AEs ranged from 4.9 ± 2.7 % for *A. monilicornis* to 42.9 ± 19.9 % for *H. angustipes*. Gastropods and isopods had high mean AEs ranging between 36 ± 17 % corresponding to *Trichorhina sp* and 88 ± 2 % corresponding to the gastropod *H. guadeloupensis* (Table 4).

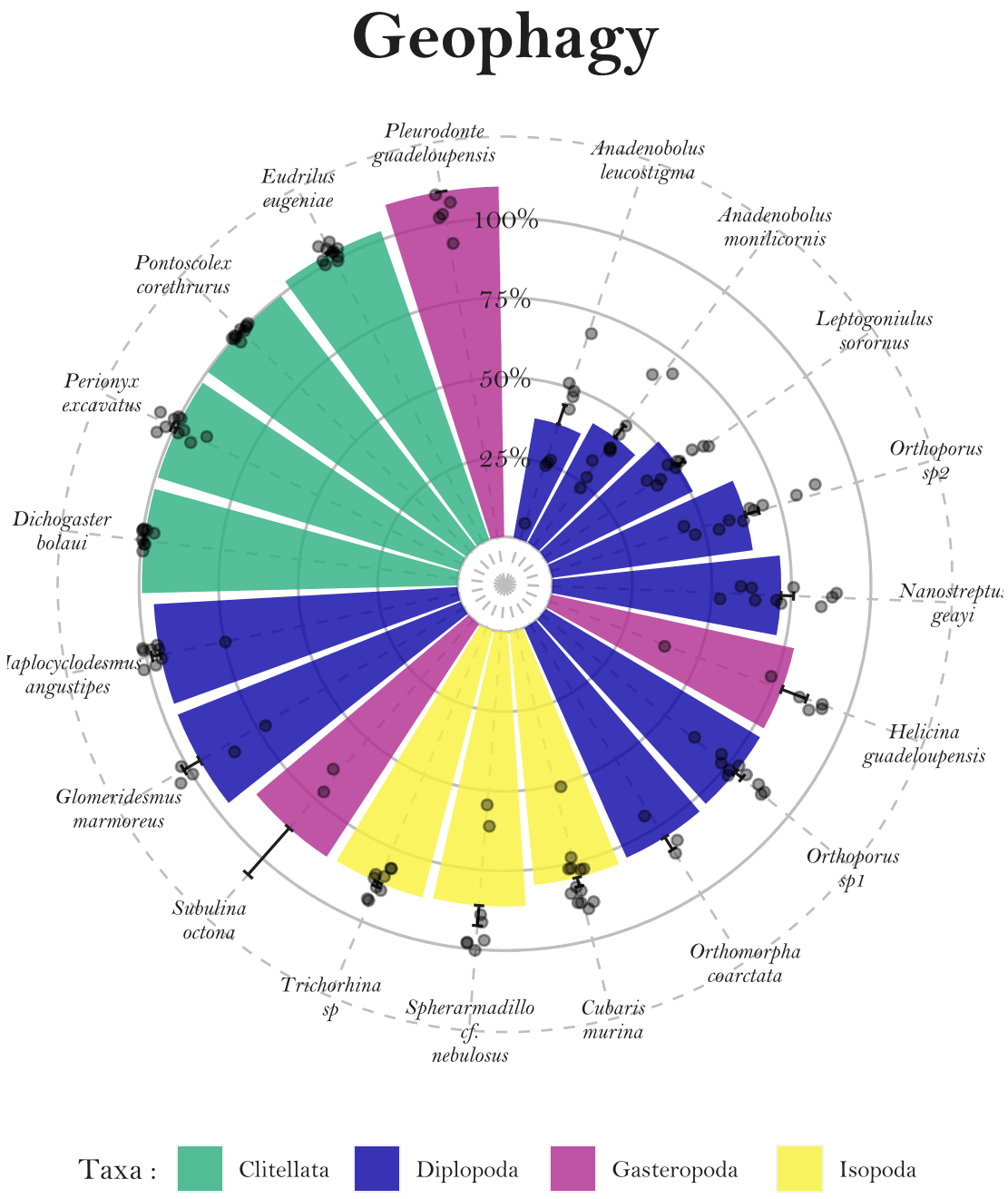


Figure 4: Geophagy rate of each macrofauna species. The columns indicate the mean of geophagy and error bars indicate the standard error.

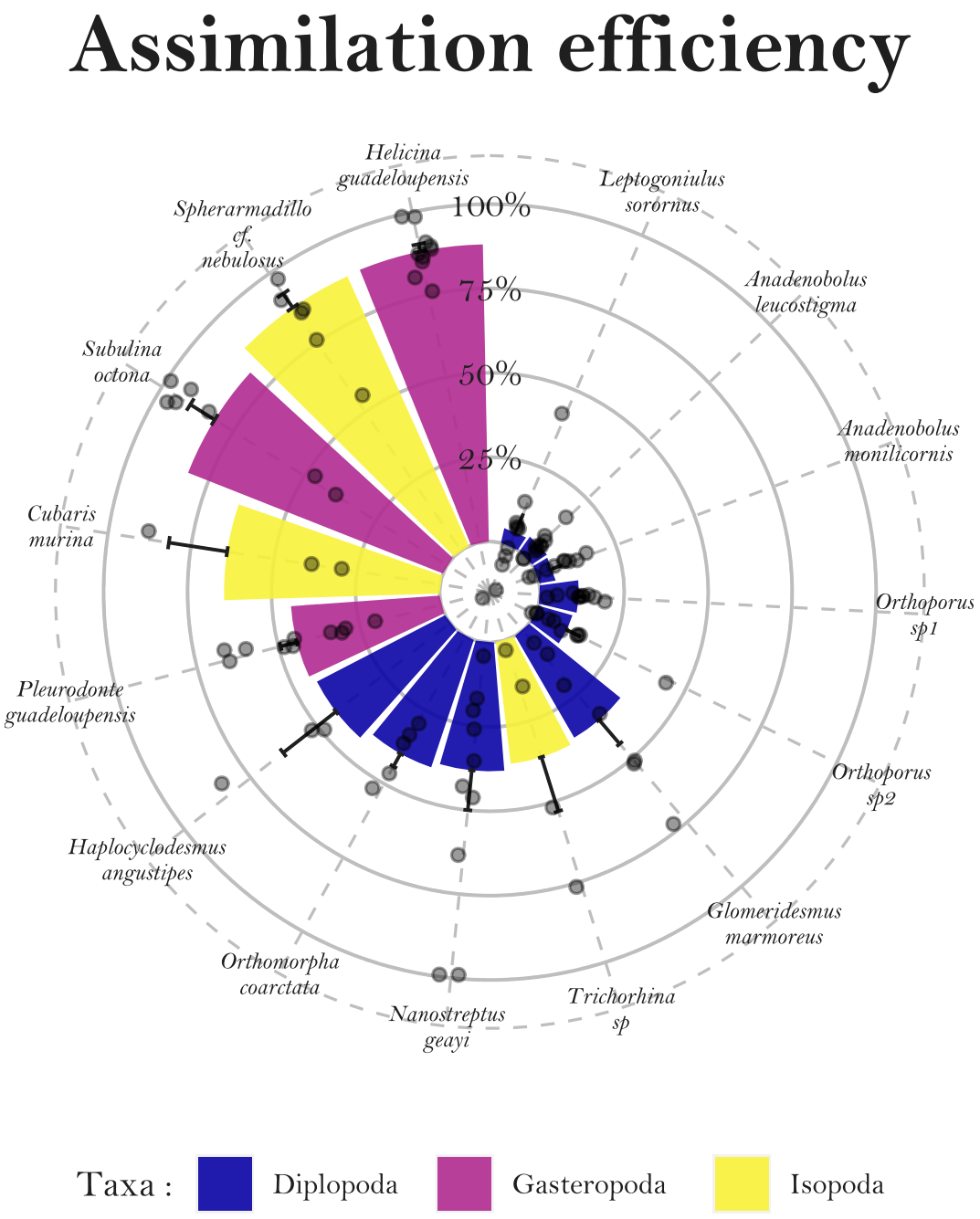


Figure 5: Assimilation Efficiency of each macrofauna species. the columns indicate the mean of geophagy and error bars indicate the standard error.

Table 4: Summary of decomposer macrofauna taxonomic class and species trait values (mean ± SE). SLCs- for Specific Litter Consumption rate in the absence of soil, AE for Assimilation Efficiency, SLCs+ for specific Litter Consumption rate in the presence of soil. Upper case letters and lowercase letters indicate significant differences between taxa (in the gray line) and between species after Tukey post-hoc test, respectively.

Taxa	species	SLCs-	AE	SLCs+	Geophagy
Diplopoda		107.8 ± 11.9^{AB}	18.2 ± 2.8^{B}	48.4 ± 6.6^{B}	66.0 ± 2.7^{C}
	Anadenobolus leucostigma	94.3 ± 4.3^{bcd}	5.3 ± 1.6^{d}	54.7 ± 7.0^{bcde}	38.0 ± 6.3^{h}
	Anadenobolus monilicornis	93.5 ± 6.9^{bcd}	4.9 ± 2.7^{d}	62.2 ± 6.7^{bcd}	42.7 ± 4.7^{h}
	Glomeridesmus marmoreus	318.5 ± 75.2^{a}	34.9 ± 9.4^{cde}	29.9 ± 34.3^{cde}	95.7 ± 5.8^{abcd}
	Haplocyclodesmus angustipes	11.6 ± 3.8^{cd}	42.9 ± 19.9^{bcd}	1.8 ± 1.1^{de}	95.5 ± 2.7^{abcd}
	Leptogoniulus sorornus	141.4 ± 13.3^{bc}	4.4 ± 5.4^{d}	72.7 ± 5.1^{bc}	50.9 ± 2.4^{gh}
	Nanostreptus geayi	73.8 ± 13.6^{cd}	38.1 ± 11.9^{cde}	57.4 ± 14.2^{bcde}	71.8 ± 4.0^{ef}
	Orthomorpha coarctata	224.1 ± 17.1^{ab}	39.8 ± 4.3^{cd}	234.4 ± 82.1^{a}	79.0 ± 4.6^{bcdef}
	Orthoporus sp1	40.4 ± 5.0^{cd}	11.5 ± 1.6^{de}	21.6 ± 4.5^{cde}	78.4 ± 2.7^{def}
	Orthoporus sp2	40.1 ± 4.9^{cd}	10.5 ± 4.2^{de}	20.0 ± 3.2^{cde}	63.6 ± 4.3^{eg}
Gastropoda		50.8 ± 17.7^{B}	70.6 ± 4.8^{A}	8.4 ± 5.8^{BC}	94.7 ± 5.7^{AB}
	Helicina guadeloupensis	46.1 ± 8.4^{cd}	88.1 ± 2.2^{a}	20.5 ± 13.1^{cde}	78.0 ± 8.3^{cdef}
	Pleurodonte guadeloupensis	7.1 ± 1.0^{d}	44.4 ± 5.0^{c}	-3.1 ± 1.3^{e}	109.9 ± 4.1^{a}
	Subulina octona	111.3 ± 57.0^{bcd}	81.5 ± 8.6^{ab}	14.9 ± 17.9^{cde}	87.3 ± 19.5^{abcde}
Isopoda		153.1 ± 38.6^{B}	70.0 ± 7.8^{A}	131.8 ± 19.0^{A}	83.6 ± 2.1^{B}
	Cubaris murina	65.3 ± 12.2^{bcd}	64.1 ± 17.6^{abc}	115.3 ± 20.7^{b}	79.8 ± 2.8^{def}
	Spherarmadillo cf. nebulosus	89.8 ± 26.1^{bcd}	87.7 ± 5.0^{a}	41.3 ± 19.8^{cde}	86.2 ± 6.4^{bcdef}
	Trichorhina sp	383.3 ± 79.6^{a}	36.3 ± 16.8^{cde}	236.0 ± 28.8^{a}	86.7 ± 1.5^{bcdef}
Clitellata		--	--	2.1 ± 2.2^{C}	100.2 ± 0.4^{A}
	Dichogaster bolaui	--	--	14.2 ± 7.5^{cde}	99.1 ± 0.4^{abc}
	Eudrilus eugeniae	--	--	-7.3 ± 2.1^{e}	102.6 ± 0.7^{ab}
	Perionyx excavatus	--	--	1.4 ± 2.5^{de}	99.2 ± 1.6^{abc}
	Pontoscolex corethrurus	--	--	1.4 ± 1.5^{de}	99.7 ± 0.3^{abc}

DISCUSSION

Our wide-ranging study with 19 decomposer macrofauna species representing the four taxonomic classes (i.e. diplopods, isopods, gastropods and earthworms), revealed significant differences between specific feeding performances, promoting a gradient approach rather than the *a priori* categorical functional classification.

Species biomass explains litter consumption rates, but depends on the taxa considered and soil availability

We found a significant relationship between specific litter consumption rates in the absence of soil and macrofauna fresh biomass for the three taxa (i.e. diplopods, isopods and gastropods). Recent studies have also found this same negative relationship between litter consumption rate and body mass. Astor et al. (2015) have found that snail (gastropods) litter consumption rates was significantly related to their body mass, and that independently to litter quality (Astor et al., 2015). Ganault et al. (2022) also showed a significant negative relationship between isopods and diplopods body mass and their litter consumption rate (Ganault et al., 2022). However, none of these studies, compared this relationship between large range of species belonging to contrasted taxa. Here, we have shown that the consumption rate - body mass relationship has a different slope depending on the taxa considered; with gastropods and isopods having the highest slope, and diplopods having the lowest slope. More concretely, this result points out that within our species, the biggest isopod *S. nebulosus* with an average biomass of 50 mg, and the diplopod *A. monilicornis* with an average biomass of 548 mg (10 times bigger than *S. nebulosus*) have similar specific litter consumption rate (89.8 ± 26.1 and 93.5 ± 6.9 mg/g/day respectively, see Table 3). This finding thus, refutes taking only animal biomass independently to taxa, as a proxy for specific litter consumption rates as suggested by (Ganault et al., 2022). However, our results point to the metabolic scaling theory. The latter suggests that the metabolic rate of organisms governs most ecological processes. It generally advocates that metabolic rates per unit of mass increase when animals have small biomasses (Brown, J. H. et al., 2004; Jochum et al., 2021; Ott et al., 2012). In addition, this theory takes into account in its metabolic rate calculations, in addition to body mass, the taxon-specific normalization constant (Gillooly et al., 2001; Meehan, 2006a), which suggests that metabolic rates are depends also on the taxa considered. On the other hand, we found that, when adding soil in the microcosms, the relationship between specific litter consumption rate and macrofauna fresh biomass was significant only for earthworms and isopods, and not significant for diplopods and gastropods. This

finding suggests that specific litter consumption rate - body mass relationship depends also on soil availability; which again complexifies the suggestion to take body mass as proxy for specific litter consumption rate measurements. This shows that litter consumption by soil macrofauna is highly dependent on the environmental context and can be subject to multiple factors, limiting approaches that extrapolate consumption data outside their specific study context. Therefore, it seems necessary to collect more standardized data on litter consumption by fauna, especially in tropical ecosystems.

Decomposer macrofauna compensatory feeding on litter in the absence of soil proves plasticity in their consumption

Our results showed that specific litter consumption was significantly affected by the presence of soil, as it was generally higher in the absence of soil. These results are consistent with David et al. (2002), finding a significant higher consumption rate in the absence of soil of the diplopod *Glomeris marginata* compared to when soil was present in the microcosms (David and Gillon, 2002). These results suggest that decomposer macrofauna have a compensatory feeding behavior, meaning that they have up-regulated their consumption rate in the absence of soil by consuming more banana leaf litter to balance their need to nutritional elements (Hillebrand et al., 2014; Jochum et al., 2017; Lee et al., 2004), which is the case for the two minerals Calcium and Phosphorus that had higher concentrations in soil than in banana leaf litter (Table 2). These nutrient elements are important elements for the structuring of their body tissues (Ott et al., 2012). Indeed, a field study have found significant positive correlations between leaf litter calcium and macrofauna biomass and abundance (Sayad et al., 2012). This finding suggests the need of macrofauna for this nutrient element, and the compensatory feeding behavior they can have on soil when litter is poor in calcium. However, the isopod *C. murina* is the only species of this studies which SLCs- was lower than SLCs+. *C. Murina* had also a high mortality rate when soil was absent from the microcosms, which suggests that the experimental conditions were not suitable for this isopod species and explains their lower specific consumption rate in the microcosms without soil. Moreover, from a methodical point of view, this result is particularly important to point out that specific litter consumption rate measurement varies not only depending on litter type and quality (Ardestani et al., 2020; Astor et al., 2015; David et al., 2001; Ganault et al., 2022; Hattenschwiler et al., 1999) but also with the presence of soil, and suggest taking soil availability into account in forthcoming measurements.

Geophagy gradient kicks diplopods, isopods and gastropods out from their "litter transformers" category

Diplopods, isopods and gastropods have long been categorized as 'litter transformers' (Lavelle, 1996), and earthworms as 'ecosystem engineers' (Coggan et al., 2018; Jones et al., 1994; Lavelle, 1996). This categorization is used as a proxy of the expected soil functions of these taxa (Bottinelli et al., 2015; Bottinelli and Capowiez, 2021). However, this approach neglects the variability within these groups which could result in missing some differences in species regarding the feeding strategies having important impact on soil processes as soil structuring and bioturbation. To help placing decomposer macrofauna on a continuous trait space, we measured for the first time Geophagy rates for a large spectrum of species from the four taxa, diplopods, isopods, gastropods and earthworms. Geophagy have already been documented in many invertebrate species such as butterflies, isopods and gastropods (Diamond, 1999; Kaneko, 1999; Speiser and Rowell-Rahier, 1991), and was thought to be rare for diplopods (HOPKIN and READ, 1992). However, to the best of our knowledge it was never quantified and compared to earthworm's geophagy. In this study, we found that all species consumed soil with a geophagy rate of over 38%. Earthworms generally had the highest mean geophagy rate (i.e. 100.2 ± 0.4 %), followed by gastropods (i.e. 94.7 ± 5.7 %), isopods (i.e. 83.6 ± 2.1 %) and diplopods (i.e. 66.0 ± 2.7 %, Table 3). All species were scattered along the geophagy gradient. Toyota et al. (2006) and Kaneko et al. (1996) have also demonstrated the mixed-feeding on litter and soil for the japaneese polydesme diplopod *Parafontaria laminate* (Kaneko, 1999; Toyota et al., 2006). In our study, we also integrated a polydesme *O. corarctata* which geophagy rate was 79.0 ± 4.6 %. Moreover, based on our observations in microcosms, most of the species have 'ploughed' the soil; which initially formed a compact and uniform layer. These findings and observations suggest that taxa which were categorized as litter transformers can also be ecosystem engineers, to some degree, and contribute to soil bioturbation. (Diamond, 1999) in his article "Dirty eating for healthy living", suggests that the possible reasons for geophagy for animals, is that soil can provide minerals that compensate the nutrient-poor banana leaf litter as seen above, and soil can also help grind the consumed litter. Indeed, Dangerfield (1993) have found a lower retention time (time between ingestion and excretion), when the diplopod *Alloporus uncinatus* ingested a mixture of mineral soil and leaf litter (Dangerfield, 1993). This finding suggests the facilitative physical effect of soil consumption on digestion for soil macrofauna.

Isopods and gastropods are Assimilation Efficiency champions, but diplopods are not that lame

We found, as expected, that gastropods and isopods have significantly higher assimilation efficiencies (70.6 ± 4.8 % and 70.0 ± 7.8 % respectively) than diplopods; 18.2 ± 2.8 %. The gastropod *H. guadeloupensis* and the isopod *S. cf. nebulosus* had the highest assimilation efficiency of 88.1 ± 2.2 % and 87.7 ± 5.0 %. These results are consistent with other studies finding high assimilation efficiencies for gastropods (≈ 70%) (Jennings and Barkham, 1979) and high assimilation efficiencies for isopods, 42-78 % for *Porcellio dilatatus* (Sousa et al., 1998), 41-87 % for *Porcellionides pruinosus* (Loureiro et al., 2006), 64 % for *Burmoniscus ocellatus* (Dudgeon et al., 1990). This high assimilation efficiency values results in the capacity of these species to degrade plant cell molecules and thus mineralize organic matter (Griffiths et al., 2021). (Chang and Lai, 2018) have compared the presence of genes encoding cellulase and hemicellulase for a set of organisms across animals' taxa, and found that isopods (11 genes) followed by gastropods (10 genes) are the taxa with the closest number of genes to bacteria and fungi (14 genes) among all the other animal taxa. However, myriapods have comparable amount of gene, encoding for cellulase and hemicellulase, to vertebrates (4 genes for both). Yet, the nine diplopods of this study had low assimilation efficiencies compared to gatsropods and isopods, still, they were scattered along a broad gradient ranging from 4.9 ± 2.7 % for *A. monilicornis* to 42.9 ± 9.4 % for *H. angustipes*. These results are consistent with (M. Ardestani et al., 2019) finding comparable assimilation efficiencies for two diplopods *Epibolus pulchripes* and *Glomeris hexastida;* 53.3% and 40.5% respectively. These high assimilation efficiencies suggest the important direct effect of diplopods, isopods and gastropods on carbon mineralization, as a small proportion (≈ 17 %) of the organic matter assimilated is canalized into production of body tissue, and an important proportion (≈ 83 %) is metabolized and goes to the atmosphere by respiration (David, 2014; Hassall et al., 1987). Furthermore, in this study we measured assimilation efficiencies in microcosms without soil. It would be very interesting to measure the assimilation efficiency of a mixed diet containing soil and litter. In this study we measured assimilation efficiencies in microcosms in the absence of soil; with litter only, because methodically it was not possible to collect the faecal pellets daily from the microcosms as it would disturb the soil (measuring geophagy in a gravimetric way, required not to manipulate soil during the experiment to avoid losing soil particles). For future researches, it is thus extremely relevant to compare assimilation efficiencies with absence and with presence of soil, to understand if the possible reason of Geophagy is to grind food, does it enhance assimilation efficiencies?

CONCLUSION

This study is one of the first to highlight the need of considering a wide spectrum of macrofauna decomposer species to support gradient thinking rather than categorization; which is particularly important for a better understanding of soil processes. By quantifying for the first time Geophagy rate on 19 species including diplopods, isopods gastropods and earthworms, we come with clear evidence that all species consume soil with higher rates than expected. This result suggest that diplopods, isopods and gastropods are not only 'litter transformers' but can also structure soil as it is known for earthworms. Interestingly, we found that decomposer macrofauna compensate for their consumption by having a higher specific litter consumption when there's no soil available. Moreover, we show that there is a general relationship between Specific Litter Consumption and macrofauna fresh biomass, however it depends on the taxa considered and soil availability, which makes considering macrofauna biomass as a proxy very questionable. And finally, we show clearly that assimilation efficiencies for gastropods and isopods are generally higher than those for diplopods, but still diplopods assimilation efficiencies are scattered along a broad gradient ranging from ≈ 5% to ≈ 43 %. This suggests the important direct effect of diplopods, isopods and gastropods on organic matter mineralization.

***

UN TRAIT SUPPLEMENTAIRE : SURFACE SPECIFIQUE DES BOULETTES FECALES (SFA)

La mesure de la Surface Spécifique des boulettes Fécales (SFA, $mm^2. g^{-1}$), pour les 19 espèces étudiées dans ce chapitre, a été réalisée selon le protocole (Joly et al., 2020). Pour chaque espèce, nous avons sélectionné trois individus. Pour chaque individu, nous avons sélectionné 8 boulettes fécales (Figure 35) issues de l'expérience 1 (microcosme sans sol). Les boulettes fécales ont été séchées à 60 °C dans une étuve pendant 48h et pesées pour la mesure de la masse sèche (g). Ensuite, en utilisant une loupe binoculaire (Zeiss) couplée à un système d'analyse d'images (Deltapix) préalablement calibré, nous avons pris des photos des boulettes fécales alignées dans une boîte de pétri en verre (Photo ci-dessous, faeces de l'isopode *Cubaris murina*). Ensuite, à partir d'un traitement binaire des couleurs de l'image sur le logiciel ImageJ®, nous avons pu déterminer la surface des boulettes fécales (mm^2).



Figure 35 : Photo des boulettes fécales de l'isopode *C. murina* pour déterminer la surface spécifique (SFA), prise avec une loupe binoculaire (Zeiss) couplée à un système d'analyse d'images (Deltapix), pour déterminer la SFA

APRES-PROPOS

Dans ce chapitre, nous avons caractérisé les stratégies alimentaires de 19 espèces détritivores. Certaines espèces montraient des stratégies similaires et certaines autres étaient très dissimilaires fonctionnellement. L'Analyse des Composantes Principales présentée ci-dessous, construite sur la base des 6 traits mesurés, montre la répartition de ces espèces (Figure 36).

Dans le prochain chapitre, nous allons nous intéresser à la dissimilarité fonctionnelle, en considérant que plus elle est importante dans un assemblage d'espèces, plus les espèces ont de chance d'avoir des interactions positives, de complémentarité, sur le processus de décomposition.

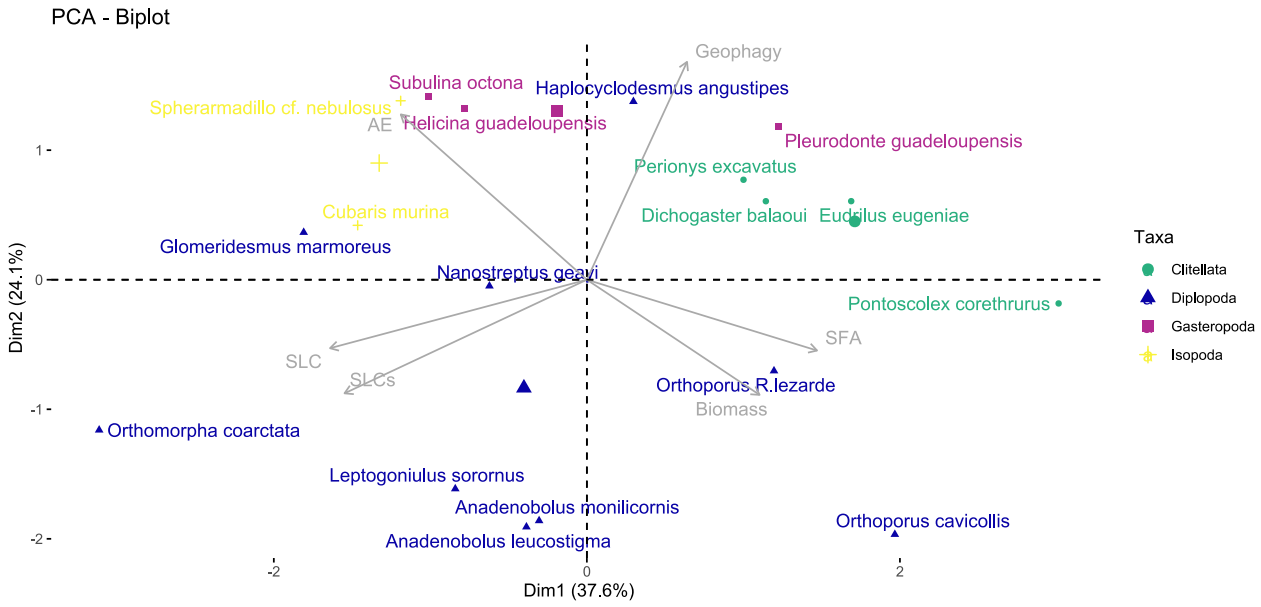


Figure 36 : Analyse des Composantes Principales (ACP) construite sur la base des six traits mesurés dans ce chapitre (représentés par les vecteurs gris) montrant la répartition des espèces détritivores étudiées.

CHAPITRE V : EFFET DES COMMUNAUTES D'INVERTEBRES DU SOL SUR LA DECOMPOSITION ET LA CROISSANCE DU BANANIER



Figure 37 : De la collecte des espèces, récupération du sol, plantation des bananiers vitroplants, à la mise en serre. Un travail d'équipe !

AVANT-PROPOS

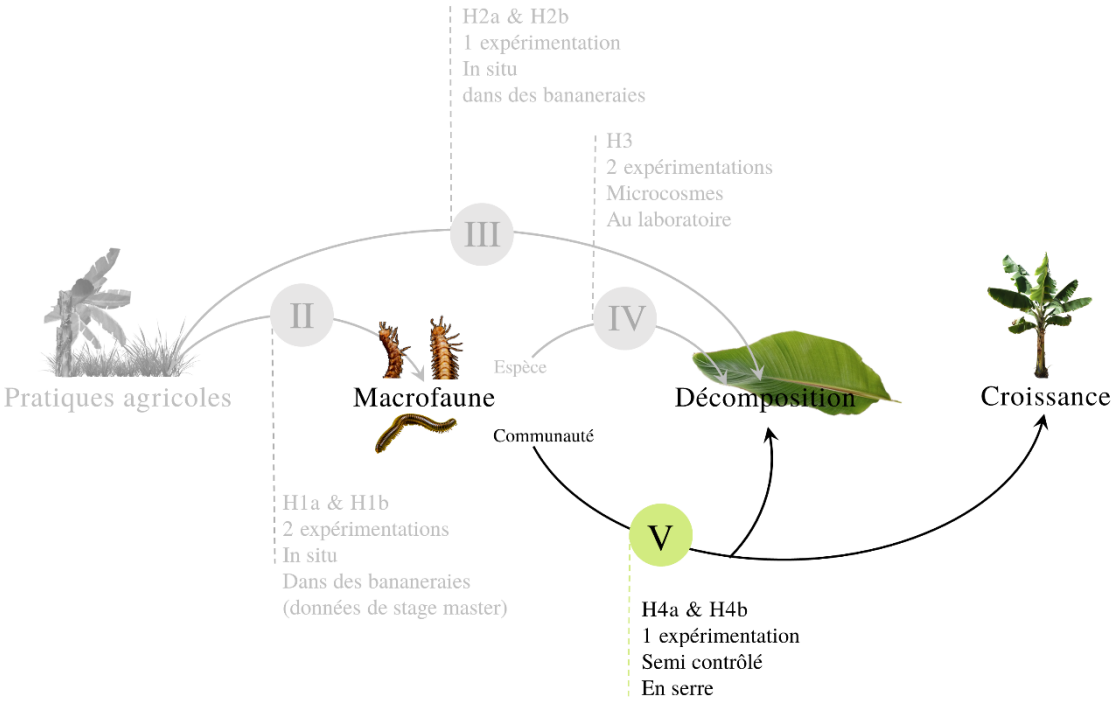


Figure 38 : Schéma descriptif de la relation entre les communautés d'espèces de macrofaune détritivores, la décomposition de la litière et la croissance du bananier, étudiée dans ce chapitre.

Ce chapitre, présente un article sur la relation entre diversité de la macrofaune et des fonctions suivantes : décomposition de la litière et croissance des plantes, dans des conditions semi-contrôlées en serre. Ce chapitre vise ainsi à répondre à la question suivante (Figure 38) : **Comment les facettes structurelles et fonctionnelles d'une communauté de macrofaune détritivores influent sur la décomposition de la litière et sur la croissance du bananier ?**

- **H4a :** Nous nous attendons à ce que les traits moyens de la communauté expliquent le processus de décomposition (selon l'hypothèse de dominance) et que les communautés très dissimilaires fonctionnellement aient des effets nets plus élevés sur la décomposition de la litière et la croissance des bananiers, que les communautés moins dissimilaires fonctionnellement (selon l'hypothèse de la complémentarité entre les espèces).
- **H4b :** Enfin, nous nous attendons à une relation positive entre la décomposition et la croissance du bananier, ce qui permettrait d'établir un lien entre biodiversité de la macrofaune et la croissance du bananier via le processus de décomposition.

SYNTHESE DE L'ARTICLE

METHODES

L'expérimentation en serre a été conçue pour tester l'effet observé et l'effet net d'assemblages d'espèces détritivores sur la décomposition de la litière des feuilles de bananiers et la croissance des bananiers. Des assemblages d'espèces de la macrofaune ont donc été ajoutés à des pots contenant un sol pauvre en nutriments et de la litière de bananier, dans lesquels des vitroplants de bananiers ont été plantés. Des modalités monospécifiques des espèces ont été incluses dans le plan expérimental, afin de déterminer l'effet de chaque espèce séparément.



Figure 39 : Localisation de la serre en Martinique où l'expérimentation a été effectuée.



Figure 40 : Photo montrant la composition d'un pot de bananier.

Les bananiers ont été plantés dans des pots de 5L dans du sol tamisé. Pour éviter que la macrofaune détritivores ne s'échappe, chacun des pots était muni d'un sac en plastique enfermant l'intérieur du pot et d'une moustiquaire (Figure 40). Les pots ont ensuite été placés dans la serre du Campus Agro-Environnemental Caraïbe (CAEC) au Lamentin (Figure 39). La serre était équipée d'un système d'irrigation au goutte-à-goutte.

Nous avons sélectionné cinq espèces parmi les 19 espèces de macrofaune détritivores étudiées au chapitre IV. Nous avons choisi des espèces dissimilaires, en fonction de leur position sur une ACP construite sur les

cinq traits fonctionnel mesurés dans le chapitre IV (SLCs-[7], SLCs+[8], AE[9], Geophagie et SFA[10]) et leur biomasse considérée ici comme trait de performance. Nous avons sélectionné par la suite huit assemblages d'espèces parmi toutes les combinaisons d'espèces possibles, afin de couvrir un gradient de dissimilarité fonctionnelle au sein des communautés et un gradient de richesse spécifique. Ces assemblages d'espèces ont été ajoutés dans les pots, une semaine après la plantation des bananiers. La litière de bananier a été ajoutée dans les pots en même temps que la macrofaune. Chaque assemblage et chaque modalité monospécifique a été répété 9 fois. Dix-huit pots sans macrofaune ont été utilisés comme témoins (= un total de 135 pots).

Deux mois après l'ajout de la macrofaune, et après dépotage des bananiers, nous avons mesuré les variables à expliquer et explicative suivante :

Variables à expliquer	Variables explicatives
La moyenne pondérée de la communauté (CWM)	Perte de masse de litière
La richesse spécifique	Croissance du bananier (masse finale – masse initiale)
La variance pondérée de la communauté (CWV)	Masse racinaire du bananier
L'indice de Rao	Masse aérienne du bananier
Perte de masse de litière	

[7] SLCs- : Consommation spécifique de la litière en absence du sol
[8] SLCs+ : Consommation spécifique de la litière en présence du sol
[9] AE : Rendement d'assimilation
[10] SFA : Surface spécifique des boulettes fécales

RESULTATS ET DISCUSSION

Nous avons montré que les assemblages d'espèces avaient un effet positif significatif sur la décomposition de la litière, principalement en raison de la consommation spécifique de litière en l'absence et en présence de sol calculée au niveau de la communauté (CWM). Les assemblages de macrofaune ont également eu un effet positif significatif sur la masse aérienne des bananiers, qui était plus élevée dans les assemblages avec une faible CWM du rendement d'assimilation, et donc plus élevée dans les assemblages avec un taux d'excrétion élevé. Ceci suggère que la conversion de la litière en boulettes fécales peut avoir augmenté la minéralisation de la matière organique et son assimilation par les plantes. Un effet en cascade des traits de la macrofaune sur la décomposition de la litière et la croissance des bananes a été montré et a indiqué une relation significative entre la décomposition de la litière, et la croissance des bananiers.

La richesse spécifique a eu, par ailleurs, un effet négatif significatif sur l'effet net des assemblages de macrofaune sur la décomposition, suggérant des interactions compétitives pour les ressources dans les assemblages riches en espèces. La diversité fonctionnelle n'a pas eu d'impact sur l'effet net sur la décomposition, réfutant l'hypothèse d'une complémentarité vis-à-vis de la décomposition de la litière, dans notre étude. Par ailleurs, la richesse spécifique n'a pas impacté l'effet net de la macrofaune sur la croissance des bananiers, tandis que les indices de diversité ont eu un effet négatif significatif, en particulier sur la masse des racines, suggérant des interactions négatives entre les espèces conduisant à une croissance plus faible des racines. Ces relations nécessitent des analyses supplémentaires sur la structure du sol notamment pour déterminer les liens entre les différentes facettes de diversité dans les assemblages d'espèces (richesse spécifique, identité des espèces et diversité fonctionnelle) et la cascade d'effets indirects sur la croissance des bananiers.

***

MACROFAUNA MIXTURES EFFECT ON DECOMPOSITION AND ITS CASCADING EFFECT ON BANANA GROWTH: A GREENHOUSE EXPERIMENT

El jaouhari Meryem, Doussinault Léa, Damour Gaëlle, Coulis Mathieu

INTRODUCTION

During the last decades, habitat loss due to industrialization and urbanization, in addition to industrial farming practices, such as intensive use of pesticides, have led to an important decline of biodiversity, faster than any in the human history (Dudley and Alexander, 2017; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). In this context of significant diversity loss, biodiversity research urged to understand the links between biodiversity and ecosystem functioning (Bardgett and van der Putten, 2014; Díaz et al., 2019; Hooper et al., 2005). Understanding these links requires quantifying biodiversity, which can be done in different ways according to the diversity facets considered (NOSS, 1990). Indeed, each facet - taxonomic diversity, functional identity, and functional diversity of communities - influence ecosystem processes (Hooper and Vitousek, 1997; Mokany et al., 2008; Mouillot et al., 2011). Taxonomic diversity, assessed with species richness, was the biodiversity facet the first studied and is still the most used to explore the links between diversity and ecosystem processes (Tilman et al., 1996). One of the underlying assumptions is that each species has a unique role in ecosystem functioning, which reflects in a linear relationship between species richness and a given process (linear hypothesis) (Naeem, 2002). However, many studies have shown a more contrasted effect of species richness on ecosystem functioning (Aarssen, 1997; Bardgett, 2010; Cortet et al., 2003; Lawton, 1994), depending on the species included in the species communities (sampling effects hypothesis) and the functional differences among species. This suggests that an increasing number of species can result in an increasing likelihood to observe (i) species with overbalanced large effects (Aarssen, 1997) and (ii) either negative or positive interactions between species, which affects the magnitude of the process. Growing evidence show that the functional identity of organisms and the functional diversity of communities play a crucial role in explaining ecosystem processes (Díaz, Lavorel, Chapin et al., 2007; Díaz and Cabido, 2001; Tilman, 1997). Two complementary hypotheses have emerged to explain the effects of communities on ecosystem processes. The dominance or "mass ratio" hypotheses sustains that trait values (Pey et al.,

2014; Violle et al., 2007) of the most abundant species explain the most the ecosystem processes (Grime, 1998; Mokany et al., 2008). The mean trait of a community (Community Weighted Mean - CWM), calculated from species traits and abundances, accounts for this hypothesis (Garnier et al., 2004; Ricotta and Moretti, 2011). The "niche complementarity" hypothesis (Petchey and Gaston, 2006) considers that ecosystem processes depend on the functional diversity within the community. It considers that in a species mixture, interspecific interactions can lead to either efficient interactions (e.g. complementarity or selection effects (Hättenschwiler et al., 2005; Loreau and Hector, 2001, 2001; Montès et al., 2008)) or inhibitory interactions due to competition effects (Heemsbergen et al., 2004). There is an increasing number of ways of measuring functional diversity (Mouchet et al., 2010; Mouillot et al., 2011; Petchey and Gaston, 2006). Rao's quadratic entropy is the most used metric as it is advocated to describe well functional diversity and disclose complementarity effects (Botta-Dukát, 2005). It is now commonly assumed that the effect of communities on ecosystem processes is better explained by the dominance hypothesis than by the niche complementarity hypothesis, but that both hypotheses contribute to most of the processes (Bílá et al., 2014; Díaz, Lavorel, Bello et al., 2007; Kazakou et al., 2022; Mahaut et al., 2020; Mokany et al., 2008). However, most of the studies investigating these different functional facets of biodiversity and their impact on ecosystem processes have been focusing on plants (e.g. (Garnier et al., 2004; Kazakou et al., 2022; Mahaut et al., 2020; Sonnier et al., 2010) and few, on soil organisms (Bílá et al., 2014; Coulis et al., 2015; Hättenschwiler et al., 2005; Heemsbergen et al., 2004).

Soil hosts a large spectrum of organisms, ranging from microscopic bacteria and fungi to macroscopic earthworms and diplopods (Decaëns, 2010; Stork, 2018). This hidden organisms play a key role in decomposition, nutrient cycling and soil structuring (Bardgett and van der Putten, 2014). Decomposer soil macrofauna (e.g. diplopods, isopods, gastropods and earthworms) consume a large amount of litter and convert a part of it to faecal pellets directly by physical (i.e. litter comminution into small pieces (Joly et al., 2020) and chemical breakdown of organic matter (Griffiths et al., 2021), which is an important step to making nutrients available for plant growth (Coulis et al., 2014; Deyn et al., 2003). Indeed, soil macrofauna enhance nutrient mineralization as a result of enzymatic degradation of plant cells in the litter and/or the stimulation of microbial activity within the faecal pellets and via the mucus excreted by soil fauna (Bernard et al., 2012; Bray et al., 2019; Des Marteaux et al., 2020). Soil macrofauna can also modify the soil structure during their movement and nesting in the soil, also called bioturbation (Meysman et al., 2006; Tuma et al., 2019). The latter is involved in the distribution of

minerals in the soil, its porosity and aeration and the increase of soil moisture, stimulating plant growth (Lavelle et al., 2006; Tuma et al., 2019).

Some studies have found that litter consumption, calculated at a community level (CWM) in a macrofauna decomposer community, explained a large part of litter decomposition (Bílá et al., 2014; Treplin et al., 2013). It was also shown that the functional diversity of communities explained litter decomposition (Bílá et al., 2014; Coulis et al., 2015). However, when comparing the contributions of mean community traits and functional diversity, the mean community traits explained a larger part of variability than functional diversity (Bílá et al., 2014; Treplin et al., 2013). Moreover, several studies have shown a non-additive effects of species in soil macrofauna communities on soil processes (Heemsbergen et al., 2004; Oliveira et al., 2010; Smedt et al., 2021). For instance, Oliveira and co-workers (2010) have shown the complementarity of a snail and a diplopod mixture for freshly fallen litter decomposition, where the snail partially decompose the freshly fallen litter which facilitate its consumption by the diplopod (Oliveira et al., 2010). In addition, Smedt and co-workers (2021) demonstrated the temporal complementarity of isopods and diplopods for litter decomposition, although they show similar habitat preferences (Smedt et al., 2021). Heemsbergen and co-workers (2004) showed that functional dissimilarity between species is a major driver of both litter mass loss and soil respiration as they highlighted the inhibitory effect due to competition for the same resources in functionally similar species mixtures, and facilitative effects due to complementarity and differentiated resource exploitation in functionally dissimilar species mixtures (Heemsbergen et al., 2004). Furthermore, a large scaled study, ranging from the tropics to the subarctic, showed that increasing the functional diversity of decomposer organisms boosts the carbon and nitrogen cycling (Handa et al., 2014). Most of these studies were derived from laboratory experiments at the microcosm scale. Moreover, to the best of our knowledge, no research yet went further to test for the effect of macrofauna diversity on plant growth.

The main objective of this study is to test for the effect of decomposer macrofauna species mixtures on litter decomposition and banana growth. We first hypothesized that (H1) the presence of decomposer macrofauna increase decomposition and banana growth compared to control pots (fauna-free pots). We also hypothesized that (H2) mean community traits explain these processes, according to the mass-ratio hypothesis, and that (H3) functionally highly diverse communities (assessed with trait CWVs and Rao's quadratic entropy) enable higher net effects of species on litter decomposition and banana growth, compared to less functionally diverse communities, according to complementarities between species. And finally, we expected (H4) a positive relationship between decomposition and banana growth, but

with a low magnitude, as we expect that soil structure (which is not measured in this study) explains most of the variation in banana growth considering the short period of this experiment.

We tested these hypotheses on a two months greenhouse pot experiment in which decomposer macrofauna mixtures and banana leaf litter were added to nutrient-poor soils. We selected five species including diplopods, isopods, gastropods and earthworms encountered from Martinique (Lesser Antilles) agricultural lands, which is mostly occupied by banana plantations (27 % of the agricultural area, i.e. 5.3 % of the total surface of Martinique) (Agreste 2020, data of 2017), and eight species mixtures following a species richness and a functional dissimilarity gradient. We analyzed the observed and net effects of mixtures and their species on litter decomposition and banana growth, according to indices reflecting the different facets of diversity: taxonomic diversity (assessed by the species richness), functional identity (assessed by the community weighted mean of traits – CWM) and functional diversity (assessed by Rao's quadratic entropy and community weighted variance of traits - CWV).

MATERIALS AND METHODS

Plant, litter and soil material

Banana plantlets of the "Grande Naine" GALL variety (Cavendish sub-group, grown worldwide for banana fruit exports), derived from *in vitro* micropropagation (vitroplants) were used in this experiment. They were provided four weeks after their weaning, from the Antilles vitroplants company (Le Lamentin, Martinique). They weighed on average 60 g in fresh mass at the beginning of the experimentation.

Banana leaf litter (from Cavendish sub-group) were collected just after the harvest of bananas in a banana plantation in Le Lamentin (N 14° 38' 26.88", O 60° 59' 0.96"). As freshly collected litter are not considered palatable for decomposer macrofauna species (Oliveira et al., 2010), the leaf blades were cut into pieces of an average of 12x12 cm and placed into seven 50 x 50 cm small mesh litterbags for partial decomposition (Appendix 2.A). They were initially weighed to determine the initial litter dry mass of each litterbag, and laid in an experimental banana field of CIRAD research station. During litterbags exposure in the field, we monitored partial decomposition using 4 control litterbags (20 x 20 cm, same small mesh size) collected over time of exposure. Litterbags were removed after 19 days when decomposition rate in control litterbags reached an average of 33% (Appendix 1.A). Leaf litter from

each litterbag was weighed to determine the actual decomposition rate (which was 32 ± 10 %, Appendix 2.A). Finally, litter was carefully sort out from the litterbags in the laboratory and air dried for a week to stop the microbial activity.

In order to observe the effect of decomposer macrofauna on banana growth, we seeked to use a nutrient-poor soil. As banana plantlets nutrient requirement are low during the first months of their vegetative stage, a nutrient rich soil would allow their growth independently of the effect of decomposer macrofauna. For that, we conducted a 45 days preliminary greenhouse experiment where we planted banana plantlets in 3l pots filled with different soil types and we selected the least favourable soil for banana growth (*i.e.* assessed by the soil providing the lowest banana mass gain, Appendix 2.B). We thus selected a soil of Ferrisol type, generally poor in nutrients because of the high leaching rate (Godefroy and Dormoy, 1990). We collected a large amount of this soil from an experimental banana field of CIRAD research station (N 14° 38' 26.88", O 60° 59' 0.96"). Soil was sieved to ≤ 5 mm and sun-dried to obtain a homogeneous, fauna-free soil. In total, we obtained 500 kg of sieved and dried soil containing an average of 9% of water at the beginning of the main experimentation. Water at field capacity for this soil was determined at 37%.

Soil macrofauna species selection

The targeted species for this experiment had to fulfil the following conditions: i) to be relatively easy to find and rear, ii) to belong to the four taxonomic classes (diplopoda, isopoda, gastropoda and clitellata), iii) and to include functionally similar and functionally dissimilar species. For that we selected five species out of the 19 decomposer macrofauna species for which we measured five functional traits related to feeding performances in chapter IV. These traits were selected according to their relevance to litter decomposition and soil structuring; the two ecological processes promoting plant growth. The traits selected were: (1) Specific Litter Consumption in the presence of soil (SLCs+) is an estimator of litter decomposition, (2) Specific Litter Consumption rate in the absence of soil (SLCs-) is a predictor of compensatory feeding of species, (3) Assimilation Efficiency (AE) is an estimator of the amount of faeces produced, a proxy of organic matter mineralisation and therefore may have an effect on banana growth (4) Geophagy rate is directly related to soil consumption and structuring which can effect on banana growth, (5) Specific Faecal pellets Area (SFA), which indicates available area for microbial colonization (Hedde et al., 2007), and thus mineralization. In addition, we used mean biomass of species as a performance trait. The six latter traits were measured in (Chapter III). Species selection was done

according to their position on a PCA constructed on the six traits measured. That by projecting the species on the axis expressing the majority of the total inertia of the dataset (Appendix 2 C).

The 5 species were: Two diplopod species; the native Martinique species *Anadenobolus leucostigma martinicensis* and the introduced species *Anadenobolus monilicornis*. These two species of the same taxonomic genus are exclusively detritivorous. They both have a low assimilation efficiency (*i.e.* 5%) and they have relatively close geophagy rates; 38 ± 6 % and 43 ± 5 % respectively. The gastropod *Subulina octona* (Bruguière, 1789) is a litter-dwelling species predominately detritivorous with a body size of 9 - 16.8 mm. *S. octona* is an introduced species in Martinique, widely distributed in natural and anthropized habitats. According to its feeding performance measurement, it has a high assimilation efficiency of 82 ± 9 % and a high geophagy rate 87 ± 17 % (Chapter IV, Table 4). The isopod *Cubaris murina* (Brandt, 1833) is an exclusively detritivorous species with a body size of ≈ 10 mm. This isopod is widely distributed in tropical environments. According to its feeding performances, it has a high assimilation efficiency of 64 ± 18 % and a high rate of geophagy 80 ± 2 % (Chapter IV, Table 4). And lastly, the earthworm *Eudrilus eugeniae* (Kinberg, 1867) is an epigeic species living in tropical soils, known to feed on soil and on very decayed litter (Daniel and Karmegam, 1999). The five species, co-occure abundantly in banana plantations of Martinique (non-published data). They were collected at different locations in Martinique. They were reared under laboratory conditions at least one week before the experiment in transparent, plastic and non-hermetic boxes containing litter and/or soil found in their natural environment from where the animals were collected. The boxes were moistened daily, by fogging the lid of the box and the top surface of the soil and litter.

Species mixtures selection

We selected macrofauna species mixtures, among all possible species combinations, in order to cover a gradient of functional dissimilarity within communities, and a gradient of species richness.

Functional dissimilarity was assessed with Rao's quadratic entropy (Botta-Dukát, 2005) calculated on the 5 traits used to select species (SLCs+, SLCs-, AE, Geophagy, SFA and Biomass) plus one other relevant trait to litter decomposition and soil structuring: Pigmentation which is a morphological trait that can be a proxy for the vertical distribution of species in soil layers. This last trait was measured on the same animals and used for the other trait's measurements, presented in chapter IV. This initial Rao index calculation, used to select mixtures, was based on an equal biomass of each species for all the possible mixtures with the function dbFD() of the 'FD' package (Villéger et al., 2008).

We first determined a matrix of all possible mixtures with one to five species, by varying the presence or absence of each species (*i.e.* 0 = absence / 1 = presence); 32 possible mixtures in total. We then calculated the initial Rao index for each mixture and selected 8 mixtures positions on a gradient of functional dissimilarity and a gradient of species richness (Table 1).

Table 1: Functional traits measured for decomposer macrofauna species (mean ± SE), used for functional indices calculations. SLCs+: Specific litter consumption rate in the presence of soil (mg of leaf litter g-1 biomass day-1), SLCs-: Specific litter consumption rate in the absence of soil (mg of leaf litter g-1 biomass day-1), AE: Assimilation efficiency (%), Geophagy (%), Fresh biomass of macrofauna (g), SFA: Specific faecal pellets area (mm². g-1), and pigmentation.

Species	SLCs+	SLCs-	AE	Geophagy	SFA	Pigmentation
Anadenobolus leucostigma	55 ± 7	94 ± 4	0.05 ± 0.02	0.38 ± 0.06	19980	-0.32
Anadenobolus monilicornis	62 ± 7	94 ± 7	0.05 ± 0.03	0.43 ± 0.05	14501	-0.30
Cubaris murina	115 ± 21	65 ± 12	0.64 ± 0.18	0.80 ± 0.03	30946	-0.35
Eudrilus eugeniae	-7 ± 2	NA	NA	1.02 ± 0.01	5101	-0.06
Subulina octona	15 ± 18	111 ± 57	0.82 ± 0.09	0.87 ± 0.19	21607	-0.15

Table 2: Decomposer macrofauna species mixture's composition, initial calculated Rao's index based on equal biomass of species, and species richness of the mixtures.

Mixture	*A.leucostigma AnL*	*A.monilicornis AnM*	*C.murina CuM*	*S.octona SuO*	*E.eugeniae EuE*	Initial Rao	Species richness
A	X	X	X			0.41	3
B	X		X	X		0.55	3
C	X			X		0.46	2
D		X		X		0.48	2
E				X	X	0.60	2
F	X	X			X	0.57	3
G	X	X	X	X	X	0.81	5
H		X	X		X	0.91	3

Experimental design

The experiment was designed to test the observed effect and the net effect of the 8 macrofauna species mixtures presented above on banana litter decomposition and banana growth. For that, single-species modalities of all five species were included in the experimental design, in order to determine the effect of each species separately. Each mixture and single-species modalities were repeated 9 times. Eighteen macrofauna-free pots were used as controls.

Before plantation, the banana plantlets were water cleaned to remove the sticky peat from their roots. To homogenise the plants, we cut the roots at 7 cm and we kept only the last two developed leaves and the cigar of the bananas. The fresh mass of each banana plantlet was recorded. In order to measure their water content; three banana plantlets per day (the plantation lasted five days) were placed in an oven at 60 °C for 48 h to measure their water content and to estimate the initial dry mass of all banana plantlets. The initial soil moisture content was also measured by taking three soil samples per day.

The banana plants were then planted in 5l pots (see Appendix 2.B for pot selection) with 2.5 kg of soil and 1.3 l of water so that the soil was at about 33% of moisture (close to field capacity). To prevent the escape of decomposer macrofauna that will be added, each of the pots had a plastic bag enclosing the inside of the pot and a mosquito net (1 mm² mesh) attached to the surface of the pot with a string (Appendix E). The exact mass of the overall pot composition (*i.e.* banana plantlet, water, soil, plastic bag, mosquito net and the string) was recorded for each pot. The pots were then placed in the greenhouse

(area of 100 m²) at the Campus Agro-Environnemental Caraïbe (CAEC) in Le Lamentin, Martinique (N 14° 37' 18.48", O 60° 58' 23.519"). The greenhouse was equipped with a drip irrigation system, as well as an 80% covering shade to decrease the inside temperature.

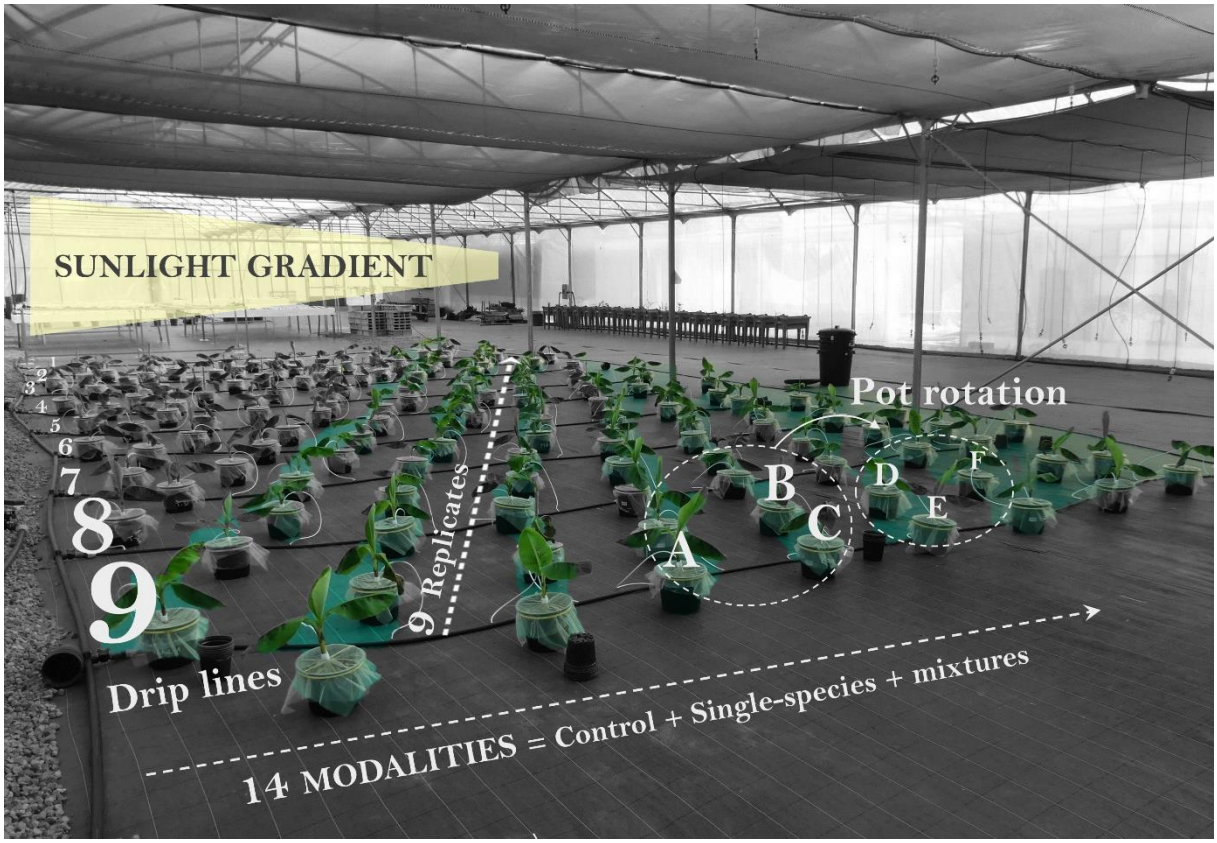


Figure 1: Chart chowing pots latin square disposition in the greenhouse to avoid the sunlight gradient bias (replicates are disposed diagonally), in addition to the weekly rotation of pots. All modalities had 9 replicates, except for controls that had 18 replicates.

After one week of banana growth, we added the partially decomposed leaf litter of banana and macrofauna species. The litter for each pot was weighed (≈11 g) and moistened with total immersion in water for 1 h, before introduction into the pot. Macrofauna individuals from each treatment were weighed before being added to their pot. We weighed one individual per species for large sized species (*A. monilicornis*, *A. leucostigma* and *E. eugeniae*; > 1 cm) and two individuals per small sized species (*C. murina* and *S. octotna*; < 1 cm). The 135 pots ((8 mixtures + 5 single-species modalities) x 9 replicates + 18 controls) were arranged in the greenhouse according to a design inspired by the Latin square method (Mandl, 1985) to consider the sunlight gradient (Figure 1). For that, all the replicates of the same modality were arranged diagonally. In addition, we rotated the pots once a week, as the

arrangement of the pots was on 9 drip lines with 18 banana pots per line which does not form a square. During the rotations, the pots were moved along the drip line; in groups of three modalities (as shown in Figure 1, where modalities A, B, C take place of D, E, F…). In this way, all pots were in all places on their drip lines, which eliminates the bias of the sunlight gradient in the greenhouse. The latter may be responsible for a higher transpiration of the banana plants, and restrict its growth

Throughout the experiment, the banana plantlets were watered by drip irrigation, one minute at 6 am and one minute at 11 pm, which provided them with about 80 ml of water per day and kept the banana leaf litter moist. Despite this watering, a heterogeneity of humidity was observed between the pots. For that, the water content was adjusted to 33% once a week by weighing each pot. Some of the water was added by spraying the banana leaf litter and the rest was added with a watering can. The weekly pot weighing, made it possible to monitor the moisture content of pots.

Macrofauna species survival in pots were checked twice during the experiment (from the 9th to the 13th may and from the 23rd to 27th may 2022). For this, we looked for species between the pieces of litter and on the surface of soil. The observed dead individuals were replaced by new ones after being weighed. We couldn't check with certainty for the survival of the earthworm *Eudrilus eugeniae* as they often were buried in the soil. We considered that the presence of their casts was evidence of their survival.

Temperature and relative air moisture in the greenhouse were measured with nine climatic sensors positioned in one pot of each of the nine lines directly above the soil layer. The sensor recorded temperature and relative air moisture every 20 min during all the two months of the experiment.

Two months after macrofauna addition, the banana plants were removed. Decomposer macrofauna were taken out from the microcosms and directly weighed. The remaining litter material was collected from the pots, placed in small coded paper bags, dried at 60°C for 48 h, and weighed to measure litter mass loss. Banana plants were carefully sort out from their pots, to keep most of the roots, and cleaned by a water jet on a sieve to lose root fragments. For each banana, the underground organs (roots and banana bulbs) were cut, placed in a coded paper bags, dried at 60°C for a week, and weighed to measure its dry mass, called thereafter "root mass". Leaves were cut of the base of the blade and placed in separate coded paper bags, dried at 60°C for a week, and weighed to measure their dry mass. The pseudostem of the banana was also placed in separate coded paper bag, dried at 60°C for a week, and weighed to measure its dry mass. The aerial mass was calculated as the sum of the leaf and pseudostem dry masses. The total dry mass of each banana plantlet was then calculated as the sum of the dry masses of its root

and aerial masses. The shoot-to-root ratio was also calculated. For each pot, we then calculated the gain in mass of banana plantlets during the two months experiment, called after "banana growth".

Indices calculations and data analysis

The Community Weighted Mean (CWM) of each functional trait was calculated to account for the mass ratio hypothesis. The Community Weighted Variance (CWV) of each functional trait and the Rao index calculated on the six functional traits matrix were calculated to account for the complementarity hypothesis.

For each pot and each trait, CWMs (Garnier et al., 2004) and CWVs (Sonnier et al., 2010) were calculated as follows (equation 1 and 2) :

$$(1)\ CWM\ = \sum_{i=1}^{i} P_i \times t_i$$

$$(2)\ CWV\ = \sum_{i=1}^{i} P_i \times (t_i - CWM)^2$$

Where t_i is the mean trait for species i and P_i is the relative biomass of the species i in the mixture.

For pot containing species mixtures, pot-specific Rao's quadratic entropy was calculated according to the measured functional traits and the relative biomass of species when introduced in the pot (Botta-Dukát, 2005). The pot-specific Rao index thus differed from the initial Rao index, presented above, only calculated to select mixtures. Calculations were done using the function of 'FD' of the package dbFD() (Villéger et al., 2008).The net effect of macrofauna mixtures on a process (i.e. litter decomposition and banana growth) was calculated as the difference between the observed effect of the mixture on the process (after subtraction of the mean effect of control observations to account only for macrofauna effect) (equation 3) and the predicted effect of the mixture (Heemsbergen et al., 2004). The predicted effect of the mixture was calculated as the sum of the effects of each species composing the mixture measured separately (equation 4.1). The species effect was calculated as the average of the effects observed in all replicates of the single-species plots of the same species (after subtraction of the control) divided by individual's mass in the single-species pot (equation 2.1 et 2.2).

$$(3)\ Observed\ effect = Mixture\ effect - Control\ effect$$

$$(4.1)\ \text{Predicted effect} = \sum_{i=1}^{n} Species\ effect_i \times Species\ mass_i$$

Where n is the number of species the mixtures and species mass is the mass of the species in the mixture pot.

$$(4.2)\ Species\ effect_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^{m} \frac{species\ effect_i\ in\ singlespecies\ pot\ j\ -\ Control\ effect}{species\ mass_i\ in\ singlespecies\ pot\ j}$$

Where m (1 < j < m) corresponds to the number of replicates carried out for single-species pot.

Differences of the observed effect (without subtraction of the mean control effect) on decomposition and banana growth variables (i.e. aerial mass, root mass shoot-to-root ratio and overall banana growth which is the difference between the final and the initial total banana biomass) according to pot composition, species richness and total biomass of macrofauna in each pot were tested using a linear mixed model followed by post-hoc Tukey test. We used drip lines as a random factor to account for differences related to irrigation. The relationship between trait CWMs and the observed effects of mixtures (with subtraction of the mean control effect) was tested using a linear mixed model with drip lines as a random factor. Trait CWMs were included in the model according to their relevance to explaining the observed effects; SLCs-, SLCs+ and AE for decomposition and AE, geophagy, pigmentation and SFA for banana growth variables. The effect of species richness, trait CWVs and Rao's quadratic entropy on the net effect of decomposer macrofauna mixtures on decomposition, banana growth and biomasses, was tested using a linear mixed model with drip lines as a random factor.

The cascading effect of macrofauna traits on banana growth, via the observed decomposition in pots with macrofauna mixture (with subtraction of the mean control effect) was tested using structural equation modelling (SEM), from the package piecewiseSEM (Lefcheck, 2016). The SEM was composed of two sub linear models describing causal relationships between response and explanatory variables based on hypothesized mechanisms (Figure 2, Table 3). All variables were centered reduced to obtain comparable path coefficients. The model was considered representing well the data, when fisher's C p-value > 0.05. The package provides a correlation coefficient R^2 for each sub-model, a p-value of each pathway and its standard estimate as a path coefficient (Lefcheck, 2016).

All statistical analyses were carried out with R software (Version 1.4.1106).

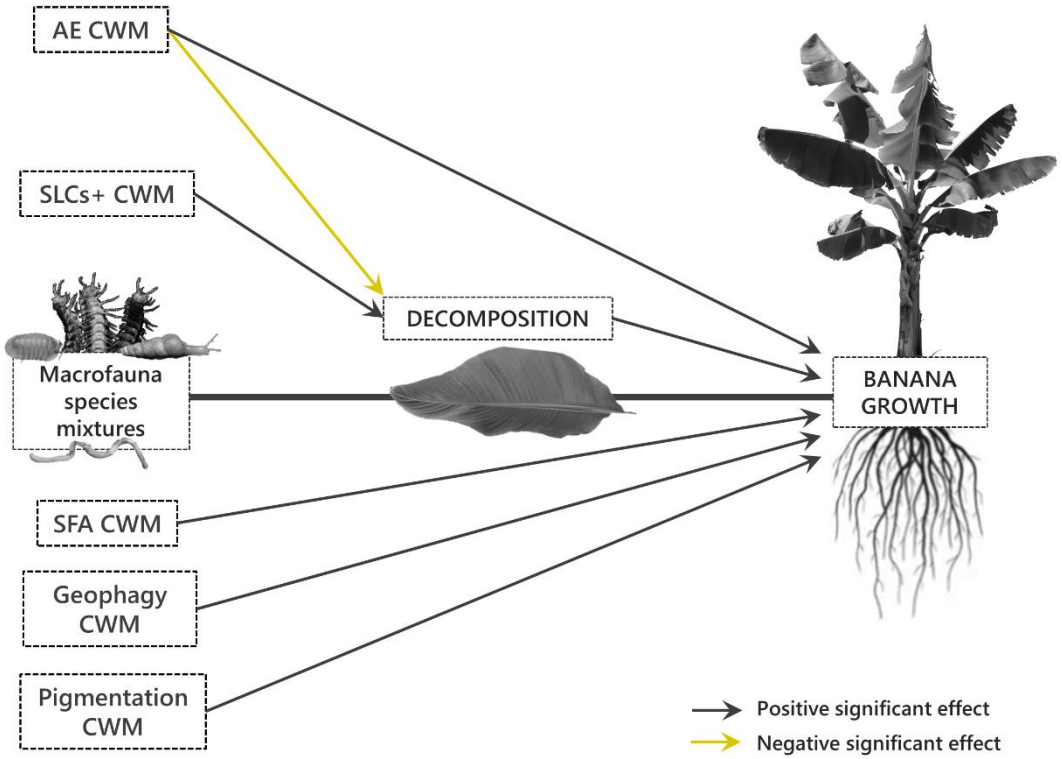


Figure 2: Hypothetical pathways between macrofauna traits CWM values, observed decomposition and the observed banana growth in the greenhouse experiment. Dark arrows indicate expected positive relationships.

Table 3: Submodels of the structural equation model (SEM), describing causal relationships between the macrofauna trait CWM values, observed decomposition and the observed banana growth.

Response variables	Explanatory variables
Observed decomposition	SLCs+ CWM + AE
Observed growth	Observed decomposition + AE CWM + Geophagy CWM + Pigmentation CWM+ SFA CWM

RESULTS

Macrofauna identity, species richness and functional diversity effects on banana leaf decomposition

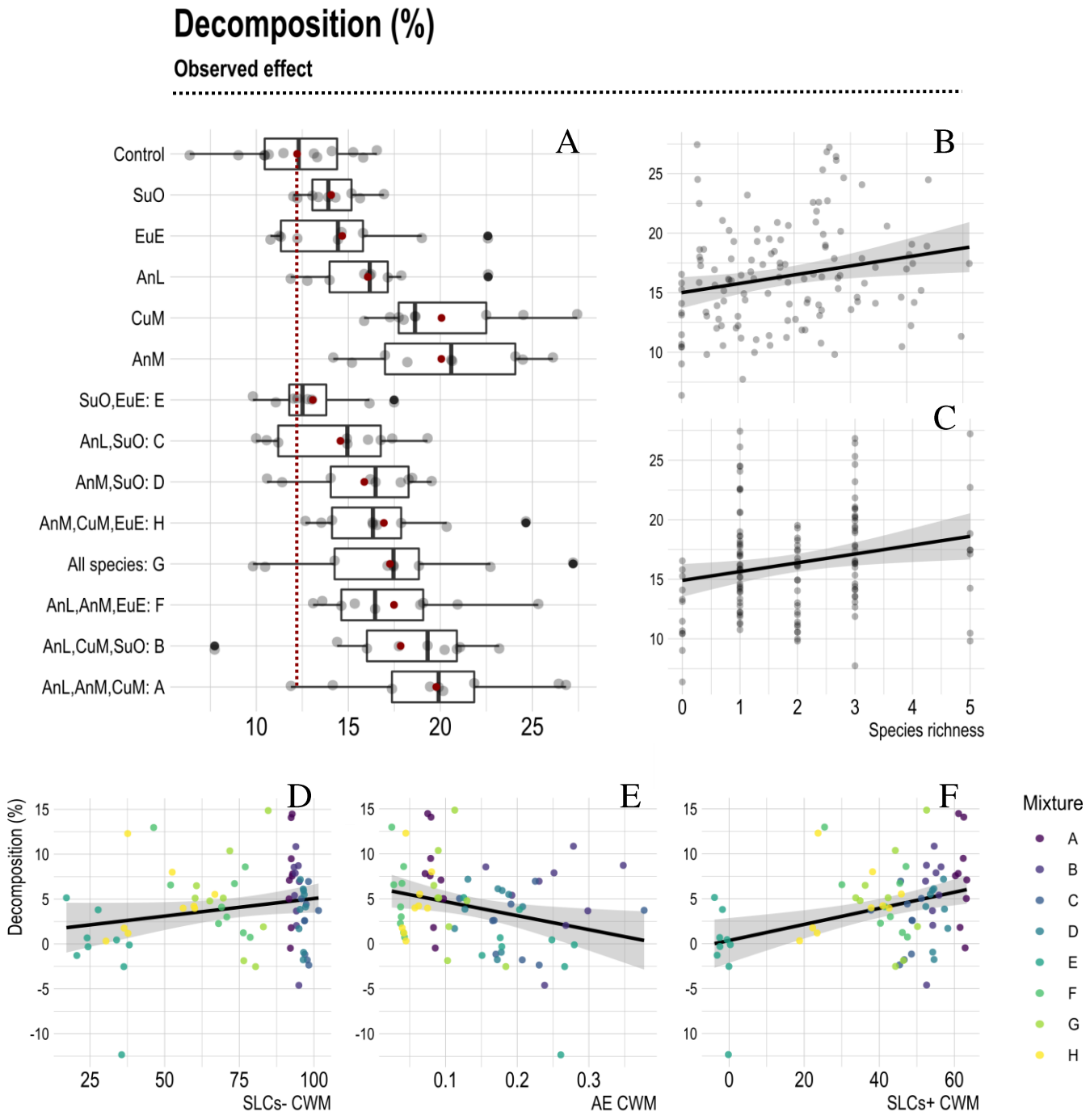


Figure 3: (A) Boxplots of the observed decomposition rate in control, single-species and mixture pots. The red dots indicate the means, and the red dotted line is the extension of the mean of the control decomposition. Relationship between (B, C) the observed decomposition and biomass (B) or species

richness (C) including control observations, (D, E, F) the observed decomposition in pot with macrofauna mixtures and the community weighted mean of Specific Litter Consumption rate with the absence soil (SLCs- CWM) (D) or the community weighted mean of Specific Litter Consumption rate with the presence of soil (SLCs+ CWM) (E) or the community weighted mean of Assimilation Efficiency (AE CWM) (F).

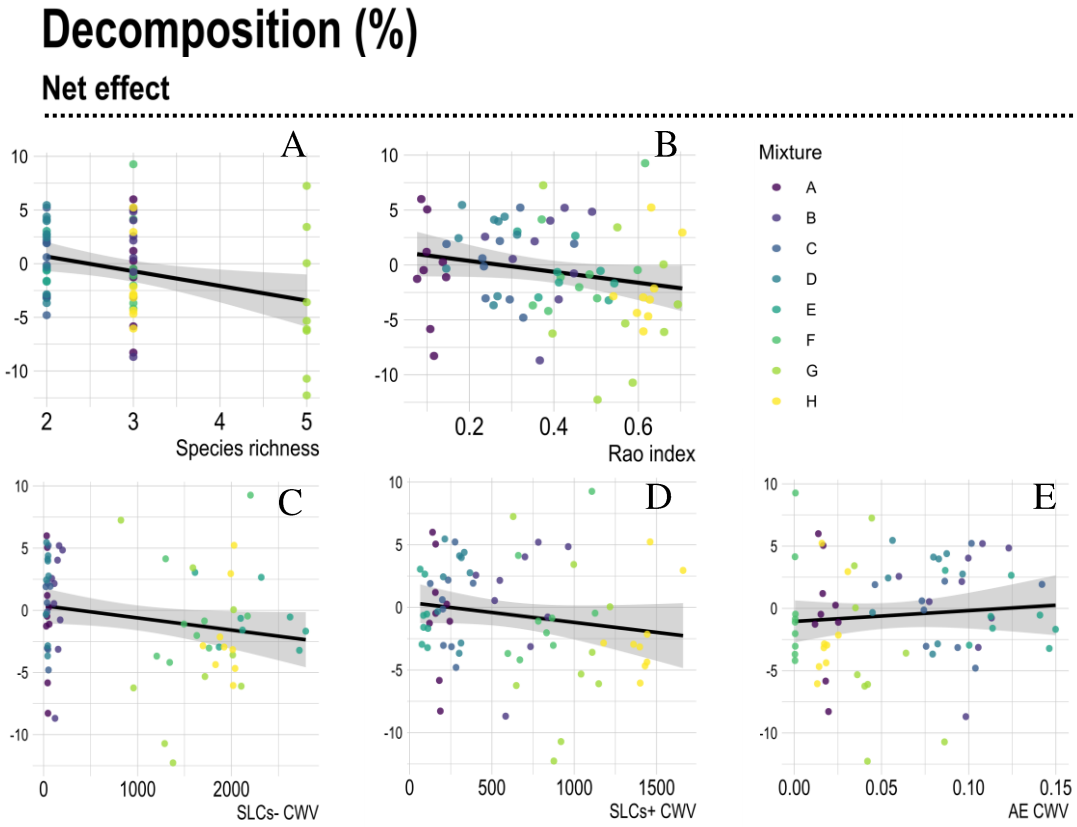


Figure 4: Relationship between (A, B, C, D, F) the net effect of macrofauna mixtures on decomposition and species richness (A), Rao's quadratic entropy (B), community weighted variance of SLCs- (SLCs- CWV) (C), community weighted variance of SLCs+ (SLCs+ CWV) (D), or community weighted variance of Assimilation Efficiency (AE CWV) (E).

Table 4: Summary of ANOVAs on LMER models performed to test (i) the effect of species richness, pot composition, macrofauna biomass and their interactions, on the observed decomposition rate including control observations, (ii) the effect of trait CWM on the observed decomposition in pot with macrofauna mixtures, (iii) the effect of species richness, Rao's quadratic entropy and trait CWV on the net effect of macrofauna mixtures on decomposition. Significant values are written in bold.

	Decomposition		
	Chi²	Df	P value
i. Observed effect			
Richness	0.4	1	0.5
Pot (composition)	41.7	12	3.8e-5***
Biomass	0.1	1	0.7
Richness : Biomass	0.01	1	0.9
Biomass : pot	12.5	11	0.3
ii. Observed effect (in mixtures)			
SLCs- CWM	4,2	1	0.04*
SLCs+ CWM	7.5	1	0.01*
AE CWM	0.1	1	0.72
iii. Net effect			
Richness	4.44	1	0.04*
Rao index	0.02	1	0.96
SLCs- CWV	0.05	1	0.82
SLCs+ CWV	0.13	1	0.72
AE CWV	0.00	1	0.99

Pot composition had a significant effect on the observed decomposition rate (Table 4). All single-species and mixture pots had a significant higher decomposition rate than control pots (i.e. > 12.21 ± 0.87 %) (Figure 3, Table 6). The diplopod *A. monilicornis* and the isopod *C. murina* had the highest decomposition rate, 20.05 ± 1.41 % and 20.06 ± 1.28% respectively, among the single species pots,

which is 39% higher than in control pots. The mixture A (composed of *A. leucostigma*, *A. monilicornis* and *C. murina*) had the highest decomposition rate among mixture pots (19.78 ± 1.66 %). In contrast, the earthworm *E. eugeniae* and the gastropod *S. octona* had the lowest decomposition rate among the single-species pots (14.67 ± 1.33 % and 14.07 ± 0.54 % respectively). The mixture of the two latter species (Mixture E) had a lower decomposition rate than their decomposition in single-species (13.07 ± 0.9 %), which is also the lowest among all mixture pots (Figure 3, Table 6).

Macrofauna biomass and species richness in pots didn't have a significant effect on the observed decomposition rate (Figure 4, Table 4). However, the observed decomposition rate in mixture (with subtraction of the mean control effect) increased significantly with SLCs- and SLCs+ CWMs in mixtures ($Ch^2 = 4.2$ and 7.5 respectively $p < 0.05$, Table 4). The observed decomposition decreased with AE CWM but not significantly.

Positive net effect values on decomposition occurred with the mixtures C (*A. leucostigma* and *S. octona*: 0.08 ± 1.07 %), B (*A. leucostigma*, *C. murina* and *S. octona*: 0.75 ± 1.49%), and D (*A. monilicornis* and *S. octona*: 1.81 ± 1.10%), suggesting facilitation between these species. In contrast negative net effect values on decomposition occurred with the mixtures F (*A. leucostigma*, *A. monilicornis* and *E. eugeniae*: -0.22 ± 1.44), A (A. *leucostigma*, *A. monilicornis* and *C. murina*: -0.50 ± 1.52%), E (*S. octona* and *E. eugeniae*: -0.62 ± 0.83%), H (*A. monilicornis*, *C. murina* and *E. eugeniae*:-2.00 ± 1.23%) and G (all 5 species: -3.72 ± 2.12%), suggesting competition between these species. Macrofauna net effect on decomposition decreased significantly with species richness ($Chi^2 = 4.22$, p value < 0.05, Table 4). However, Rao index or community weighted variance of traits had no significant effect on macrofauna net effect on decomposition (Figure 4).

Macrofauna identity, species richness and functional diversity effects on banana growth and biomasses

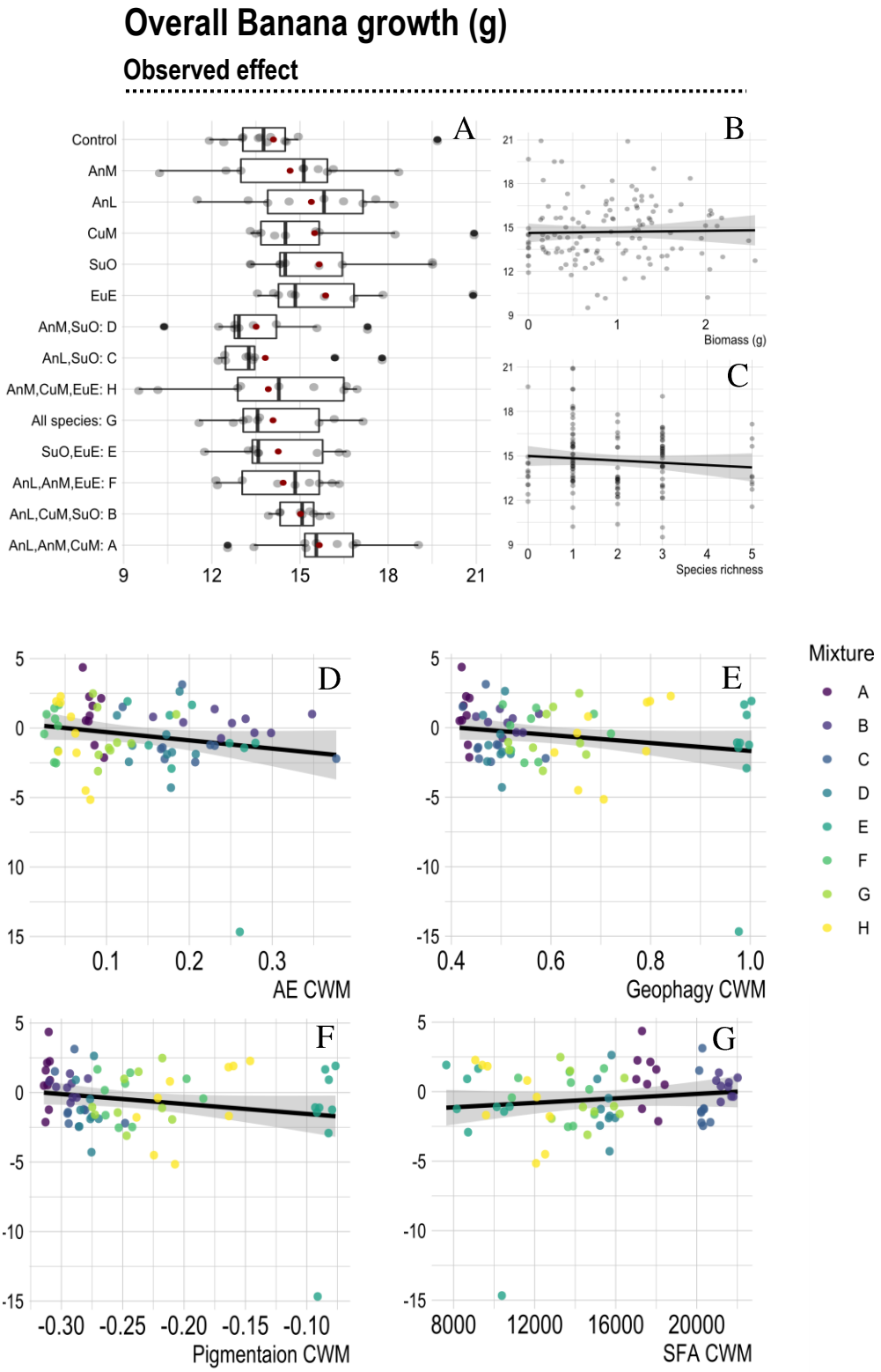


Figure 5: (A) Boxplots of the observed overall banana growth (final banana mass - initial banana mass) in control, single-species and mixture pots. The red dots indicate the means. Relationship between (B, C) the observed overall banana growth and macrofauna biomass in pots (B) or species richness (C) including control observations, (D, E, F,G) the observed overall banana growth in pot with macrofauna mixtures and the community weighted mean of Assimilation Efficiency (AE CWM) (D), the community weighted mean of Geophagy (Geophagy CWM) (E), the community weighted mean of Pigmentation (Pigmentation CWM) (F) or the community weighted mean of Specific Faecal pellets Area (SFA CWM) (G).

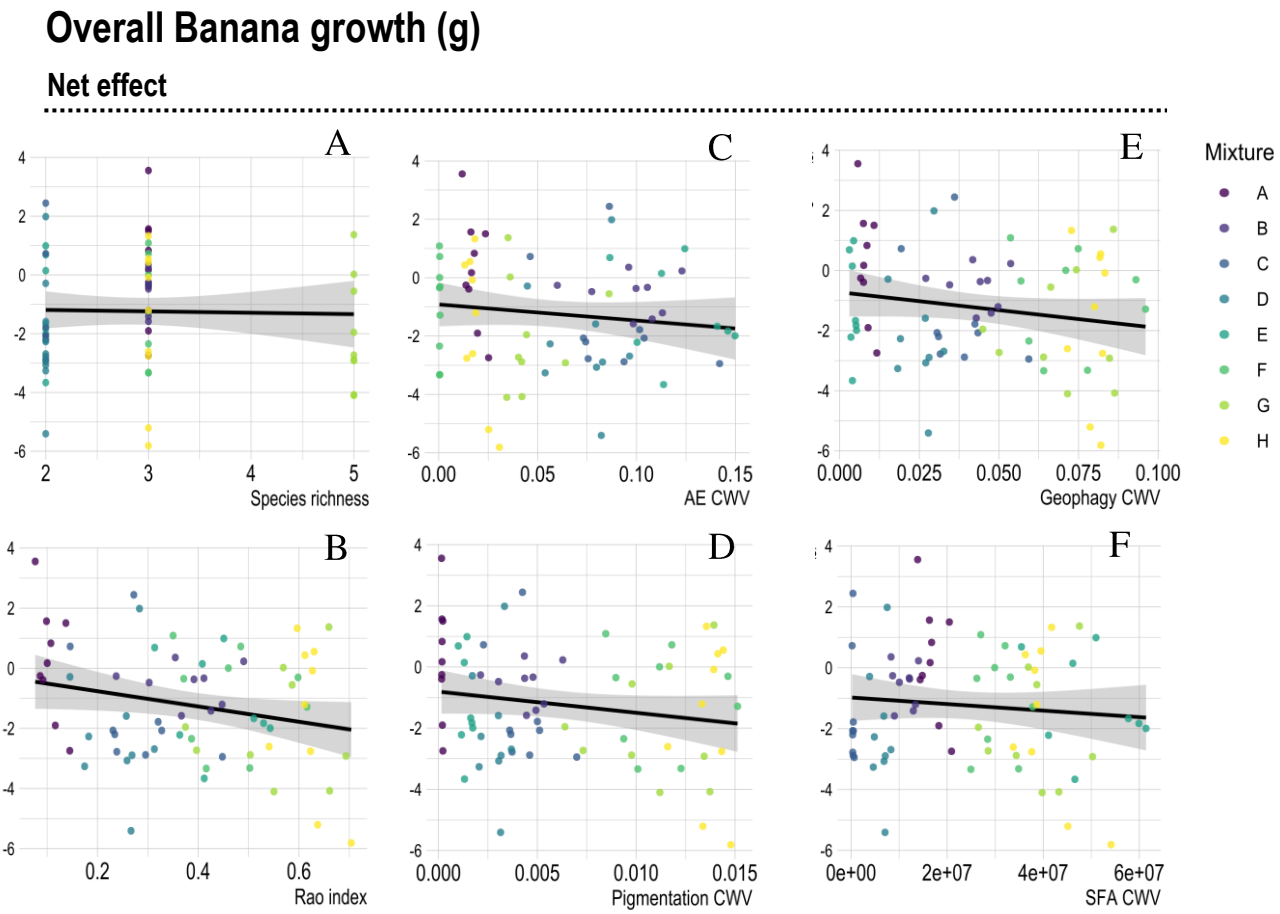


Figure 6: Relationship between (A, B, C, D, E, F) the net effect of macrofauna mixtures on overall banana growth and species richness (A), Rao's quadratic entropy (B), community weighted variance of Assimilation Efficiency (AE CWV) (C), community weighted variance of Pigmentation (Pigmentation CWV) (D), community weighted variance of Assimilation Efficiency of Geophagy (Geophagy CWV) (F), or community weighted variance of Specific Faecal pellets Area (SFA CWV) (G).

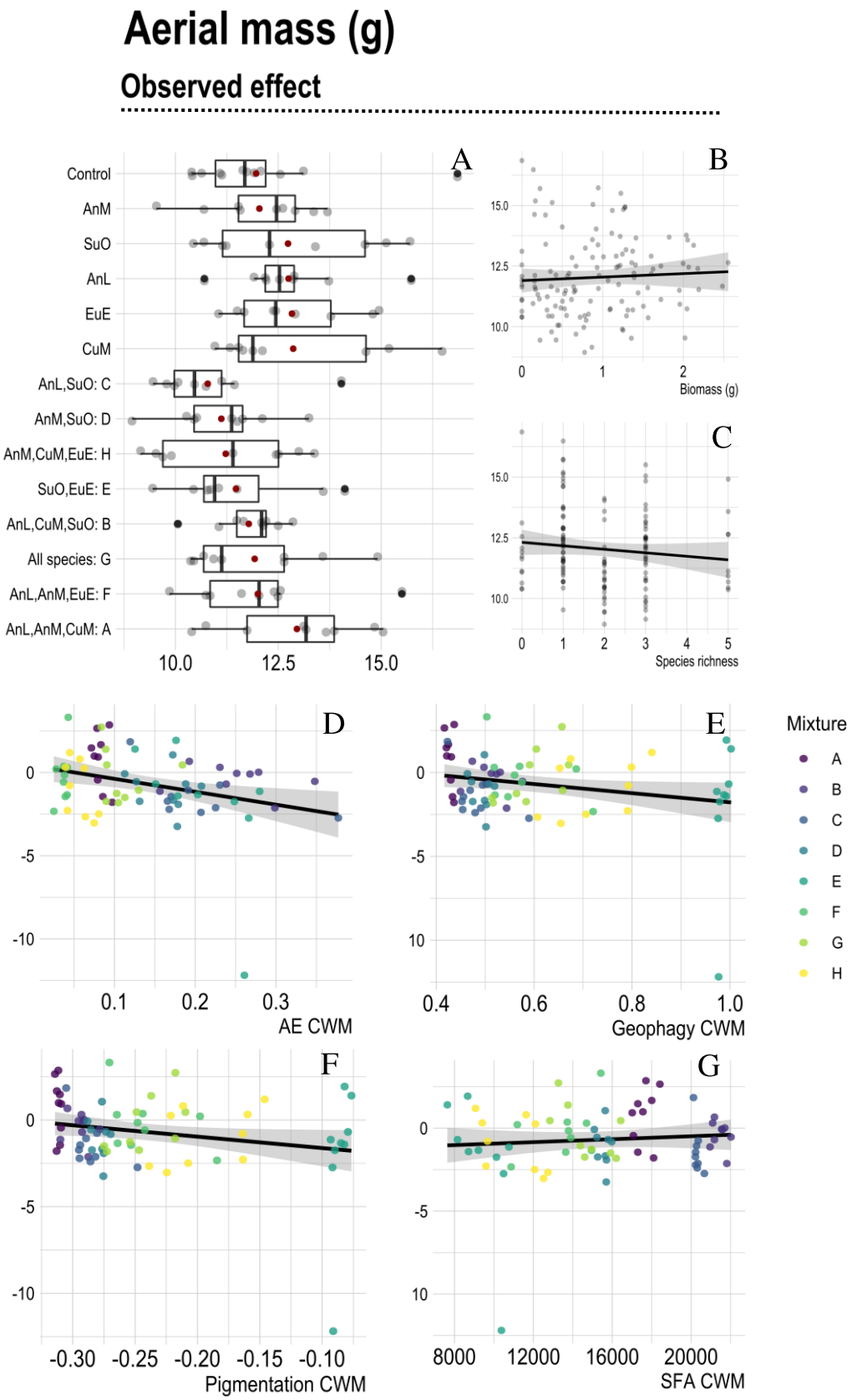

Aerial mass (g)
Observed effect
A
Control
AnM
SuO
AnL
EuE
CuM
AnL,SuO: C
AnM,SuO: D
AnM,CuM,EuE: H
SuO,EuE: E
AnL,CuM,SuO: B
All species: G
AnL,AnM,EuE: F
AnL,AnM,CuM: A
10.0
12.5
15.0
B
Biomass (g)
C
Species richness
D
AE CWM
E
Geophagy CWM
F
Pigmentation CWM
G
SFA CWM
Mixture
A
B
C
D
E
F
G
H

Figure 7: (A) Boxplots of the observed aerial mass in control, single-species and mixture pots. The red dots indicate the means. Relationship between (B, C) the observed aerial mass and macrofauna biomass in pots (B) or species richness (C) including control observations, (D, E, F,G) the observed aerial mass in pot with macrofauna mixtures and the community weighted mean of Assimilation Efficiency (AE CWM) (D), the community weighted mean of Geophagy (Geophagy CWM) (E), the community weighted mean of Pigmentation (Pigmentation CWM) (F) or the community weighted mean of Specific Faecal pellets Area (SFA CWM) (G).

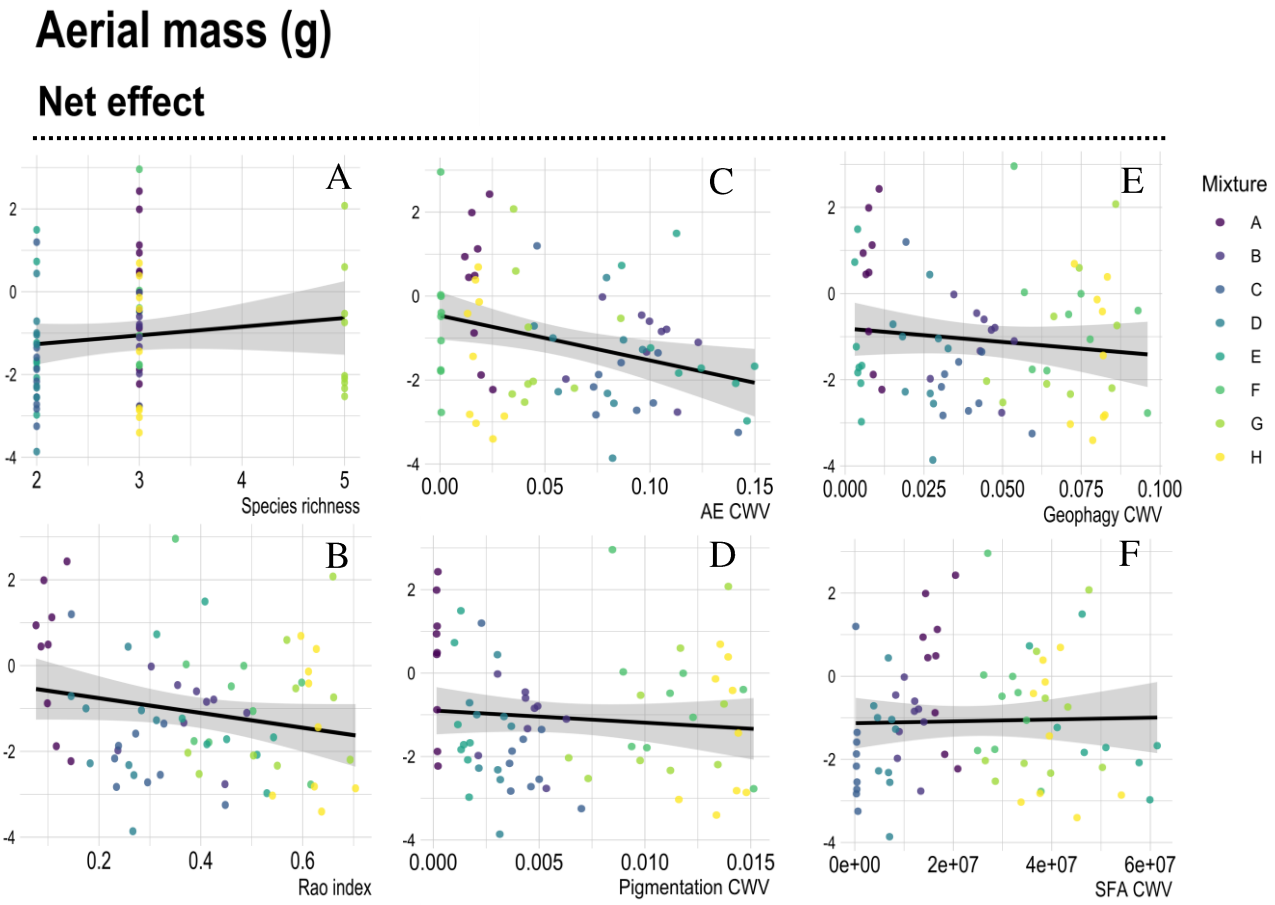


Figure 8: Relationship between (A, B, C, D, E, F) the net effect of macrofauna mixtures on aerial mass and species richness (A), Rao's quadratic entropy (B), community weighted variance of Assimilation Efficiency (AE CWV) (C), community weighted variance of Pigmentation (Pigmentation CWV) (D), community weighted variance of Assimilation Efficiency of Geophagy (Geophagy CWV) (E), or community weighted variance of Specific Faecal pellets Area (SFA CWV) (F).

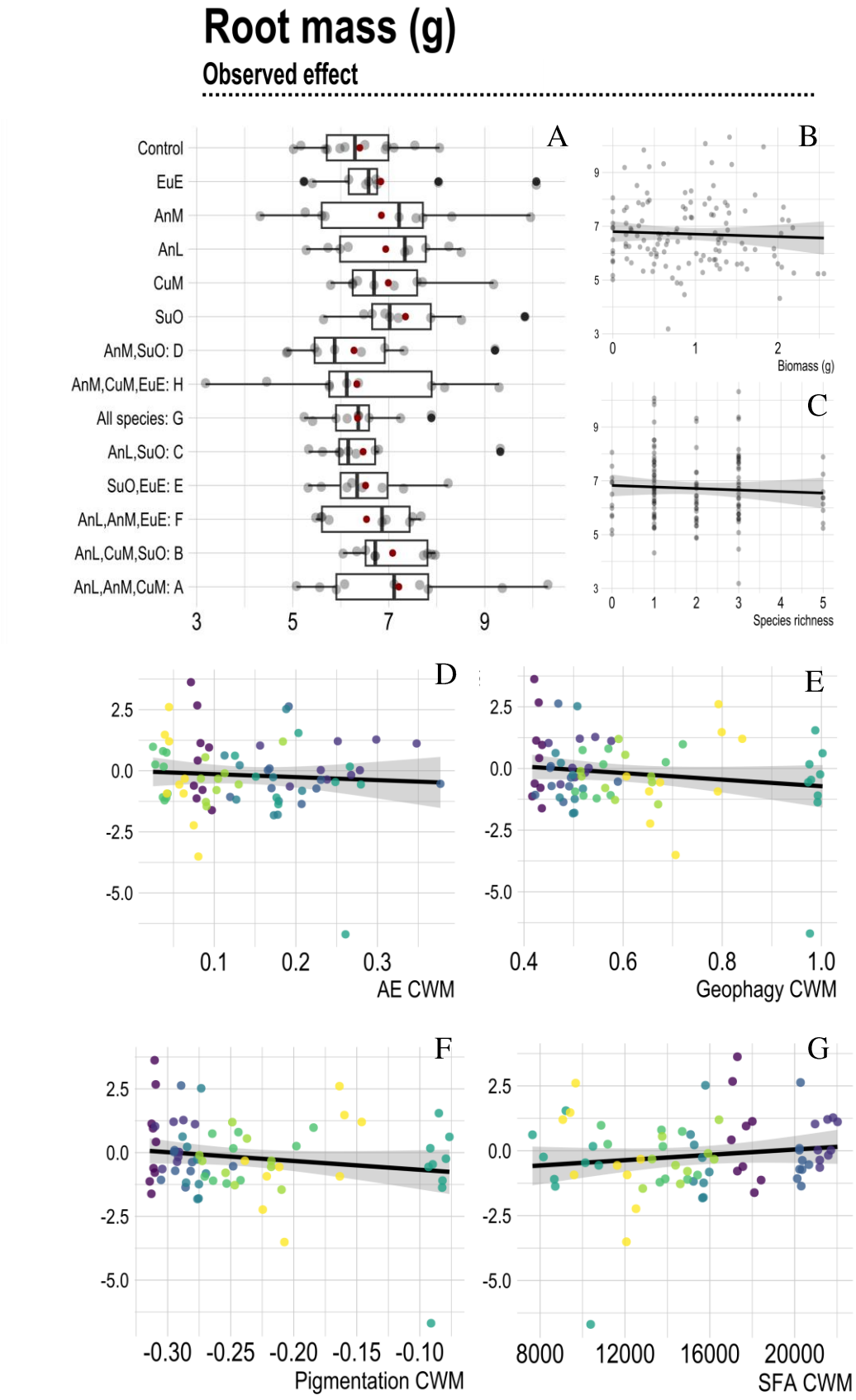

Root mass (g)
Observed effect
A
Control
EuE
AnM
AnL
CuM
SuO
AnM,SuO: D
AnM,CuM,EuE: H
All species: G
AnL,SuO: C
SuO,EuE: E
AnL,AnM,EuE: F
AnL,CuM,SuO: B
AnL,AnM,CuM: A
3
5
7
9
B
Biomass (g)
C
Species richness
D
AE CWM
E
Geophagy CWM
F
Pigmentation CWM
G
SFA CWM

Figure 9: (A) Boxplots of the observed root mass in control, single-species and mixture pots. The red dots indicate the means. Relationship between (B, C) the observed root mass and macrofauna biomass in pots (B) or species richness (C) including control observations, (D, E, F,G) the observed root mass in pot with macrofauna mixtures and the community weighted mean of Assimilation Efficiency (AE CWM) (D), the community weighted mean of Geophagy (Geophagy CWM) (E), the community weighted mean of Pigmentation (Pigmentation CWM) (F) or the community weighted mean of Specific Faecal pellets Area (SFA CWM) (G).

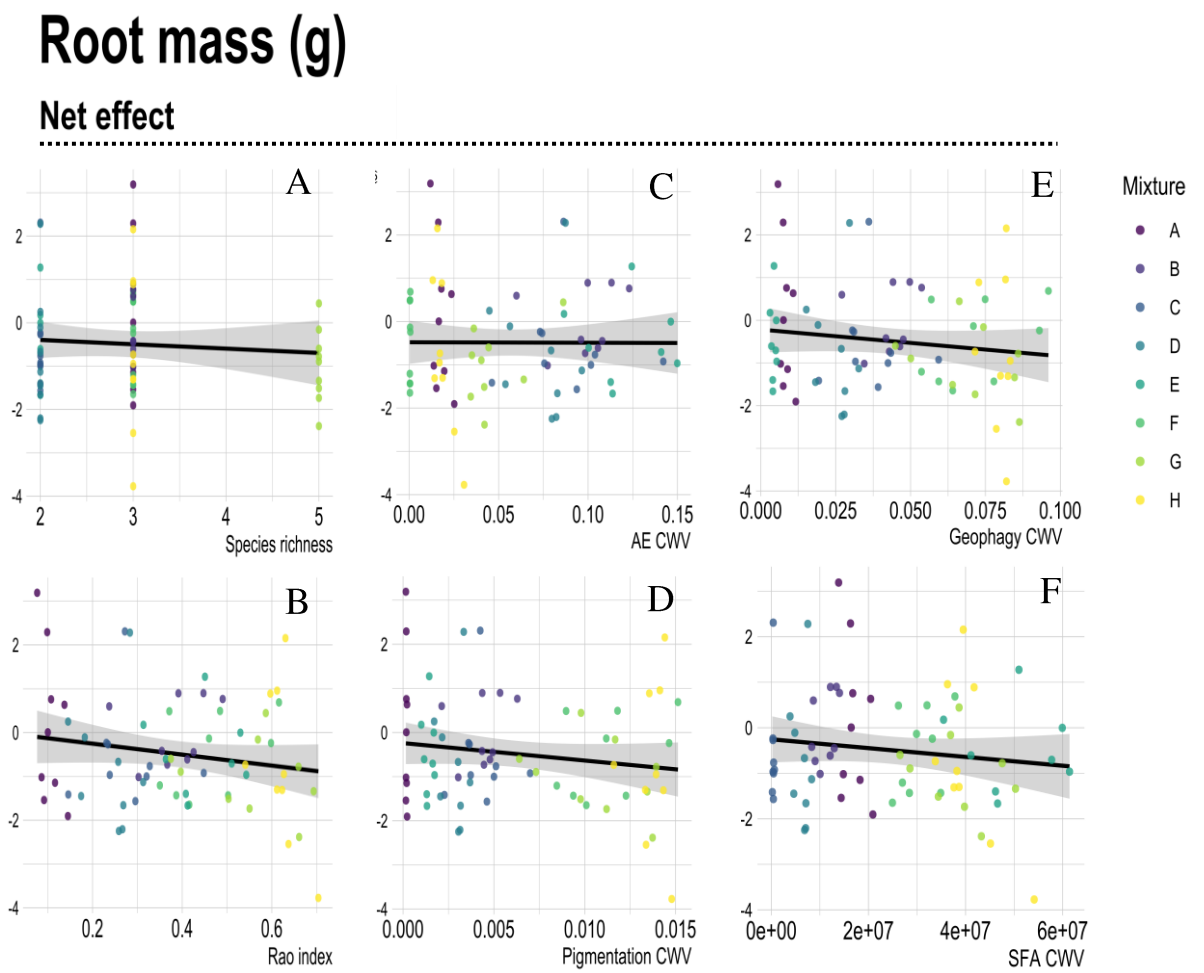


Figure 10: Relationship between (A, B, C, D, E, F) the net effect of macrofauna mixtures on root mass and species richness (A), Rao's quadratic entropy (B), community weighted variance of Assimilation Efficiency (AE CWV) (C), community weighted variance of Pigmentation (Pigmentation CWV) (D), community weighted variance of Assimilation Efficiency of Geophagy (Geophagy CWV) (E), or community weighted variance of Specific Faecal pellets Area (SFA CWV) (F).

Table 5: Summary of ANOVAs on LMER models performed to test (i) the effect of species richness, pot composition, macrofauna biomass and their interactions, on the observed banana growth variables (banana growth, aerial mass and root mass), including control observations, (ii) the effect of trait CWM on the observed banana growth variables in pots with macrofauna mixtures, (iii) the effect of species richness, Rao's quadratic entropy and trait CWV on the net effect of macrofauna mixtures on banana growth variables. Significant values are written in bold.

	Banana growth			**Aerial mass**			**Root mass**		
	Chi²	Df	P value	Chi²	Df	P value	Chi²	Df	P value
i. Observed effects									
Richness	0.3	1	0.61	0.1	1	0.78	1.7	1	0.19
Pot	19.7	12	0.07	28.6	1	0.004**	11.9	12	0.45
Biomass	0.4	1	0.50	0.6	1	0.45	0.004	1	0.94
Richness : Biomass	0.1	1	0.81	0.7	1	0.42	0.8	1	0.37
Biomass : pot	13.0	11	0.30	10.7	11	0.48	18.0	11	0.08
ii. Observed effects (in mixtures)									
AE CWM	4.9	1	0.03*	5.9	1	0.01*	2.0	1	0.16
Geophagy CWM	0.8	1	0.36	1.3	1	0.25	0.5	1	0.47
Pigmentation CWM	0.4	1	0.55	0.9	1	0.34	0.3	1	0.60
SFA CWM	1.6	1	0.21	0.7	1	0.42	0.9	1	0.35
iii. Net effects									
Richness	0.9	1	0.33	1.9	1	0.17	0.6	1	0.45
Rao index	4.4	1	0.04*	2.0	1	0.16	4.5	1	0.03*
AE CWV	6.7	1	0.01*	5.5	1	0.02*	5.6	1	0.02*
Geophagy CWV	0.04	1	0.83	0.1	1	0.75	0.02	1	0.88
Pigmentation CWV	4.1	1	0.04*	2.0	1	0.16	4.1	1	0.04*
SFA CWV	3.5	1	0.06	1.3	1	0.25	3.8	1	0.05.

Pot composition had no effect on banana growth (14.09 ± 0.57 g in control pots, Figure 5) and root mass (6.40 ± 0.27g in control pots), but had a significant effect on aerial mass (Figure 7). The highest effect of pot composition on aerial mass was observed both in the single-species pots of *C. murina* and in the mixture A (*A. leucostigma*, *A. monilicornis* and *C. murina*), where banana aerial mass was significantly 8% higher than in the control pots (11.96 ± 0.51 g, Table 6)

Macrofauna biomass and species richness in pots didn't have any significant effect on the observed banana growth and biomasses. However, both overall banana growth and aerial masses decreased significantly with AE CWM (Chi^2 = 4.9 and 5.9 respectively, p value < 0.05, Figure 5 and 7, Table 5).

Positive net effect values on banana growth and aerial mass occurred only within the mixture A (*A. leucostigma*, *A. monilicornis* and *C. murina*) with respectively 0.26 ± 0.63 g and 0.27 ± 0.54 g. All other mixtures had negative net effects on banana growth and aerial mass, with the lowest value of banana growth net effect for the mixture D (*A. monilicornis* and *S. octona*: -2.16 ± 0.69 g), and the lowest value of aerial mass net effect for the mixture C (*A. leucostigma*, *S. octona*: -1.90 ± 0.44 g).

Species richness in mixtures didn't have a significant effect on macrofauna net effect on overall banana growth and biomasses (Chi^2 = 0.9, 1.9 and 0.6 respectively, p value > 0.05, Table 5). In contrast, macrofauna net effect on overall banana growth decreased significantly with Rao index, AE and pigmentation CWVs (Chi^2 = 4.4, 6.7 and 4.1 respectively, p value < 0.05, Figure 6). Macrofauna mixture net effect on aerial mass decreased significantly with only AE CWV (Chi^2 = 5.5, p value < 0.05). Macrofauna mixture net effect on root mass decreased significantly with Rao index, AE, pigmentation and SFA CWVs (Chi^2 = 4.5, 5.6, 4.1 and 3.8 respectively, p value < 0.05).

We found no significant effect of any of the tested variables (on all pots or mixture pots only), nor on the net effect of macrofauna on root-to-shoot ratio.

Cascading effect of mean macrofauna community traits and litter decomposition on banana growth

The structural equation modelling explained 18 % of the variance of decomposition and 6% of the variance of banana growth (Figure 11). SLCs+ CWM in species mixtures had a significant positive effect on the observed decomposition (path coefficient 0.47, Figure 11), which had a significant positive effect on the observed banana growth (path coefficient 0.21). In contrast, AE CWM had a non-significant negative effect on decomposition and a non-significant positive effect on banana growth (path coefficients -0.16 and 0.07 respectively). Both geophagy and pigmentation had a non-significant positive effect on banana growth (path coefficients 0.11 and 0.03 respectively).

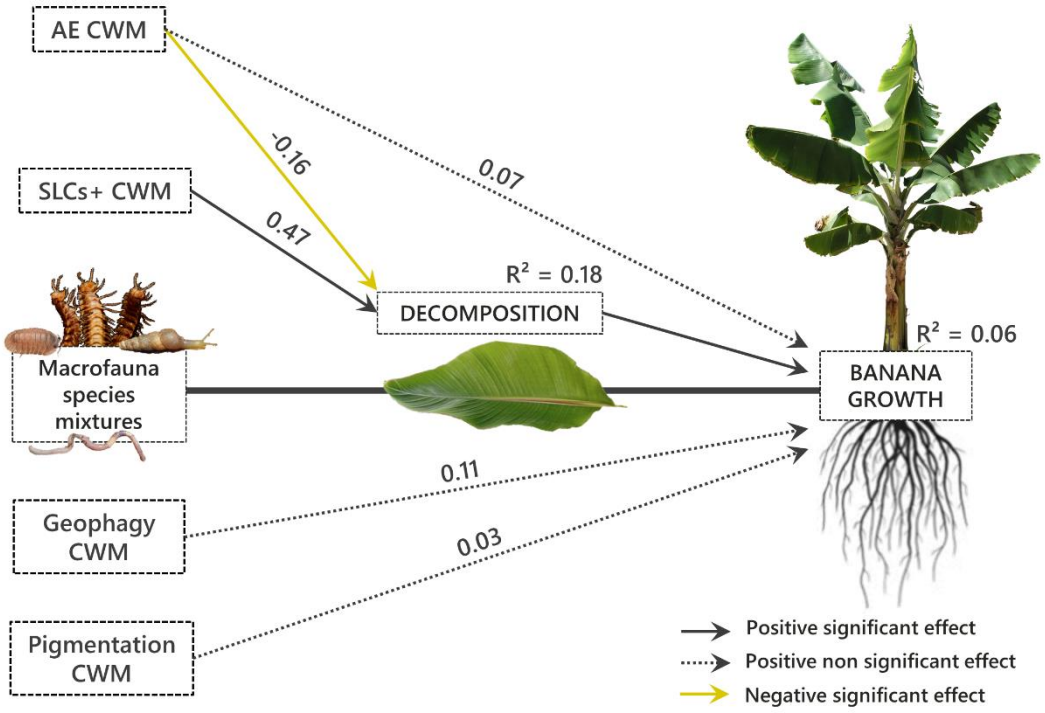


Figure 11: Final results the structural equation modelling, showing the effect macrofauna community trait (CWMs) on the observed decomposition and banana growth. Models fisher's C = 10.2, p-value > 0.05. Path coefficients are standard estimates of each submodel of the SEM, and are written in the center of each arrow.

Table 6: Summary of decomposition and banana growth variables values (mean ± SE). Small case letters indicate significant differences between control, single-treatments and mixtures after Tukey post-hoc test.

moda	Decomposition	Growth	Aerial mass	Root mass	Shoot-root ratio
Control	12.22 ± 0.87 [a]	14.1 ± 0.57	11.96 ± 0.51 [ab]	6.4 ± 0.27	1.89 ± 0.07
A. leucostigma	16.06 ± 1.05 [ad]	15.39 ± 0.74	12.75 ± 0.46 [ab]	6.94 ± 0.39	1.87 ± 0.08
A. monilicornis	20.05 ± 1.41 [d]	14.66 ± 0.8	12.04 ± 0.45 [ab]	6.85 ± 0.6	1.83 ± 0.11
C. murina	20.06 ± 1.29 [d]	15.5 ± 0.85	12.86 ± 0.67 [b]	6.99 ± 0.35	1.85 ± 0.08
E. eugeniae	14.67 ± 1.33 [ad]	15.87 ± 0.78	12.83 ± 0.47 [ab]	6.83 ± 0.49	1.92 ± 0.1
S. octona	14.07 ± 0.54 [ac]	15.65 ± 0.8	12.74 ± 0.68 [ab]	7.35 ± 0.41	1.77 ± 0.14
A	19.78 ± 1.66 [cd]	15.66 ± 0.64	12.95 ± 0.56 [b]	7.21 ± 0.59	1.87 ± 0.14
B	17.84 ± 1.55 [bcd]	15.02 ± 0.23	11.78 ± 0.28 [ab]	7.08 ± 0.25	1.69 ± 0.09
C	14.57 ± 1.09 [ad]	13.82 ± 0.63	10.79 ± 0.46 [a]	6.47 ± 0.4	1.71 ± 0.12
D	15.87 ± 1.06 [ad]	13.51 ± 0.67	11.12 ± 0.41 [ab]	6.28 ± 0.46	1.82 ± 0.1
E	13.07 ± 0.90 [ab]	14.26 ± 0.60	11.47 ± 0.56 [ab]	6.52 ± 0.33	1.80 ± 0.13
F	17.48 ± 1.32 [ad]	14.43 ± 0.54	12 ± 0.54 [ab]	6.54 ± 0.31	1.87 ± 0.13
G	17.26 ± 1.83 [ad]	14.08 ± 0.61	11.93 ± 0.53 [ab]	6.35 ± 0.28	1.9 ± 0.1
H	16.93 ± 1.24 [ad]	13.92 ± 0.92	11.22 ± 0.56 [ab]	6.33 ± 0.63	1.89 ± 0.18

DISCUSSION

Macrofauna had a significant effect on decomposition and plant growth

During the two months of the experiment in semi-controlled conditions (i.e. greenhouse), our results come with clear evidence that soil macrofauna increase litter decomposition rate as their contribution counted for an average increment of 28% from overall decomposition rate. This contribution is surprisingly very close to the macrofaunal contribution to decomposition found by García-Palacios and co-workers (2013) that was on average decomposition 27%. We also revealed significant differences between decomposition rates according to the macrofauna mixtures. The mixture A had the highest observed decomposition rate of 7.56 ± 1.66 % (i.e. macrofaunal contribution to decomposition after removing the fauna-free control decomposition). Interestingly, the three species composing the mixture A - the two diplopods *A. monilicornis*, *A. leucostigma* and the isopod *C. murina* - had the highest observed decomposition rates in single-species treatments. This result suggests that diplopods and

isopods have the highest contribution to litter decomposition individually and within mixtures. Our results show also that functional attributes of the mixtures (i.e. CWMs) had a significant effect on litter mass loss, especially Specific Litter Consumption in presence and absence of soil (SLCs+ and SLCs-, Figure 3 D and E). This result is in line with the mass-ratio hypothesis advocating that the functional identity of the most abundant species in a community determines the ecosystem process (Grime, 1998). Findings of Bílá and co-workers (2014) goes also in our direction as they found, using a microcosm experiment, that CWM of litter consumption in a decomposer macrofauna community explains a major part of litter decomposition (Bílá et al., 2014).

Our study also tested the effects of macrofauna community composition on banana growth. This effect was overall lower than on decomposition, and contrasted depending on pot composition and on the variables of banana growth considered. Indeed, the effect of macrofauna composition on overall banana growth (overall banana growth = final banana mass – initial banana mass) wasn't significant. However, its effect on aerial mass was significant. Mixture A (the two diplopods *A. monilicornis*, *A. leucostigma* and the isopod *C. murina*) and the single-species modality with the isopod *C. murina* contributed to an increment of an average of 8.2 % and 7.5 %, respectively, of the aerial mass. These results are consistent with the findings of Hines and co-workers (2015) demonstrating that the increase of the abundance of the isopod *Littorophiloscia vittata* enhances plant growth of the Cyperaceae *Scirpus olneyi* (Hines et al., 2015). However, their effects on plant growth have been mostly determined as single-species effects. Our results show also that aerial mass decreased significantly with mixture's Assimilation Efficiency CWM, indicating that aerial mass should be higher in mixtures with high excretion rate (i.e. Excretion% = 1 - assimilation%). Decomposer macrofauna species contribute to mineralization directly via assimilation (i.e. via respiration) and indirectly via faeces excretion (i.e. microbial respiration) (Hassall et al., 1987; Lubbers et al., 2020). Our results suggest that in our case, macrofauna mixtures contributed to banana growth by having a high excretion rate at the community level. Studies have shown the significant effect of litter conversion into faeces by macrofauna species on nutrient cycling, by enhancing organic matter lability (i.e. decrease in C:N ratio and increase in leachate concentrations), especially for recalcitrant litter, which is the case for banana litter (Joly et al., 2018; Joly et al., 2020; Joly et al., 2022).

Furthermore, we were able to establish a cascading effect of the functional attributes of macrofauna mixtures on banana growth via litter decomposition, even though we suspect that the effect of macrofauna on soil structure may have played a key role in banana growth. Indeed, we found that the

effect of macrofauna on banana growth result from a significant effect of macrofauna on litter decomposition. Indeed, macrofauna may have played a key role in mineralizing the litter they decomposed. However, their contribution to banana growth via decomposition was only 6% (Figure 10). We believe that macrofauna also contributed to banana growth via soil structuring, however we didn't measure yet soil structure variables as porosity and structural stability.

Macrofauna species mixtures non-additive effects on decomposition and banana growth

Species richness showed a significant negative relationship with the net effect of species mixtures on decomposition. This result point out negative interactions as inhibition or competition between species within the mixtures. Moreover, functional dissimilarity showed no significant relationship with the net effect of species mixtures on decomposition. This finding refutes the role of complementarity between species for litter decomposition in our study. Even though, normally, functional dissimilarity explains a small part of the variation in litter decomposition and primary production (Bílá et al., 2014; Coulis et al., 2015; Dias et al., 2013; García-Palacios et al., 2017). Coulis and co-workers have found a small but significant contribution of functional dissimilarity explaining the variation in litter decomposition (Coulis et al., 2015). In addition, García-Palacios and co-workers (2017) and Bílá and co-workers (2014) also support a small contribution of litter functional dissimilarity on litter decomposition (Bílá et al., 2014; García-Palacios et al., 2017). In contrast, our results are in line with Frainer and co-workers (2015) who found no relationship between decomposition and litter trait dissimilarity (Frainer et al., 2015; Verhoef, 2021). Moreover, we suspect that banana leaf litter had a low quality, as Zimmer and co-workers (2005) found that synergistic interactions between species disappeared when the detritivores macrofauna (isopod and earthworm species in his study) were offered a low quality of litter (Zimmer et al., 2005). We also suspect that litter moisture was low and temperature was high in the greenhouse experiment, which led to a decrease in synergistic interactions between species (Joly et al., 2021). In addition, the functional traits considered in our study didn't include traits distinguishing species according to their behavior by which they consume litter. For instance, the level of palatability of litter at which species start consuming it, which could be considered as functional marker of the interaction between litter and soil macrofauna. Diplopods and isopod species prefer consuming partially decomposed litter, unlike gastropods (Oliveira et al., 2010). Our results support the importance of considering this marker in the trait-based functional dissimilarity gradient, as we show a positive net effect with three mixtures (i.e. C, B and D) comprising the gastropod *S. octona* with the diplopods and/or the isopod *C. murina*. Oliveira and co-workers (2010) also found significant complementarity effects

between gastropod and diplopod species feeding on freshly fallen litter and also when feeding on partially decomposed litter (Oliveira et al., 2010). Another trait that would be interesting to include in our trait-based functional dissimilarity gradient, is the feeding mode - i.e. by scrapping, biting, shredding, grazing (Bílá et al., 2014; McCary and Schmitz, 2021; Moretti et al., 2017) - and based also on our own observations, as the gastropod *S. octona* consumed litter by scrapping, and the two diplopods *A. monilicornis*, *A. leucostigma* and the isopod *C. murina* consumed litter by biting). The way of consuming litter can also be a relevant trait to highlight facilitative interactions between decomposer macrofauna species.

Most of researches on diversity-function relationship, focuses on macrofauna net effects on soil ecosystem processes (Heemsbergen et al., 2004; Joly et al., 2021; Oliveira et al., 2010), without considering the resultant effect of macrofauna net effects on plant growth. Here, we make a step forward for unraveling the effect of diversity on the net effect of macrofauna mixtures on banana growth. Our results showed no significant relationships between species richness and the net effect of mixtures on overall banana growth nor on banana growth variables (aerial mass and root mass). Moreover, functional dissimilarity assessed with Rao index had no significant effect on the net effect of mixtures on aerial mass, but interestingly it had a significant negative effect on the net effect of mixtures on root mass. As a direct negative effect of interactions between macrofauna species on root mass seems unlikely, this result suggests rather an indirect effect of interactions between species through soil characteristics. Single-trait functional diversity gives a better understanding of the possible underlying mechanisms (Butterfield and Suding, 2013). Indeed, community weighted variances (CWVs) of traits that can have an effect on plant growth (Assimilation Efficiency, pigmentation, Specific Faecal pellets Area, and geophagy) show that species pigmentation and Assimilation Efficiency CWVs decreased significantly with the net effect of mixtures on root mass. In other words, in mixtures with species having different body pigmentations, and thus probable different endogeicity behavior (light colored species are more endogeic and dark colored are more epigeic), and also mixtures with high excretion rates, the net effect of diversity on root mass was negative. This result could suggest a negative net effect of diversity on soil structure and then on root growth. Soil structure measurements would thus be important to clarify the latter relationship.

CONCLUSION

This study, is one of the first to demonstrate the effect of macrofauna mixtures functional components on litter decomposition and plant growth. We found that macrofauna mixtures had a significant positive effect on litter decomposition and banana growth, mostly driven by the Specific Litter Consumption in absence and presence of soil calculated at the community level (CWM). Macrofauna mixtures also had a significant positive effect on banana aerial mass, which was higher in mixtures with low Assimilation Efficiency CWM, and thus higher in mixtures with high excretion rate. This suggests, that litter conversion into faeces may have increased organic matter lability and thus its assimilation by plants. A cascading effect of macrofauna traits on litter decomposition and banana growth was shown and indicated a significant relationship between litter decomposition, and banana growth. Finally, species richness had a significant negative effect on the net effect of macrofauna mixture on decomposition, suggesting competitive interactions for resources in species rich mixtures. However, functional diversity didn't impact the net effect on decomposition, refuting the 'niche complementarity' hypothesis to explain litter decomposition in our study. On the contrary, species richness had no effect on the net effect of macrofauna on banana growth, while diversity indexes had a significant negative effect, particularly on root mass, suggesting negative interactions between species leading to a lower root growth. Interestingly, we showed that mixtures with species having different body pigmentations (a proxy for endogeicity) and a different Assimilation Efficiencies had a significant negative net effect on root mass. These relationships need further analyses on soil structure to be clarified and to determine all the causal pathways of macrofauna mixtures functional components on banana growth.

APRES-PROPOS

Dans cette thèse, nous avons déterminé un effet en cascade des assemblages des espèces détritivores sur la croissance du bananier via la décomposition de la litière. Cependant, la contribution de la décomposition à la croissance était faible (6 %) suggérant une contribution importante des effets non-trophiques de la macrofaune sur la croissance du bananier via la bioturbation du sol. Cette relation pourra s'éclaircir grâce à des mesures complémentaires sur les propriétés du sol. Lors du dépotage des bananiers de l'expérimentation de ce chapitre, nous avons récupéré des échantillons du sol afin de mesurer, ultérieurement, la porosité, la stabilité structurale du sol et de quantifier les populations microbiennes dans le sol. Des fragments racinaires ont aussi été scannés pour déterminer l'architecture racinaire et conservés dans l'alcool pour quantifier les populations de mycorhizes (ces mesures sont prévues après la thèse). Nous nous attendons à ce que la diversité fonctionnelle des assemblages de macrofaune augmente la porosité du sol qui aurait modifié l'architecture des racines ; notamment un système racinaire moins ramifié (Blomme et al., 2006). Nous nous attendons aussi à ce que la diversité fonctionnelle des assemblages de macrofaune aurait augmenté les communautés microbiennes du sol et/ou les associations mycorhiziennes avec les racines. Ces derniers auraient augmenté la masse aérienne des bananier (Fortin et al., 2015) (Figure 41).

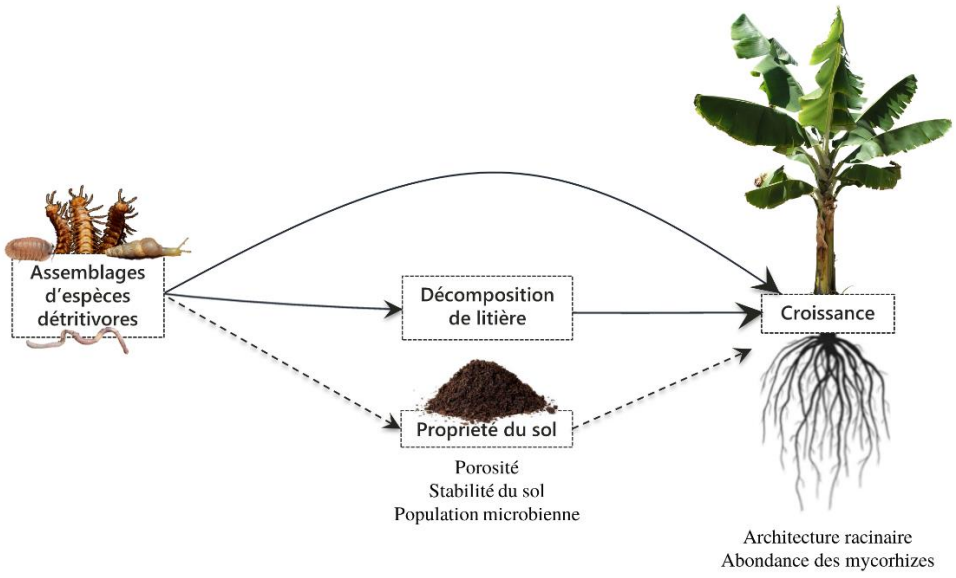


Figure 41 : Schéma des relations en cascade à étudier sur l'effet des assemblages d'espèces détritivores sur les propriétés du sol et l'effet de ces derniers sur le bananier. Les traits pleins renseignent sur les relations déjà étudiées dans ce chapitre, et les traits en pointillés renseignent sur les relations restantes à étudier.

CHAPITRE VI : DISCUSSION GENERALE



Figure 42 : Photographies de *Orthomorpha coarctata* (photo du haut) et *Nanostreptus geayi* (photo du bas) ; deux espèces étudiées dans le chapitre VI pour la mesure des traits fonctionnels, photos prises par ©Baptiste Ben.

Durant les trois années de thèse, j'avais deux objectifs principaux : (i) déterminer l'effet des pratiques agricoles sur la macrofaune du sol et sur la décomposition de la litière, et (ii) comprendre comment les espèces détritivores individuellement et en communauté influent sur la décomposition de la litière. Pour répondre à ces objectifs, j'ai mené des expérimentations dans des conditions réelles chez les agriculteurs avec un total de 40 parcelles issues de 16 exploitations différentes, en pot en serre et en microcosmes au laboratoire. Dans l'expérimentation en pot, un objectif secondaire était de déterminer l'effet de la faune et sa diversité sur la croissance du bananier via la décomposition et la structure du sol. Or, des variables relatives aux propriétés du sol et du bananier n'ont pas encore été mesurées, laissant encore un suspens pour cette thèse. Il y sera fait référence si nécessaire par la suite.

Dans la figure 43, j'ai synthétisé les résultats les plus importants, reliant les différentes composantes étudiées dans cette thèse. En se basant sur cette figure, je vais mener une discussion en faisant un zoom sur les résultats répondant aux objectifs cités ci-dessus. Premièrement, je vais commencer par synthétiser les effets des pratiques agricoles sur la macrofaune du sol, et sur le processus de décomposition (partie 1). Ensuite, je vais discuter de l'effet de la macrofaune du sol et sa diversité sur la décomposition de la litière (partie 2). Dans cette partie, je vais tout d'abord présenter la contribution de la macrofaune à la décomposition (partie 2.1), suivi de l'importance des interactions entre les espèces et l'identité des espèces pour expliquer l'effet de la diversité des espèces sur la décomposition (partie 2.2 et 2.3). Ensuite, j'aborderai les effets de la macrofaune sur la structure du sol (partie 3) et sur la croissance des bananiers (partie 4). La partie 5, discutera des implications des résultats de cette thèse pour les agriculteurs (partie 5). Et pour finir, je vais exposer quelques perspectives pour les futures recherches (partie 6).

Les limites méthodologiques et expérimentales sont indiquées dans des encadrées d'une manière transversale dans leurs parties correspondantes.

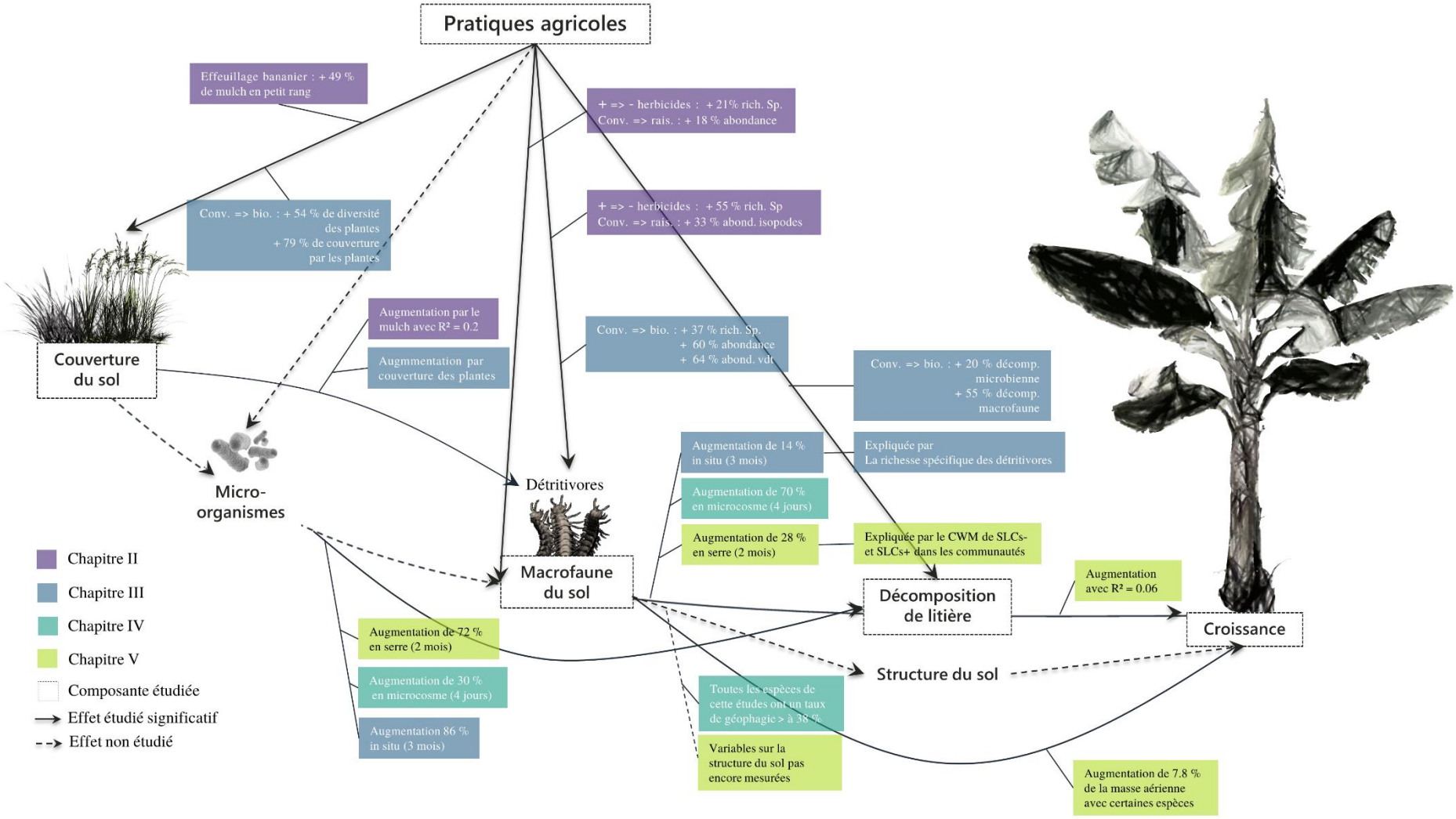


Figure 43 : Schéma synthétique des résultats obtenu à travers les quatre derniers chapitres de cette thèse et les relations étudiées et supposées dans cette thèse entre les différentes composantes d'un agroécosystème bananier.

1. QUEL EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LA BIODIVERSITE DU SOL ET LE PROCESSUS DE DECOMPOSITION ?

1.1. LES PRATIQUES AGRICOLES ET LA BIODIVERSITE DU SOL

Nous avons mené des expérimentations *in situ* chez les agriculteurs, dans des parcelles de bananiers, pour étudier l'effet de leurs pratiques agricoles sur la macrofaune du sol (chapitres II et III). Utilisant deux méthodes d'échantillonnages différentes (*i.e.* quadras et pièges barbers), nous avons comparé un système conventionnel à un système recevant moins d'herbicides, un système raisonné (moins de pesticides), un système agroforestier (moins de pesticides avec arbres) et un système biologique (0 pesticide). Les principaux résultats montraient une augmentation de 21 % (barber) de la richesse spécifique moyenne en passant d'un système conventionnel à un système sans herbicides, et une augmentation de 18% (quadra) de l'abondance totale, en passant d'un système conventionnel d'un système raisonné. Nos résultats suggèrent également qu'une cessation ou une réduction des applications herbicides est associés à une augmentation de la proportion d'abondance de certaines espèces natives. La conservation de ces espèces pourrait être en jeu, surtout dans le contexte insulaire de la Martinique (Myers et al., 2000). Il est donc important de maximiser les zones pouvant servir d'habitats aux espèces natives. Une stratégie de conservation de type land sharing (Tscharntke et al., 2012) réduisant les intrants chimiques dans les agroécosystèmes semble donc être complémentaire aux réserves naturelles.

En outre, nous avons montré une richesse spécifique des invertébrés détritivores 55% (barber) plus importante en système sans traitements herbicides, et 37 % (quadra) plus importante en système biologique qu'en système conventionnel. Nous avons aussi montré une augmentation de 60 % de l'abondance des macro-arthropodes détritivores et 64 % des vers de terre dans le système biologique, comparé au système conventionnel. Un des résultats les plus marquants a été l'importante augmentation de 87% et 33% de l'abondance des isopodes dans le système agroforestier et raisonné respectivement, comparé au système conventionnel. Ces résultats vont dans le sens des conclusions de Paoletti et al. (1999) qui avait montré un taux de mortalité élevé et un déclin des populations d'isopodes dans des systèmes agricoles intensifs en intrants chimiques (Paoletti and Hassall, 1999). Coulis (2021) a

également montré un déclin de l'abondance des isopodes dans les parcelles de cannes à sucre conventionnelles comparées aux parcelles biologiques. Ces différents résultats suggèrent que l'abondance des isopodes au niveau d'un agroécosystème peut donc être un bioindicateur de l'intensification agricole en intrants chimiques. En outre, nos résultats ont montré que l'effeuillage des bananiers (i.e. pratique largement exercée dans les bananeraies de Martinique pour lutter contre la cercosporiose noire du bananier) participe significativement à l'augmentation de l'abondance des détritivores, en leur conférant plus de litière (ressources), un habitat et des microclimats favorables. Il est probable que la diminution de la diversité et de l'abondance de macrofaune du sol dans les agroécosystèmes plus intensifs en intrants chimiques seront liées à la diminution de la ressource primaire (adventices) suite aux applications herbicides (Menezes et Soares, 2016 ; Brust, 1990 ; Cortet et Poinsot-Balaguer, 2000).

L'ensemble de ces résultats montrent clairement que le système conventionnel bananier, intensif en intrants chimiques, réduit la richesse spécifique et l'abondance de la macrofaune du sol dont les espèces détritivores, **ce qui valide les deux premières hypothèses de cette thèse ; H1a et H1b** (chapitre II). Mais est-ce que le processus de décomposition est aussi affecté par l'utilisation intensif en intrants chimiques ?

1.2. LES PRATIQUES AGRICOLES ET LA DECOMPOSITION DE LA LITIERE

Afin d'étudier l'effet des pratiques agricoles conventionnelles comparées aux pratiques biologiques sur la décomposition de la litière du bananier, nous avons utilisé des sacs de litière à très fines mailles pour la décomposition microbienne et des sacs de litière à grandes mailles pour calculer la contribution de décomposition due à la macrofaune du sol (Chapitre III). Ces sacs de litière ont été déposés dans des parcelles chez les agriculteurs et dans des parcelles expérimentales du CIRAD, avec une gestion conventionnelle ou biologique. Pour rappel, nos résultats ont montré une augmentation de 20 % de la décomposition microbienne et 55 % de la décomposition due à la macrofaune du sol dans les parcelles biologiques comparées aux parcelles conventionnelles. Un effet direct des pratiques agricoles conventionnelles sur la baisse de la décomposition aurait pu être par toxicité suite à l'ingestion de la macrofaune de la litière contaminée par le glyphosate (Hedde et al., 2012). Afin de tester cette hypothèse, les sacs de litière était pourvus soit d'une litière contaminée par le glyphosate, soit d'une

litière non contaminée, pour vérifier si la macrofaune du sol allaient éviter la litière présentant une certaine toxicité. Cependant, nos résultats ont montré une baisse non significative de la décomposition de la litière contaminée réfutant donc cette hypothèse. En revanche, une étude à l'échelle du laboratoire utilisant également de la litière des feuilles de bananier a trouvé un effet significatif de la contamination de la litière par le glyphosate sur la diminution de la biomasse des vers de terre (García-Pérez et al., 2016). Cela suggère que la contamination de la litière par le glyphosate aurait pu avoir un effet sur la faune, mais qu'à l'échelle de l'agroécosystème où la litière n'est pas limitante, cet effet est négligeable pour observer un effet de la contamination par le glyphosate sur la décomposition de la litière. Néanmoins, nous avons déterminé les effets en cascade des pratiques agricoles conventionnelles sur la décomposition via la diminution de la couverture du sol et la diversité spécifique des plantes. Ces derniers ont eu un effet significatif sur la décomposition microbienne et sur la richesse spécifique de la macrofaune du sol. En effet, la couverture du sol et la diversité des plantes confèrent une diversité de micro-habitats et des microclimats favorables aux microorganismes (Valencia et al., 2018; Vries et al., 2012; Wardle et al., 2006; Zak et al., 2003) et la macrofaune détritivores (Brooks et al., 2005; Coulis, 2021) (les effets de la couverture du sol sur les microclimats n'a pas été mis en évidence dans cette thèse, voir encadré 1). Cette relation supposée dans le chapitre II a été confirmée par nos résultats du chapitre III lorsque les pratiques conventionnelles (ayant un nombre de passages glyphosates de 2 à 4 passages herbicides par an) ont diminué la couverture du sol de 79 % et la diversité des plantes de 54 % comparé aux pratiques biologiques. Cette diminution de la couverture du sol en plantes et sa diversité a causé une diminution de la décomposition microbienne et une diminution de la richesse spécifique de la macrofaune du sol. Cette diversité de la macrofaune avait un effet significatif sur la diminution de 55% de sa part de décomposition dans les parcelles conventionnelles. Ces résultats montrent clairement que la couverture du sol par la flore adventice est un levier important pour conserver la biodiversité du sol et les services qu'elles rendent à l'écosystème. **Nous validons ainsi les deux hypothèses H2a et H2b de cette thèse** (chapitre III).

Nous avons montré que les pratiques agricoles impactaient aussi bien la diversité que la décomposition, mais qu'en est-il du lien direct entre la décomposition et la biodiversité du sol ?

ENCADRE 1 :

Effet de la couverture du sol sur les microclimats difficilement mesurables *in situ*

Afin de déterminer l'effet de la couverture du sol sur les microclimats, nous avons mesuré la température et l'humidité relative de l'air dans les parcelles conventionnelles et biologiques du chapitre III. Après désherbage d'une placette de 25x25 cm², nous avons déposé un capteur au centre de chaque parcelle à 10 cm du sol sous un couvercle en plastique (Figure 44). Or, les résultats sur l'effet de la couverture du sol sur les microclimats n'étaient pas mis en évidence. Nous croyons qu'une des raisons serait l'ombrage qui était plus élevé dans les parcelles conventionnelles qu'en biologiques et qui aurait masqué les effets du couvert. En effet, les agriculteurs des parcelles biologiques exerçaient de l'effeuillage des bananiers d'une manière plus fréquente (pour contrôler la cercosporiose noire du bananier) que les agriculteurs des parcelles conventionnelles qui eux utilisaient des fongicides et donc un effeuillage moins fréquent. L'effeuillage dans les parcelles biologiques aurait donc baissé l'ombrage dans les parcelles et augmenté la température maximale d'une moyenne de 1,5 °C dans les parcelles biologique comparé aux parcelles conventionnelles (37,2 °C et 35,7 °C respectivement). Nous supposons que les capteurs, à cause de leur disposition surélevée dans les parcelles, ont été beaucoup plus influencés par le manque d'ombrage et donc l'augmentation des températures dans les parcelles que par la couverture du sol qui normalement devrait temporiser les températures.

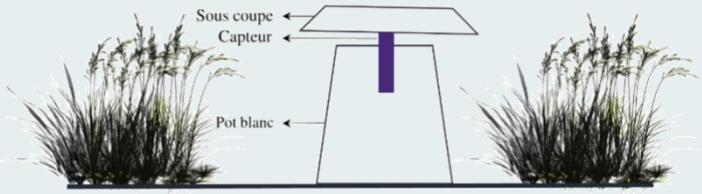


Figure 44 : Disposition du capteur dans la parcelle

Pour remédier à ce biais méthodologique pour mesurer l'effet de la couverture du sol sur les microclimats, nous proposons de mesurer la température et l'humidité du sol qui renseigneraient d'une manière plus significative sur les microclimats sous le couvert végétal. La température pourrait être mesurée avec des sondes étanches (Yin et al., 2021) et l'humidité du sol (teneur en eau) pourrait être mesurée par gravimétrie (Dobriyal et al., 2012).

2. QUEL EFFET DE LA MACROFAUNE DU SOL ET DE SA DIVERSITE SUR LA DECOMPOSITION ?

2.1. CONTRIBUTION DE LA MACROFAUNE A LA DECOMPOSITION

Nous avons montré un effet important de la macrofaune du sol sur la décomposition, à la fois en serre (chapitre V) mais également dans les parcelles de bananiers (chapitre III). En serre dans des pots de 5L, nous avons testé comment différents assemblages d'espèces de détritivores (mono ou plurispécifiques) affectent la décomposition. En moyenne, la macrofaune en serre a contribué à une augmentation de 28 % de la décomposition totale en deux mois. Et dans les parcelles de bananiers, nous avons trouvé une augmentation de 14 % de la décomposition par la macrofaune du sol en trois mois (Encadré 2). Une étude synthétisant des résultats d'études sur les sacs de litière afin de quantifier la contribution de la faune à la décomposition à l'échelle mondiale et à l'échelle du biome, a trouvé que la faune a augmenté la décomposition d'une moyenne de 27 % (García-Palacios et al., 2013), une augmentation proche des valeurs obtenues dans cette thèse.

ENCADRE 2 :

Limite expérimentale des sacs de litière à isoler l'effet des détritivores sur la décomposition

Une des limites expérimentales des sacs de litières déposés *in situ*, est d'arriver à isoler l'effet des espèces détritivores seules, sur la décomposition. En effet, en utilisant une maille large de 1 cm pour rendre la litière dans les sacs accessible à la macrofaune, l'effet mesuré sur la décomposition inclut non seulement l'effet des espèces détritivores, mais aussi d'autres espèces - notamment les prédateurs - qui diminueraient les populations de détritivores (Koltz et al., 2018). Par conséquence, l'utilisation de sacs de litières pourrait sous-évaluer la contribution des détritivores à la décomposition.

L'expérimentation en microcosme a permis de comparer le potentiel de décomposition de litière de 19 espèces incluant des diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terre. La consommation spécifique de litière (mg de litière / g d'animal / jour) en absence du sol dans les microcosmes était corrélée à la biomasse des espèces. Cependant, en présence du sol dans les microcosmes cette corrélation n'était pas significative pour les diplopodes et les gastéropodes. Ce résultat implique dans notre cas que la biomasse n'est pas un proxy fiable pour la consommation de litières par les espèces détritivores. De plus, en microcosme nous

avons pu comparer les rendements d'assimilation de la matière organique chez les diplopodes, isopodes et gastéropodes. Nos résultats ont montré qu'en moyenne les isopodes et gastéropodes sont bien des champions d'assimilation comparé aux diplopodes (assimilant 3 fois plus que les diplopodes en moyenne). Ce qui est cohérent avec la découverte récente de plusieurs gènes codant pour des enzymes de cellulases et hémicellulases présents chez les isopodes et gastéropodes et peu de gènes pour les diplopodes (Chang and Lai, 2018). Cependant, nous avons aussi montré une grande variabilité entre les espèces de diplopodes, notamment avec l'espèce *H. angustipes* qui assimile environ ≈ 50 % de la litière consommée ; une valeur supérieure aux valeurs de l'isopode *Trichorina sp.* (36%) et du gastéropode *P. guadeloupensis* (44%). Par ailleurs, les forts rendements d'assimilation que nous avons trouvés, appuient les résultats des études effectuées depuis David (2014) confirmant que les isopodes, gastéropodes et diplopodes sont capables de grands rendements d'assimilation et mettant en évidence l'effet direct de la macrofaune sur la minéralisation du carbone.

ENCADRE 3 :

Comparaison de la perte de masse due à la macrofaune entre les expérimentations de cette thèse

Dans la figure 45, j'essaie de comparer, à titre indicatif, sur la base de la même échelle temporelle (mois), la perte de masse de litière en mg dans deux des conditions étudiées : en serre et en microcosme. Pour 5 espèces, nous avons représenté la consommation d'un individu. En microcosme, comparé aux conditions en serre, les deux espèces de diplopodes *A. monilicornis* et *A. leucostigma* ont doublé leur consommation. Au contraire, les deux espèces - l'isopode *C. murina* et le vers de terre *E. eugeniae* - ont augmenté leur consommation en serre par comparaison aux microcosmes. A noter que la hiérarchie des espèces a aussi été modifiée. Cela souligne que la consommation de litière de chaque espèce dépend aussi des conditions environnementales/expérimentales et de l'appétence de la litière. La température et l'humidité du sol et de la litière ont pu être différentes entre les conditions en microcosmes et en serre. Le degré de décomposition de la litière et ainsi que de son appétence pour les différentes espèces étudiées a aussi pu différer entre ces deux types de conditions. En microcosme, les conditions étaient standardisées, avec un pourcentage de décomposition de la litière identique pour toutes les espèces. En serre, les conditions étaient plus proches du réel, avec une litière poursuivant sa décomposition sur les 2 mois de l'expérimentation, pouvant ainsi être plus ou moins appétente pour les différentes espèces au cours du temps. Or, dans cette thèse les différences entre ces conditions n'ont pas été mesurées, ne permettant pas de faire des hypothèses concernant leurs impacts sur la consommation de litière.

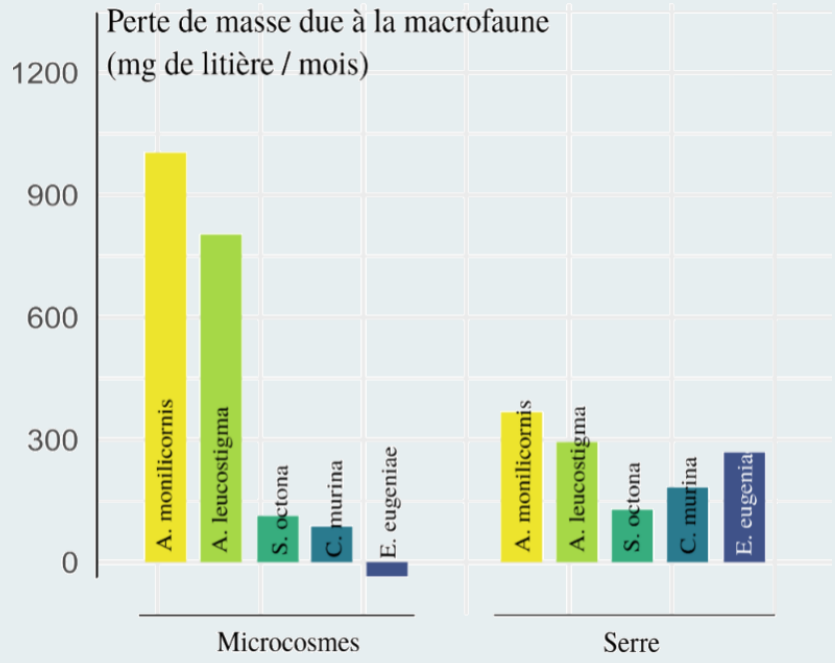


Figure 45 : Comparaison de la perte de masse de litière dans les deux expérimentations (*i.e.* microcosmes, serre) en convertissant les valeurs de pertes de masses au mois.

2.2. LA CONSOMMATION SPECIFIQUE DE LITIERE EN PRESENCE DU SOL (SLCS+), UN TRAIT IMPORTANT POUR PREDIRE LA DECOMPOSITION

Plusieurs études ont montré que l'identité fonctionnelle des espèces aux sein des assemblages de détritivores a un effet important sur la perte de masse de litière (Bílá et al., 2014; Treplin et al., 2013). Dans cette thèse, nos résultats vont également en ce sens. En effet, dans l'expérimentation en serre nous avons montré que le CWM de la consommation spécifique de la litière en présence et en absence du sol sont significativement corrélés à la décomposition due à la macrofaune du sol, **confirmant ainsi partiellement l'hypothèse H4a de cette thèse** (chapitre V). En outre, les CWMs de la consommation spécifique de la litière ont été mesurés à base des traits mesurés préalablement en microcosme (*i.e.* SLCs+ et SLCs-) et non pas à base des traitements monospécifiques issus de l'expérimentation en serre. La relation significative entre ces CWMs et la décomposition en serre, souligne donc que les mesures de traits en microcosme peuvent être extrapolées dans les conditions semi-contrôlées s'approchant de la réalité. De plus, nous avons montré que le CWM de la consommation spécifique de la litière en présence du sol expliquait mieux la décomposition que le CWM de la consommation spécifique en absence du sol. En microcosme, nous avons montré qu'en absence du sol, les espèces consommaient significativement plus de litière qu'en présence du sol. Cela probablement pour compenser le manque de minéraux, notamment en calcium dont les concentrations étaient inférieures dans la litière que dans le sol. Ces résultats mettent en évidence l'importance d'intégrer le sol lors des mesures de traits dans les microcosmes afin de mieux prédire l'effet des assemblages d'espèces détritivores sur la décomposition de la litière dans les conditions s'approchants aux conditions naturelles.

2.3. LES INTERACTIONS ENTRE DETRITIVORES ET LEURS EFFETS SUR LA DECOMPOSITION

Parmi les parcelles de bananiers de cette étude, la parcelle ayant la part de décomposition de litière par la faune du sol la plus importante est la parcelle la plus riche en espèces de macrofaune avec une richesse spécifique moyenne de 6,33 espèces (Chapitre III). En effet, nos résultats issus de l'expérimentation en conditions réelles, ont montré que la

décomposition de la litière augmentait significativement avec la richesse spécifique de la macrofaune. En revanche, en serre dans des pots de 5L, la richesse spécifique de la macrofaune du sol avait une effet positif (mais non significatif) sur la décomposition de la litière (Chapitre V). Une hypothèse à ces différences de résultats pourrait-être qu'en condition de microcosme ou en serre, il est plus probable d'observer des interactions négatives, liées à la compétition aux ressources, qu'en conditions réelles où les habitats et les ressources sont plus abondants. En effet, nous avons observé en serre que l'effet net de la macrofaune sur la décomposition (effet non-additif) diminuait significativement avec la richesse spécifique, ce qui expliquerait la relation faible, non significative observée entre la richesse spécifique et la décomposition. De plus, la valeur maximale de l'effet net moyen des assemblages était de 1,8 %, soit bien plus faible que ce qui a pu être observé dans d'autres études (Collison et al., 2013; Heemsbergen et al., 2004). Nous soupçonnons que les pics de températures et de sécheresses journaliers rencontrés en serre, qui étaient supérieurs à celles des conditions réelles, avec 2 °C de plus et 5 % d'humidité de moins en serre qu'en conditions réelles (température maximale de 38 °C en serre et de 36 °C en moyenne en parcelles et humidité maximale de 90 % en serre et de 95 % en conditions réelles) ont conduit à une baisse des interactions synergétiques entre les espèces (Joly et al., 2021). Cet effet des conditions environnementales a été montré par Joly et al. (2021) : en cas d'une forte humidité, la décomposition induite par l'assemblage de deux espèces de diplopode et d'isopode était plus élevée à la valeur prédite par les traitements monospécifiques, mais inchangée ou même plus faible en cas d'une faible humidité (voir encadré 4).

ENCADRE 4 :

Limites aux expérimentations en serre en climat tropical

En serre, bien qu'elle fût équipée d'une ombrière couvrante à 80%, la température maximale journalière au mois de juin (début de la saison humide en Martinique caractérisée par des températures élevées) au cours de l'expérimentation a atteint les 38,7 °C en moyenne avec des pics à 45 °C. Cette température est très dommageable pour les espèces de macrofaune du sol étudiées dans cette thèse, et pourrait aussi les mettre en dormance, biaisant donc leurs effets individuels et l'effet de leurs interactions sur la décomposition et la croissance du bananier. Par exemple, l'espèce *C. murina* a souvent été retrouvée enterrée et enroulée dans le sol, probablement pour éviter la dessiccation. Les conditions de la saison sèche, de janvier à mi-avril, auraient été plus favorables pour effectuer une telle expérimentation.

Selon l'hypothèse de complémentarité des niches, la dissimilarité fonctionnelle dans une communauté d'espèces diminuerait la compétition et augmenterait la facilitation entre les espèce (Heemsbergen et al., 2004; Oliveira et al., 2010; Petchey and Gaston, 2006). Dans les conditions réelles nous n'avons pas

pu tester cette relation, mais nous avons montré que l'augmentation de la richesse spécifique des macro-arthropodes et de la richesse spécifique des vers de terre, ont augmenté la décomposition *in situ* (Chapitre III). Les macro-arthropodes et les vers de terre étant deux groupes dissimilaires fonctionnellement (vis-à-vis de leurs interactions avec les microorganismes, leur appétence pour la litière, leur géophagie, etc.), la présence simultanée de ces deux groupes taxonomiques a pu contribuer à augmenter la dissimilarité fonctionnelle totale de la communauté de macrofaune. Cette plus forte dissimilarité fonctionnelle a pu favoriser de la complémentarité entre les espèces (effets net positifs) et ainsi augmenter l'effet observé sur la décomposition in situ. En revanche, la relation entre la dissimilarité fonctionnelle dans les assemblages d'espèces et leurs effets nets sur la décomposition n'était pas significative en serre (Chapitre V), **réfutant ainsi partiellement l'hypothèse H4a de cette thèse.** Nous supposons que les traits fonctionnels utilisés pour la mesure de la dissimilarité fonctionnelle (consommation spécifique, rendement d'assimilation, géophagie, pigmentation et surface spécifique des boulettes fécales ; Chapitre IV), n'ont pas été suffisants pour faire ressortir les interactions facilitatrices entre les espèces, notamment les traits distinguant les espèces en fonction de leur comportement par lequel elles consomment la litière. Par exemple, le niveau d'appétence de la litière à partir duquel les espèces commencent à consommer la litière ; les diplopodes et les isopodes préférant consommer de la litière partiellement décomposée, contrairement aux gastéropodes (Oliveira et al., 2010). Nos résultats confirment l'importance de prendre en compte ce dernier trait dans le gradient de dissimilarité fonctionnelle basé sur les traits, car nous montrons un effet net positif dans des assemblages comprenant le gastéropode *S. octona* avec les diplopodes et/ou l'isopode *C. murina*. Un autre trait qu'il serait intéressant d'inclure dans notre gradient de dissimilarité fonctionnelle, est le mode de consommation, c'est-à-dire par grattage ou morsure (Bílá et al., 2014; McCary and Schmitz, 2021; Moretti et al., 2017). Ce trait serait pertinent pour mettre en évidence les interactions facilitatrices entre les espèces de macrofaune détritivores. Selon nos propres observations dans l'expérimentation en microcosme, tous les gastéropodes consommaient la litière en grattant alors que les diplopodes et isopodes consommaient la litière en mordant comme le montre la figure 46. De plus, la période de consommation journalière

pourrait aussi être un très bon trait pour relever les interactions positives entre les espèces partageant les mêmes habitats (Smedt et al., 2021).

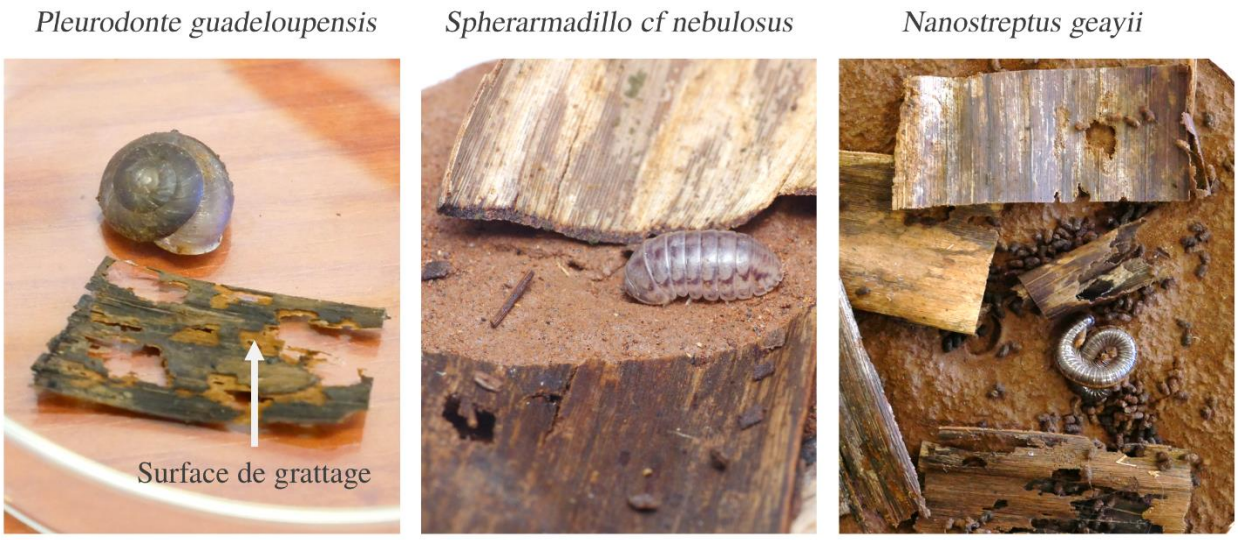


Figure 46 : Les modes de consommation de la litière par grattage pour le gastéropode *Pleurodonte guadeloupensis* et par morsure pour le diplopode *Nanostreptus geayii* et l'isopode *Sphermadillo cf. nebulosus.*

3. QUEL EFFET DE LA MACROFAUNE SUR LA STRUCTURE DU SOL ?

Nous avons mis en évidence, dans des conditions contrôlées en microcosme, une géophagie (*i.e.* proportion du sol ingérée) supérieures à 38 % chez toutes les 19 espèces de cette étude (*i.e.* diplopodes, isopodes, gastéropodes et bien évidemment les vers de terre), **réfutant ainsi l'hypothèse H3b de cette thèse** (chapitre IV). Ce résultat remet en question la classification fonctionnelle catégorisant les diplopodes, isopodes et gastéropodes en « transformateurs de litière » en considérant que leur activité a peu d'impact sur le sol minéral. Devant la grande diversité des espèces détritivores, avec des morphologies et des comportements différents, il est difficile de mettre les espèces dans de grandes cases prévoyant leur effet général sur la décomposition et la structure du sol (Hedde et al., 2022). Ainsi, nous suggérons plutôt de positionner les espèces sur un gradient de géophagie renseignant le potentiel de bioturbation et de structuration du sol des espèces détritivores. La classe taxonomique avait un effet significatif sur leur géophagie. En moyenne, les vers de terre avaient une géophagie de 100 % suivis des gastéropodes avec une moyenne de 95 %, ensuite les isopodes avec une géophagie de 84 % et finalement les diplopodes avec une géophagie de 66 %. Cependant, nous avons aussi trouvé une grande variabilité au sein des classes taxonomiques comme par exemple le diplopode *H. angustipes* ayant une géophagie de 96 % significativement proche du vers de terre *D. bolaui* (99 %). Cette variabilité souligne l'intérêt de mesurer la géophagie propre à chaque espèce, et non une géophagie globale de chaque classe taxonomique (Figure 47). Cependant, la géophagie renseigne sur l'effet potentiel de la macrofaune sur la structure du sol. Des mesures directes au niveau du sol, porosité et stabilité structurale du sol, devront valider l'effet des différents taxons étudiés sur la structure du sol.



Figure 47 : Gradient de géophagie pour les diplopodes, isopodes, gastéropodes et vers de terres étudiées dans cette thèse.

ENCADRE 5

La méthode isotopique pour la mesure de la géophagie

Les mesures de la géophagie présentées dans cette thèse sont issues de la méthode gravimétrique (pesées initiales et finales de la litière et du sol). Cette méthode peut entrainer plusieurs biais expérimentaux. Le mucus des espèces de vers de terre et gastéropodes, par exemple, aurait pu biaiser la mesure de la masse finale de la litière. La sous-estimation de la consommation de la litière due à la masse du mucus sur les litières, remettent en doute les valeurs élevées des géophagies pour les vers de terre (étant des espèces épigées) et pour les gastéropodes. Ainsi, Pour remédier à la limite de la méthode gravimétrique, nous proposons l'utilisation de la méthode isotopique (les résultats n'ont pas encore été traités dans cette thèse). En effet, Le sol utilisé en microcosme pour les mesures de traits, a été prélevé d'un champ de canne à sucre (plante C4) plantée depuis plus de 70 ans. Le sol aurait donc bénéficié du marquage isotopique de la canne à sucre. Selon la consommation des espèces détritivores (sol de canne à sucre vs. litière de bananier), nous pouvons déterminer le marquage isotopique dans leurs boulettes fécales issues de l'expérimentation en microcosme (Figure 48).

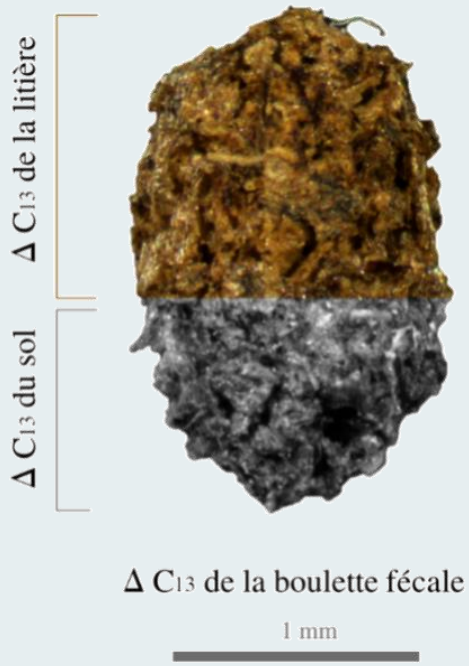


Figure 48 : Aperçu de la méthode isotopique pour la mesure de la géophagie des espèces à travers la détermination du ΔC^{13} du sol et de la litière fournies aux espèces, et le ΔC^{13} des boulettes fécales issues de leur consommation dans les microcosmes. La boulette fécale montrée dans la figure est celle du diplopode *L. sorornus*.

4. QUEL EFFET DE LA MACROFAUNE SUR LA CROISSANCE DU BANANIER ?

Nous avons montré, en serre, que certains assemblages d'espèces détritivores ont permis une augmentation de la masse aérienne du bananier. En particulier, l'assemblage des deux diplopodes *A. monilicornis*, *A. leucostigma* et de l'isopode *C. murina* a permis une augmentation significative de 8,2% de la masse aérienne totale du bananier, comparé au témoin sans macrofaune. Comme vu précédemment, la macrofaune agit sur les plantes (i) par des effets trophiques via la décomposition de la matière organique et ainsi la minéralisation des nutriments à travers la dégradation enzymatiques des cellules végétales et la stimulation de l'activité microbienne dans les boulette fécales et grâce au mucus sécrété, et (ii) par des effets non-trophiques via la structure du sol et la bioturbation participant à la porosité du sol et la distribution des minéraux dans le sol. Dans cette thèse nous avons montré que le CWM lié à la consommation spécifique de la litière dans les communautés de macrofaune a augmenté significativement la décomposition de la litière, qui a son tour a eu un effet significatif sur la croissance du bananier. **Confirmant l'hypothèse finale H4b de cette thèse** (chapitre V). Or, la contribution de la décomposition à la croissance était faible (6 %) suggérant une contribution importante des effets non-trophiques de la macrofaune sur la croissance du bananier via la bioturbation (Figure 49).



Figure 49 : Photos prises lors du dépotage des bananiers de l'expérimentation en serre montrant l'enfouissement des espèces de diplopodes *A. monilicornis* et *A. leucostigma*, et l'espèce d'isopode *C. murina*, dans le sol, participant à la bioturbation du sol.

5. QUELLES IMPLICATIONS POUR LES AGRICULTEURS ?

La problématique de cette thèse était de répondre à la question : **Dans quelle mesure les pratiques agroécologiques peuvent restaurer la biodiversité du sol et le processus de décomposition ?**

A travers les différents résultats de cette thèse, nous avons montré que l'effet négatif des pratiques agricoles intensives en intrants chimiques sur le processus de décomposition est majoritairement dû à une diminution de la complexité de l'agroécosystème, en supprimant la strate herbacée et donc la couverture du sol, comparé à un agroécosystème moins intensif en intrants chimiques. La suppression de cette strate herbacée, élément clé de l'agroécosystème peut déclencher des effets en cascades négatifs sur les microorganismes, la diversité de la macrofaune détritivores du sol, et par la suite affecter la décomposition de la litière (voir partie 1.2). Les intrants chimiques utilisés en Martinique incluent des herbicides, et nous avons démontré qu'un arrêt total de l'utilisation des herbicides augmentait la richesse spécifique de la macrofaune détritivore de 55 % par rapport aux bananeraies conventionnelles recevant 4-5 passages d'herbicides par année. De plus, une utilisation plus raisonnée et moins forte des herbicides a aussi été accompagnée d'une augmentation de la diversité des espèces détritivores suggérant aux agriculteurs une marge de compromis possible pour répondre à leurs contraintes de rendements pour atteindre les quotas de production (chapitre I).

Néanmoins, le retour de la biodiversité des sols suite à l'arrêt ou la diminution des herbicides n'est pas aussi systématique. Bien que dans cette thèse nous n'avons pas déterminé l'effet du labour sur la biodiversité du sol, des études ont montré que dans le cas de l'utilisation du labour comme méthode alternative au désherbage, le labour profond et fréquent peut être aussi néfaste pour la biologie du sol que les herbicides (Coll et al., 2011; Pelosi et al., 2014). Dans les parcelles étudiées dans cette thèse, recevant moins d'herbicides, le désherbage s'est fait majoritairement par fauchage du couvert végétal (déchaumage ou débroussaillage) qui est une pratique permettant de laisser un mulch sur le sol assurant une couverture du sol, sans en dégrader fortement la structure. De plus, dans le chapitre II nous avons montré que l'augmentation de la masse du mulch est accompagnée par une augmentation significative de la diversité des espèces détritivores qui pourraient améliorer la vitesse de décomposition de ce mulch. La quantité de mulch dans les parcelles, toutes pratiques agricoles confondues, étaient en moyenne de 299,54 g/m². Les parcelles biologiques ne recevant pas d'herbicides ont présenté une décomposition de

la litière sur une période de 3 mois de 58% contre 36% en parcelles conventionnelles. D'après nos estimations, les parcelles biologiques auraient donc besoin de 5 mois pour décomposer la totalité du mulch, alors que les parcelles conventionnelles auraient besoin de 8 mois. Ces 3 mois de différence entre la décomposition dans les parcelles biologiques ou conventionnelles sont très importants dans le cycle du bananier ayant une période moyenne de croissance et de fructifications de 8 mois. L'accélération du processus de décomposition dans les parcelles biologiques serait donc un atout important pour les agriculteurs pour augmenter le recyclage des nutriments entre le bananier et le sol durant le cycle du bananier, favorisant donc sa croissance.

6. PERSPECTIVES POUR LES FUTURES RECHERCHES

6.1. EXTRAPOLER LA RELATION ENTRE LA DIVERSITE FONCTIONNELLE ET LA DECOMPOSITION AUX EXPERIMENTATIONS *IN SITU*

Dans cette thèse, nous avons mesuré un ensemble de traits fonctionnels sur un large spectre d'espèces détritivores souvent retrouvées dans les bananeraies de Martinique (15 espèces sur les 19 espèces caractérisées fonctionnellement dans cette thèse). Nous sommes donc en capacité de déterminer la diversité fonctionnelle de certaines communautés de macrofaune détritivores retrouvés en conditions réelles. De plus, en mesurant la décomposition et en déterminant la composition des communautés dans une bananeraie, on serait donc en mesure de tester l'effet de l'identité fonctionnelle et de la diversité fonctionnelle sur la décomposition dans des conditions réelles.

Dans le chapitre III, nous avons mesuré la décomposition de la litière et nous avons déterminé la composition des communautés de la macrofaune détritivores dans 6 parcelles conventionnelles et dans 6 parcelles biologiques. Il serait donc intéressant de déterminer la relation entre les pratiques agricoles, la diversité fonctionnelle des communautés et la décomposition dans ces parcelles (Figure 50).

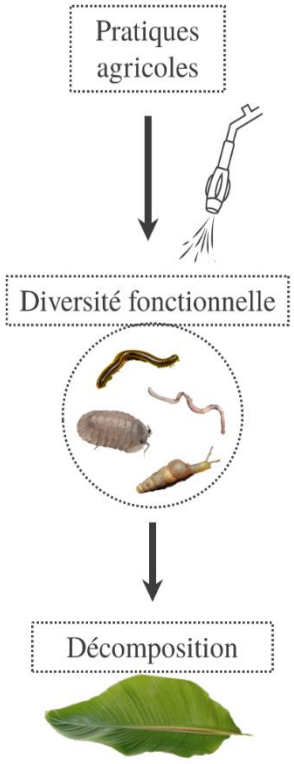


Figure 50 : Schéma des relations entre pratiques agricoles, diversité fonctionnelle et décomposition, non testée dans les conditions réelles de cette thèse.

Hypothèse post-thèse 1 : Les pratiques agricoles biologiques favoriseraient la diversité fonctionnelle au sein des communautés de détritivores grâce à la diversité des ressources et des microhabitats. Cette diversité fonctionnelle favoriserait les interactions positives entre les espèces permettant ainsi une meilleure décomposition de la litière dans les conditions réelles.

6.2. D'AUTRES TRAITS D'EFFET SUR LA DECOMPOSITION

Traits sur les boulettes fécales

Dans cette thèse, à l'exception de la surface spécifique, nous n'avons pas beaucoup explorer les traits sur les boulettes fécales des espèces étudiées. Ces traits sont très importants pour déterminer le devenir de la part consommée et non assimilée de la litière et sa contribution à la constitution de la matière organique du sol (Coq et al., 2022). En effet, la conversion de la litière en boulettes fécales participerait à une transformation physicochimique de la matière organique. Cette transformation pourrait être quantifier par des traits tels que : la capacité de rétention d'eau, azote et carbone organique dissouts, rapport C/N et concentration des tannins dans les boulettes fécales par rapport à la litière. Dans la continuité de mes travaux, je recommande fortement, la mesure de ces traits afin d'éclaircir la relation entre la macrofaune, la décomposition et la croissance du bananier montré dans cette thèse.

Seuil d'appétence de la litière

Les espèces pourraient montrer des différences dans leur appétence vis-à-vis le pourcentage de pré-décomposition d'une même litière (Oliveira et al., 2010). Cette différence d'appétence au sein d'un assemblage pourrait renseigner sur la complémentarité temporelle entre les espèces pour décomposer la litière depuis la senescence des feuilles. Dans cette thèse nous avons mesuré le seuil d'appétence de la litière pour une seule espèce, le diplopode *A. monilicornis*. Pour cela nous avons mené une expérience de cafétéria, où nous avons fourni à quatre individus de *A. monilicornis*, quatre choix de litières de feuilles de bananier ; une litière fraiche (0% de pré décomposition), une litière à 26%, une litière à 43% et une litière à 59%. *A. monilicornis* n'a pas consommé la litière à 0%, et elle a consommé toutes les autres litières sans préférences significatives. Ainsi, nous proposons le trait d'interaction entre litière et macrofaune qui est le seuil d'appétence de la litière, qui serait le pourcentage de pré décomposition auquel la litière devient appétente pour chaque espèce.



Figure 51 : Expérience de cafétéria pour mesurer le seuil d'appétence de la litière pour le diplopode *A. monilicornis.*

Coprophagie

La coprophagie se définit par la consommation de matière fécale d'une espèce. Plusieurs espèces détritivores peuvent être coprophages. Les vers de terre par exemple ont longtemps été reconnus comme consommateurs d'excréments (Jiménez and Thomas, 2001). De plus, de récentes études ont aussi montré la coprophagie chez certaines espèces de cloportes (Montesanto and Cividini, 2017; Pezzi et al., 2019). La coprophagie chez les espèces détritivores pourrait influer sur la consommation de la litière et sur la dégradation de la matière organique dans les boulettes fécales. Mesurer ce trait permettrait de souligner une potentielle complémentarité entre espèces dans un assemblage pour la minéralisation de la matière organique. Par exemple, une espèce ayant une faible coprophagie et un grand taux de consommation de litière, va consommer plus de litière, excrétant des boulettes fécales pouvant être consommées par une autre espèce avec une forte coprophagie. Cette dernière, à son tour, excrète des boulettes fécales, avec une matière organique plus dégradée, facilitant sa minéralisation par les microorganismes. Pour mesurer la coprophagie, nous proposons de mener une expérience de cafétéria, fournissant du sol de la litière (pour s'approcher des conditions réelles), et des boulettes fécales (Figure 52). Ces dernières doivent être des excréments d'une espèce appartenant à un groupe taxonomique différent de celui de l'espèce étudiée. Cela afin de ne pas confondre les boulettes fécales mises à disposition dans les cafétérias et les excréments de l'espèce étudié (la forme des boulettes fécales varient selon le groupe taxonomique, voir figure 10 dans le chapitre I). Le taux de coprophagie spécifique correspondrait à la perte de masse (mg) des boulettes fécales mises à dispositions initialement par unité de masse de l'individu (g) par unité de temps (jour).



Figure 52 : Expérience de cafétéria fournissant du sol, de la litière à 26% et 40% de prédécomposition et des boulettes fécales de *A. monilicornis*, afin de mesurer la coprophagy chez l'espèce de vers de terre *D. bolaui*.

MESSAGES A EMPORTER

A l'échelle parcellaire, ce travail de thèse souligne l'effet délétère des pratiques agricoles intensives en intrants chimiques sur la biodiversité et la structure des communautés de macrofaune du sol. Nous avons trouvé qu'une diminution des applications herbicides était accompagnée par une augmentation dans la proportion d'abondance d'espèces natives. Ce résultat suggère que les pratiques agroécologiques mises en œuvre à l'échelle de la parcelle pour réduire la fréquence des applications herbicides sont potentiellement pertinentes pour jouer un rôle dans la conservation de la biodiversité du sol. Par ailleurs, nous avons montré que les herbicides induisent une diminution de 55 % de la diversité de la macrofaune détritivores via la diminution de la couverture du sol et de la richesse spécifique des plantes. Cette diminution des espèces détritivores a été associée à une diminution significative de la décomposition dans les parcelles en agriculture conventionnelle par rapport aux parcelles en agriculture biologique. En outre, nous avons montré que les assemblages de la macrofaune détritivores ont influé indirectement sur la croissance du bananier via l'augmentation de la décomposition. Cet ensemble de résultats suggèrent fortement qu'en réduisant les intrants chimiques, notamment les herbicides, on pourrait assister à un retour de la biodiversité, une meilleure décomposition de la matière organique et une meilleure croissance des plantes.

Ce travail de thèse apporte également des connaissances sur la compréhension du fonctionnement des espèces détritivores individuellement et en communauté, vis-à-vis de la décomposition de la litière et la structure du sol :

Individuellement, un des résultats les plus marquants est le fort taux de géophagie chez les diplopodes, isopodes et gastéropodes, supérieurs à 38%. Ce résultat suggère que ces groupes taxonomiques jouent un rôle dans la bioturbation, une fonction qui a longtemps été considérée uniquement pour le groupe fonctionnel « ingénieurs de l'écosystème », notamment les vers de terre. Ici, nous invitons donc à positionner les espèces sur un gradient de géophagie, renseignant sur le potentiel de bioturbation et de structuration du sol, plutôt que les catégoriser dans des groupes fonctionnels construit à priori.

A l'échelle de la communauté, en serre, nous avons montré que le CWM de la Consommation Spécifique de la Litière en présence du sol (SLCs+ ; mesuré en microcosme au lieu des traitements monospécifique en serre) expliquait significativement la décomposition due aux assemblages de

détritivores, cela mieux que la Consommation Spécifique de la Litière en absence du sol (SLCs-). Nous interprétons ce résultat de deux façons : (i) les mesures de traits en microcosme peuvent être extrapolées dans les conditions semi-contrôlées s'approchant de la réalité et (ii) l'importance d'intégrer le sol dans les microcosmes lors des mesures de traits. Cependant, nous n'avons pas montré d'effet positif de la dissimilarité fonctionnelle sur l'effet net de la macrofaune sur la décomposition de la litière, traduisant une absence d'interactions positives entre espèces dans nos conditions environnementales. Nous avons observé plutôt une diminution significative des effets nets de la macrofaune sur la décomposition en fonction de la richesse spécifique. Ce résultat explique la relation non significative entre la richesse spécifique dans les communautés et la décomposition que nous avons trouvé dans l'expérimentation en serre. Toutefois, dans les parcelles de bananiers, nous avons montré une relation significative entre la richesse spécifique et la décomposition de la litière. L'ensemble de ces résultats suggèrent une plus grande probabilité d'observer des interactions positives dans les communautés riches en espèces en conditions réelles où les habitats et les ressources sont diversifiés qu'en conditions contrôlées.



Figure 53 : Photographie de *Subulina octona*, une espèce de gastéropode étudiée dans le chapitre VI pour la mesure des traits fonctionnels, photo prise par ©Baptiste Ben.

References

Aarssen, L. W. (1997) 'High productivity in grassland ecosystems : effected by species diversity or productive species?', *Oikos*, vol. 80, pp. 183–184 [Online]. Available at https://cir.nii.ac.jp/crid/1574231875746169216.

Abrahams, P. W. and Parsons, J. A. (1996) 'Geophagy in the Tropics: A Literature Review', *The Geographical Journal*, vol. 162, no. 1, p. 63 [Online]. DOI: 10.2307/3060216.

Adair, E. C., Parton, W. J., Del Grosso, S. J., Silver, W. L., Harmon, M. E., Hall, S. A., … and Hart, S. C. (2008) 'Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates', *Global Change Biology*, vol. 14, no. 11, pp. 2636–2660 [Online]. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01674.x.

Aerts, R. (1997) 'Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship', *Oikos*, vol. 79, no. 3, p. 439.

Agreste (2021) *Chiffres et analyses|Agreste, la statistique agricole* [Online]. Available at https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/disaron/Phytosanitaire+Martinique+banane/searchUiid/search/ (Accessed 16 January 2023).

Altieri, M. A. and Letourneau, D. K. (1982) 'Vegetation management and biological control in agroecosystems', *Crop Protection*, vol. 1, no. 4, pp. 405–430 [Online]. DOI: 10.1016/0261-2194(82)90023-0.

André, H. M., Ducarme, X. and Lebrun, P. (2002) 'Soil biodiversity: myth, reality or conning?', *Oikos*, vol. 96, no. 1, pp. 3–24 [Online]. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.11216.x.

André, H. M., Noti, M.-I. and Lebrun, P. (1994) 'The soil fauna: the other last biotic frontier', *Biodiversity & Conservation*, vol. 3, no. 1, pp. 45–56 [Online]. DOI: 10.1007/BF00115332.

Ardestani, M. M., Šustr, V., Hnilička, F. and Frouz, J. (2020) 'Food consumption of the cockroach species Blaptica dubia Serville (Blattodea: Blaberidae) using three leaf litter types in a microcosm design', *Applied Soil Ecology*, vol. 150, p. 103460 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.103460.

Ashton, L. A., Griffiths, H. M., Parr, C. L., Evans, T. A., Didham, R. K., Hasan, F., Teh, Y. A., Tin, H. S., Vairappan, C. S. and Eggleton, P. (2019) 'Termites mitigate the effects of drought in tropical rainforest', *Science*, vol. 363, no. 6423, pp. 174–177.

Asigbaase, M., Dawoe, E., Sjogersten, S. and Lomax, B. H. (2021) 'Decomposition and nutrient mineralisation of leaf litter in smallholder cocoa agroforests: a comparison of organic and conventional farms in Ghana', *Journal of Soils and Sediments*, vol. 21, no. 2, pp. 1010–1023 [Online]. DOI: 10.1007/s11368-020-02844-4.

Astor, T., Lenoir, L. and Berg, M. P. (2015) 'Measuring feeding traits of a range of litter-consuming terrestrial snails: leaf litter consumption, faeces production and scaling with body size', *Oecologia*, vol. 178, no. 3, pp. 833–845 [Online]. DOI: 10.1007/s00442-015-3257-y.

Ayuso-Fernández, I., Rencoret, J., Gutiérrez, A., Ruiz-Dueñas, F. J. and Martínez, A. T. (2019) 'Peroxidase evolution in white-rot fungi follows wood lignin evolution in plants', *Proceedings of*

the National Academy of Sciences of the United States of America, vol. 116, no. 36, pp. 17900–17905.

Bardgett, R. D. (ed) (2010) *Biological diversity and function in soils*, Cambridge, Cambridge University Press.

Bardgett, R. D. and Chan, K. F. (1999) 'Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 31, no. 7, pp. 1007–1014 [Online]. DOI: 10.1016/S0038-0717(99)00014-0.

Bardgett, R. D. and van der Putten, W. H. (2014) 'Belowground biodiversity and ecosystem functioning', *Nature*, vol. 515, no. 7528, pp. 505–511 [Online]. DOI: 10.1038/nature13855.

Barois, I., Cadet, P., Albrecht, A. and Lavelle, P. (1988) *Systèmes de culture et faune des sols : quelques données* [Online], Feller Christian (coord.), Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes : effets des restitutions organiques : rapport final, Fort-de-France : ORSTOM. Available at https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010067014.

Bastow, J. L. (2011) 'Facilitation and predation structure a grassland detrital food web: the responses of soil nematodes to isopod processing of litter', *Journal of Animal Ecology*, vol. 80, no. 5, pp. 947–957.

BATJES, N. H. (1996) 'Total carbon and nitrogen in the soils of the world', *European Journal of Soil Science*, vol. 47, no. 2, pp. 151–163.

Battisti, L., Potrich, M., Sampaio, A. R., Castilhos Ghisi, N. de, Costa-Maia, F. M., Abati, R., dos Reis Martinez, Claudia Bueno and Sofia, S. H. (2021) 'Is glyphosate toxic to bees? A meta-analytical review', *The Science of the total environment*, vol. 767, p. 145397 [Online]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.145397.

Bernard, L., Chapuis-Lardy, L., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Pablo, A.-L., Legname, E., Poulain, J., Brüls, T., O'Donohue, M., Brauman, A., Chotte, J.-L. and Blanchart, E. (2012) 'Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil', *The ISME Journal*, vol. 6, no. 1, pp. 213–222 [Online]. DOI: 10.1038/ismej.2011.87.

Bertrand, M., Barot, S., Blouin, M., Whalen, J., Oliveira, T. de and Roger-Estrade, J. (2015) 'Earthworm services for cropping systems. A review', *Agronomy for Sustainable Development*, vol. 35, no. 2, pp. 553–567 [Online]. DOI: 10.1007/s13593-014-0269-7.

Besson, F. (2019) 'Des Romantiques aux écocritiques. Le Romantisme comme militantisme pour écrire la terre en danger', *Caliban*, no. 61, pp. 361–386 [Online]. DOI: 10.4000/caliban.6718.

Bílá, K., Moretti, M., Bello, F., Dias, A. T., Pezzatti, G. B., van Oosten, A. R. and Berg, M. P. (2014) 'Disentangling community functional components in a litter-macrodetritivore model system reveals the predominance of the mass ratio hypothesis', *Ecology and evolution*, vol. 4, no. 4, pp. 408–416.

Blanche Collard (2020) *Effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur le contrôle biologique par conservation : étude et modélisation des déplacements de dermaptères dans les bananeraies*, Université d'Avignon [Online]. Available at https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02502176/.

Blomme, G., Swennen, R., Ortiz, R. and Tenkouano, A. (2006) *La croissance du système racinaire et des pousses du bananier (Musa spp.) dans deux écosystèmes du Nigeria [Root system and shoot growth of banana (Musa spp …* [Online]. Available at https://www.musalit.org/seemore.php?id=10262.

Boer, W. de, Folman, L. B., Summerbell, R. C. and Boddy, L. (2005) 'Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development', *FEMS Microbiology Reviews*, vol. 29, no. 4, pp. 795–811.

Bonanomi, G., Filippis, F. de, Cesarano, G., La Storia, A., Ercolini, D. and Scala, F. (2016) 'Organic farming induces changes in soil microbiota that affect agro-ecosystem functions', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 103, pp. 327–336 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.09.005.

Botta-Dukát, Z. (2005) 'Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits', *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, no. 5, pp. 533–540.

Bottinelli, N. and Capowiez, Y. (2021) 'Earthworm ecological categories are not functional groups', *Biology and Fertility of Soils*, vol. 57, no. 2, pp. 329–331.

Bottinelli, N., Jouquet, P., Capowiez, Y., Podwojewski, P., Grimaldi, M. and Peng, X. (2015) 'Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists?', *Soil and Tillage Research*, vol. 146, pp. 118–124 [Online]. DOI: 10.1016/j.still.2014.01.007.

Bouché, M. B. (1972) *Lombriciens de France. Ecologie et systématique* [Online], INRA Editions. Available at https://hal.inrae.fr/hal-02859798.

Bray, N., Kao-Kniffin, J., Frey, S. D., Fahey, T. and Wickings, K. (2019) 'Soil Macroinvertebrate Presence Alters Microbial Community Composition and Activity in the Rhizosphere', *Frontiers in Microbiology*, vol. 10, p. 256 [Online]. DOI: 10.3389/fmicb.2019.00256.

Briggs, J. C. (2017) 'Emergence of a sixth mass extinction?', *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 122, no. 2, pp. 243–248.

Brooks, D. R., Clark, S. J., Perry, J. N., Bohan, D. A., Champion, G. T., Firbank, L. G., Haughton, A. J., Hawes, C., Heard, M. S. and Woiwod, I. P. (2005) 'Invertebrate biodiversity in maize following withdrawal of triazine herbicides', *Proceedings. Biological sciences*, vol. 272, no. 1571, pp. 1497–1502.

Brown, G. G., Edwards, C. A. and Brussaard, L. (2004) 'How earthworms affect plant growth: burrowing into the mechanisms.', *Earthworm Ecology*, vol. 2, pp. 13–49.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., van Savage, M. and West, G. B. (2004) 'TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY', *Ecology*, vol. 85, no. 7, pp. 1771–1789.

Brust, G. E. (1990) 'Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (coleoptera: Carabidae)', *Pesticide Science*, vol. 30, no. 3, pp. 309–320.

Butterfield, B. J. and Suding, K. N. (2013) 'Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape', *Journal of Ecology*, vol. 101, no. 1, pp. 9–17.

Calvet, R., Chenu, C. and Houot, S. (2011) *Les matières organiques des sols: Rôles agronomiques et environnementaux* [Online], Paris, Ed. France agricole. Available at https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01192274/.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. and Naeem, S. (2012) 'Biodiversity loss and its impact on humanity', *Nature*, vol. 486, no. 7401, pp. 59–67 [Online]. DOI: 10.1038/nature11148.

Carron, M. P., Auriac, Q., Snoeck, D., Villenave, C., Blanchart, E., Ribeyre, F., Marichal, R., Darminto, M. and Caliman, J. P. (2015) 'Spatial heterogeneity of soil quality around mature oil palms receiving mineral fertilization', *European Journal of Soil Biology*, vol. 66, pp. 24–31 [Online]. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2014.11.005.

Carron, M. P., Auriac, Q., Snoeck, D., Villenave, C., Blanchart, E., Ribeyre, F., Marichal, R., Darminto, M. and Caliman, J. P. (2016) 'Do the impact of organic residues on soil quality extend beyond the deposition area under oil palm?', *European Journal of Soil Biology*, vol. 75, pp. 54–61 [Online]. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.011.

Ceballos, G. and Ehrlich, P. R. (2018) 'The misunderstood sixth mass extinction', *Science*, vol. 360, no. 6393, pp. 1080–1081 [Online]. DOI: 10.1126/science.aau0191.

Cebrian, J. (1999) 'Patterns in the Fate of Production in Plant Communities', *The American naturalist*, vol. 154, no. 4, pp. 449–468.

Cebrian, J. and Lartigue, J. (2004) 'PATTERNS OF HERBIVORY AND DECOMPOSITION IN AQUATIC AND TERRESTRIAL ECOSYSTEMS', *Ecological Monographs*, vol. 74, no. 2, pp. 237–259 [Online]. DOI: 10.1890/03-4019.

Chagnon, M., Kreutzweiser, D., Mitchell, E. A. D., Morrissey, C. A., Noome, D. A. and van der Sluijs, J. P. (2015) 'Risks of large-scale use of systemic insecticides to ecosystem functioning and services', *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22, no. 1, pp. 119–134 [Online]. DOI: 10.1007/s11356-014-3277-x.

Chang, E.-H., Chung, R.-S. and Tsai, Y.-H. (2007) 'Effect of different application rates of organic fertilizer on soil enzyme activity and microbial population', *Soil Science and Plant Nutrition*, vol. 53, no. 2, pp. 132–140.

Chang, W. H. and Lai, A. G. (2018) 'Mixed evolutionary origins of endogenous biomass-depolymerizing enzymes in animals', *BMC Genomics*, vol. 19, no. 1, p. 483 [Online]. DOI: 10.1186/s12864-018-4861-0.

Chapin, F. S., Matson, P. A. and Mooney, H. A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, New York, Springer.

Clapperton, M., Lee, N., Binet, F. and Conner, R. (2001) 'Earthworms indirectly reduce the effects of take-all (Gaeumannomyces graminis var. tritici) on soft white spring wheat (Triticum aestivum cv. Fielder)', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 33, no. 11, pp. 1531–1538 [Online]. DOI: 10.1016/S0038-0717(01)00071-2.

Coggan, N. V., Hayward, M. W. and Gibb, H. (2018) 'A global database and "state of the field" review of research into ecosystem engineering by land animals', *Journal of Animal Ecology*, vol. 87, no. 4, pp. 974–994 [Online]. DOI: 10.1111/1365-2656.12819.

Coll, P., Le Cadre, E., Blanchart, E., Hinsinger, P. and Villenave, C. (2011) 'Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France', *Applied Soil Ecology*, vol. 50, pp. 37–44 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2011.07.013.

Collison, E. J., Riutta, T. and Slade, E. M. (2013) 'Macrofauna assemblage composition and soil moisture interact to affect soil ecosystem functions', *Acta Oecologica*, vol. 47, pp. 30–36 [Online]. DOI: 10.1016/j.actao.2012.12.002.

Coq, S., Ganault, P., Le Mer, G., Nahmani, J., Capowiez, Y., Dignac, M.-F., Rumpel, C. and Joly, F.-X. (2022) 'Faeces traits as unifying predictors of detritivore effects on organic matter turnover', *Geoderma*, vol. 422, p. 115940 [Online]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2022.115940.

Coq, S., Nahmani, J., Resmond, R., Segrestin, J., David, J.-F., Schevin, P. and Kazakou, E. (2018) 'Intraspecific variation in litter palatability to macroarthropods in response to grazing and soil fertility', *Functional Ecology*, vol. 32, no. 11, pp. 2615–2624.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W. and Ackerly, D. D. (2006) 'A TRAIT-BASED TEST FOR HABITAT FILTERING: CONVEX HULL VOLUME', *Ecology*, vol. 87, no. 6, pp. 1465–1471 [Online]. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2.

Cortet, J., Joffre, R., Elmholt, S. and Krogh, P. H. (2003) 'Increasing species and trophic diversity of mesofauna affects fungal biomass, mesofauna community structure and organic matter decomposition processes', *Biology and Fertility of Soils*, vol. 37, no. 5, pp. 302–312 [Online]. DOI: 10.1007/s00374-003-0597-2.

Cortet, J. and Poinsot-Balaguer, N. (2000a) 'Impact de produits phytopharmaceutiques sur les microarthropodes du sol en culture de maïs irrigué: approche fonctionnelle par la méthode des sacs de litière', *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 80, no. 2, pp. 237–249.

Cortet, J. and Poinsot-Balaguer, N. (2000b) 'Impact de produits phytopharmaceutiques sur les microarthropodes du sol en culture de maïs irrigué: approche fonctionnelle par la méthode des sacs de litière', *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 80, no. 2, pp. 237–249.

Coulis, M. (2021) 'Abundance, biomass and community composition of soil saprophagous macrofauna in conventional and organic sugarcane fields', *Applied Soil Ecology*, vol. 164, p. 103923 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.103923.

Coulis, M., Bernard, L., Gérard, F., Hinsinger, P., Plassard, C., Villeneuve, M. and Blanchart, E. (2014) 'Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume–cereal intercrop', *Plant and Soil*, vol. 379, 1-2, pp. 149–160 [Online]. DOI: 10.1007/s11104-014-2046-4.

Coulis, M., Fromin, N., David, J.-F., Gavinet, J., Clet, A., Devidal, S., Roy, J. and Hättenschwiler, S. (2015) 'Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels', *Oikos*, vol. 124, no. 10, pp. 1304–1316.

Coulis, M., Hättenschwiler, S., Coq, S. and David, J.-F. (2016) 'Leaf Litter Consumption by Macroarthropods and Burial of their Faeces Enhance Decomposition in a Mediterranean Ecosystem', *Ecosystems*, vol. 19, no. 6, pp. 1104–1115.

Coulis, M., Hättenschwiler, S., Rapior, S. and Coq, S. (2009) 'The fate of condensed tannins during litter consumption by soil animals', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 41, no. 12, pp. 2573–2578 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2009.09.022.

Coûteaux, M. M., Bottner, P. and Berg, B. (1995) 'Litter decomposition, climate and liter quality', *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 10, no. 2, pp. 63–66 [Online]. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8.

Cowie, R. H., Bouchet, P. and Fontaine, B. (2022) 'The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation?', *Biological Reviews*, vol. 97, no. 2, pp. 640–663.

Cragg, S. M., Beckham, G. T., Bruce, N. C., Bugg, T. D. H., Distel, D. L., Dupree, P., Etxabe, A. G., Goodell, B. S., Jellison, J., McGeehan, J. E., McQueen-Mason, S. J., Schnorr, K., Walton, P. H., Watts, J. E. M. and ZIMMER, M. (2015) 'Lignocellulose degradation mechanisms across the Tree of Life', *Current Opinion in Chemical Biology*, vol. 29, pp. 108–119 [Online]. DOI: 10.1016/j.cbpa.2015.10.018.

Curry, J. P. and Bolger, T. (1984) 'Growth, reproduction and litter and soil consumption by Lumbricus terrestris L. in reclaimed peat', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 16, no. 3, pp. 253–257 [Online]. DOI: 10.1016/0038-0717(84)90010-5.

Curry, J. P. and Schmidt, O. (2007) 'The feeding ecology of earthworms – A review', *Pedobiologia*, vol. 50, no. 6, pp. 463–477 [Online]. DOI: 10.1016/j.pedobi.2006.09.001.

Da Marinho, M. C., Diogo, B. S., Lage, O. M. and Antunes, S. C. (2020) 'Ecotoxicological evaluation of fungicides used in viticulture in non-target organisms', *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 27, no. 35, pp. 43958–43969 [Online]. DOI: 10.1007/s11356-020-10245-w.

Dangerfield, J. M. (1993) 'Ingestion of mineral soil/litter mixtures and faecal pellet production in the southern African millipede Alloporus uncinatus (Attems)', *Pedobiologia*, vol. 37, p. 159.

Dangerfield, J. M., McCarthy, T. S. and Ellery, W. N. (1998) 'The mound-building termite Macrotermes michaelseni as an ecosystem engineer', *Journal of tropical ecology*, vol. 14, no. 4, pp. 507–520.

Daniel, T. and Karmegam, N. (1999) 'Bio-conversion of selected leaf litters using an African epigeic earthworm, Eudrilus eugeniae', *Ecology Environment and Conservation*, vol. 5, pp. 271–275 [Online]. Available at https://www.researchgate.net/profile/natchimuthu-karmegam/publication/285917983_bio-conversion_of_selected_leaf_litters_using_an_african_epigeic_earthworm_eudrilus_eugeniae/links/5deef02092851c8364705664/bio-conversion-of-selected-leaf-litters-using-an-african-epigeic-earthworm-eudrilus-eugeniae.pdf.

Dassou, A. G. and Tixier, P. (2016) 'Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis', *Ecology and evolution*, vol. 6, no. 4, pp. 1143–1153.

David, J. F. (2014) 'The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: A reappraisal of common views', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 76, pp. 109–118 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.05.009.

David, J. F. (2015) 'Diplopoda — ecology', in Minelli, A. (ed) *Treatise on zoology: Anatomy, taxonomy, biology*, Leiden, Brill, pp. 303–327.

David, J.-F. (1998) 'How to calculate leaf litter consumption by saprophagous macrofauna?', *European Journal of Soil Biology*, vol. 34, no. 3, pp. 111–115.

David, J.-F., Devernay, S., Loucougaray, G. and Le Floc'h, E. (1999) 'Belowground biodiversity in a Mediterranean landscape: relationships between saprophagous macroarthropod communities and vegetation structure', *Biodiversity and Conservation*, vol. 8, no. 6, pp. 753–767 [Online]. DOI: 10.1023/A:1008842313832.

David, J.-F. and Gillon, D. (2002) 'Annual feeding rate of the millipede Glomeris marginata on holm oak (Quercus ilex) leaf litter under Mediterranean conditions', *Pedobiologia*, vol. 46, no. 1, pp. 42–52 [Online]. DOI: 10.1078/0031-4056-00112.

David, J.-F., Malet, N., Coûteaux, M.-M. and Roy, J. (2001) 'Feeding rates of the woodlouse Armadillidium vulgare on herb litters produced at two levels of atmospheric CO2', *Oecologia*, vol. 127, no. 3, pp. 343–349.

Decaëns, T. (2010) 'Macroecological patterns in soil communities', *Global Ecology and Biogeography*, vol. 19, no. 3, pp. 287–302.

Decaëns, T. and Jiménez, J. J. (2002) 'Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia', *Plant and Soil*, vol. 240, no. 1, pp. 133–143 [Online]. DOI: 10.1023/A:1015844610604.

Decaëns, T., Jiménez, J. J., Gioia, C., Measey, G. J. and Lavelle, P. (2006) 'The values of soil animals for conservation biology', *European Journal of Soil Biology*, vol. 42, S23-S38 [Online]. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2006.07.001.

Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M. and Bureau, F. (2008) 'Assembly rules within earthworm communities in North-Western France—A regional analysis', *Applied Soil Ecology*, vol. 39, no. 3, pp. 321–335 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2008.01.007.

Delannoye, R., Charles, L., Pointier, J. P. and Massemin, D. (2015) *Mollusques continentaux de la Martinique* [Online], Muséum national d'Histoire naturelle. Available at https://scholar.google.com/citations?user=tzrv9eiaaaaj&hl=fr&oi=sra.

Des Marteaux, L. E., Kullik, S. A., Habash, M. and Schmidt, J. M. (2020) 'Terrestrial Isopods Porcellio scaber and Oniscus asellus (Crustacea: Isopoda) Increase Bacterial Abundance and Modify Microbial Community Structure in Leaf Litter Microcosms: a Short-Term Decomposition Study', *Microbial Ecology*, vol. 80, no. 3, pp. 690–702 [Online]. DOI: 10.1007/s00248-020-01527-4.

Deyn, G. B. de, Raaijmakers, C. E., Zoomer, H. R., Berg, M. P., Ruiter, P. C. de, Verhoef, H. A., Bezemer, T. M. and van der Putten, W. H. (2003) 'Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity', *Nature*, vol. 422, no. 6933, pp. 711–713.

Diamond, J. M. (1975) 'Assembly of species communities', *Ecology and evolution of communities*, pp. 342–444 [Online]. Available at https://ci.nii.ac.jp/naid/10027356914/.

Diamond, J. M. (1999) 'Dirty eating for healthy living', *Nature*, vol. 400, no. 6740, pp. 120–121 [Online]. DOI: 10.1038/22014.

Dias, A. T. C., Berg, M. P., Bello, F. de, van Oosten, A. R., Bílá, K. and Moretti, M. (2013) 'An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery', *Journal of Ecology*, vol. 101, no. 1, pp. 29–37.

Díaz, S., Lavorel, S., Bello, F. de, Quétier, F., Grigulis, K. and Robson, T. M. (2007) 'Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 104, no. 52, pp. 20684–20689.

Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F. S., Tecco, P. A., Gurvich, D. E. and Grigulis, K. (2007) 'Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters', in *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 81–91.

Díaz, S. M., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Butchart, S., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S., Midgley, G., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K. and Zayas, C. (2019) *The global assessment report on biodiversity and ecosystem services: Summary for policy makers* [Online], Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Available at https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/116171.

Díaz, S. and Cabido, M. (2001) 'Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes', *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 16, no. 11, pp. 646–655 [Online]. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2.

Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G. T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C. and Basile-Doelsch, I. (2017) 'Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review', *Agronomy for Sustainable Development*, vol. 37, no. 2, pp. 1–27 [Online]. DOI: 10.1007/s13593-017-0421-2.

Dobriyal, P., Qureshi, A., Badola, R. and Hussain, S. A. (2012) 'A review of the methods available for estimating soil moisture and its implications for water resource management', *Journal of Hydrology*, 458-459, pp. 110–117 [Online]. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2012.06.021.

Domínguez, A., Bedano, J. C., Becker, A. R. and Arolfo, R. V. (2014) 'Organic farming fosters agroecosystem functioning in Argentinian temperate soils: Evidence from litter decomposition and soil fauna', *Applied Soil Ecology*, vol. 83, pp. 170–176 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2013.11.008.

Dudgeon, D., Ma, H. H. T. and Lam, P. K. S. (1990) 'Differential palatability of leaf litter to four sympatric isopods in a Hong Kong forest', *Oecologia*, vol. 84, no. 3, pp. 398–403 [Online]. DOI: 10.1007/BF00329766.

Dudley, N. and Alexander, S. (2017) 'Agriculture and biodiversity: a review', *Biodiversity*, vol. 18, 2-3, pp. 45–49.

Dupont, L., Brunet, C.-M., Fourcade, Y., James, S., Gabriac, Q. and Coulis, M. (2022) *Mapping Earthworm Diversity on the Tropical Island of Martinique Using DNA Barcoding Unveiled Both Native and Exotic Species.*

Ecophyto (2019) 'Note de suivi ecophyto 2019' [Online]. Available at https://daaf.martinique.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/EDL_2019_-_Martinique_cle47a97b.pdf (Accessed 25 October 2022).

El jaouhari, M., Damour, G., Mauriol, C. and Coulis, M. (2022) 'Effets des pratiques agricoles sur les macro-arthropodes du sol dans les bananeraies de Martinique', *Etude et gestion des sols*, vol. 29, pp. 77–91 [Online]. Available at https://agritrop.cirad.fr/600511.

Ewers, R. M., Didham, R. K., Pearse, W. D., Lefebvre, V., Rosa, I. M. D., Carreiras, J. M. B., Lucas, R. M. and Reuman, D. C. (2013) 'Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes', *Ecology letters*, vol. 16, no. 10, pp. 1221–1233 [Online]. DOI: 10.1111/ele.12160.

FAO (2020a) *EST: Bananes* [Online]. Available at https://www.fao.org/economic/est/est-commodities/oleagineux/bananes/bananes/fr/ (Accessed 12 January 2023).

FAO (2020b) *FAOSTAT* [Online]. Available at https://www.fao.org/faostat/fr/#data/RFN (Accessed 24 January 2023).

FAOSTAT (2019) *FAOSTAT pesticides use dataset* [Online]. Available at https://www.fao.org/faostat/en/#compare (Accessed 23 November 2021).

Faria, J. C., Jelihovschi, E. G., Allaman, I. B. and Faria, M. J. C. (2021) *Package 'TukeyC'* [Online]. Available at https://cran.microsoft.com/snapshot/2014-12-06/web/packages/tukeyc/tukeyc.pdf.

Fattore, S., Xiao, Z., Godschalx, A. L., Röder, G., Turlings, T. C. J., Le Bayon, R.-C. and Rasmann, S. (2020) 'Bioturbation by endogeic earthworms facilitates entomopathogenic nematode movement toward herbivore-damaged maize roots', *Scientific Reports*, vol. 10, no. 1, p. 21316 [Online]. DOI: 10.1038/s41598-020-78307-0.

Fortin, J. A., Plenchette, C. and Piché, Y. (2015) *Les Mycorhizes: La Nouvelle Révolution Verte*, Québec, Editions MultiMondes.

Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thébault, A. and Zarovali, M. (2009) 'Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe', *Ecology*, vol. 90, no. 3, pp. 598–611.

Fragoso, C., Lavelle, P., Blanchart, E., K. Senapati, B., Jiminez, J. J., Martinez, Maria de los Angeles, Decaëns, T. and Tondoh, J. (1999) *Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices* [Online]. Available at https://www.researchgate.net/profile/ebagnerin-tondoh/publication/271130894_earthworm_communities_

of_tropical_agroecosystems_origin_structure_and_influence_of_management_practices/links/588c8ee3a6fdcc8e63c94f50/earthworm-communities-of-tropical-agroecosystems-origin-structure-and-influence-of-management-practices.pdf.

Frainer, A., Moretti, M. S., Xu, W. and Gessner, M. O. (2015) 'No evidence for leaf-trait dissimilarity effects on litter decomposition, fungal decomposers, and nutrient dynamics', *Ecology*, vol. 96, no. 2, pp. 550–561.

Frampton, G. K. (2002) 'Long-term impacts of an organophosphate-based regime of pesticides on field and field-edge Collembola communities', *Pest management science*, vol. 58, no. 10, pp. 991–1001.

Frouz, J. (2018) 'Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization', *Geoderma*, vol. 332, pp. 161–172 [Online]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2017.08.039.

Frouz, J., Livečková, M., Albrechtová, J., Chroňáková, A., Cajthaml, T., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Baldrian, P., Lhotáková, Z., Šimáčková, H. and Cepáková, Š. (2013) 'Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites', *Forest Ecology and Management*, vol. 309, pp. 87–95 [Online]. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.02.013.

Fujii, S., Cornelissen, J. H. C., Berg, M. P. and Mori, A. S. (2018) 'Tree leaf and root traits mediate soil faunal contribution to litter decomposition across an elevational gradient', *Functional Ecology*, vol. 32, no. 3, pp. 840–852.

Ganault, P., Barantal, S., Coq, S., Hättenschwiler, S., Lucas, S., Decaëns, T. and Nahmani, J. (2022) 'Leaf litter morphological traits, invertebrate body mass and phylogenetic affiliation explain the feeding and feces properties of saprophagous macroarthropods', *European Journal of Soil Biology*, vol. 109, p. 103383 [Online]. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2021.103383.

García-Palacios, P., Maestre, F. T., Kattge, J. and Wall, D. H. (2013) 'Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes', *Ecology letters*, vol. 16, no. 8, pp. 1045–1053 [Online]. DOI: 10.1111/ele.12137.

García-Palacios, P., Shaw, E. A., Wall, D. H. and Hättenschwiler, S. (2017) 'Contrasting mass-ratio vs. niche complementarity effects on litter C and N loss during decomposition along a regional climatic gradient', *Journal of Ecology*, vol. 105, no. 4, pp. 968–978 [Online]. DOI: 10.1111/1365-2745.12730.

García-Pérez, J. A., Alarcón, E., Hernández, Y. and Hernández, C. (2016) 'Impact of litter contaminated with glyphosate-based herbicide on the performance of Pontoscolex corethrurus, soil phosphatase activities and soil pH', *Applied Soil Ecology*, vol. 104, pp. 31–41 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.03.007.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. and Toussaint, J.-P. (2004) 'Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession', *Ecology*, vol. 85, no. 9, pp. 2630–2637 [Online]. DOI: 10.1890/03-0799.

Germa, A., Quidelleur, X., Labanieh, S., Lahitte, P. and Chauvel, C. (2010) 'The eruptive history of Morne Jacob volcano (Martinique Island, French West Indies): Geochronology, geomorphology

and geochemistry of the earliest volcanism in the recent Lesser Antilles arc', *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, vol. 198, 3-4, pp. 297–310 [Online]. DOI: 10.1016/j.jvolgeores.2010.09.013.

Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H. and Hättenschwiler, S. (2010) 'Diversity meets decomposition', *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 25, no. 6, pp. 372–380.

Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E. and Sodhi, N. S. (2011) 'Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity', *Nature*, vol. 478, no. 7369, pp. 378–381.

Giesy, J. P., Dobson, S. and Solomon, K. R. (2000) 'Ecotoxicological Risk Assessment for Roundup Herbicide', in *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, Springer, New York, NY, pp. 35–120.

Gillon, D. and David, J.-F. (2001) 'The use of near infrared reflectance spectroscopy to study chemical changes in the leaf litter consumed by saprophagous invertebrates', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 33, no. 15, pp. 2159–2161 [Online]. DOI: 10.1016/S0038-0717(01)00139-0.

Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. and Charnov, E. L. (2001) 'Effects of size and temperature on metabolic rate', *Science (New York, N.Y.)*, vol. 293, no. 5538, pp. 2248–2251.

Giri, S. K., Verma, N., Singh, G., Gill, R. and Kumar, A. (2022) 'Impact of Agrochemicals on Soil Microbiota', in *Agrochemicals in Soil and Environment*, Springer, Singapore, pp. 61–76.

Godefroy, J. and Dormoy, M. (1990) 'Dynamique des éléments minéraux fertilisants dans un ferrisol de Martinique sous culture bananière. Application à la programmation de la fumure', *Fruits*, vol. 45, no. 2, pp. 93–101 [Online]. Available at https://revues.cirad.fr/index.php/fruits/article/view/35145.

Gomes, S. I. L., Ammendola, A., Casini, S. and Amorim, M. J. B. (2021) 'Toxicity of fungicides to terrestrial non-target fauna - Formulated products versus active ingredients (azoxystrobin, cyproconazole, prothioconazole, tebuconazole) - A case study with Enchytraeus crypticus (Oligochaeta)', *The Science of the total environment*, vol. 754, p. 142098 [Online]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142098.

Goulson, D. (2019) 'The insect apocalypse, and why it matters', *Current biology : CB*, vol. 29, no. 19, R967-R971 [Online]. DOI: 10.1016/j.cub.2019.06.069.

Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Parr, C. L. and Eggleton, P. (2021) 'The impact of invertebrate decomposers on plants and soil', *New Phytologist*.

Grime, J. P. (1998) 'Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects', *Journal of Ecology*, vol. 86, no. 6, pp. 902–910.

Gunstone, T., Cornelisse, T., Klein, K., Dubey, A. and Donley, N. (2021) 'Pesticides and Soil Invertebrates: A Hazard Assessment', *Frontiers in Environmental Science*, vol. 9, p. 122 [Online]. DOI: 10.3389/fenvs.2021.643847.

Gupta, P. K. (2018) 'Chapter 45 - Toxicity of Fungicides', in Gupta, R. C. (ed) *Veterinary toxicology: Basic and clinical principles*, London, Elsevier Academic Press, pp. 569–580.

Hallam, A. and Wignall, P. B. (1997) *Mass Extinctions and Their Aftermath*, Oxford University Press, UK.

Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D. and Kroon, H. de (2017) 'More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas', *PLOS ONE*, vol. 12, no. 10, e0185809 [Online]. DOI: 10.1371/journal.pone.0185809.

Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B. G., Malmqvist, B., Peeters, Edwin T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A. and Hättenschwiler, S. (2014) 'Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes', *Nature*, vol. 509, no. 7499, pp. 218–221 [Online]. DOI: 10.1038/nature13247.

Hassall, M., Turner, J. G. and Rands, M. R. W. (1987) 'Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter', *Oecologia*, vol. 72, no. 4, pp. 597–604.

Hattenschwiler, S., Buhler, S. and Korner, C. (1999) 'Quality, Decomposition and Isopod Consumption of Tree Litter Produced under Elevated CO 2', *Oikos*, vol. 85, no. 2, p. 271.

Hättenschwiler, S., Coq, S., Barantal, S. and Handa, I. T. (2011) 'Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis', *The New phytologist*, vol. 189, no. 4, pp. 950–965.

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V. and Scheu, S. (2005) 'Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 36, no. 1, pp. 191–218.

Hechinger, R. F. (2013) 'A metabolic and body-size scaling framework for parasite within-host abundance, biomass, and energy flux', *The American naturalist*, vol. 182, no. 2, pp. 234–248.

Hedde, M., Blight, O., Briones, M. J., Bonfanti, J., Brauman, A., Brondani, M., Calderón Sanou, I., Clause, J., Conti, E., Cortet, J., Decaëns, T., Erktan, A., Gérard, S., Goulpeau, A., Iannelli, M., Joimel-Boulanger, S., Jouquet, P., Le Guillarme, N., Marsden, C., Martinez Almoyna, C., Mulder, C., Perrin, W., Pétillon, J., Pey, B., Potapov, A. M., Si-moussi, S., Thuiller, W., Trap, J., Vergnes, A., Zaitsev, A. and Capowiez, Y. (2022) 'A common framework for developing robust soil fauna classifications', *Geoderma*, vol. 426, p. 116073 [Online]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2022.116073.

Hedde, M., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Aubert, M. and Decaëns, T. (2007) 'Beech leaf degradation in laboratory experiments: Effects of eight detritivorous invertebrate species', *Applied Soil Ecology*, vol. 35, no. 2, pp. 291–301.

Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M. and Decaëns, T. (2010) 'Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation', *Basic and Applied Ecology*, vol. 11, no. 1, pp. 35–44.

Hedde, M., van Oort, F. and Lamy, I. (2012) 'Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance', *Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)*, vol. 164, pp. 59–65 [Online]. DOI: 10.1016/j.envpol.2012.01.017.

Heemsbergen, D. A., Berg, M. P., Loreau, M., van Hal, J. R., Faber, J. H. and Verhoef, H. A. (2004) 'Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity', *Science (New York, N.Y.)*, vol. 306, no. 5698, pp. 1019–1020.

Hill, M. O. (1973) 'Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences', *Ecology*, vol. 54, no. 2, pp. 427–432.

Hillebrand, H., Cowles, J. M., Lewandowska, A., van de Waal, D. B. and Plum, C. (2014) 'Think ratio! A stoichiometric view on biodiversity–ecosystem functioning research', *Basic and Applied Ecology*, vol. 15, no. 6, pp. 465–474 [Online]. DOI: 10.1016/j.baae.2014.06.003.

Hines, J., Eisenhauer, N. and Drake, B. G. (2015) 'Inter-annual changes in detritus-based food chains can enhance plant growth response to elevated atmospheric CO2', *Global Change Biology*, vol. 21, no. 12, pp. 4642–4650 [Online]. DOI: 10.1111/gcb.12965.

Hladik, M. L., Main, A. R. and Goulson, D. (2018) 'Environmental Risks and Challenges Associated with Neonicotinoid Insecticides', *Environmental Science & Technology*, vol. 52, no. 6, pp. 3329–3335.

Holmes Rolston III (2019) 'The Earth Charter facing the Anthropocene Epoch', in *The Crisis in Global Ethics and the Future of Global Governance*, Edward Elgar Publishing, pp. 72–91.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A. (2005) 'Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge', *Ecological Monographs*, vol. 75, no. 1, pp. 3–35.

Hooper, D. U. and Vitousek, P. M. (1997) 'The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes', *Science*, vol. 277, no. 5330, pp. 1302–1305.

HOPKIN, S. P. and READ, H. J. (1992) *The biology of millipedes*.

Iorio, E. and Coulis, M. (2020) *Étude des myriapodes de Martinique* [Online]. Available at https://www.researchgate.net/profile/mathieu-coulis/publication/341072126_etude_des_myriapodes_de_martinique_avec_un_pre-atlas_partiel_et_une_evaluation_preliminaire_de_leurs_enjeux_patrimoniaux/links/5f37e3c2299bf13404c5a52e/etude-des-myriapodes-de-martinique-avec-un-pre-atlas-partiel-et-une-evaluation-preliminaire-de-leurs-enjeux-patrimoniaux.pdf.

Jennings, T. J. and Barkham, J. P. (1979) 'Litter decomposition by slugs in mixed deciduous woodland', *Ecography*, vol. 2, no. 1, pp. 21–29.

Jiménez, J. J. and Thomas, R. (2001) *Nature's plow: Soil macroinvertebrate communities in the neotropical savannas of Colombia*, Cali, Colombia, CIAT.

Jochum, M., Barnes, A. D., Brose, U., Gauzens, B., Sünnemann, M., Amyntas, A. and Eisenhauer, N. (2021) 'For flux's sake: General considerations for energy-flux calculations in ecological communities', *Ecology and evolution*, vol. 11, no. 19, pp. 12948–12969.

Jochum, M., Barnes, A. D., Ott, D., Lang, B., Klarner, B., Farajallah, A., Scheu, S. and Brose, U. (2017) 'Decreasing Stoichiometric Resource Quality Drives Compensatory Feeding across Trophic Levels in Tropical Litter Invertebrate Communities', *The American naturalist*, vol. 190, no. 1, pp. 131–143.

Joly, F.-X., Coq, S., Coulis, M., David, J.-F., Hättenschwiler, S., Mueller, C. W., Prater, I. and Subke, J.-A. (2020) 'Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover', *Communications Biology*, vol. 3, no. 1, p. 660 [Online]. DOI: 10.1038/s42003-020-01392-4.

Joly, F.-X., Coq, S., Coulis, M., Nahmani, J. and Hättenschwiler, S. (2018) 'Litter conversion into detritivore faeces reshuffles the quality control over C and N dynamics during decomposition', *Functional Ecology*, vol. 32, no. 11, pp. 2605–2614.

Joly, F.-X., Coq, S. and Subke, J.-A. (2022) 'Soil fauna precipitate the convergence of organic matter quality during decomposition', *Oikos*, e09497 [Online]. DOI: 10.1111/oik.09497.

Joly, F.-X., Coulis, M., Gérard, A., Fromin, N. and Hättenschwiler, S. (2015) 'Litter-type specific microbial responses to the transformation of leaf litter into millipede feces', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 86, pp. 17–23 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.03.014.

Joly, F.-X., McAvoy, E. and Subke, J.-A. (2021) 'Synergistic interactions between detritivores disappear under reduced rainfall', *Ecology*, vol. 102, no. 4, e03299 [Online]. DOI: 10.1002/ecy.3299.

Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. (1994) 'Organisms as Ecosystem Engineers', in *Ecosystem Management*, Springer, New York, NY, pp. 130–147.

Kaneko, N. (1999) 'Effect of millipede Parafontaria tonominea Attems (Diplopoda: Xystodesmidae) adults on soil biological activities: A microcosm experiment', *Ecological Research*, vol. 14, no. 3, pp. 271–279 [Online]. DOI: 10.1046/j.1440-1703.1999.143302.x.

Kazakou, E., Bumb, I. and Garnier, E. (2022) 'Species dominance rather than complementarity drives community digestibility and litter decomposition in species-rich Mediterranean rangelands', *Applied Vegetation Science*, vol. 25, no. 4, e12685 [Online]. DOI: 10.1111/avsc.12685.

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O. and Garnier, E. (2009) 'Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply', *Annals of botany*, vol. 104, no. 6, pp. 1151–1161.

Keddy, P. A. (1992) 'Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology', *Journal of Vegetation Science*, vol. 3, no. 2, pp. 157–164.

King, A. J., Cragg, S. M., Li, Y., Dymond, J., Guille, M. J., Bowles, D. J., Bruce, N. C., Graham, I. A. and McQueen-Mason, S. J. (2010) 'Molecular insight into lignocellulose digestion by a marine isopod in the absence of gut microbes', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 12, pp. 5345–5350 [Online]. DOI: 10.1073/pnas.0914228107.

Koltz, A. M., Classen, A. T. and Wright, J. P. (2018) 'Warming reverses top-down effects of predators on belowground ecosystem function in Arctic tundra', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 115, no. 32, E7541-E7549.

Kortekamp, A. (2011) *Impact of Herbicides on Non-Target Organisms in Sustainable Irrigated Rice Production Systems: State of Knowledge and Future Prospects*, Herbicides and Environment, BoD – Books on Demand.

Kretzschmar, A. (2004) 'Effects of Earthworms on Soil Organization', *Earthworm Ecology*.

Krishnamani, R. and Mahaney, W. C. (2000) 'Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences', *Animal Behaviour*, vol. 59, no. 5, pp. 899–915 [Online]. DOI: 10.1006/anbe.1999.1376.

Kumar, B. M. (2008) *Litter dynamics in plantation and agroforestry systems of the tropics-a review of observations and methods* [Online]. Available at https://www.researchgate.net/profile/b-mohan-kumar-2/publication/257367765_litter_dynamics_in_plantation_and_agroforestry_systems_of_the_tropics-a_review_of_observations_and_methods/links/58913bc1a6fdcc1b414539e1/litter-dynamics-in-plantation-and-agroforestry-systems-of-the-tropics-a-review-of-observations-and-methods.pdf.

Laossi, K.-R., Decaëns, T., Jouquet, P. and Barot, S. (2010) 'Can We Predict How Earthworm Effects on Plant Growth Vary with Soil Properties?', *Applied and Environmental Soil Science*, vol. 2010, pp. 1–6.

Lassoudière, A. (2007) *Le bananier et sa culture*, Versailles, Quæ.

Laurance, W. F. (2019) 'The Anthropocene', *Current biology : CB*, vol. 29, no. 19, R953-R954 [Online]. DOI: 10.1016/j.cub.2019.07.055.

Lavelle, P. (1975) 'Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (1)'.

Lavelle, P. (1996) *Diversity of soil fauna and ecosystem function* [Online]. Available at https://core.ac.uk/download/pdf/39853397.pdf.

Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S. and Spain, A. (1993) 'A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics', *Biotropica*, vol. 25, no. 2, p. 130 [Online]. DOI: 10.2307/2389178.

Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P. and Rossi, J.-P. (2006) 'Soil invertebrates and ecosystem services', *European Journal of Soil Biology*, vol. 42, S3-S15 [Online]. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2006.10.002.

Lawton, J. H. (1994) 'What Do Species Do in Ecosystems?', *Oikos*, vol. 71, no. 3, p. 367.

Le Mer, G., Bottinelli, N., Dignac, M.-F., Capowiez, Y., Jouquet, P., Mazurier, A., Baudin, F., Caner, L. and Rumpel, C. (2022) 'Exploring the control of earthworm cast macro- and micro-scale features on soil organic carbon mineralization across species and ecological categories', *Geoderma*, vol. 427, p. 116151 [Online]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2022.116151.

Ledoux, M. L., Hettiarachchy, N., Yu, X., Howard, L. and Lee, S.-O. (2020) 'Penetration of glyphosate into the food supply and the incidental impact on the honey supply and bees', *Food Control*, vol. 109, p. 106859 [Online]. DOI: 10.1016/j.foodcont.2019.106859.

Lee, K. P., Raubenheimer, D. and Simpson, S. J. (2004) 'The effects of nutritional imbalance on compensatory feeding for cellulose-mediated dietary dilution in a generalist caterpillar', *Physiological Entomology*, vol. 29, no. 2, pp. 108–117 [Online]. DOI: 10.1111/j.0307-6962.2004.00371.x.

Lefcheck, J. S. (2016) 'piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics', *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 7, no. 5, pp. 573–579.

Leonetti, L., Maréchal, P. and Coulis, M. (2020) *Biodiversité des bananeraies de Martinique. Les araignées*, Le Lamentin, Martinique, CIRAD.

Leonowicz, A., Matuszewska, A., Luterek, J., Ziegenhagen, D., Wojtaś-Wasilewska, M., Cho, N. S., Hofrichter, M. and Rogalski, J. (1999) 'Biodegradation of lignin by white rot fungi', *Fungal Genetics and Biology*, vol. 27, 2-3, pp. 175–185 [Online]. DOI: 10.1006/fgbi.1999.1150.

Lescure, J. (2000) 'Répartition passée de Leptodactylus fallax Müller, 1923 et d'Eleutherodactylus johnstonei Barbour, 1914 (Anoures, Leptodactylidés)', *Bulletin de la Société herpétologique de France*, vol. 94, pp. 13–23 [Online]. Available at https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getrecorddetail&idt=1514510.

Lévêque, C. (1994) 'Le concept de biodiversité : de nouveaux regards sur la nature', *Natures Sciences Sociétés*, vol. 2, no. 3, pp. 243–254.

Lewis, S. L. and Maslin, M. A. (2015) 'Defining the anthropocene', *Nature*, vol. 519, no. 7542, pp. 171–180 [Online]. DOI: 10.1038/nature14258.

Li, H., Yang, X.-R., Wang, J., Zhou, G.-W., Zhang, Y.-S., Lassen, S. B., Zhu, Y.-G. and Su, J.-Q. (2021) 'Earthworm gut: An overlooked niche for anaerobic ammonium oxidation in agricultural soil', *The Science of the total environment*, vol. 752, p. 141874 [Online]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141874.

Lister, B. C. and Garcia, A. (2018) 'Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 115, no. 44, E10397-E10406.

Lo, N., Watanabe, H. and Sugimura, M. (2003) 'Evidence for the presence of a cellulase gene in the last common ancestor of bilaterian animals', *Proceedings. Biological sciences*, 270 Suppl 1, S69-72.

Lodato, M. B., Boyette, J. S., Smilo, R. A., Jackson, C. R., Halvorson, H. M. and Kuehn, K. A. (2021) 'Functional importance and diversity of fungi during standing grass litter decomposition', *Oecologia*, vol. 195, no. 2, pp. 499–512 [Online]. DOI: 10.1007/s00442-020-04838-y.

Loehle, C. and Eschenbach, W. (2012) 'Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes', *Diversity and Distributions*, vol. 18, no. 1, pp. 84–91.

Loreau, M. and Hector, A. (2001) 'Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments', *Nature*, vol. 412, no. 6842, pp. 72–76 [Online]. DOI: 10.1038/35083573.

Lori, M., Symnaczik, S., Mäder, P., Deyn, G. de and Gattinger, A. (2017) 'Organic farming enhances soil microbial abundance and activity-A meta-analysis and meta-regression', *PLOS ONE*, vol. 12, no. 7, e0180442 [Online]. DOI: 10.1371/journal.pone.0180442.

Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. and Callaway, R. M. (2004) 'Rethinking plant community theory', *Oikos*, vol. 107, no. 2, pp. 433–438.

Loureiro, S., Sampaio, A., Brandão, A., Nogueira, A. J. A. and Soares, A. M. V. M. (2006) 'Feeding behaviour of the terrestrial isopod Porcellionides pruinosus Brandt, 1833 (Crustacea, Isopoda) in response to changes in food quality and contamination', *Science of The Total Environment*, vol. 369, 1-3, pp. 119–128 [Online]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2006.05.023.

Lubbers, I. M., Berg, M. P., Deyn, G. B. de, van der Putten, W. H. and van Groenigen, J. W. (2020) 'Soil fauna diversity increases CO2 but suppresses N2 O emissions from soil', *Global Change Biology*, vol. 26, no. 3, pp. 1886–1898 [Online]. DOI: 10.1111/gcb.14860.

Lustenhouwer, N., Maynard, D. S., Bradford, M. A., Lindner, D. L., Oberle, B., Zanne, A. E. and Crowther, T. W. (2020) 'A trait-based understanding of wood decomposition by fungi', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 117, no. 21, pp. 11551–11558.

M. Ardestani, M., Šustr, V. and Frouz, J. (2019) 'Consumption Performance of Five Detritivore Species Feeding on Alnus glutinosa L. Leaf Litter in a Microcosm Experiment', *Forests*, vol. 10, no. 12, p. 1080 [Online]. DOI: 10.3390/f10121080.

MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. (2001) *The theory of island biogeography*, Princeton, Princeton University Press.

Machinet, G. E., Bertrand, I., Barrière, Y., Chabbert, B. and Recous, S. (2011) 'Impact of plant cell wall network on biodegradation in soil: Role of lignin composition and phenolic acids in roots from 16 maize genotypes', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 43, no. 7, pp. 1544–1552 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.04.002.

Magurran, A. E. (1991) *Ecological diversity and its measurement*, London, Chapman and Hall.

Mahaut, L., Fort, F., Violle, C. and Freschet, G. T. (2020) 'Multiple facets of diversity effects on plant productivity: Species richness, functional diversity, species identity and intraspecific competition', *Functional Ecology*, vol. 34, no. 1, pp. 287–298 [Online]. DOI: 10.1111/1365-2435.13473.

Makkonen, M., Berg, M. P., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P. M. and Aerts, R. (2012) 'Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient', *Ecology letters*, vol. 15, no. 9, pp. 1033–1041.

Manchester, S. J. and Bullock, J. M. (2000) 'The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control', *Journal of Applied Ecology*, vol. 37, no. 5, pp. 845–864.

Mandl, R. (1985) 'Orthogonal Latin squares: an application of experiment design to compiler testing', *Communications of the ACM*, vol. 28, no. 10, pp. 1054–1058.

Maraun, M. and Scheu, S. (1996) 'Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (Fagus sylvatica) leaf litter processed by millipedes (Glomeris marginata)', *Oecologia*, vol. 107, no. 1, pp. 131–140.

Marhan, S. and Scheu, S. (2006) 'Mixing of different mineral soil layers by endogeic earthworms affects carbon and nitrogen mineralization', *Biology and Fertility of Soils*, vol. 42, no. 4, pp. 308–314 [Online]. DOI: 10.1007/s00374-005-0028-7.

Marichal, R., Grimaldi, M., Feijoo M., A., Oszwald, J., Praxedes, C., Ruiz Cobo, D. H., del Pilar Hurtado, M., Desjardins, T., Silva Junior, M. L. d., Silva Costa, L. G. d., Miranda, I. S., Delgado Oliveira, M. N., Brown, G. G., Tsélouiko, S., Martins, M. B., Decaëns, T., Velasquez, E. and Lavelle, P. (2014) 'Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia', *Applied Soil Ecology*, vol. 83, pp. 177–185 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.05.006.

Martin, A., Balesdent, J. and Mariotti, A. (1992) 'Earthworm diet related to soil organic matter dynamics through 13C measurements', *Oecologia*, vol. 91, no. 1, pp. 23–29.

Martínez-García, L. B., Korthals, G. W., Brussaard, L., Mainardi, G. and Deyn, G. B. de (2021) 'Litter quality drives nitrogen release, and agricultural management (organic vs. conventional) drives carbon loss during litter decomposition in agro-ecosystems', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 153, p. 108115 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.108115.

Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M. and Watson, J. E. M. (2016) 'Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers', *Nature*, vol. 536, no. 7615, pp. 143–145 [Online]. DOI: 10.1038/536143a.

Mbida Mindzie, C., Doutrelepont, H., Vrydaghs, L., Swennen, R. L., Swennen, R. J., Beeckman, H., Langhe, E. de and Maret, P. de (2001) 'First archaeological evidence of banana cultivation in central Africa during the third millennium before present', *Vegetation History and Archaeobotany*, vol. 10, no. 1, pp. 1–6 [Online]. DOI: 10.1007/PL00013367.

McCallum, M. L. (2007) 'Amphibian Decline or Extinction? Current Declines Dwarf Background Extinction Rate', *Journal of Herpetology*, vol. 41, no. 3, pp. 483–491 [Online]. DOI: 10.1670/0022-1511(2007)41[483:ADOECD]2.0.CO;2.

McCary, M. A. and Schmitz, O. J. (2021) 'Invertebrate functional traits and terrestrial nutrient cycling: Insights from a global meta-analysis', *Journal of Animal Ecology*, vol. 90, no. 7, pp. 1714–1726 [Online]. DOI: 10.1111/1365-2656.13489.

Meehan, T. D. (2006a) 'Mass and temperature dependence of metabolic rate in litter and soil invertebrates', *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, vol. 79, no. 5, pp. 878–884.

Meehan, T. D. (2006b) 'Mass and temperature dependence of metabolic rate in litter and soil invertebrates', *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, vol. 79, no. 5, pp. 878–884.

Menezes, C. W. G. de and Soares, M. A. (2016) 'Impactos do controle de plantas daninhas e da aplicação de herbicidas em inimigos naturais', *Revista Brasileira de Herbicidas*, vol. 15, no. 1, p. 2.

Meteo France (2018) '201806bcmmart.pub' [Online]. Available at https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees_libres/bulletins/BCMOM/BCMOM_972_201806.pdf (Accessed 14 October 2021).

Meysman, F. J. R., Middelburg, J. J. and Heip, C. H. R. (2006) 'Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea', *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, no. 12, pp. 688–695 [Online]. DOI: 10.1016/j.tree.2006.08.002.

Milcu, A., Partsch, S., Scherber, C., Weisser, W. W. and Scheu, S. (2008) 'Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient', *Ecology*, vol. 89, no. 7, pp. 1872–1882 [Online]. DOI: 10.1890/07-1377.1.

Mokany, K., Ash, J. and Roxburgh, S. (2008) 'Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland', *Journal of Ecology*, vol. 96, no. 5, pp. 884–893.

Mollot, G., Duyck, P.-F., Lefeuvre, P., Lescourret, F., Martin, J.-F., Piry, S., Canard, E. and Tixier, P. (2014) 'Cover cropping alters the diet of arthropods in a banana plantation: a metabarcoding approach', *PLOS ONE*, vol. 9, no. 4, e93740 [Online]. DOI: 10.1371/journal.pone.0093740.

Mollot, G., Tixier, P., Lescourret, F., Quilici, S. and Duyck, P.-F. (2012) 'New primary resource increases predation on a pest in a banana agroecosystem', *Agricultural and Forest Entomology*, vol. 14, no. 3, pp. 317–323.

Montès, N., Maestre, F. T., Ballini, C., Baldy, V., Gauquelin, T., Planquette, M., Greff, S., Dupouyet, S. and Perret, J.-B. (2008) 'On the relative importance of the effects of selection and complementarity as drivers of diversity-productivity relationships in Mediterranean shrublands', *Oikos*, vol. 117, no. 9, pp. 1345–1350.

Montesanto, G. and Cividini, S. (2017) 'A crossover design to assess feeding preferences in terrestrial isopods: A case study in a Mediterranean species', *Biologia*, no. 2, pp. 194–203 [Online]. Available at https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/biolog-2017-0020/html.

Moretti, M., Dias, A. T. C., Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J. and Berg, M. P. (2017) 'Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits', *Functional Ecology*, vol. 31, no. 3, pp. 558–567.

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H. and Mouillot, D. (2010) 'Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules', *Functional Ecology*, vol. 24, no. 4, pp. 867–876.

Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. and Mason, N. W. H. (2011) 'Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality', *PLOS ONE*, vol. 6, no. 3, e17476 [Online]. DOI: 10.1371/journal.pone.0017476.

Muscolo, A. (1999) 'Earthworm humic matter produces auxin-like effects on Daucus carota cell growth and nitrate metabolism', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 31, no. 9, pp. 1303–1311 [Online]. DOI: 10.1016/S0038-0717(99)00049-8.

Mwabvu, T. (2018) 'Variation in soil content of faecal pellets of a tropical millipede, Doratogonus uncinatus (Attems, 1914) (Diplopoda, Spirostreptida, Spirostreptidae)', *African Journal of Ecology*, vol. 56, no. 3, pp. 653–655 [Online]. DOI: 10.1111/aje.12486.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. and Kent, J. (2000) 'Biodiversity hotspots for conservation priorities', *Nature*, vol. 403, no. 6772, pp. 853–858 [Online]. DOI: 10.1038/35002501.

Naeem, S. (2002) 'Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm', *Ecology*, vol. 83, no. 6, pp. 1537–1552.

Niemeyer, J. C., Santo, F. B. de, Guerra, N., Ricardo Filho, A. M. and Pech, T. M. (2018) 'Do recommended doses of glyphosate-based herbicides affect soil invertebrates? Field and laboratory screening tests to risk assessment', *Chemosphere*, vol. 198, pp. 154–160 [Online]. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.01.127.

NOSS, R. F. (1990) 'Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach', *Conservation Biology*, vol. 4, no. 4, pp. 355–364.

Odeadom (2021) *POSEI – ODEADOM, Office de développement de l'économie agricole d´outre-mer* [Online]. Available at https://www.odeadom.fr/posei/ (Accessed 12 January 2023).

Oliveira, T. de, Hättenschwiler, S. and Tanya Handa, I. (2010) 'Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures', *Functional Ecology*, vol. 24, no. 4, pp. 937–946 [Online]. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01694.x.

Ott, D., Rall, B. C. and Brose, U. (2012) 'Climate change effects on macrofaunal litter decomposition: the interplay of temperature, body masses and stoichiometry', *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, vol. 367, no. 1605, pp. 3025–3032.

Paoletti, M. G. (2012) *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes: Practical Use of Invertebrates to Assess Sustainable Land Use*, Elsevier.

Paoletti, M. G., Boscolo, P. and Sommaggio, D. (1997) 'Beneficial Insects in Fields Surrounded by Hedgerows in North Eastern Italy', *Biological Agriculture & Horticulture*, vol. 15, 1-4, pp. 310–323.

Paoletti, M. G., Favretto, M. R., Stinner, B. R., Purrington, F. F. and Bater, J. E. (1991) 'Invertebrates as bioindicators of soil use', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 34, 1-4, pp. 341–362 [Online]. DOI: 10.1016/0167-8809(91)90120-M.

Paoletti, M. G. and Hassall, M. (1999) 'Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 74, 1-3, pp. 157–165 [Online]. DOI: 10.1016/S0167-8809(99)00035-3.

Pelosi, C., Pey, B., Hedde, M., Caro, G., Capowiez, Y., Guernion, M., Peigné, J., Piron, D., Bertrand, M. and Cluzeau, D. (2014) 'Reducing tillage in cultivated fields increases earthworm functional diversity', *Applied Soil Ecology*, vol. 83, pp. 79–87 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2013.10.005.

Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2006) 'Functional diversity: back to basics and looking forward', *Ecology letters*, vol. 9, no. 6, pp. 741–758.

Peters, R. H. (1989) *The ecological implications of body size*, Cambridge, Cambridge University Press.

Pey, B., Laporte, M.-A., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Caro, G., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Dubs, F., Joimel, S., Guernion, M., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, B., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L. and Hedde, M. (2014) 'A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches', *PLOS ONE*, vol. 9, no. 10, e108985 [Online]. DOI: 10.1371/journal.pone.0108985.

Pezzi, P. H., Araujo, P. B. and Wood, C. T. (2019) 'Coprophagy in detritivores: methodological design for feeding studies in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)', *Nauplius*, vol. 27.

Pichon, N. A., Cappelli, S. L., Soliveres, S., Hölzel, N., Klaus, V. H., Kleinebecker, T. and Allan, E. (2020) 'Decomposition disentangled: A test of the multiple mechanisms by which nitrogen enrichment alters litter decomposition', *Functional Ecology*, vol. 34, no. 7, pp. 1485–1496.

Poeydebat, C., Tixier, P., Lapeyre Bellaire, L. de and Carval, D. (2017) 'Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web', *Biological Control*, vol. 114, pp. 125–132 [Online]. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2017.08.009.

Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A. and Cluzeau, D. (2013) 'The impact of agricultural practices on soil biota: A regional study', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 67, pp. 271–284 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.08.026.

Power, A. G. (2010) 'Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies', *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, vol. 365, no. 1554, pp. 2959–2971.

Purvis, A. and Hector, A. (2000) 'Getting the measure of biodiversity', *Nature*, vol. 405, no. 6783, pp. 212–219 [Online]. DOI: 10.1038/35012221.

R core team (2016) *The R Project for Statistical Computing* [Online]. Available at https://scholar.google.com/citations?user=yvs1queaaaaj&hl=fr&oi=sra.

R core team (2020) 'R Core Team (2020)', 2020 [Online]. Available at https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006 (Accessed 22 January 2023).

Ramula, S., Mathew, S. A., Kalske, A., Nissinen, R., Saikkonen, K. and Helander, M. (2022) 'Glyphosate residues alter the microbiota of a perennial weed with a minimal indirect impact on plant performance', *Plant and Soil*, vol. 472, 1-2, pp. 161–174 [Online]. DOI: 10.1007/s11104-021-05196-1.

Rawlins, A. J., Bull, I. D., Ineson, P. and Evershed, R. P. (2007) 'Stabilisation of soil organic matter in invertebrate faecal pellets through leaf litter grazing', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 39, no. 5, pp. 1202–1205 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2006.10.010.

Relyea, R. A. (2005) 'The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities', *Ecological Applications*, vol. 15, no. 2, pp. 618–627.

Ricotta, C. and Moretti, M. (2011) 'CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology', *Oecologia*, vol. 167, no. 1, pp. 181–188 [Online]. DOI: 10.1007/s00442-011-1965-5.

Risède, J. M., Achard, R., Brat, P., Chabrier, C., Damour, G., Guillermet, C. and … & Dorel, M. (2019) *The agroecological transition of Cavendish banana cropping systems in the French West Indies* [Online]. Available at https://library.oapen.org/bitstream/handle/20.500.12657/22797/9782759230570.pdf?sequence=1#page=109.

Robertson, L. N., Kettle, B. A. and Simpson, G. B. (1994) 'The influence of tillage practices on soil macrofauna in a semi-arid agroecosystem in northeastern Australia', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 48, no. 2, pp. 149–156 [Online]. DOI: 10.1016/0167-8809(94)90085-X.

Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, A., Chapin, F. S., Lambin, E. F., Lenton, T. M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H. J., Nykvist, B., Wit, C. A. de, Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P. K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L.,

Corell, R. W., Fabry, V. J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P. and Foley, J. A. (2009) 'A safe operating space for humanity', *Nature*, vol. 461, no. 7263, pp. 472–475 [Online]. DOI: 10.1038/461472a.

Rousseau, L., Fonte, S. J., Téllez, O., van der Hoek, R. and Lavelle, P. (2013) 'Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua', *Ecological Indicators*, vol. 27, pp. 71–82.

RStudio Team (2022) *RStudio Team (2022)* [Online] (Accessed 22 January 2023).

Rudel, T. K., Defries, R., Asner, G. P. and Laurance, W. F. (2009) 'Changing Drivers of Deforestation and New Opportunities for Conservation', *Conservation Biology*, vol. 23, no. 6, pp. 1396–1405.

Sánchez-Bayo, F. and Wyckhuys, K. A. (2019) 'Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers', *Biological Conservation*, vol. 232, pp. 8–27 [Online]. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.01.020.

Sayad, E., Hosseini, S. M., Hosseini, V. and Salehe-Shooshtari, M.-H. (2012) 'Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations', *Journal of Forest Science*, vol. 58, no. 4, pp. 170–180 [Online]. DOI: 10.17221/58/2011-JFS.

Scheifler, R. (2002) *Assessment of the bioavailability and the transfer of organic and metallic pollutants in 'soil - plant - invertebrate' food webs; Evaluation de la biodisponibilite et des transferts de polluants metalliques et organiques dans les reseaux trophiques "sols-plantes-invertebres"* [Online]. Available at https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/20723685.

Scheller, E. and Rainer Georg Joergensen (2008) 'Decomposition of wheat straw differing in nitrogen content in soils under conventional and organic farming management', *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, vol. 171, no. 6, pp. 886–892.

Schlesinger, W. H. (1995) *Soil respiration and changes in soil carbon stocks.* (Biotic Feedbacks in the Global Climatic System: will the warming feed the warming) [Online]. Available at https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=Tyrc32Pk5MkC&oi=fnd&pg=PA159&dq=schlesinger+et+al.+carbon&ots=H8DqPWi2Wt&sig=-yVJm54VAe2qObMlAlBMs1nCIt4#v=onepage&q=schlesinger%20et%20al.%20carbon&f=false (Accessed 25 January 2023).

Seman-Varner, R. (2005) *Ecological effects of solarization duration on weeds, microarthropods, nematodes, and soil and plant nutrients* [Online], Thèse de doctorat. University of Florida. Available at https://www.researchgate.net/profile/rachel-seman-varner/publication/268176177_ecological_effects_of_solarization_duration_on_weeds_microarthropods_nematodes_and_soil_and_plant_nutrients/links/5620f83908ae93a5c9268ce8/ecological-effects-of-solarization-duration-on-weeds-microarthropods-nematodes-and-soil-and-plant-nutrients.pdf.

Semmens, B. X., Semmens, D. J., Thogmartin, W. E., Wiederholt, R., López-Hoffman, L., Diffendorfer, J. E., Pleasants, J. M., Oberhauser, K. S. and Taylor, O. R. (2016) 'Quasi-extinction risk and population targets for the Eastern, migratory population of monarch butterflies (Danaus plexippus)', *Scientific Reports*, vol. 6, no. 1, p. 23265 [Online]. DOI: 10.1038/srep23265.

Setala, H. and Huhta, V. (1991) 'Soil Fauna Increase Betula Pendula Growth: Laboratory Experiments With Coniferous Forest Floor', *Ecology*, vol. 72, no. 2, pp. 665–671.

Shelton, M. D. and Edwards, C. R. (1983) 'Effects of Weeds on the Diversity and Abundance of Insects in Soybeans1', *Environmental Entomology*, vol. 12, no. 2, pp. 296–298.

Sieber, I. M., Borges, P. A. and Burkhard, B. (2018) 'Hotspots of biodiversity and ecosystem services: the Outermost Regions and Overseas Countries and Territories of the European Union', *One Ecosystem 3 (2018)*, e24719 [Online]. DOI: 10.15488/4279.

Smedt, P. de, Proesmans, W. and Baeten, L. (2021) 'Temporal complementarity in activity-density of two arthropod macro-detritivore taxa', *Insect Conservation and Diversity*, vol. 14, no. 4, pp. 455–463 [Online]. DOI: 10.1111/icad.12471.

Snajdr, J., Cajthaml, T., Valášková, V., Merhautová, V., Petránková, M., Spetz, P., Leppänen, K. and Baldrian, P. (2011) 'Transformation of Quercus petraea litter: successive changes in litter chemistry are reflected in differential enzyme activity and changes in the microbial community composition', *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 75, no. 2, pp. 291–303 [Online]. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2010.00999.x.

Sonnier, G., Shipley, B. and Navas, M.-L. (2010) 'Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities', *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, no. 6, pp. 1014–1024 [Online]. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2010.01210.x.

Sousa, J. P., Vingada, J. V., Loureiro, S., Da Gama, M. M. and Soares, A. (1998) 'Effects of introduced exotic tree species on growth, consumption and assimilation rates of the soil detritivore Porcellio dilatatus (Crustacea: Isopoda)', *Applied Soil Ecology*, vol. 9, 1-3, pp. 399–403 [Online]. DOI: 10.1016/S0929-1393(98)00096-1.

Speiser, B. and Rowell-Rahier, M. (1991) 'Effects of Food Availability, Nutritional Value, and Alkaloids on Food Choice in the Generalist Herbivore Arianta arbustorum (Gastropoda: Helicidae)', *Oikos*, vol. 62, no. 3, p. 306.

Steffen, W., Persson, A., Deutsch, L., Zalasiewicz, J., Williams, M., Richardson, K., Crumley, C., Crutzen, P., Folke, C., Gordon, L., Molina, M., Ramanathan, V., Rockström, J., Scheffer, M., Schellnhuber, H. J. and Svedin, U. (2011) 'The anthropocene: from global change to planetary stewardship', *AMBIO*, vol. 40, no. 7, pp. 739–761 [Online]. DOI: 10.1007/s13280-011-0185-x.

Stellin, F., Gavinelli, F., Stevanato, P., Concheri, G., Squartini, A. and Paoletti, M. G. (2018) 'Effects of different concentrations of glyphosate (Roundup 360®) on earthworms (Octodrilus complanatus, Lumbricus terrestris and Aporrectodea caliginosa) in vineyards in the North-East of Italy', *Applied Soil Ecology*, vol. 123, pp. 802–808.

Stork, N. E. (2018) 'How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth?', *Annual Review of Entomology*, vol. 63, no. 1, pp. 31–45.

Straw, E. A., Carpentier, E. N. and Brown, M. J. F. (2021) 'Roundup causes high levels of mortality following contact exposure in bumble bees', *Journal of Applied Ecology*, vol. 58, no. 6, pp. 1167–1176 [Online]. DOI: 10.1111/1365-2664.13867.

Suárez, L. R., Josa, Y. T. P., Samboni, E. J. A., Cifuentes, K. D. L., Bautista, E. H. D. and Salazar, J. C. S. (2018) 'Soil macrofauna under different land uses in the Colombian Amazon', *Pesquisa*

Agropecuária Brasileira, vol. 53, no. 12, pp. 1383–1391 [Online]. DOI: 10.1590/S0100-204X2018001200011.

Suzuki, Y., Grayston, S. J. and Prescott, C. E. (2013) 'Effects of leaf litter consumption by millipedes (Harpaphe haydeniana) on subsequent decomposition depends on litter type', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 57, pp. 116–123 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.07.020.

Swift, M. J., Heal, O. W. and Anderson, J. M. (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems* [Online]. Available at https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=hSWMkhdSfPAC&oi=fnd&pg=PR9&dq=Swift,+M.J.,+Heal,+O.W.+%26+Anderson,+J.M.+(1979)+Decomposition+in+terrestrial+ecosystems.+Blackwell+Scientific,+Oxford.&ots=KkdmyOK7V3&sig=9mQafpjziecdTqp57JVfDkief7k#v=onepage&q=Swift%2C%20M.J.%2C%20Heal%2C%20O.W.%20%26%20Anderson%2C%20J.M.%20(1979)%20Decomposition%20in%20terrestrial%20ecosystems.%20Blackwell%20Scientific%2C%20Oxford.&f=false (Accessed 29 December 2022).

Swinton, S. M., Lupi, F., Robertson, G. P. and Hamilton, S. K. (2007) 'Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits', *Ecological Economics*, vol. 64, no. 2, pp. 245–252 [Online]. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2007.09.020.

Tajnaiová, L., Vurm, R., Kholomyeva, M., Kobera, M. and Kočí, V. (2020) 'Determination of the Ecotoxicity of Herbicides Roundup® Classic Pro and Garlon New in Aquatic and Terrestrial Environments', *Plants (Basel, Switzerland)*, vol. 9, no. 9, p. 1203 [Online]. DOI: 10.3390/plants9091203.

Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T. C., Kremen, C., van der Heijden, M. G. A., Liebman, M. and Hallin, S. (2020) 'Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield', *Science advances*, vol. 6, no. 45.

Taylor, R., Dudley, N., Stolton, S. and Shapiro, A. (2015) *Deforestation fronts: 11 places where most forest loss is projected between 2010 and 2030* [Online]. Available at http://foris.fao.org/wfc2015/api/file/554794bdf404f4bf7d35350b/contents/5706404f-6d42-4cd3-97be-0af09c49c2c9.pdf.

Theenhaus, A. and Scheu, S. (1996) 'The influence of slug (Arion rufus) mucus and cast material addition on microbial biomass, respiration, and nutrient cycling in beech leaf litter', *Biology and Fertility of Soils*, vol. 23, no. 1, pp. 80–85 [Online]. DOI: 10.1007/BF00335822.

Tilman, D. (1997) 'The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes', *Science*, vol. 277, no. 5330, pp. 1300–1302.

Tilman, D., Reich, P. B. and Isbell, F. (2012) 'Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 109, no. 26, pp. 10394–10397 [Online]. DOI: 10.1073/pnas.1208240109.

Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. (1996) 'Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems', *Nature*, vol. 379, no. 6567, pp. 718–720.

Toledo Castanho, C. de and Oliveira, A. A. de (2008) 'Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests', *Journal of Tropical Ecology*, vol. 24, no. 2, pp. 149–156.

Tondoh, J. E., Guéi, A. M., Csuzdi, C. and Okoth, P. (2011) 'Effect of land-use on the earthworm assemblages in semi-deciduous forests of Central-West Ivory Coast', *Biodiversity and Conservation*, vol. 20, no. 1, pp. 169–184 [Online]. DOI: 10.1007/s10531-010-9953-3.

Toyota, A., Kaneko, N. and Ito, M. T. (2006) 'Soil ecosystem engineering by the train millipede Parafontaria laminata in a Japanese larch forest', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 38, no. 7, pp. 1840–1850 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2005.12.015.

Treplin, M., Pennings, S. C. and ZIMMER, M. (2013) 'Decomposition of Leaf Litter in a U.S. Saltmarsh is Driven by Dominant Species, Not Species Complementarity', *Wetlands*, vol. 33, no. 1, pp. 83–89 [Online]. DOI: 10.1007/s13157-012-0353-1.

Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T. C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. and Whitbread, A. (2012) 'Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification', *Biological Conservation*, vol. 151, no. 1, pp. 53–59 [Online]. DOI: 10.1016/j.biocon.2012.01.068.

Tuma, J., Fleiss, S., Eggleton, P., Frouz, J., Klimes, P., Lewis, O. T., Yusah, K. M. and Fayle, T. M. (2019) 'Logging of rainforest and conversion to oil palm reduces bioturbator diversity but not levels of bioturbation', *Applied Soil Ecology*, vol. 144, pp. 123–133 [Online]. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.07.002.

Valencia, E., Gross, N., Quero, J. L., Carmona, C. P., Ochoa, V., Gozalo, B., Delgado-Baquerizo, M., Dumack, K., Hamonts, K., Singh, B. K., Bonkowski, M. and Maestre, F. T. (2018) 'Cascading effects from plants to soil microorganisms explain how plant species richness and simulated climate change affect soil multifunctionality', *Global Change Biology*, vol. 24, no. 12, pp. 5642–5654 [Online]. DOI: 10.1111/gcb.14440.

van Bruggen, A. H. C., He, M. M., Shin, K., Mai, V., Jeong, K. C., Finckh, M. R. and Morris, J. G. (2018) 'Environmental and health effects of the herbicide glyphosate', *The Science of the total environment*, 616-617, pp. 255–268 [Online]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.10.309.

van der Drift, J. (1951) *Analysis of the animal community in a beech forest floor* [Online], Tijdschrift voor Entomologie. Available at https://library.wur.nl/webquery/titel/111174.

Verhoef, H. A. (2021) 'The Selective Effects of Environmental Change on the Functional Diversity of Soil Decomposers', *Forests*, vol. 12, no. 12, p. 1650 [Online]. DOI: 10.3390/f12121650.

Villéger, S., Mason, N. W. H. and Mouillot, D. (2008) 'New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology', *Ecology*, vol. 89, no. 8, pp. 2290–2301.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. (2007) 'Let the concept of trait be functional!', *Oikos*, vol. 116, no. 5, pp. 882–892.

Vries, F. T. de, Manning, P., Tallowin, J. R. B., Mortimer, S. R., Pilgrim, E. S., Harrison, K. A., Hobbs, P. J., Quirk, H., Shipley, B., Cornelissen, J. H. C., Kattge, J. and Bardgett, R. D. (2012)

'Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities', *Ecology letters*, vol. 15, no. 11, pp. 1230–1239.

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H. and Wall, D. H. (2004) 'Ecological linkages between aboveground and belowground biota', *Science (New York, N.Y.)*, vol. 304, no. 5677, pp. 1629–1633.

Wardle, D. A., Yeates, G. W., Barker, G. M. and Bonner, K. I. (2006) 'The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity', *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 38, no. 5, pp. 1052–1062 [Online]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2005.09.003.

Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S. and Taskinen, S. (2012) 'smatr 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines', *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 3, no. 2, pp. 257–259 [Online]. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x.

Warwick, R. M. and Clarke, K. R. (1995) 'New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress', *Marine Ecology Progress Series*, vol. 129, pp. 301–305.

Weiher, E. and Keddy, P. A. (2001) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, Cambridge, Cambridge University Press.

Wieser, W. (1978) 'Consumer strategies of terrestrial gastropods and isopods', *Oecologia*, vol. 36, no. 2, pp. 191–201 [Online]. DOI: 10.1007/BF00349808.

Williams, D. R., Clark, M., Buchanan, G. M., Ficetola, G. F., Rondinini, C. and Tilman, D. (2021) 'Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion', *Nature Sustainability*, vol. 4, no. 4, pp. 314–322 [Online]. DOI: 10.1038/s41893-020-00656-5.

Wood, T. J. and Goulson, D. (2017) 'The environmental risks of neonicotinoid pesticides: a review of the evidence post 2013', *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 24, no. 21, pp. 17285–17325 [Online]. DOI: 10.1007/s11356-017-9240-x.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. and Villar, R. (2004) 'The worldwide leaf economics spectrum', *Nature*, vol. 428, no. 6985, pp. 821–827 [Online]. DOI: 10.1038/nature02403.

Wu, S., Lei, L., Liu, M., Song, Y., Lu, S., Li, D., Shi, H., Raley-Susman, K. M. and He, D. (2018) 'Single and mixture toxicity of strobilurin and SDHI fungicides to Xenopus tropicalis embryos', *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 153, pp. 8–15 [Online]. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2018.01.045.

Xiao, Z., Wang, X., Koricheva, J., Kergunteuil, A., Le Bayon, R.-C., Liu, M., Hu, F. and Rasmann, S. (2018) 'Earthworms affect plant growth and resistance against herbivores: A meta-analysis', *Functional Ecology*, vol. 32, no. 1, pp. 150–160.

Yang, K., Zhu, J., Zhang, W., Zhang, Q., Lu, D., Zhang, Y., Zheng, X., Xu, S. and Wang, G. G. (2022) 'Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters:

Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects', *Journal of Ecology*, vol. 110, no. 7, pp. 1673–1686.

Yang, X., Shao, M. and Li, T. (2020) 'Effects of terrestrial isopods on soil nutrients during litter decomposition', *Geoderma*, vol. 376, p. 114546 [Online]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114546.

Yin, H., Cao, Y., Marelli, B., Zeng, X., Mason, A. J. and Cao, C. (2021) 'Soil Sensors and Plant Wearables for Smart and Precision Agriculture', *Advanced Materials*, vol. 33, no. 20, e2007764 [Online]. DOI: 10.1002/adma.202007764.

Zak, D. R., Holmes, W. E., White, D. C., Peacock, A. D. and Tilman, D. (2003) 'Plant diversity, soil microbial communities and ecosystem function: Are there any links?', *Ecology*, vol. 84, no. 8, pp. 2042–2050 [Online]. DOI: 10.1890/02-0433.

Zhong, W., Gu, T., Wang, W., Zhang, B., Lin, X., Huang, Q. and Shen, W. (2010) 'The effects of mineral fertilizer and organic manure on soil microbial community and diversity', *Plant and Soil*, vol. 326, 1-2, pp. 511–522 [Online]. DOI: 10.1007/s11104-009-9988-y.

Zimmer, M., Kautz, G. and Topp, W. (2005) 'Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition?', *Functional Ecology*, vol. 19, no. 1, pp. 7–16.

ANNEXE 1: APPENDIX OF CHAPTER II

Appendix A

Table 1: Summary of the taxa found in our sampling with the trophic groups (decomposers, herbivores, omnivores, predators) assigned to them and their origin (native/introduced).

Class	Order	Family	Species	Trophic group	Origin
ARACHNIDA	ARANEA	Linyphiidae	sp_Linyphiidae	Predator	Unknown
ARACHNIDA	ARANEA	Oonopidae	Ischnothyreus peltifer	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Aranea	sp_aranea	Predator	Unknown
ARACHNIDA	ARANEA	Nesticidae	sp_Nesticidae	Predator	Unknown
ARACHNIDA	ARANEA	Theridiidae	Coleosoma floridanum	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Salticidae	Jollas pompatus	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Oonopidae	Ischnothyreus velox	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Oonopidae	Oonopidae_sp	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Theridiidae	sp_Argyrodes	Predator	Introduced
ARACHNIDA	ARANEA	Theridiidae	Pseudostemmops sp nov.	Predator	Unknown
ARACHNIDA	ARANEA	Theridiidae	Theridiidae sp	Predator	Unknown
ARACHNIDA	ARANEA	Theridiidae	Coleosoma sp nov.	Predator	Native
ARACHNIDA	ARANEA	Prodidomidae	Lygromma_sp nov	Predator	Native
ARACHNIDA	ARANEA	Lycosidae	Agalenocosa bryantae	Predator	Native
ARACHNIDA	SCHIZOMIDA	Schizomida	sp_schizomida	Predator	Unknown
CHILOPODA	SCOLOPENDROMORPHA	Scolopendridae	Rhysida longipes	Predator	Unknown
CHILOPODA	SCOLOPENDROMORPHA	Scolopendridae	Scolopendra subspinipes	Predator	Unknown
CHILOPODA	SCOLOPENDROMORPHA	Cryptopidae	Cryptops sp	Predator	Unknown
CHILOPODA	SCOLOPENDROMORPHA	Scolopocryptopidae	Scolopocryptops sp	Predator	Unknown
DIPLOPODA	GLOMERIDESMIDA	Glomeridesmidae	Glomeridesmus marmoreus (Pocock, 1894)	Decomposer	Native
DIPLOPODA	DIPLO	Diplo	sp_Diplo	Decomposer	Unknown
DIPLOPODA	POLYDESMIDA	Paradoxosomatidae	Chondromorpha xanthotricha (Attems, 1898)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	POLYDESMIDA	Paradoxosomatidae	Orthomorpha coarctata (De Saussure, 1860)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	POLYDESMIDA	Paradoxosomatidae	sp_Paradoxosomatidae	Decomposer	Unknown
DIPLOPODA	SPIROBOLIDA	Rhinocricidae	Anadenobolus leucostigma (Chamberlin, 1918)	Decomposer	Native

DIPLOPODA	SPIROBOLIDA	Rhinocricidae	Anadenobolus monilicornis (von Porat, 1876)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	SPIROBOLIDA	Rhinocricidae	Trigoniulus corallinus (Gervais, 1847)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	SPIROBOLIDA	Rhinocricidae	Leptogoniulus sorornus (Butler, 1876)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	SPIROSTREPTIDA	Spirostreptidae	Nanostreptus geayi (Brölemann, 1898)	Decomposer	Introduced
DIPLOPODA	SPIROSTREPTIDA	Pseudonannolenidae	Epinannolene dominicana (Pocock, 1888)	Decomposer	Native
DIPLOPODA	SPIROSTREPTIDA	Spirostreptidae	Orthoporus cavicollis (Karsch, 1881)	Decomposer	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Carabidae	Clivina tuberculata	Predator	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Scarabeidae	sp_Scarabeidae	Herbivore	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Tenebrionidae	Alegoria castelnaui	Omnivore	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Curculionidae	sp_curculio	Herbivore	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Staphylinidae	Sp_Staphylinidae	Predator	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Carabidae	sp_Carabidae	Predator	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Coleoptera	sp_Coleoptera	Unknown	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Carabidae	Galerita tristis	Predator	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Ptiliidae	sp_Ptiliidae	Decomposer	Unknown
INSECTA	Coleoptera	Nitidulidae	sp_Nitidulidae	Decomposer	Unknown
INSECTA	Dermaptera	Anisolabididae	Euborellia spp	Predator	Unknown
INSECTA	Diptera	Phoridae	sp_Phoridae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Scatopsidae	sp_Scatopsidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Ceratopogonidae	sp_Ceratopogonidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Sciaridae	sp_Sciaridae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Mycetophilidae	sp_Mycetophilidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Psychodidae	sp_Psychodidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Neriidae	sp_Neriidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Diptera	Stratiomyidae	Hermetia illucens	Unknown	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Cydnidae	Cydnidae sp1	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Hemiptera	sp_Hemiptera	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Tingidae	Phatnoma sp (aff. ecuadoris)	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Cicadellidae	sp_Cicadellidae	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Miridae	Microtechnites bractatus (Say, 1832)	Predator	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Cydnidae	Cydnidae sp2	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Aphididae	sp_Aphididae	Herbivore	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Miridae	Pycnoderes sp1	Predator	Unknown
INSECTA	Hemiptera	Miridae	Pycnoderes sp2	Predator	Unknown
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Nylanderia sp	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole gr tristis	Omnivore	Native

INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Wasmannia auropunctata (Roger, 1863)	Omnivore	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Cyphomyrmex minutus Mayr, 1862	Herbivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Monomorium ebeninum Forel, 1891	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole gr flavens	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Rogeria curvipubens Emery, 1894	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Strumigenys rogeri Emery, 1890	Predator	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Strumigenys subedentata Mayr, 1887	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Odontomachus ruginodis Smith, 1937	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Solenopsis geminata (Fabricius, 1804)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Solenopsis globularia (Smith, 1858)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Wasmannia sigmoidea (Mayr, 1884)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Brachymyrmex obscurior Forel, 1893	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	sp_formicidae	Unknown	Unknown
INSECTA	Hymenoptera	Chalcidoidea	sp_Chalcidoidea	Predator	Unknown
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Gnamptogenys striatula Mayr, 1884	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole cf mendicula Wheeler, 1925	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Anochetus inermis André, 1889	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Camponotus conspicuus (Smith, 1858)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Camponotus sexguttatus (Fabricius, 1793)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Mycocepurus smithii (Forel, 1893)	Decomposer	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Strumigenys louisianae Roger, 1863	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Typhlomyrmex pusillus Emery, 1894	Unknown	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Solenopsis pollux Forel, 1893	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Rogeria foreli Emery, 1894	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Diapriidae	sp_Diapriidae	Predator	Unknown

INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Strumigenys margaritae Forel, 1893	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Syllophopsis subcoeca (Emery, 1894)	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Platygastridae	sp_Platygastridae	Predator	Unknown
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Hypoponera sp2	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole sculptior Forel, 1893	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Anochetus mayri Emery, 1884	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Brachymyrmex minutus Forel, 1893	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Megalomyrmex silvestrii Wheeler, 1909	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Odontomachus bauri Emery, 1892	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Strumigenys eggersi Emery, 1890	Predator	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole subarmata Mayr, 1884	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Pheidole jelskii Mayr, 1884	Omnivore	Native
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Syllophopsis sechellensis (Emery, 1894)	Omnivore	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Cardiocondyla emeryi Forel, 1881	Omnivore	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Cardiocondyla minutior Forel, 1899	Omnivore	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	Tetramorium bicarinatum (Nylander, 1846)	Omnivore	Introduced
INSECTA	Hymenoptera	Cynipoidea	sp_Cynipoidea	Predator	Unknown
INSECTA	Isoptera	Blaberidae	Pycnoscelus surinamensis (Linnaeus, 1758)	Omnivore	Unknown
INSECTA	Isoptera	Blattodea	sp_Blattodea	Omnivore	Unknown
INSECTA	Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp1	Omnivore	Unknown
INSECTA	Orthoptera	Gryllidae	juv_Gryllidae	Omnivore	Unknown
INSECTA	Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp2	Omnivore	Unknown
INSECTA	Orthoptera	Gryllotalpidae	sp_Gryllotalpidae	Omnivore	Unknown
INSECTA	Orthoptera	Tetrigidae	Tetrigidae sp1	Herbivore	Unknown
MALACOSTRACA	Isopoda	Eubelidae	Eubelidae spp	Decomposer	Unknown
MALACOSTRACA	Isopoda	Philosciidae	Philosciidae spp	Decomposer	Unknown
MALACOSTRACA	Isopoda	Platyarthridae	Platyarthridae spp	Decomposer	Unknown
MALACOSTRACA	Isopoda	Indeter	sp_Isopoda_indeter	Decomposer	Unknown

Figure 1: A) PCA correlation circle with pedoclimatic variables (altitude, organic matter, C/N, K_2O, MgO, CaO and pH). The colouring is according to the contribution of the variables in the PCA. B) Graphical representation of the plots according to herbicide applications in the PCA.

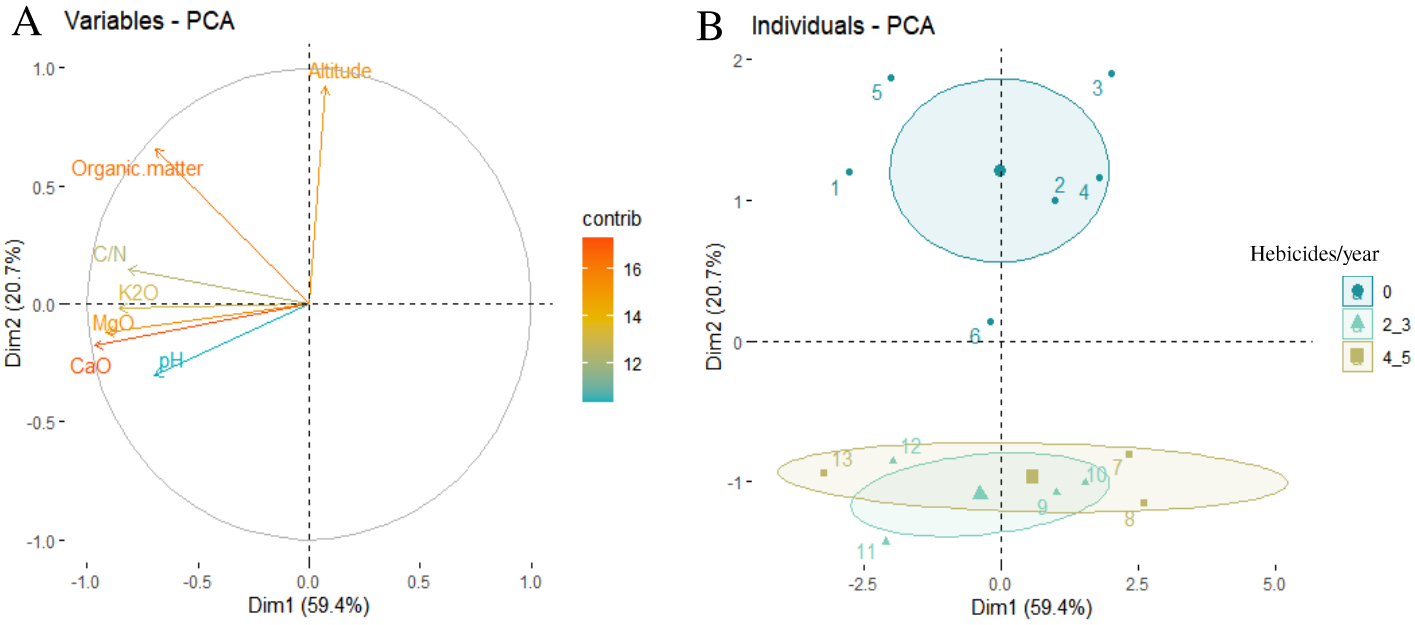


Figure 2: Species accumulation curves in banana plots according to herbicide use.

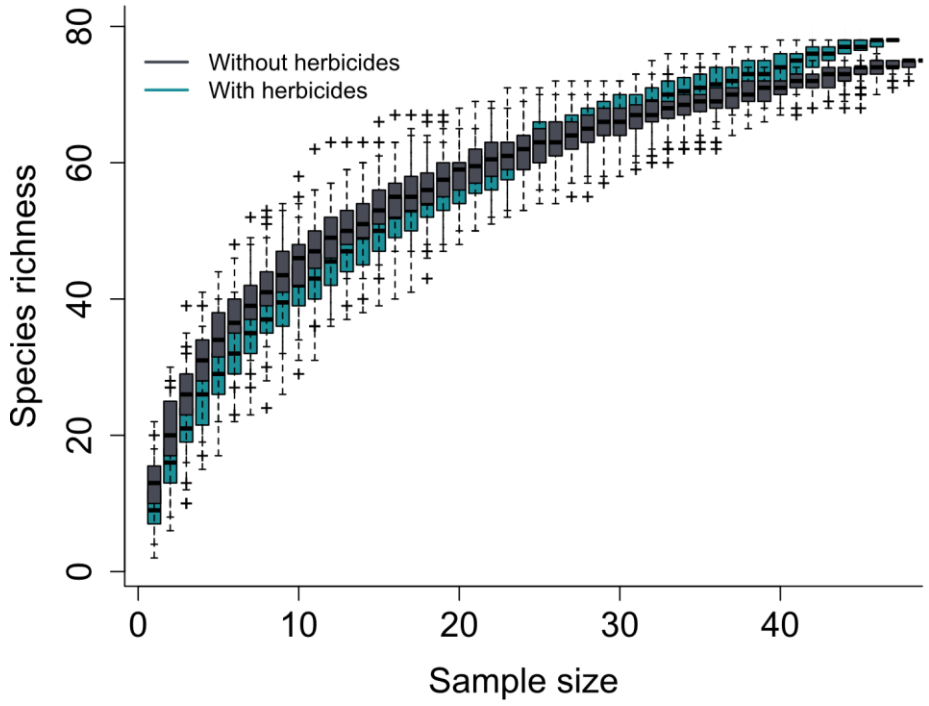
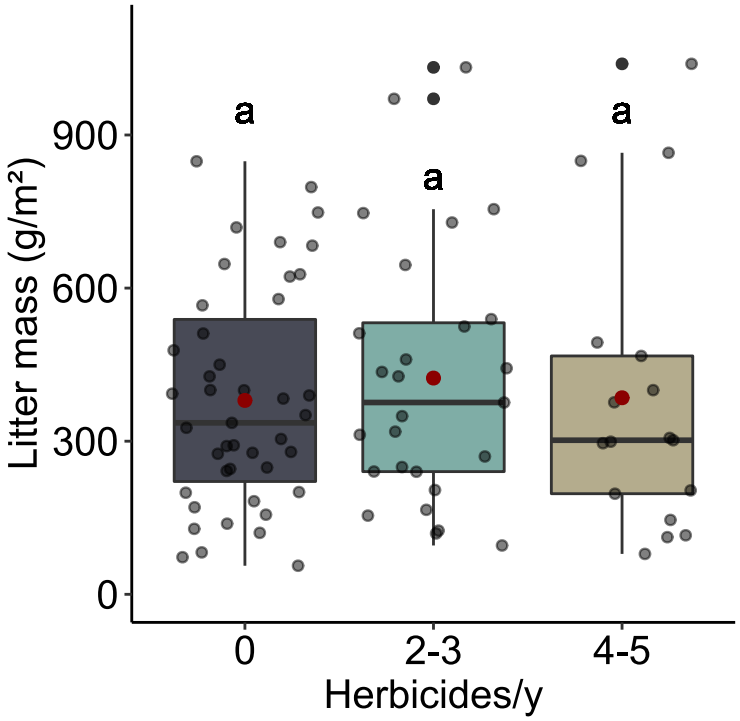
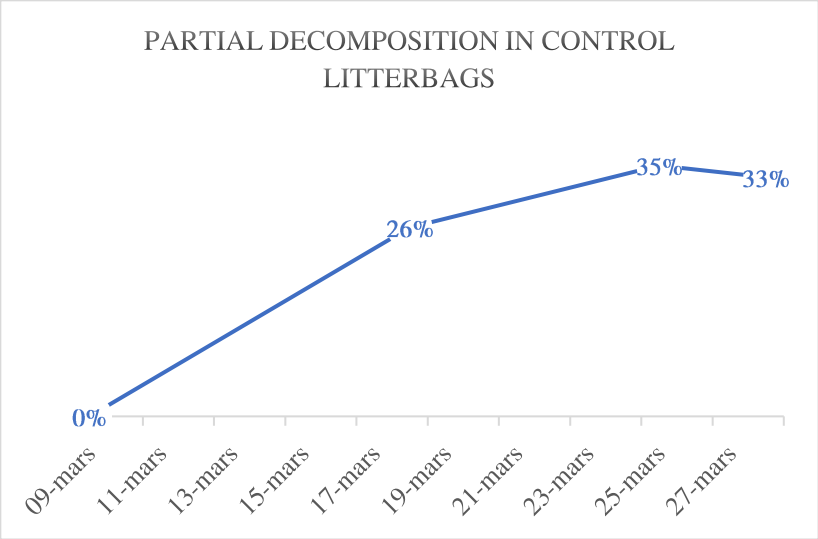


Figure 3: Boxplots showing litter mass (g/m²) according to the number of herbicide applications per year in banana plots. grey points indicate samples; n = 48 for 0 herbicides/y, n = 24 for 2-3 herbicides/y and n = 24 for 4-5 herbicides/y). red points indicate means and the bold horizontal bars indicate the median.



ANNEXE 2: APPENDIX OF CHAPTER V

Appendix A: Partial decomposition of banana leaf litter, in an experimental banana field of CIRAD research station (N 14° 38', O 60° 59'), before the measurement of the effect of macrofauna mixtures on decomposition and banana growth (the greenhouse experiment)





Appendix B: Preliminary greenhouse experiment for nutrient-poor soil selection and pot size selection

In order to observe the effect of the different decomposer macrofauna mixtures on banana growth, we had to use a nutrient-poor soil that would not favor banana growth. In addition, we wanted to choose a pot size that would allow good root development. To make these choices, we carried out a preliminary greenhouse experiment, during which we planted banana plantlets in two types of pots (3 and 5 l) and in four types of soil:

- A ferrisol (B) from an experimental banana field of CIRAD research station (N 14° 38' 26.88", O 60° 59' 0.96")
- A nitisol (C) from a sugarcane plot located in the center of the Atlantic coast of Martinique (N 14°42'45.914", O 60°56'14.819", Galion site, La Trinité)
- Martinique sand (S) purchased from the SAPEB shop
- A mixture (M) of nitisol (C) and sand (S).

All soil types were previously crushed, sieved and sun-dried to remove macro and mesofauna. The field capacity moisture of each soil was also measured. For that, sun-dried soil was placed in three equally sized pierced pots before adding a large amount of water. We let the water run off for 48

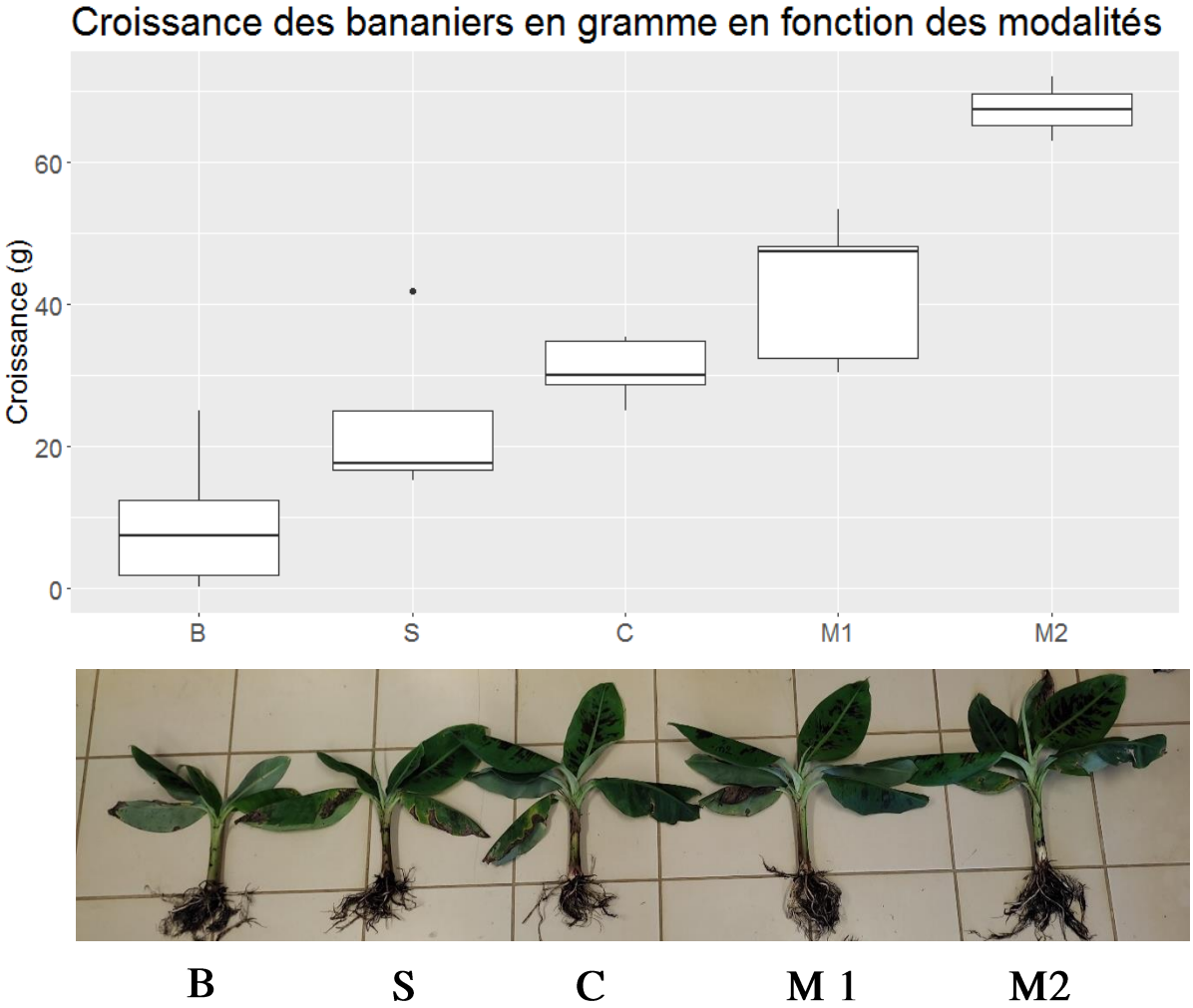
hours. Then we measured the water content of the moist soil by weighing a sample of soil from each pot before and after a 48h passage in an oven at 105°C.

Banana growth was also tested in 3L pots for all soils, and in a 5L pot for the mixture soil (M1: 3 l pot, M2: 5L pot). Each of these modalities was repeated 5 times, except for the 5L pot (M2) which was repeated 3 times, due to lack of soil.

We used banana plantlets of the GALL variety, derived from in vitro micropropagation (vitroplants) as in the main experiment. They were planted on the 7th February 2022 after being weighed initially and placed in the greenhouse of the Campus Agro-Environnemental Caraïbe (CAEC) in Le Lamentin, Martinique (N 14° 37' 18.48", O 60° 58' 23.519"). During this preliminary experiment the soil moisture was maintained at field capacity by weighing each pot once a week. In this way water was not a limiting factor for the growth of the banana plant. The unloading took place on 21st March 2022. The banana plantlets were weighed, and we could compare banana growth (gain in fresh mass) according to the type of soil used and the pots (Figure below).

Our results showed that the soil least favorable to the growth of banana plants is the ferrisol (B) collected from the experimental banana field of CIRAD research station (N 14° 38' 26.88", O 60° 59' 0.96"). Our results also showed that banana plants in 5L pots have a higher growth rate.

We thus selected the ferrisol type of soil and 5L pot size for the main experiment, so that the banana plantlets will be limited from soil nutrients but not limited for root development.



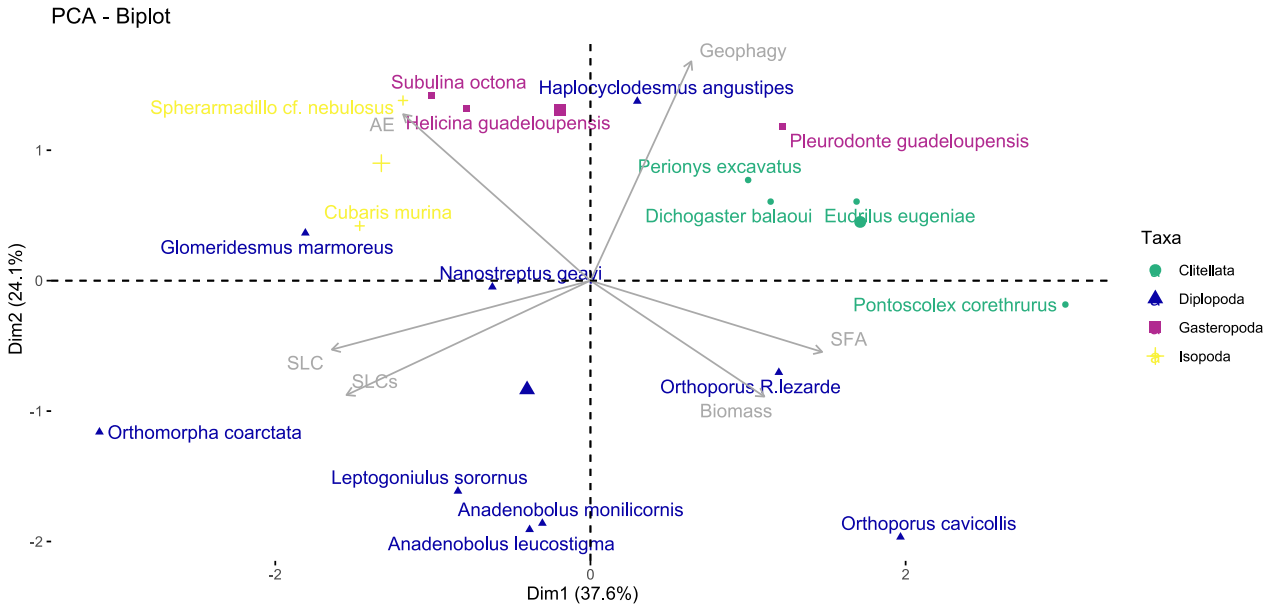
Appendix C: Decomposer macrofauna species selection according to previous trait measurement using a Principal Component Analysis (PCA).

Prior to this study, functional traits on the effect of decomposer macrofauna species on litter organic matter decomposition were measured on a set of 19 species (see Chapter IV). These traits included:

- Assimilation efficiency (AE, %) proportion of litter consumed but not excreted per species (in the presence of litter only).
- Average biomass (g) of individuals of each species
- Specific Litter Consumption rate on the absence of soil (SLCs-, mg. g-1. day-1) corresponding to the quantity of litter consumed (mg) per macrofauna biomass (g) per day
- Specific Litter Consumption rate on the presence of soil (SLCs+, mg. g-1. day-1) corresponding to the quantity of litter consumed (mg) per macrofauna biomass (g) per day
- Geophagy (%) the proportion of soil consumed
- Specific Faecal pellets Area (SFA, mm2. g-1) corresponding to the surface area of faecal pellets (mm²) divided by their dry mass (g) (see chapter IV for further methodology)

We thus conducted a principal components analysis to project the species in space of measured traits (as it shown in the figure below).

By projecting the species on axis 1 of the PCA (expressing the majority of the total inertia of the dataset; 37.6%), we selected the five species (from left to right): the isopod *Cubaris murina*, the gastropod Subulina octona, the two diplopods *Anadenobolus leucostigma* and *Anadenobolus monilicornis* and the earthworm *Eudrilus eugeniae*.



RESUME

Les services écosystémiques rendus par la biodiversité sont la clé d'une production alimentaire durable. En Martinique, la banane destinée à l'exportation a longuement été cultivée avec une utilisation importante d'intrants chimiques. Cependant, depuis ces 20 dernières années, les pratiques agricoles ont évolué vers des systèmes intégrant de plus en plus de pratiques agroécologiques. Cette thèse s'intéresse à l'effet de ces changements de pratiques sur la biodiversité de la macrofaune du sol et ses conséquences sur la décomposition de la litière, processus primordial dans le fonctionnement des sols et des agroécosystèmes en particulier.

Pour répondre à ces objectifs, nous avons quantifié la diversité de la macrofaune du sol et la décomposition de la litière dans des parcelles de bananiers ayant des pratiques agricoles contrastées. Nous avons aussi mené des expérimentations en microcosmes afin de déterminer les performances alimentaires de 19 espèces détritivores, individuellement. Enfin, nous avons étudié, dans une expérimentation en pot, en serre, leurs effets sur la décomposition des litières et la croissance du bananier, individuellement et en communauté.

Nos résultats ont montré que les pratiques agricoles basées sur l'usage intensif d'herbicides dans les bananeraies conduisent à une diminution de 21% en moyenne de la richesse spécifique des macro-arthropodes du sol. De plus, nous avons montré que la cessation ou même la réduction de l'utilisation des herbicides a permis une augmentation de la proportion de certaines espèces natives, notamment d'araignées et de fourmis, suggérant un rôle important de la réduction des herbicides dans la conservation de la biodiversité du sol dans les agroécosystèmes tropicaux. En outre, les applications d'herbicides ont diminué la richesse spécifique des détritivores de 55%, probablement par des effets indirects via la suppression de la flore adventice. La couverture du sol apparait donc comme un élément important de l'agroécosystème, permettant non seulement un maintien de biodiversité du sol, mais aussi la procuration de services écosystémique par la macrofaune.

En serre et dans les parcelles de bananiers, la macrofaune a contribué à une augmentation de 28% et 14% de la décomposition totale, respectivement. Nous avons également montré que la décomposition de la litière dans les parcelles de bananiers augmentait significativement avec la richesse spécifique de la macrofaune détritivores. En serre, nous avons montré qu'une augmentation de la décomposition était accompagnée d'une augmentation de la croissance du bananier.

Outre un effet de la macrofaune détritivore sur la décomposition, nous avons aussi mis en évidence une importante géophagie (i.e. consommation de sol), aux valeurs comprises entre 38% et 95%. Cette géophagie suggère un rôle potentiel de ces espèces sur le processus de bioturbation participant au maintien de la porosité du sol et à la redistribution des minéraux dans le sol.

L'ensemble de ces résultats suggèrent que les pratiques agroécologiques mises en œuvre dans les bananeraies pour réduire les intrants chimiques sont pertinentes pour augmenter indirectement le processus de décomposition et, potentiellement, la structure du sol et la croissance des plantes.