



**HAL**  
open science

## Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global

Laetitia Bernard, Isabelle Basile-Doelsch, Delphine Derrien, Nicolas Fanin, Sébastien Fontaine, Bertrand Guenet, Battle Karimi, Pierre-alain Maron

### ► To cite this version:

Laetitia Bernard, Isabelle Basile-Doelsch, Delphine Derrien, Nicolas Fanin, Sébastien Fontaine, et al.. Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*, 2022, 29, pp.239-274. hal-03685054

**HAL Id: hal-03685054**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03685054v1>**

Submitted on 6 Oct 2023

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

# Le Priming Effect dans le sol :

## mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global

L. Bernard<sup>(1\*)</sup>, I. Basile-Doelsch<sup>(2)</sup>, D. Derrien<sup>(3)</sup>, N. Fanin<sup>(4)</sup>, S. Fontaine<sup>(5)</sup>, B. Guenet<sup>(6)</sup>, B. Karimi<sup>(7)</sup> et P.-A. Maron<sup>(8)</sup>

- 1) IRD, UMR Eco&Sols, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, 2 place Viala Bt12, 34060 Montpellier, France
- 2) Aix Marseille University, CNRS, IRD, INRAE, CEREGE, Aix-en-Provence, France
- 3) INRAE, BEF, F-54000 Nancy, France
- 4) INRAE, UMR 1391 ISPA, Bordeaux Sciences Agro, 71 Avenue Edouard Bourlaux, CS 20032 Villenave-d'Ornon Cedex F33882, France
- 5) INRAE, Université Clermont Auvergne, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont Ferrand, France
- 6) Laboratoire de Géologie, Ecole Normale Supérieure/CNRS UMR8538, IPSL, PSL Research University, Paris, France
- 7) Novasol Experts, 21000 Dijon, France
- 8) INRAE, UMR AgroEcologie, AgroSup Dijon, BP 87999, CEDEX, 21079 Dijon, France

\* Auteur correspondant : Laetitia.Bernard@ird.fr - <https://orcid.org/0000-0002-7057-6182>

*Cet article est une version légèrement modifiée d'un article publié récemment dans la revue Functional Ecology : Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. Functional Ecology, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>. Nous remercions la maison d'édition WILEY pour nous avoir autorisés (sous la licence 5275250115783) à publier cette version.*

Comment citer cet article :

Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B. et Maron P.-A., 2022 - Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*, 29, 239-274

Comment télécharger cet article :

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

Comment consulter/télécharger

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

## RÉSUMÉ

Le « priming effect » (PE) est un mécanisme clé contribuant au bilan de carbone de l'écosystème sol. Depuis sa découverte en 1926, près de 100 ans de recherche ont conduit à un riche corpus de publications scientifiques pour identifier les déterminants et les mécanismes impliqués. Quelques articles de synthèse ont résumé les connaissances acquises, le dernier datant de 2010. Depuis, les connaissances sur les communautés microbiennes du sol impliquées dans le PE ainsi que dans les mécanismes de séquestration du C se sont considérablement renouvelées. En conséquence, il est aujourd'hui nécessaire de faire le point et de déterminer dans quelle mesure ces nouvelles connaissances peuvent améliorer notre capacité à comprendre et à prédire l'évolution des stocks de C du sol.

Cet article passe en revue les connaissances actuelles sur le PE du sol. Nous rappelons l'histoire de la recherche sur le PE et nous proposons un cadre pour unifier les différents concepts et termes qui ont émergé de la communauté scientifique internationale sur ce sujet. Enfin nous rapportons les découvertes récentes et identifions les principaux besoins de recherche.

Pas moins de 70 % des études sur le PE du sol ont été publiées au cours des 10 dernières années, illustrant un regain d'intérêt pour le sujet, probablement lié à la prise de conscience croissante du rôle du carbone du sol dans le changement climatique et la sécurité alimentaire. Parmi tous les déterminants et mécanismes proposés au fil des études destinées à expliquer le PE, certains ont été nommés différemment mais font en réalité référence au même objet. Ceci introduit une complexité « artificielle » pour la compréhension mécaniste du PE et nous préconisons d'utiliser par la suite une terminologie commune et partagée. D'importants progrès ont été réalisés pour déchiffrer les mécanismes abiotiques sous-jacents au PE, ainsi que le rôle des enzymes et l'identité des acteurs microbiens impliqués. Cependant, la prise en compte du PE dans les modèles mécanistes de dynamique des SOM reste un défi tant que les mécanismes ne sont pas entièrement compris. En attendant, des alternatives empiriques sont disponibles qui reproduisent les observations avec précision lorsque le calibrage est robuste.

Sur la base de l'état actuel des connaissances, nous proposons différents scénarios décrivant dans quelle mesure le PE peut avoir un impact sur les services écosystémiques dans des conditions de changement climatique.

### Mots-clés

Sol, « priming effect », cycle du carbone, minéraux, enzymes, microorganismes, modèles, services écosystémiques.

## SUMMARY

### **ADVANCING THE MECHANISTIC UNDERSTANDING OF THE PRIMING EFFECT ON SOIL ORGANIC MATTER MINERALISATION**

*The priming effect (PE) is a key mechanism contributing to the carbon balance of the soil ecosystem. Almost 100 years of research since its discovery in 1926 have led to a rich body of scientific publications to identify the drivers and mechanisms involved. A few review articles have summarised the acquired knowledge; the last major one was published in 2010. Since then, knowledge on the soil microbial communities involved in PE and in PE + C sequestration mechanisms has been considerably renewed.*

*This article reviews current knowledge on soil PE to state to what extent new insights may improve our ability to understand and predict the evolution of soil C stocks. We propose a framework to unify the different concepts and terms that have emerged from the international scientific community on this topic, report recent discoveries, and identify key research needs.*

*Seventy percent of the studies on the soil PE were published in the last 10 years, illustrating a renewed interest for PE, probably linked to the increased concern about the importance of soil carbon for climate change and food security issues. Among all the drivers and mechanisms proposed along with the different studies to explain PE, some are named differently but actually refer to the same object. This overall introduces “artificial” complexity for the mechanistic understanding of PE, and we propose a common, shared terminology. Despite the remaining knowledge gaps, consistent progress has been achieved to decipher the abiotic mechanisms underlying PE, together with the role of enzymes and the identity of the microbial actors involved. However, including PE into mechanistic models of SOM dynamics remains challenging as long as the mechanisms are not fully understood. In the meantime, empirical alternatives are available that reproduce observations accurately when calibration is robust.*

*Based on the current state of knowledge, we propose different scenarios depicting to what extent PE may impact ecosystem services under climate change conditions.*

### Key-words

Soil, Priming effect, Carbon cycle, mineral, enzyme, microbial actor, model, ecosystem service.

**RESUMEN****EL PRIMING EFFECT EN EL SUELO: mecanismos, actores y consecuencias para los servicios de los ecosistemas en un contexto de cambio global**

El «priming effect» (PE) es un mecanismo clave que contribuye al balance de carbono del ecosistema del suelo. Desde su descubrimiento en 1926, casi 100 años de investigación condujeron a un rico corpus de publicaciones científicas para identificar los determinantes y los mecanismos involucrados. Algunos artículos de síntesis resumieron los conocimientos adquiridos, el último de los cuales está de 2010. Desde entonces, los conocimientos sobre las comunidades microbianas del suelo implicadas en el PE, así como en los mecanismos de secuestro del C, se renovaron considerablemente. En consecuencia, ahora es necesario hacer un balance y determinar en qué medida estos nuevos conocimientos pueden mejorar nuestra capacidad para comprender y predecir la evolución de los stock de C del suelo.

Este artículo examina el conocimiento actual sobre el PE del suelo. Recordamos la historia de la investigación sobre el PE y proponemos un marco para unificar los diferentes conceptos y términos que han surgido de la comunidad científica internacional sobre este tema. Por último, informamos sobre los descubrimientos recientes e identificamos las principales necesidades de investigación.

No menos del 70 % de los estudios sobre el PE del suelo se publicaron en los últimos 10 años, lo que demuestra un renovado interés en el tema, probablemente relacionado con la creciente conciencia del papel del carbono del suelo en el cambio climático y la seguridad alimentaria. De todos los determinantes y mecanismos propuestos a lo largo de los estudios destinados a explicar el PE, algunos han sido nombrados de manera diferente, pero en realidad hacen referencia al mismo objeto. Esto introduce una complejidad «artificial» para la comprensión mecanicista del PE y preconizamos que a partir de entonces se utilice una terminología común y compartida. Se han realizado importantes progresos para descifrar los mecanismos abióticos subyacentes al PE, así como el papel de las enzimas y la identidad de los agentes microbianos implicados. Sin embargo, la integración del PE en los modelos mecanicistas de dinámica de las SOM sigue siendo un reto mientras no se comprendan plenamente los mecanismos. Mientras tanto, existen alternativas empíricas que reproducen las observaciones con precisión cuando la calibración es robusta. Sobre la base de los conocimientos actuales, proponemos diferentes escenarios que describen en qué medida el PE puede tener un impacto en los servicios de los ecosistemas en condiciones de cambio climático.

**Palabras clave**

Sol, 'Priming effect', ciclo del Carbono, minerales, enzimas, microorganismos, modelos, servicios ecosistémicos.

**1. INTRODUCTION**

Les sols renferment la plus importante réserve de carbone (C) de notre planète, environ trois fois plus que l'atmosphère (2400 vs 800 GtC) (Friedlingstein *et al.*, 2019). La plupart de ce C est stocké dans la matière organique (OM en anglais) dont le turnover contrôle la fertilité du sol par la libération de nutriments pour les plantes. La matière organique du sol (SOM en anglais) libère aussi une importante quantité de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, 7 fois supérieure aux émissions anthropiques (Schlesinger et Andrews, 2000; Hashimoto *et al.*, 2015). Considérant la taille du réservoir que représente le sol, le moindre changement (même infime) de son contenu en C et de sa dynamique à l'échelle globale peut considérablement impacter la sécurité alimentaire et le changement climatique (Dignac *et al.*, 2017; Minasny *et al.*, 2017). En conséquence, préserver et même accroître le C organique dans les sols est d'une importance vitale pour répondre au défi de la sécurité alimentaire et limiter les émissions de GES (Minasny *et al.*, 2017). Ceci demande d'améliorer nos connaissances de la nature et du déterminisme

des mécanismes qui contrôlent l'équilibre du C du sol entre minéralisation et séquestration.

Le priming effect (PE) est un processus clé qui contribue à l'équilibre du C du sol (Fontaine *et al.*, 2007; Guenet *et al.*, 2018). Il correspond à une modification du taux de minéralisation des SOM par les microorganismes du sol résultant d'un apport en matière organique fraîche (FOM en anglais) (Bingeman *et al.*, 1953; Kuzyakov *et al.*, 2000). Le PE peut se produire partout, mais il a surtout été étudié dans les sols plutôt qu'en milieu aquatique (Bengtsson *et al.*, 2018). Il a longtemps été considéré comme une perte nette de C du sol puisque l'effet le plus fréquemment rapporté dans la littérature est une stimulation de la minéralisation de la SOM native, jusqu'à 400 % selon le type de milieu et/ou les conditions du sol (Guttières *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2019; Perveen *et al.*, 2019; Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008). Cependant, il peut aussi être négatif, avec jusqu'à 50 % de réduction des émissions de carbone du sol (Lyu *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2019). Le PE étant un processus complexe, son impact sur les flux globaux de C est difficile à appréhender et doit être

considéré dans son ensemble, en intégrant les rétroactions entre les effets différents et parfois contrastés qu'il provoque : par exemple, l'augmentation de la minéralisation des SOM a des conséquences négatives sur le changement climatique et les nutriments libérés par la MO peuvent être lessivés dans le profil du sol ; mais lorsque les nutriments libérés sont absorbés par les plantes, le PE contribue à la croissance des plantes et à une séquestration supplémentaire de C dans le système sol-plante. Ainsi, l'effet des variations du PE sur le bilan net du C du sol n'est pas trivial, en particulier dans le contexte du changement climatique qui pourrait augmenter tant les apports de C via une productivité végétale améliorée que la minéralisation du C du sol en raison de températures plus élevées (Nishina *et al.*, 2014). Une meilleure connaissance des mécanismes impliqués dans le PE est donc d'une importance fondamentale pour améliorer notre capacité à comprendre, contrôler et prédire l'évolution des stocks de C du sol (Guenet *et al.*, 2018 ; Chen *et al.*, 2019), ceci en accord avec le rapport du GIEC, qui a souligné la nécessité de mieux comprendre comment le PE réagira au changement climatique.

Depuis les travaux pionniers qui ont mis en évidence le PE (Löhnis, 1926) et en raison de son importance pour le cycle du C, ce processus a suscité de nombreux travaux de recherche pour identifier les déterminants et les mécanismes impliqués (Kuz'yakov *et al.*, 2000 ; Blagodatskaya et Kuz'yakov, 2008). Sur la base de ces travaux, il est clair aujourd'hui que le PE implique différents processus microbiens parfois modulés de manière opposée par des paramètres environnementaux. Quelques synthèses ont été publiées pour résumer les connaissances dans ce domaine, la dernière datant de 2010 (Kuz'yakov, 2010). Cependant, au cours des dix dernières années, les études visant à caractériser les communautés microbiennes impliquées dans les processus du sol tels que le PE ont bénéficié de progrès techniques considérables fournissant des informations plus approfondies sur la diversité et l'activité microbiennes (Bouchez *et al.*, 2016). Dans le même temps, notre vision des mécanismes de séquestration du C du sol a fortement évolué (Lehmann et Kleber, 2015). Il est donc important d'actualiser les connaissances sur les mécanismes du PE en intégrant les résultats des 10 dernières années, ce qui est le premier objectif de ce travail. Le deuxième objectif est d'unifier les différents concepts et termes qui ont émergé du réseau scientifique international sur ce sujet. Enfin, nous avons identifié des points spécifiques qui doivent être approfondis pour évaluer et prédire l'ampleur et l'impact des différents mécanismes dans l'espace et dans le temps.

## 2 - HISTOIRE DE L'EXPLORATION DU PE

Depuis sa découverte en 1926, le Priming Effect a stimulé de nombreuses recherches pour identifier les drivers et les

mécanismes impliqués (Kuz'yakov *et al.*, 2000 ; Blagodatskaya et Kuz'yakov, 2008). Dans cette section, nous avons effectué une brève analyse bibliométrique des articles scientifiques publiés dans le domaine au cours des 50 dernières années pour déterminer la dynamique de publication, l'ampleur du réseau scientifique associé et les enjeux thématiques des publications. Une recherche globale avec les mots « Priming Effect » comme sujet (recherche dans le titre, le résumé, les mots-clés et les mots-clés+), a été effectuée sur le Web of Science, limitée aux domaines de recherche appropriés. Elle a abouti à l'identification de 1197 articles. Le premier filtre, à savoir l'adéquation des thèmes du titre, des mots-clés et du résumé avec le thème de la revue, appliqué manuellement à cette première série a donné 915 articles. Le résumé de tous ces articles a été analysé à l'aide d'un outil de fouille de texte (COGITO), disponible dans le système d'information de l'IRD (<https://www.expert.ai/fr/logiciel-de-categorisation-de-documents/>), à l'aide d'un thésaurus relatant la diversité des thèmes, des écosystèmes, des acteurs et des enjeux environnementaux. Sur les 915 articles, la plupart, soit 791, étaient axés sur le milieu « sol » et seulement 124 traitaient du milieu aquatique. Ceci était en accord avec le fait que bien que le PE soit probablement présent partout, il a été principalement étudié dans l'écosystème sol (Bengtsson *et al.*, 2018). L'analyse bibliométrique a été menée sur ce pool de 791 articles.

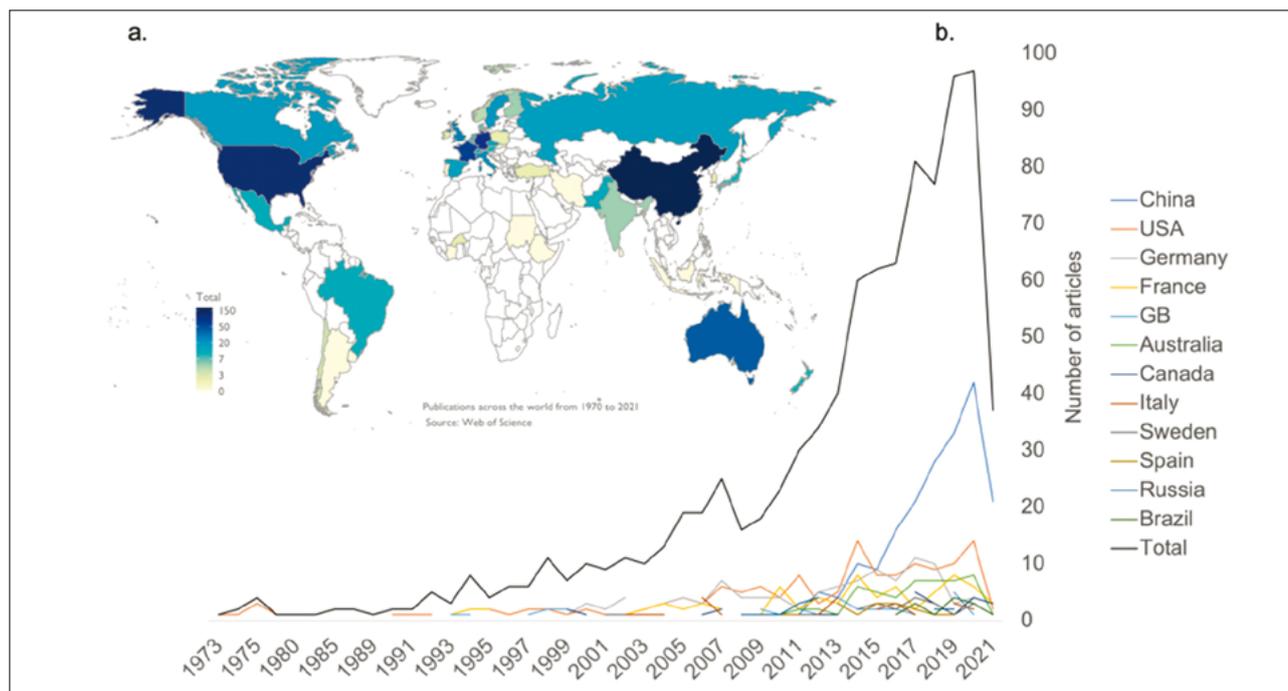
L'analyse de la dynamique de publication a montré que les articles sont restés peu nombreux dans les années 1970, 1980, jusqu'en 1990, avec une moyenne de 2 articles par an (Figure 1). Après 1990, l'activité de publication sur le thème du PE a augmenté, avec 11 articles publiés par an en moyenne de 1990 à 2010. Environ 70 % du total des articles ont été publiés au cours des 10 dernières années, avec 64 articles par an en moyenne. Cette augmentation impressionnante du taux de publication à partir de 2010 illustre le regain d'intérêt pour le PE, probablement lié à une préoccupation accrue pour les questions relatives à l'importance du carbone des sols pour les enjeux de changement climatique et de sécurité alimentaire.

Plus de 60 % du total des publications sont affiliés à seulement 5 pays : la Chine (22 %), les États-Unis (15 %), l'Allemagne (11 %), la France (9 %) et l'Australie (6 %). Alors que tous les pays ont eu tendance à augmenter leur activité de publication sur le sujet entre 2010-2020, l'augmentation la plus spectaculaire s'est produite en Chine, représentant plus des ¼ de tous les articles publiés au cours de cette dernière période... nul doute que cette intense activité aura un impact sur l'orientation thématique des travaux dans ce domaine !

2557 auteurs ont contribué au cours de ces 50 années de publication sur le PE dans le sol, soulignant que cette problématique fédère une importante communauté scientifique internationale. L'analyse du réseau de ce pool d'auteurs nous a montré que cette communauté scientifique est complexe et bien connectée, avec 19 998 liens reliant les auteurs à

**Figure 1 : a.** Répartition géographique et **b.** dynamique des articles axés sur le Priming Effect dans le sol, publiés de 1973 à 2021. (Source : Web of Science). L'origine géographique des articles est basée sur l'affiliation du « corresponding author ».

**Figure 1: a.** Geographic distribution and **b.** dynamics of articles focusing on the Priming Effect in soil, published from 1973 to 2021. (Source : Web of Science). The geographical origin of the articles is based on the affiliation of the corresponding author.



l'échelle du réseau mondial (données non présentées). Le réseau apparaît davantage structuré par la nationalité des auteurs que par la thématique ou l'environnement étudié. En d'autres termes, chaque grand pays publiant semble avoir son propre réseau scientifique sur le sujet. Ces sous-réseaux « nationaux » sont reliés entre eux par un sous-ensemble d'« auteurs clés » qui assurent la connexion globale du réseau PE au niveau international. Fait intéressant, le principal sous-réseau d'agrégation est représentatif des auteurs chinois, ce qui met en évidence la forte influence de cette communauté nouvellement développée sur le paysage scientifique du PE au niveau mondial.

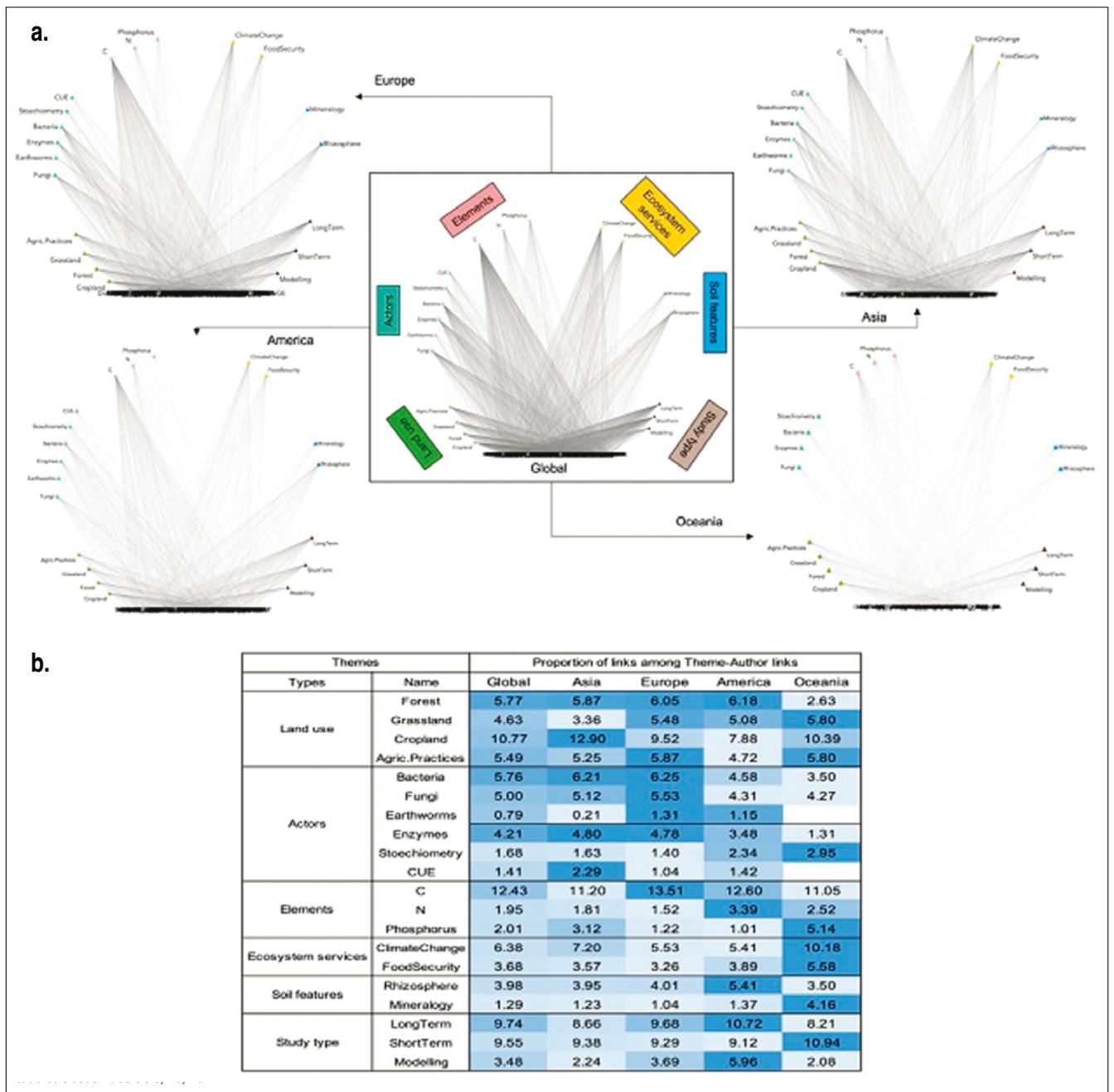
Les études portant sur le PE peuvent se concentrer ou être motivées par une diversité de thèmes, d'écosystèmes et de problèmes environnementaux. Le réseau et le tableau présentés dans les *Figures 2a et 2b* illustrent à quel point chacun de ces thèmes est abordé dans la littérature internationale mondiale. Il souligne globalement que le changement climatique est le thème principal motivant les études par rapport à la sécurité alimentaire. La plupart des efforts sont cependant fournis pour comprendre le PE dans les écosystèmes productifs tels que les terres cultivées par rapport aux forêts et aux prairies. De plus, les études se concentrent principalement sur les microorganismes du sol (bactéries et champignons) par rapport à d'autres organismes du sol tels

que les vers de terre. L'étude des processus enzymatiques apparaît courante, mais des mécanismes plus spécifiques tels que la stoechiométrie ou la CUE (Carbon Use Efficiency) semblent moins représentés. Le devenir du C du sol peut être la principale question par rapport à d'autres éléments tels que l'azote et le phosphore. Le PE reste bien étudié dans la rhizosphère et les travaux traitent à la fois des problématiques à long et à court terme.

Cette signature globale d'intérêts thématiques est observée dans des études provenant d'Europe et d'Asie. Cependant, elle diffère dans une certaine mesure du schéma observé pour l'Amérique et, surtout, pour l'Océanie. Ainsi, les écosystèmes naturels tels que les forêts et les prairies semblent plus étudiés respectivement en Amérique et en Océanie par rapport au reste du monde. Bien que le carbone reste le principal élément étudié, la prise en compte de l'azote apparaît plus forte en Amérique et en Océanie. Le phosphore est quant à lui fortement cité dans les études originaires d'Océanie, ce qui suggère un enjeu particulier autour de cet élément dans cette partie du monde. Fait intéressant, il est associé à une augmentation du thème « minéralogie ». De la même manière, le changement climatique et la sécurité alimentaire apparaissent comme des motivations puissantes pour les études centrées sur le PE en Océanie. La modélisation représente un thème partagé au niveau mondial, mais il est

**Figure 2 : a.** Réseau international global et réseaux spatialisés construits à partir des auteurs et des principaux thèmes cités dans les articles portant sur l’environnement des sols. Pour le réseau global, tous les auteurs des 791 articles ont été pris en compte. Pour les réseaux spatialisés, articles et auteurs ont été attribués à l’Amérique ; Asie ; Europe ou Océanie selon l’affiliation du « corresponding author ». Les réseaux représentent les liens entre les auteurs et les « thèmes » cités dans les articles publiés (titre/mots clés/résumé). Tous les auteurs sont regroupés dans la ligne de base du réseau. **b.** Proportion de liens entre les auteurs et les thèmes parmi l’ensemble des liens thèmes-auteurs. La colonne « globale » est extraite des métriques du réseau global. Les valeurs dans les colonnes « Asie ; Europe ; Amérique ; Océanie » ont été obtenues à partir des réseaux spatialisés.

**Figure 2: a.** Global international network and spatialized networks built from the authors and the main themes cited in the articles on the soil environment. For the global network, all authors of the 791 articles were taken into account. For spatialized networks, articles and authors were attributed to America; Asia; Europe or Oceania depending on the affiliation of the corresponding author. The networks represent the links between the authors and the “themes” cited in the published articles (title/keywords/abstract). All authors are grouped in the baseline of the network. **b.** Proportion of links between authors and themes among all theme-author links. The “global” column is taken from the global network metrics. The values in the “Asia; Europe; America; Oceania” columns were obtained from the spatialized networks.



peut-être plus traité en Amérique. Dans l'ensemble, cette variabilité thématique illustre qu'en dépit de préoccupations partagées, les motivations pour l'étude du PE peuvent varier en fonction des régions du monde, probablement en raison de problématiques plus locales auxquelles le PE peut être lié.

### 3. UNIFICATION DES DIFFÉRENTS MÉCANISMES DE GÉNÉRATION DU PE

Un grand nombre de mécanismes ont été proposés pour expliquer la génération de PE (*Tableau 1*). Certains d'entre eux sont proches ou même équivalents mais ont été nommés différemment. Cette section (i) tente de clarifier les différentes dénominations, (ii) les regrouper selon leurs effets supposés sur les flux de C, et (iii) les intégrer dans une échelle temporelle sous l'action de leurs déterminants principaux. L'encadré 1 rassemble la terminologie associée aux différents compartiments de matière organique et types de PE sur lesquels nous avons fondé notre discussion.

#### Précisons la dénomination des différents mécanismes.

Le PE est généralement mesuré comme la différence entre le C du CO<sub>2</sub> libéré par sol amendé en FOM et celui d'un sol témoin non amendé, sur une certaine période de temps. Ce calcul conduit donc à un PE « positif » ou « négatif », selon qu'il correspond à une accélération ou à une décélération par rapport à la minéralisation basale du sol (Kuzyakov *et al.*, 2000).

Le PE négatif a été attribué à « l'utilisation préférentielle du substrat frais » par les décomposeurs réguliers de SOM native (Cheng, 1999). Les décomposeurs de SOM peuvent également passer à la décomposition de la nécromasse des décomposeurs de FOM après une prédation intense (Cui *et al.*, 2020). Ce processus a été appelé « **necromass recycling** » et conduit également à réduire la décomposition et la minéralisation de la SOM au fil du temps. Il a été suggéré que la lyse virale générerait plus de nécromasse microbienne que la prédation par les protistes ou les nématodes (Kuzyakov et Mason-Jones, 2018), mais personne n'a encore publié sur un éventuel lien entre les virus bactériophages et le PE.

Les processus de PE positif peuvent être appelés PE « apparents » lorsqu'ils ne résultent que du remplacement du C cellulaire microbien par le C du nouveau substrat (spécifiquement celui de la fraction labile). Le PE apparent a été décrit sous 3 processus complémentaires (« **triggering effect** », « **microbial activation** », et « **pool substitution** »), en fonction de la quantité de la part labile de la FOM ajoutée par rapport à la biomasse microbienne totale (Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008 – voir *tableau 1*).

#### Encadré 1 : Terminologie partagée

**SOM** : Acronyme du terme anglais « Soil Organic Matter » qui rassemble tous les types de matières organiques mortes présentes dans le sol, depuis les petits composés moléculaires dissous aux résidus de plantes.

**FOM** : Acronyme du terme anglais « Fresh Organic Matter » qui désigne la matière organique entrant dans le sol et qui va générer une modification de la minéralisation de la matière organique déjà présente dans le sol (SOM). La FOM peut provenir de plantes comme les rhizodépôts (exsudats ou mucus ou cellules apicales mortes) ou les racines mortes, les feuilles, les résidus de culture ou les animaux morts.

**MAOM** : Acronyme du terme anglais « Mineral Associated Organic Matter » désignant les composés organiques associés aux minéraux, depuis les petites molécules jusqu'aux tissus cellulaires microbiens ou végétaux. La MAOM est une fraction spécifique de la SOM.

**PE** : Acronyme du terme anglais « Priming Effect ». Dans la présente revue, le PE est une modification du taux de minéralisation du carbone de la SOM induite par un apport de FOM.

**PIPE** : Acronyme du terme anglais « Plant Induced Priming Effect » désignant le PE induit par les plantes entières sur le carbone de la SOM. Il comprend le PE rhizosphérique, induit par les racines vivantes (rhizodépôts), mais aussi le PE induit par les racines mortes et les parties aériennes des plantes comme la litière ou les résidus de culture.

Le « PE positif réel » a été attribué à de multiples processus. Ceux appelés « **stoichiometric decomposition** » (Chen *et al.*, 2014), et « **mechanism 1** » (Fontaine *et al.*, 2003) font référence à une accélération de la décomposition de la SOM générée par l'augmentation des enzymes extracellulaires produites par les décomposeurs de la FOM (*Tableau 1*). Cela implique que la FOM et certains composés des SOM ont des similitudes chimiques (par exemple, une origine végétale). Par conséquent, seule la FOM polymérisée (résidus, litière ou racines mortes) peut générer cette augmentation de la production d'enzymes extracellulaires. Ces deux processus se produisent lorsque le N assimilable (qu'il provienne du sol ou de la FOM) n'est pas limitant. En revanche, les catabolites provenant des SOM sont supposés profiter aux décomposeurs de SOM dans le « **mechanism 1** » mais aux décomposeurs de FOM pour la « **stoichiometric decomposition** ». Les processus appelés « **N-mining** » (Chen *et al.*, 2014) et « **mechanism 2** » (Fontaine *et al.*, 2003) correspondent à l'apport d'énergie, par les catabolites issus de la FOM, qui va aider les décomposeurs des SOM à casser certains composés chimiquement récalcitrants pour récupérer des nutriments. Pour les deux procédés, le pool de SOM ciblé est censé être

**Tableau 1** : Liste des principaux mécanismes de génération du PE proposés par la littérature, avec leurs noms originaux en anglais, définition, déterminants et articles de référence. Pour chaque mécanisme, les deux dernières colonnes indiquent si les populations microbiennes assimilant le carbone surminéralisé sont caractérisées par une efficacité d'utilisation du carbone (CUE) élevée ou faible et si le compartiment de SOM ciblé a un turnover rapide, moyen ou lent. Les mécanismes de génération du PE ont été colorés pour suivre un gradient d'implication proposé dans le devenir du C du sol : du gain (marron) à la perte (bleu) de C.

**Table 1**: List of the main PE generation mechanisms proposed by the literature, with their given name, definition, drivers and reference articles. SOM: Soil Organic Matter; FOM: Fresh Organic Matter. For each mechanism, the last two columns indicate whether microbial populations assimilating the primed carbon are characterized by high or low carbon use efficiency (CUE), assuming that r-strategists (or copiotrophs) have high CUE while K-strategists (or oligotrophs) have low CUE, and whether the primed SOM pool has a fast, medium or low turnover rate. Generation mechanisms have been colored to follow a proposed gradient of implication in the fate of soil C: from C gain (brown) to C loss (blue).

Mécanismes de génération du PE	Définition	Déterminants	Références	CUE des organismes assimilant le C surminéralisé	Temps de renouvellement du compartiment de MOS surminéralisé
Décélération de la décomposition des MOS (PE négatif)	Les populations microbiennes en train de décomposer les MOS se mettent à décomposer la MOF	(1) C issu de la fraction labile du substrat ajouté > 2x C de la biomasse microbienne. (2) La concentration en nutriments (sol + substrat) doit correspondre à la demande microbienne.	Cheng 1999; Kuz'yakov et al. 2000	Elevée à basse	?
	Les populations microbiennes en train de décomposer la MOS se mettent à décomposer la biomasse morte des décomposeurs de MOF résultant des bouclés microbiennes et virales	La nécromasse microbienne peut également s'associer aux minéraux du sol (argiles, métaux) qui sont donc en compétition avec les microbes pour la nécromasse disponible (Creamer et al. 2019).	Blagodatskaya et al. 2014; Shahbaz et al. 2017	Elevée à basse	
Accélération de la décomposition des MOS (PE positif)	Accélération du métabolisme microbien interne par des traces de substrat avec une augmentation immédiate (quelques minutes à plusieurs heures) de l'activité respiratoire	C issu de la fraction labile du substrat ajouté < C de la biomasse microbienne	Blagodatskaya et Kuz'yakov 2008	Elevée à basse	Rapide
	Production des premières enzymes extracellulaires grâce au N de la MOF	C issu de la fraction labile du substrat ajouté < C de la biomasse microbienne mais substrat riche en N	Kuz'yakov 2002		
	Accélération du renouvellement de l'ensemble de la biomasse microbienne (plusieurs jours ou semaines)	C issu de la fraction labile du substrat ajouté = biomasse microbienne	Blagodatskaya et Kuz'yakov 2008		
	La MOF augmente la biomasse et l'activité enzymatique générale, accompagnée d'une domination des stratégies r et d'une augmentation de la décomposition de la MOS.	Complexité de la MOF et la disponibilité des nutriments (Résidus végétaux)	Chen et al. 2014	Elevée	Rapide à moyen

Tableau 1 (suite)

Mécanismes de génération du PE	Définition	Déterminants	Références	CUE des organismes assimilant le C surminéralisé	Temps de renouvellement du compartiment de MOS surminéralisé	
Accélération de la décomposition des MOS (PE positif)	<b>Cometabolism</b>	Assimilation de catabolites de MOF et de MOS par des populations similaires. La MOF apporte l'énergie nécessaire pour décomposer les composés de la MOS moins disponibles.	C issu de la fraction labile du substrat ajoutée supérieure à celui de la biomasse microbienne ; Disponibilité des nutriments (substrat et dissous) légèrement inférieure à la demande microbienne	Kuzyakov et al. 2000; Blagodatskaya et Kuzyakov 2008; Yu et al. 2018	<b>Élevée OU basse</b>	
	<b>Mechanism 1</b>	Les enzymes produites par les stratégies r afin de décomposer la MOF peuvent être partiellement efficaces pour la dégradation de la MOS, dont les catabolites sont assimilés par les décomposeurs de MOS sensés être des stratégies K	Complexité de la MOF et la disponibilité des nutriments (Résidus végétaux)	Fontaine et al. 2003	<b>Basse</b>	
	<b>Mechanism 2</b>	Les stratégies K qui minéralisent la MOS, avec des taux de croissance lents, peuvent bénéficier des substrats polymérisés de la MOF qui ont un long temps de résidence dans le sol. Ainsi, les populations de stratégies K et la production d'enzymes associée augmentent, provoquant le PE.	MOF riche en énergie (labile) et limitation en nutriments (MOF + milieu)	Fontaine et al. 2003	<b>Basse</b>	<b>Moyen</b>
	<b>N-mining</b>	L'apport de MOF augmente la biomasse et l'activité enzymatique des stratégies K et augmente la décomposition de la MOS pour extraire les nutriments et plus précisément le N.	MOF riche en énergie (labile) et limitation en nutriments (MOF + milieu)	Chen et al. 2014		
	<b>Abiotically mediated</b>	Les racines des plantes exsudent des acides organiques, qui désorbent les MOS labiles associées aux minéraux (MAOM). Les composés libérés seront accessibles à la décomposition microbienne. Les champignons et les bactéries sont également capables de produire des acides organiques ou des chélatants et pourraient générer de tels PE	Limitation en N	Keiluweight et al. 2015 ; Fang et al. 2018	<b>Élevée OU Basse ?</b>	<b>Lent</b>

également d'origine végétale. Un autre processus a été appelé « **co-métabolisme** » dans différents articles et correspond à l'assimilation des catabolites de la FOM et des SOM par les décomposeurs soit de FOM soit des SOM, sans forcément viser l'acquisition de N comme pour le « N-mining » (Kuzakov *et al.*, 2000 ; Yu *et al.*, 2018). Par conséquent, en termes de carbone, ce processus de co-métabolisme chevauche les mécanismes décrits précédemment (soit le « mechanism 1 », soit le « mechanism 2 » et le « N-mining ») et n'est donc pas discriminant.

Un nouveau mécanisme de PE positif a été proposé récemment pour donner une explication alternative au PE rhizosphérique (Keiluweit *et al.*, 2015). Les racines peuvent exsuder des acides organiques, qui provoquent la remobilisation de composés organiques protégés par association avec les minéraux du sol, ces composés redevenant accessibles aux enzymes microbiennes. Comme une partie importante de cette matière organique associée aux minéraux (MOAM) est dérivée de la nécromasse microbienne - à faible rapport C:N - à travers ce que l'on appelle « **entombing effect** » (Liang *et al.*, 2017), de nombreux nutriments, historiquement considérés comme inaccessibles car emprisonnés dans ce réservoir relativement passif, peuvent être remobilisés par ce processus, que nous avons appelé « **abiotically-mediated PE** ». Ce processus ayant été récemment proposé, peu de travaux l'ont déjà pris en compte. Nous lui avons donc consacré un chapitre entier afin de poser précisément les dernières connaissances sur les mécanismes d'association/dissociation entre la MO et les minéraux pour orienter les futures études (*voir section 4*).

## Regroupons les mécanismes en fonction de leur effet sur les flux de C

Deux paramètres importants doivent être considérés pour évaluer l'impact des différents mécanismes de génération du PE dans la dynamique et le devenir du C surminéralisé.

Premièrement, les SOM correspondent à différents pools mélangés et caractérisés par des taux de renouvellement différents en fonction de leur nature biochimique et de leur accessibilité aux enzymes. La matière organique qui pénètre dans le sol est principalement d'origine végétale. Les tissus végétaux sont composés de molécules facilement (hémicellulose, cellulose) ou moins facilement (lignines, polyphénols, phytates) décomposées par des enzymes extracellulaires microbiennes, d'où des taux de renouvellement rapides à moyennement longs (quelques jours à quelques années - Derrien *et al.*, 2006). À l'opposé, les pools de SOM affichant le taux de renouvellement le plus faible (siècles) sont constitués de composés de sources végétales et microbiennes protégés des enzymes par association minérale (Lehmann et Kleber, 2015). Le carbone surminéralisé à partir

d'un compartiment de SOM ayant un taux de renouvellement rapide devrait avoir un impact moindre sur la séquestration du carbone à long terme que le C remobilisé à partir d'un pool ayant un très long temps de séjour dans le sol (sauf s'il est immédiatement remplacé bien sûr!)

Deuxièmement, le PE est souvent évalué en fonction du changement du taux de minéralisation du CO<sub>2</sub>, mais la respiration peut s'accompagner d'une incorporation de C dans la biomasse cellulaire (i.e. croissance) (voir Geyer *et al.*, 2016 pour une revue sur le sujet). L'efficacité de l'incorporation de carbone dans la biomasse (c'est-à-dire l'efficacité d'utilisation du carbone, CUE en anglais) est calculée comme la quantité de biomasse microbienne produite par unité de ressource assimilée. La CUE des cellules peut varier de 0 (pas de croissance mais vivante) à 0,85 (croissance mais ayant encore besoin d'énergie pour la croissance et l'entretien des cellules) en fonction de leur physiologie et de leur stratégie de vie. Le lien entre stratégie de vie et CUE dépend du statut physiologique des microbes. Par exemple, si on considère le continuum r/K qui a le plus souvent été utilisé pour les microorganismes, les stratégies r sont moins efficaces que les stratégies K pour utiliser leur C assimilé pendant une phase de repos, en raison d'un métabolisme de base plus coûteux. Mais comme ces populations ont des taux de croissance maximaux plus élevés, pendant la phase de croissance où le substrat n'est pas limitant, une proportion plus élevée de C est allouée à la biomasse au lieu de la respiration. Cela conduit à un CUE globalement plus élevé que celle des stratégies K (Geyer *et al.*, 2016). Comme les mécanismes de génération de PE sont des conséquences de la décomposition de la matière organique, ils sont plus liés aux phases de croissance des différentes populations qu'à leurs phases de repos. Ainsi, nous considérons que lors d'un événement de PE, les stratégies r ont une CUE élevée tandis que les stratégies K ont une CUE faible. Par conséquent, la SOM « sur-assimilée » par les populations à CUE élevée sera probablement convertie en biomasse microbienne plutôt que minéralisée en CO<sub>2</sub>, puis potentiellement stabilisée par « entombing effect » (Lehmann et Kleber, 2015 ; Liang *et al.*, 2017). Les populations à CUE élevée augmentent donc les chances de faire passer le C d'un réservoir de SOM à temps de résidence rapide ou moyen à un réservoir à temps de résidence long.

Les différents processus proposés dans la littérature ont été classés selon les deux paramètres précédemment décrits : le temps de résidence du pool de SOM ciblé par le PE et la CUE des populations microbiennes assimilant son C dérivé (*Tableau 1*). Il est intéressant de noter qu'à ce jour, aucune étude n'a cherché à caractériser le réservoir de SOM impacté par le PE négatif. Pourtant, on peut légitimement se poser la question, si le fait de retarder la minéralisation (et donc potentiellement l'incorporation d'une partie dans la biomasse microbienne) d'un C issu d'un compartiment à temps de

résidence rapide est profitable pour le bilan net du C du sol, surtout si les acteurs sont des populations à CUE fortes.

### Intégration des différents mécanismes sur une échelle de temps

Lorsque la FOM pénètre dans le sol, sa teneur en azote (en plus de la teneur en N assimilable du sol) aidera les cellules microbiennes à synthétiser de nouvelles enzymes pour une dépolymérisation ultérieure de la FOM ou des SOM. Cette phase de renouvellement de la biomasse microbienne (PE apparent) concerne d'abord les populations microbiennes à CUE élevée puis les populations à faible CUE en fonction de la taille de la part labile de la FOM (Figure 3). Si celle-ci dépasse la biomasse microbienne totale et sous une teneur en N assimilable non limitant, les décomposeurs des SOM préféreront le substrat frais (PE négatif) diminuant le flux régulier de C issus des SOM vers l'atmosphère. Si, à l'inverse, la partie labile de la FOM est épuisée avant le N disponible, les exoenzymes libérées contre la partie polymérisée de la FOM s'attaqueront également aux SOM d'origine végétale. Les populations à CUE forte seront plus compétitives que les populations à CUE faible dans de telles conditions et augmenteront leur biomasse (PE stœchiométrique). La nécromasse des populations à CUE élevée sera rapidement recyclée par les populations à faible CUE ou stabilisée par association minérale (Figure 3). Lorsque le N assimilable du sol ou de la FOM est épuisé, les catabolites de la FOM apporteront de l'énergie aux populations microbiennes capables de creuser la SOM récalcitrante pour en extraire le N (N-mining), ou de dissocier la SOM (riche en N) des associations organo-minérales, les deux types de populations arborant ainsi une faible CUE. L'azote remobilisé à partir des SOM augmente le statut azoté du sol et permet une prochaine phase de PE réalisée par des populations à CUE élevée (Fang *et al.*, 2018; Vain *et al.*, 2021).

### Un déterminant particulier : le Phosphore

La qualité de la FOM et la disponibilité en azote, qu'il vienne du sol ou de la FOM, ont toutes deux été définies comme les principaux déterminants des différents mécanismes de génération du PE et de nombreuses études ont généralisé le « N-mining » sous le terme de « nutrient-mining ». En fait, alors que le phosphore est le deuxième nutriment le plus important pour les organismes, il semble entraîner beaucoup moins les différents processus de génération de PE que l'azote et ce pour différentes raisons.

Premièrement, le phosphore organique est principalement libéré par hydrolyse enzymatique sans production de CO<sub>2</sub> (c'est-à-dire minéralisation biochimique par les phosphatases et/ou les phytases). Par conséquent, le « P-mining » n'a pas

pu être détecté sur la base de l'accélération de l'évolution du CO<sub>2</sub> (Bradford *et al.*, 2008; Milcu *et al.*, 2011; Dijkstra *et al.*, 2013; Sullivan et Hart, 2013; Nottingham *et al.*, 2015). Une méta-analyse récente a regroupé toutes les études (71) dans lesquelles les auteurs ont testé séparément l'effet des apports en N et P sur l'intensité du PE (Feng et Zhu, 2021). Dans la plupart des études, les ajouts de N réduisaient l'intensité du PE, suggérant que le PE était principalement généré pour l'acquisition de N. À l'opposé, l'ajout de P avait tendance à augmenter l'intensité du PE, confirmant que le PE généré pour le « N-mining » requiert du P (Razanamalala *et al.*, 2018a). Une des raisons pourrait être que les microorganismes à faible CUE ont besoin de P pour décomposer la SOM récalcitrante afin de produire des enzymes ou des cofacteurs spécifiques riches en P comme l'ATP ou le NADPH (Bradford *et al.*, 2008).

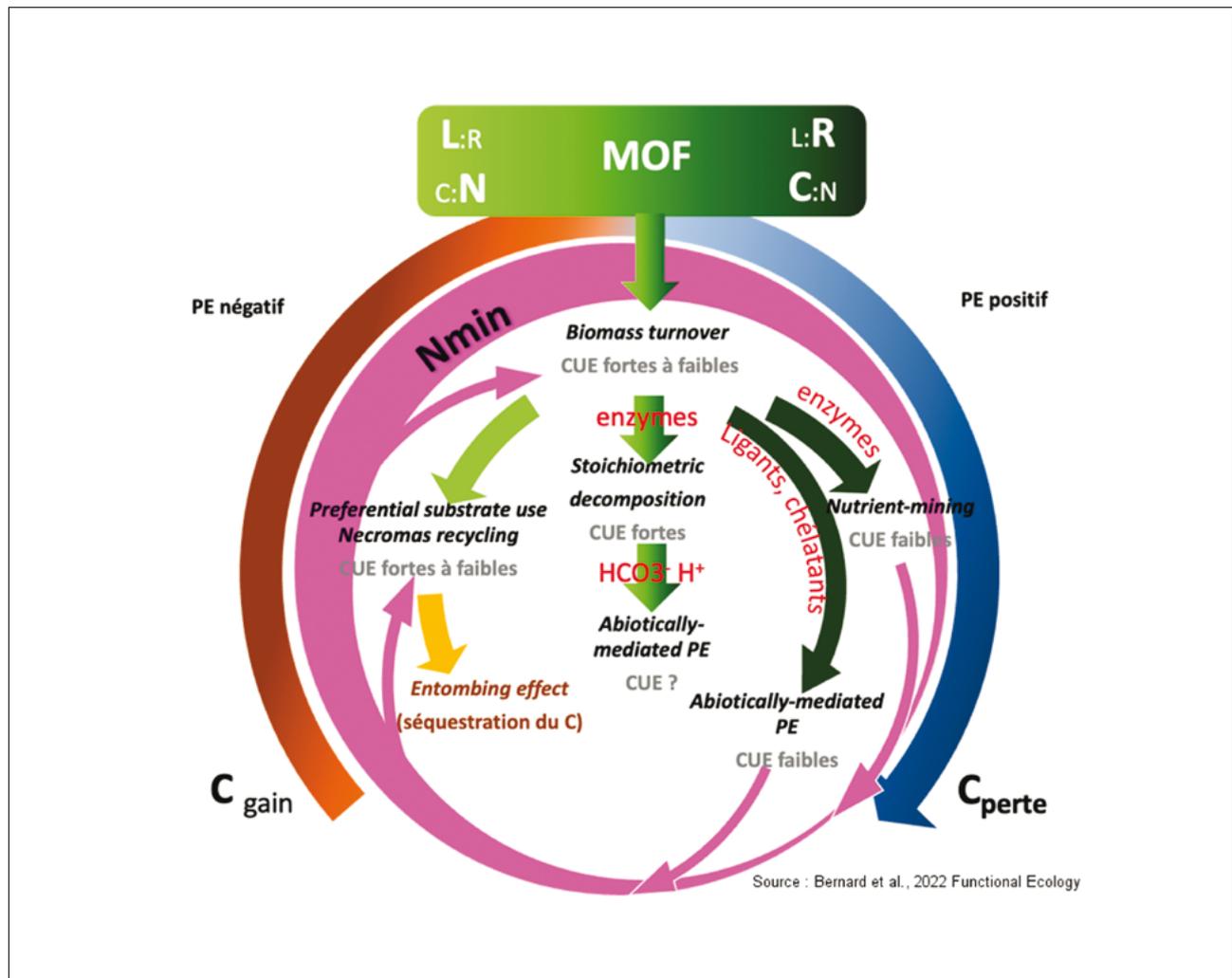
Deuxièmement, le rapport stœchiométrique C:P de la biomasse microbienne est moins contraint que son rapport C:N (Cleveland et Liptzin, 2007). D'une part, le P étant impliqué dans l'ensemble du métabolisme cellulaire (ADN, ARN, ATP, NadPH), il est raisonnable de penser qu'il limiterait plus fortement l'activité des populations à forte CUE qui produisent de nombreux ADN et ARN durant leur phase de croissance. Mais, d'un autre côté, certaines populations microbiennes peuvent construire des formes cellulaires de stockage de P (Tocheva *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2017), découplant ainsi l'absorption de P des besoins en P lors d'un processus de PE. Enfin, l'acquisition de P peut également être effectuée par d'autres moyens que la décomposition enzymatique, car le P inorganique (phosphate) peut être désorbé de la surface minérale suivant des processus similaires à la matière organique (voir section suivante). En fait, le P inorganique est également en concurrence avec la matière organique pour la sorption minérale (Regelink *et al.*, 2015). Par conséquent, la production de nécromasse microbienne par la boucle microbienne et virale peut réduire l'adsorption de Pi, augmentant sa disponibilité dans la solution du sol.

## 4. « ABIOTICALLY-MEDIATED PE » : CONCEPTS ET MÉCANISMES

La matière organique associée aux minéraux (MAOM acronyme anglais de mineral-associated organic matter) est un réservoir critique pour les nutriments du sol qui représente la majorité du carbone (C) et de l'azote (N) du sol dans les horizons minéraux (Kleber *et al.*, 2015; Jilling *et al.*, 2018; Cotrufo *et al.*, 2019; Basile-Doelsch *et al.*, 2020). La MAOM a historiquement été considérée comme un réservoir relativement passif de MO stable, mais un nombre croissant de travaux souligne maintenant la nature dynamique des associations organo-minérales et leur potentiel de déstabilisation. Dans cette section, nous examinerons ce que

**Figure 3 :** Schéma conceptuel montrant comment se produisent les différents mécanismes de génération de PE selon (1) la qualité de la matière organique fraîche (FOM) en termes de labilité vs récalcitrance (L:R) et de rapport carbone/azote (C:N), et selon (2) la disponibilité de l'azote minéral dans la solution du sol. Chaque processus de PE est évalué sur une échelle de gain ou de perte C en fonction de la CUE de ses acteurs et du turnover du pool de SOM ciblé. Fondamentalement, la fraction labile de la FOM et le N disponible favorisera l'utilisation préférentielle du substrat (PE négatif), le « necromass recycling », l'« entombing effect » et le PE par « stoichiometric decomposition » (PE positif), ce qui conduira probablement à un gain de C et à une incorporation de N dans la biomasse nouvellement formée. Les composés récalcitrants de la FOM favoriseront le « N-mining » et le « abiotically-mediated PE » spécifiques aux populations à faible CUE, entraînant probablement une perte de C de la SOM et un recyclage de N d'un pool à faible renouvellement vers un autre plus rapide (biomasse et même solution du sol). Le « abiotically-mediated PE » peut également être généré par la production de  $\text{HCO}_3^-/\text{H}^+$  au cours de la décomposition intense du FOM, entraînant une perte de C de la MAOM par des populations microbiennes de CUE inconnue. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 3:** PE-generation mechanisms occurrence according to (1) the quality of the fresh organic matter (FOM) in terms of lability vs recalcitrance (L:R) and of carbon to nitrogen ratio (C:N), and to (2) the availability of mineral nitrogen in the soil solution. Each PE process is evaluated on a C gain or loss scale depending on the CUE of its actors and the turnover rate of the targeted SOM pool. Basically, the labile fraction of FOM and available N will favor preferential substrate use (negative PE), necromass recycling, entombing effect and PE by stoichiometric decomposition (positive PE), which likely lead to a C gain and an incorporation of N into newly formed biomass. Recalcitrant compounds of FOM will favor Nutrient mining and Abiotically mediated PE specific to low-CUE populations, likely leading to a C loss from SOM and a recycling of N from a low turnover pool to a faster one (biomass and even soil solution). Abiotically mediated PE can also be generated by production of  $\text{HCO}_3^-/\text{H}^+$  during the intense decomposition of FOM, leading to a loss of C from MAOM by microbial populations of unknown CUE. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



sont les associations organo-minérales, pourquoi on dit qu'elles « stabilisent » la matière organique et, de manière ambivalente, par quels mécanismes la MAOM peut en même temps être une source de nutriments pour les plantes et les microorganismes du sol.

### La Matière Organique Associée aux Minéraux (MAOM) dans les associations organo-minérales.

#### Les différents modèles d'associations organo-minérales.

La nature de la matière organique associée aux phases minérales est assez bien décrite: la MAOM est enrichie en composés végétaux de faibles poids moléculaires et en sous-produits microbiens (Schmidt *et al.*, 2011; Miltner *et al.*, 2012; Haddix *et al.*, 2016; Kallenbach *et al.*, 2016; Mikutta *et al.*, 2019). Il en résulte un faible rapport C/N, c'est-à-dire un enrichissement en N en comparaison des FOM. La nature des phases minérales impliquées dans les associations organo-minérales peut en revanche être très variable d'un sol à l'autre. On peut schématiquement les classer en trois grandes catégories en fonction de la cristallinité des phases minérales en présence: les minéraux bien cristallisés, les phases minérales cristallisées à courte distance (notées SRO en

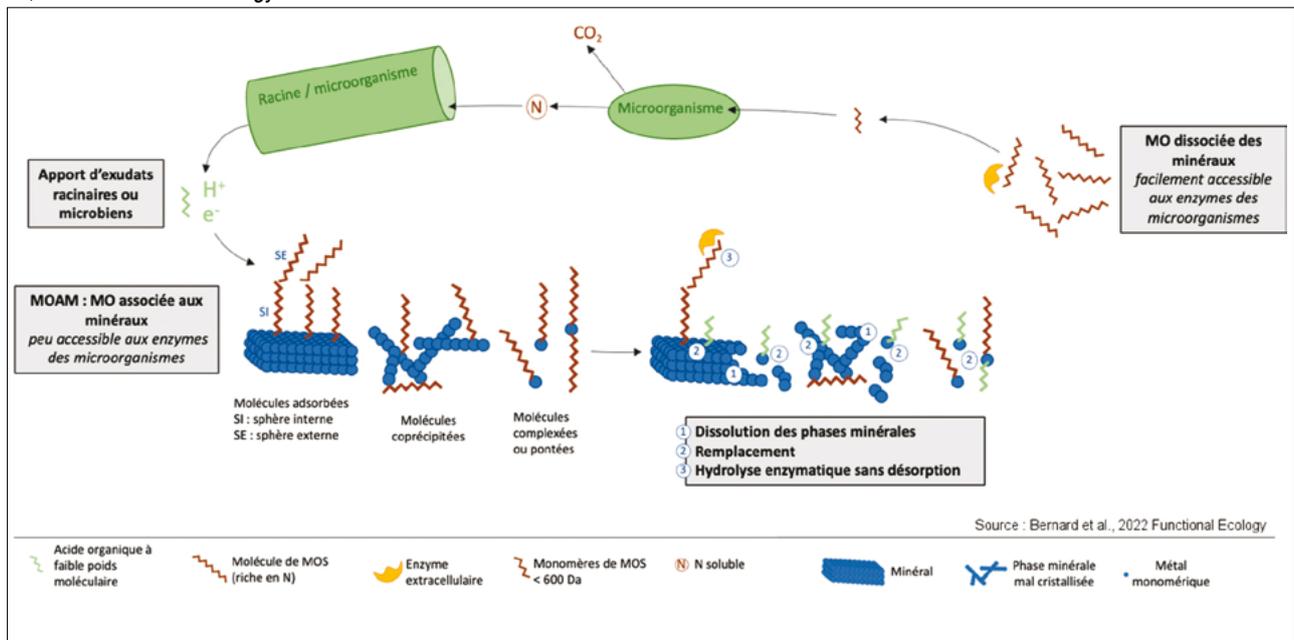
anglais pour short-range order), et les monomères métalliques. À chaque catégorie est associé un modèle conceptuel d'association organo-minérale distinct (Figure 4)

- **Adsorption** : Dans le cas des minéraux bien cristallisés présentant des sites réactifs (par exemple les argiles minéralogiques comme la smectite, la vermiculite, ou encore un oxyde comme la goethite), le modèle d'association organo-minérale est un modèle d'adsorption des molécules organiques sur la surface du minéral (Kleber *et al.*, 2007; Newcomb *et al.*, 2017). Un composé organique peut être lié à la surface du minéral par une ou plusieurs fonctions et implique des contraintes sur sa conformation. Ce modèle d'adsorption est conceptuellement le plus intuitif. Lorsque l'on parle de MAOM, c'est souvent, mais parfois à tort, ce modèle qui est sous-entendu.

- **Co-précipitation** : Dans le cas des minéraux mal cristallisés, les phases minérales sont des petits polymères de Al, Si, Fe, cristallisés à courte distance (SRO) ou amorphes. Le nombre de SRO décrits dans la littérature est limité: imogolites, allophanes, proto-imogolites, ferrihydrites et hydroxydes d'Al amorphes sont les principaux. Le modèle d'association organo-minérale est un modèle de co-précipitation. Une structure 3D de co-précipité amorphe a été récemment proposée sous le terme « nanoCLICs » (Nanosized Coprecipitates of inorganic oLlgomers with organiCs) (Tamrat *et al.*, 2019). Les co-précipités sont structurés en un réseau 3D irrégulier, lâche,

**Figure 4** : MAOM et PE. Schéma conceptuel de génération du « abiotically-mediated PE » Source : Bernard *et al.*, 2022 Functional Ecology.

**Figure 4:** MAOM and PE. Conceptual scheme of the abiotically mediated PE of mineral associated organic matter. Source : Bernard *et al.*, 2022 Functional Ecology.



de petits oligomères amorphes de Fe, Si et Al, formant un squelette minéral à structure ouverte dans lequel les composés organiques sont liés par diverses liaisons. Des méta-analyses récentes semblent montrer que la co-précipitation serait le modèle dominant en termes de quantité de C stabilisé (Rasmussen *et al.*, 2018). Elles corroborent des travaux expérimentaux montrant que la co-précipitation stabilise davantage de C par rapport à l'adsorption (Chen *et al.*, 2014; Mikutta *et al.*, 2011; Schneider *et al.*, 2010). En effet, les phases faiblement cristallisées, avec une plus grande abondance de sites de surface réactifs et des surfaces spécifiques plus élevées, ont tendance à avoir une plus grande capacité à lier la MO que les phases plus cristallisées et thermodynamiquement plus stables.

- **Complexation et pontage cationique** : Lorsque les métaux interagissant avec la MO ne sont pas polymérisés, on parle de monomères (ions simples). Les principaux métaux impliqués dans les sols à pH plutôt acide sont l'Al et le Fe. Le modèle d'association organo-minérale est alors un modèle de complexation. À pH plus élevé, le Ca domine les associations organo-minérales. Le modèle d'association est alors le pontage cationique (Rasmussen *et al.*, 2018; Rowley *et al.*, 2018). Dans ces deux modèles, un cation est entouré d'une ou plusieurs molécules organiques. Ces cations agissent comme d'importants stabilisateurs du consortium de biomolécules organiques assez petites et relativement labiles dans une structure tertiaire décrite comme des « agrégats supramoléculaires » (Clarholm et Skjellberg, 2013; Sutton et Sposito, 2005).

Ainsi, lorsque l'on aborde la MAOM dans un objectif de compréhension des mécanismes du PE, il est nécessaire de tenir compte de l'existence de ces différents types associations organo-minérales. De plus, dans les sols, ces différents types ne sont pas exclusifs mais plutôt co-occurent dans des proportions variables (par exemple comme dans le modèle de Kleber *et al.*, 2007). Mais nous verrons que les approches expérimentales étudiant le PE sur la MAOM ne s'intéressent qu'à l'un ou l'autre des modèles (eg Li *et al.*, 2021 pour l'adsorption, Keiluweit *et al.*, 2015 pour la co-précipitation, Clarholm *et al.*, 2015 pour la complexation).

### Les modèles de liaison entre molécules organiques et phases inorganiques.

Dans chaque type de modèle d'association organo-minérale décrit ci-dessus, il est également nécessaire de prendre en compte un degré de complexité supplémentaire lié aux énergies de liaison qui relient les molécules organiques aux phases inorganiques. Quel que soit le modèle considéré (adsorption, co-précipitation ou association avec un monomère), les cinq types de liaisons organiques-inorganiques suivants peuvent être présents : par ordre décroissant de

force, ce sont les liaisons covalentes, les ponts cationiques électrostatiques, les interactions hydrophobes, les forces de Van der Waals, et enfin les liaisons H (von Lutzow *et al.*, 2006). Dans le modèle d'adsorption, on différencie l'adsorption de sphère interne (les espèces sont liées à la surface minérale par des liaisons covalentes fortes) et l'adsorption de sphère externe (les espèces sont liées à la surface minérale par des liaisons faibles). Pour d'autres modèles (co-précipitation et association à un monomère), cette terminologie est difficilement applicable car la distribution spatiale des espèces fortement et faiblement appariées ne suit pas une surface minérale plane. Néanmoins, quel que soit le modèle, la force de liaison varie très fortement selon le type de liaison (Kleber *et al.*, 2015; Newcomb *et al.*, 2017). L'énergie nécessaire pour rompre ces liaisons et déstabiliser les molécules organiques est donc aussi un paramètre très important dans le contrôle du PE de la MAOM. Cependant, si ce paramètre semble thermodynamiquement facile à conceptualiser, sa prise en compte dans les expériences de PE en est encore à ses balbutiements (Li *et al.*, 2021).

### MAOM : une MO moins accessible, mais pas complètement inaccessible non plus.

Ces liaisons entre molécules organiques et phases inorganiques ont la propriété de ralentir la minéralisation de la MO. De nombreux travaux en systèmes d'incubation ont montré que la MAOM est plus difficile à minéraliser que la MO non associée à des phases minérales. Les différents types de modèles mentionnés ci-dessus ont été testés : (i) MO adsorbée sur des minéraux cristallisés tels que les phyllosilicates (illite, smectite, kaolinite, vermiculite, pyrophyllite, argiles mixtes) (Jones et Edwards, 1998; Mikutta *et al.*, 2007; Saidy *et al.*, 2015), les oxydes/hydroxydes de Fe (hématite, goethite) (Mikutta *et al.* 2007; Saidy *et al.* 2015) et les oxydes d'Al (Schneider *et al.*, 2010); (ii) MO co-précipitée avec des phases cristallisées à courte distance telles que Al-SRO (Mikutta *et al.*, 2011; Scheel *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010) et Fe-SRO (Ferryhidrite, Eusterhues *et al.*, 2011); ou (iii) MO complexée avec des monomères tels que Al-MO (Scheel *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010). Dans ces études, différents types de MO ont été testés : des molécules simples (glucose, citrate) (Jones et Edwards, 1998); de la lignine sulfatée (Eusterhues *et al.*, 2014); des substances polymériques extracellulaires microbiennes (Mikutta *et al.*, 2011); du C organique dissous extrait de résidus de parties aériennes de plantes (Saidy *et al.*, 2015) ou de litière de sol forestier (Eusterhues *et al.*, 2014; Eusterhues *et al.*, 2011; Mikutta *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2010). Ces études ont montré, par exemple pour l'Al, que la complexation était plus efficace que la co-précipitation pour stabiliser la MO contre la biodégradation, et que la co-précipitation était plus efficace que l'adsorption (Mikutta *et al.*, 2011; Scheel *et al.*, 2007). Des incubations dans des

systèmes plus complexes impliquant des sols ont montré par exemple que la ferrihydrite diminue fortement le taux de minéralisation des molécules simples ajoutées, quelle que soit la profondeur du sol (Porrás *et al.*, 2018). Cependant, dans les expériences susmentionnées, la proportion de C minéralisé lors des incubations de MAOM parvient à un plateau qui, selon les composés testés, atteint rarement la proportion du contrôle où la même MO n'est pas associée aux phases minérales (eg. Jones et Edwards, 1998 ; Saidy *et al.*, 2015).

Ces expérimentations montrent que (1) une partie des MAOMs reste accessible aux micro-organismes mais leur minéralisation est ralentie et que (2) selon la nature des composés organiques et la nature du minéral (c'est-à-dire selon la nature des liaisons chimiques), une partie des composés de la MOAM n'est pas minéralisée par les microorganismes (du moins sur la durée des expériences) (Jones et Edwards, 1998 ; Mikutta *et al.*, 2019). Ainsi, il ressort que plutôt que d'utiliser une terminologie binaire tendant à dire que la MO est stabilisée ou non dans les associations organo-minérales, il serait plus rigoureux d'utiliser un concept de gradient de stabilisation, applicable non seulement au modèle d'adsorption (comme dans Kleber *et al.*, 2007), mais aussi aux modèles de co-précipitation et de complexation. Un tel gradient est susceptible d'être un paramètre clé qui contrôle le potentiel de ce « abiotically-mediated PE ».

## Priming effect sur la MAOM

Si les expérimentations évoquées ci-dessus apportent un éclairage essentiel sur les mécanismes, elles ne prennent pas en compte toute la complexité du fonctionnement des sols. Lorsque les conditions physico-chimiques de la solution du sol sont modifiées (changements de pH, de conditions redox, de force ionique, de composition, etc. (Jilling *et al.*, 2018), la spéciation des phases minérales ainsi que des molécules organiques peut être modifiée, entraînant potentiellement un changement dans la configuration des associations organo-minérales. Lors de ces changements, si les MO deviennent plus facilement accessibles aux enzymes des microorganismes, une accélération (ou une décélération) de leur décomposition (i.e. PE) peut être observée.

## Impact biotique des conditions physicochimiques de la MAOM : activation directe vs indirecte du PE.

Les racines et les microorganismes jouent un rôle essentiel dans le contrôle des conditions physico-chimiques de la solution du sol. Il y a plusieurs facteurs qui contrôlent ces conditions. Par exemple, les racines des plantes, les champignons ainsi que les bactéries libèrent des acides organiques de faible poids moléculaire. Ce sont des acides monocarboxyliques comme les acides formique, oxalique ou acétique pour les plus courants, mais un certain nombre

d'autres acides aliphatiques et aromatiques, principalement carboxyliques, ont été détectés dans le sol de la rhizosphère (Clarholm *et al.*, 2015 et références y figurant). En fonction de leur pKa, ces molécules sont susceptibles de modifier le pH de la solution du sol (Kleber *et al.*, 2015). La respiration des organismes (libération de CO<sub>2</sub> et augmentation de la concentration en HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) est un autre exemple de facteur conduisant à une diminution du pH (Uroz *et al.*, 2009). Localement, les hyphes fongiques peuvent également acidifier des microsites sur plusieurs ordres de grandeur de pH (Bonneville *et al.*, 2011). D'autre part, les racines libèrent également des sucres simples facilement métabolisables. Ces derniers peuvent stimuler l'activité et la croissance microbiennes, ce qui peut également abaisser le pH et le potentiel redox (Glinski *et al.*, 1992 ; Mabuza et van Huyssteen, 2020). En intégrant une combinaison de ces processus, Kreuzeder *et al.* (2018) ont proposé, en utilisant des méthodes d'imagerie, une illustration pertinente de l'impact des racines à la fois sur les variations de pH, et sur l'appauvrissement en Fe, Al, Ca ou Mn, illustrant les impacts du fonctionnement racinaire sur la déstabilisation des associations organo-minérales.

Ces différents exemples montrent que les facteurs contrôlant la déstabilisation des MOAM sont multiples, complexes et non exclusifs, mais aussi qu'ils peuvent ou non être dépendants les uns des autres. Dans le cas où les facteurs sont directement contrôlés par le fonctionnement de la plante, on parle de « voies directes (non-microbiennes) » (Keiluweit *et al.*, 2015 ; Yuan *et al.*, 2018 ; Jilling *et al.*, 2021 ; Jilling *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2021). A l'inverse on parle de « voies indirectes (microbiennes) » lorsque les exsudats racinaires mobilisent la MAOM indirectement *via* l'activité microbienne (i.e., les mécanismes du co-métabolisme décrits dans la section précédente).

Cependant, que la voie soit directe ou indirecte, qu'elle soit localisée dans la rhizosphère, la résidusosphère, voire la drilosphère, il apparaît que le fonctionnement du compartiment biotique (racines, bactéries et champignons) est une source à la fois d'acides organiques de faible poids moléculaire, de variations de pH et d'Eh, qui sont toutes susceptibles de modifier l'équilibre de liaison des associations organo-minérales (Clarholm *et al.*, 2015) et peuvent être accompagnées d'un « abiotically-mediated PE ».

## Mécanismes conceptuels du « abiotically-mediated PE » : réactions libérant du C lié aux phases minérales.

Deux types de réactions abiotiques sont proposés dans la littérature pour libérer le C lié aux minéraux et rendre les composés accessibles aux enzymes extracellulaires des microorganismes : la dissolution des minéraux et le remplacement.

- **La dissolution** minérale peut être favorisée par les exsudats via des mécanismes favorisés par des ligands ou des protons et/ou par des mécanismes d'oxydoréduction. La dissolution, favorisée par les ligands, est accélérée par les ligands forts tels que les acides organiques. Par exemple, en utilisant la microscopie à force atomique, McMaster *et al.* (2012) ont illustré la dissolution de la biotite par l'acide oxalique. Li *et al.* (2018) ont montré la dissolution de nanoparticules de ferrihydrite par l'oxalate. Dans les sols, Wang *et al.* (2014) ont observé une libération significative de C organique, Fe, Al et Si après addition d'acides organiques (acide citrique, tartrique et malique). Cette libération a été attribuée à la dissolution des deux composants (MO et minéraux) des associations organo-minérales. La protonation d'une surface minérale peut également affaiblir les liaisons métal-oxygène et dissoudre les minéraux (Stumm, 1997). Concernant la dissolution réductrice, elle peut être entraînée par des agents réducteurs organiques tels que les phénols et les acides aromatiques. Par exemple, Vermeire *et al.* (2019) ont observé une augmentation du C organique dissous due à la réduction des associations OM-Fe par des bactéries réductrices de Fe(III). Cependant, comme l'Al n'est pas très sensible aux variations redox, ces processus redox ont probablement peu d'impact sur la solubilisation des composés liés à l'Al dans les associations organo-minérales.

- **Le remplacement** est favorisé par des ligands forts, tels que les acides organiques, qui s'adsorbent sur les surfaces minérales en formant des complexes de sphère interne et peuvent ainsi être capables de déplacer et de libérer des composés organiques précédemment adsorbés sur ces minéraux (Li *et al.*, 2021). D'autres métabolites extracellulaires sont également impliqués dans la libération de la MAOM par le déplacement de composés faiblement liés (Mikutta *et al.*, 2019). Des réactions d'échange de MO en solution avec une partie du pool de MAOM plus stabilisé ont également été décrites tout au long de profils de sol (Sanderman *et al.*, 2008; Leinemann *et al.*, 2018). Scott et Rothstein (2014) soutiennent un modèle d'échange dynamique de la MO dissoute où des composés hydrophobes fortement adsorbants déplacent les composés hydrophiles riches en N préalablement adsorbés des surfaces minérales. L'échange de MAOM par les exsudats racinaires a également été observé dans un champ cultivé où, en termes de bilan de C, les nouvelles associations exsudats-oxydes de fer ont à peu près compensé la perte de C par le PE de la MOAM précédente (Jiang *et al.*, 2021).

Pour ces deux types de réactions abiotiques (dissolution et remplacement), les travaux expérimentaux sur le PE sont principalement décrits en se basant sur le modèle d'association organo-minérale par adsorption. Ces processus sont mis en évidence sur des systèmes expérimentaux simplifiés, mais il reste assez difficile de les différencier lorsque le travail est réalisé sur des sols. Des études axées sur le « abiotically-mediated PE » sur des échantillons de sol ont montré une

minéralisation significative de MAOM sur des sols riches en minéraux SRO (par exemple, Keiluweit *et al.*, 2015; Finley *et al.*, 2018), associant probablement à la fois les mécanismes de dissolution et de remplacement.

Enfin, des travaux récents ont également montré que l'étape de désorption de la MAOM n'est pas nécessairement requise pour sa dégradation. Wang *et al.* (2020) ont observé une hydrolyse enzymatique de polymères pourtant liés aux surfaces. La mobilisation de la MAOM a été attribuée à l'interaction des métabolites fongiques recouvrant les surfaces et des enzymes extracellulaires dépolymérisant le complexe MAOM, sans passer par l'étape de désorption. Ce mécanisme rejoint finalement les mécanismes de co-métabolisme sur des MAOM.

En conclusion, en améliorant l'accès microbien à la MO auparavant protégée par les minéraux, le « abiotically-mediated PE » accélère la perte de carbone plus qu'une simple augmentation de l'offre de substrats énergétiquement favorables. Il est basé sur la capacité des exsudats à déstabiliser la MAOM, la rendant ainsi vulnérable à la minéralisation microbienne. Les recherches futures devront déterminer dans quelles mesures les mécanismes générés par l'exsudation sont capables de déloger des composés simples liés par des liaisons plus fortes (par exemple, des complexes de la sphère interne) ou des composés polymères liés par de multiples sites de liaison et pouvant nécessiter une dépolymérisation. Il reste également à voir si la MAOM stabilisée au sein des co-précipités peut être plus ou moins vulnérable aux mécanismes proposés par rapport au modèle d'adsorption de surface habituellement étudié (Li *et al.*, 2021).

## 5. RÔLE DES ENZYMES DANS LE PE

### Enzymes impliquées dans les mécanismes du PE

Les enzymes impliquées dans les différents mécanismes à la base du PE sont celles qui sont responsables de la décomposition de la FOM et/ou de la SOM native. Ce sont des hydrolases (glucosidases, chitinases...) et des oxydoréductases (peroxydases, phénol-oxydases...). Les glucosidases catalysent la décomposition des composants de la paroi cellulaire des plantes tels que la cellulose et l'hémicellulose en fragments plus petits, tandis que les chitinases catalysent l'hydrolyse des liaisons glycosidiques de la chitine constitutive des parois cellulaires fongiques et des arthropodes. Les oxydoréductases catalysent quant à elles le transfert d'électrons d'une molécule (le réducteur) à une autre molécule (l'oxydant) et contribuent à l'oxydation progressive de la matière organique. Par exemple, les phénol oxydases

et peroxydases sont très importantes pour la dégradation des résidus de lignine et contrôlent la libération d'azote associé aux composés aromatiques (Baldrian, 2006). De plus, d'autres mécanismes sont également impliqués dans la dégradation de la lignine. Ils concernent des espèces réactives de l'oxygène tels que les radicaux hydroxyles générés à pH acide par des champignons saprotrophes, nommés « champignons de la pourriture brune » au cours de la « réaction de Fenton » impliquant le peroxyde d'oxygène  $H_2O_2$  et le couple  $Fe^{3+}/Fe^{2+}$  (Yelle *et al.*, 2011).

Le type d'enzyme impliqué dans la PE dépend (i) de la composition chimique du substrat ajouté, (ii) de la composition chimique de la SOM native, (iii) de la disponibilité des nutriments et (iv) des exigences fonctionnelles des microorganismes.

Lorsque l'environnement n'est pas limitant en nutriments, l'ajout de FOM riche en énergie augmente rapidement l'activité des enzymes impliquées dans sa dégradation (Fanin et Bertrand, 2016) et le PE résultant est directement lié à une dégradation accrue des résidus végétaux déjà présents dans le sol (i.e. PE par « stoichiometric decomposition », Chen *et al.*, 2014). Dans l'ensemble, des apports supplémentaires en C accessible aux décomposeurs augmentent l'activité et la biomasse des communautés microbiennes à haute CUE. Ces communautés présentent un taux de croissance élevé (Fanin *et al.*, 2014; Malik *et al.*, 2019), ce qui renforce la production d'enzymes et donc le PE stœchiométrique sur le court terme (Fanin *et al.*, 2020). Les monomères issus de la décomposition des résidus végétaux du sol peuvent à leur tour être sources d'énergie pour produire tout un panel d'autres enzymes dégradant simultanément la FOM ainsi la SOM (i.e. PE par co-métabolisme, Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008; Pascault *et al.*, 2013).

Lorsque l'environnement est limitant en nutriments, les communautés microbiennes passent d'une CUE élevée à une CUE faible. En effet, la carence en nutriments affecte le métabolisme microbien : elle réduit le rendement de croissance, alors qu'elle favorise l'investissement dans l'acquisition de ressources (Malik *et al.*, 2020; Fanin *et al.*, 2020). Dans ce contexte, un autre type de co-métabolisme dirigé vers la SOM riche en azote est induit lorsque l'azote n'est pas ou plus disponible. Il se caractérise par un niveau d'expression élevé d'enzymes dégradant les composés azotés (Moorhead et Sinsabaugh, 2006; Chen *et al.*, 2014), notamment les chitinases et les oxydases, qui libèrent l'azote associé à des composés aromatiques complexes (Derrien *et al.*, 2014). Le PE résultant est ainsi directement lié à une dégradation accrue des composés riches en N de la SOM native et qui diffèrent chimiquement de ceux du substrat ajouté (i.e., « N-mining », Moorhead et Sinsabaugh, 2006).

## Coût énergétique et retour sur investissement

Les microorganismes ne pouvant assimiler que des petites molécules de taille inférieure à 600 kilodaltons, la synthèse d'enzymes extracellulaires est indispensable pour fragmenter les polymères en monomères et nutriments assimilables par les microbes du sol. Cette synthèse a un coût qui inclut le C et les nutriments nécessaires à la construction de l'enzyme elle-même, mais aussi l'énergie métabolique requise pour la synthèse des protéines et l'excrétion des enzymes (Allison *et al.*, 2014). Ainsi, un retour sur investissement est nécessaire pour maintenir la croissance microbienne, en particulier lorsque les ressources sont rares dans l'environnement. Dans le cas où le retour sur investissement est faible, certaines espèces microbiennes sont remplacées par d'autres, notamment lorsqu'elles présentent des exigences nutritionnelles plus faibles (Fanin *et al.*, 2013; Mooshammer *et al.*, 2014). Par conséquent, les microorganismes ont tendance à minimiser le rapport coût/bénéfice de la production d'enzymes extracellulaires (Allison *et al.*, 2010), mais les conséquences de cette tendance sur l'intensité potentielle de chaque mécanisme à la base du PE ont été négligées jusqu'à présent.

Le retour sur investissement dépend étroitement de l'accessibilité du substrat et de la distance entre le substrat et microorganismes au sein de la matrice du sol (Allison *et al.*, 2010; Védère *et al.*, 2020). En effet, alors que certaines enzymes sont directement attachées à la membrane plasmique des cellules microbiennes ou regroupées en complexes multi-enzymatiques appelés cellulosomes (ci-après dénommés « enzymes membranaires »), d'autres enzymes sont excrétées loin des cellules (ci-après dénommées « exoenzymes »). Ainsi, lorsque les microbes sont relativement proches de leurs substrats, les monomères produits par les enzymes membranaires sont directement reconnus par les récepteurs de la paroi cellulaire et transportés dans les cellules microbiennes, ce qui optimise le retour sur investissement de la synthèse enzymatique et permet une croissance microbienne élevée (Schimel et Weintraub, 2003). La production d'enzymes est ensuite régulée de manière interne au travers de processus d'autorégulation de l'expression enzymatique en fonction de la quantité de ressources disponibles et/ou des signaux environnementaux (Nair et Sarma, 2021). En revanche, lorsque le substrat n'est pas à proximité immédiate des microorganismes, les exoenzymes diffusent loin des cellules microbiennes, jusqu'à quelques millimètres (Gaillard *et al.*, 1999; Poll *et al.*, 2006; Védère *et al.*, 2020). Une partie importante des monomères libérés par l'action enzymatique peut être alors perdue pour le producteur d'enzymes, (c.-à-d., lessivée vers des horizons de sol plus profonds, immobilisée dans des agrégats de sol et/ou absorbée par d'autres micro-organismes) (Allison, 2005; Burns *et al.*, 2013). Les

microorganismes auraient tendance à augmenter la synthèse enzymatique pour récupérer les ressources limitantes ce qui conduit à une augmentation du rapport coût/bénéfice (Hiscox et Boddy, 2017).

Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la dégradation du substrat par les enzymes membranaires pourrait exercer une rétroaction positive plus forte sur la décomposition de la SOM (et donc sur le PE) que les exoenzymes, notamment parce que les producteurs sont censés bénéficier plus directement des produits de dégradation. Les enzymes membranaires devraient donc favoriser des communautés microbiennes caractérisées par une CUE plus forte. Toutefois, le ratio coût/bénéfice pour les producteurs d'exoenzymes pourrait être limité en fonction de la densité des organismes. Plus précisément, la part d'enzymes et de ressources perdues par un producteur peut bénéficier à d'autres organismes plus proches du substrat, et ainsi impacter positivement l'activité et la biomasse microbienne à l'échelle de la communauté (Ekschmitt *et al.*, 2005). Par conséquent, nous proposons deux nouvelles pistes de travail afin de mieux comprendre et quantifier la contribution des enzymes dans les différents processus générateurs de PE : (i) évaluer l'impact de l'accessibilité des ressources et la distance entre microbes et leurs substrats (FOM et/ou SOM) sur le retour sur investissement et leurs conséquences sur le PE ; (ii) étudier si le caractère membranaire ou libre des enzymes peut expliquer une part significative du PE en fonction du type de sol et de la disponibilité en ressources.

## PE induit par les enzymes adsorbées sur les minéraux

Les exoenzymes circulant dans les pores du sol présentent une forte affinité pour les surfaces minérales et peuvent s'y adsorber (Olagoke *et al.*, 2019 ; Olagoke *et al.*, 2020). Ce mécanisme explique leur persistance dans le sol. Cependant, les exoenzymes associées aux minéraux sont soupçonnées de contribuer à la dépolymérisation de substrats fraîchement ajoutés, même si leur activité est diminuée en raison de changements de conformation après liaison aux surfaces minérales (Kedi *et al.*, 2013). Par conséquent, la dépolymérisation de la FOM par des exoenzymes associées aux minéraux pourrait participer au PE, en libérant des monomères riches en énergie pour les micro-organismes qui décomposent la SOM (i.e. « nutrient-mining »). Il est intéressant de noter que les endoenzymes et les enzymes membranaires (ainsi que les chaînes respiratoires) peuvent également rejoindre ce pool enzymatique associé aux minéraux après la mort des cellules. En effet, le transfert d'électrons vers l'O<sub>2</sub> peut également être assuré par certaines particules du sol du fait de leur charge électrique (Maire *et al.*, 2013 ; Trevors *et al.*, 1982).

## 6. ACTEURS MICROBIENS DU PE

### Acteurs proposés dans la littérature

Les acteurs du PE ont été identifiés grâce aux développements méthodologiques en écologie moléculaire visant à caractériser les communautés microbiennes *in situ* (Kreuzer-Martin, 2007). En utilisant ces approches, diverses études ont lié certains mécanismes de génération de PE à des groupes taxonomiques bactériens ou fongiques spécifiques énumérés dans le *tableau 2*.

Le premier constat est que les taxons bactériens sont bien mieux documentés que les taxons fongiques. Les champignons peuvent avoir souffert de limitations méthodologiques plutôt que scientifiques, en particulier en ce qui concerne les techniques moléculaires. Alors qu'une section hyphale est à l'échelle microbienne, son volume de sol prospecté dépasse le mètre cube. Ainsi, les techniques moléculaires actuelles appliquées à des échantillons de sol de 0,25 à quelques grammes sont mieux adaptées à l'analyse de variations de populations microbiennes unicellulaires comme celles de taxons bactériens (Ranjard *et al.*, 2003). Pourtant, sur la base de la littérature disponible, on pense que les champignons saprotrophes ont un rôle prépondérant dans la génération de PE, en particulier dans le processus d'extraction de N. Leur physiologie mycélienne leur permet de co-métaboliser la FOM et la SOM très facilement. Ils semblent être aussi plus compétitifs que les bactéries pour la décomposition de la cellulose et en utilisent le C comme source d'énergie pour l'extraction de N. De plus, certains champignons ont de nombreuses capacités enzymatiques pour décomposer les composés récalcitrants (oxydases) et accéder à l'azote piégé (Fontaine *et al.*, 2011).

Notre deuxième constat est qu'il semble difficile d'associer certains taxons à un mécanisme de génération de PE spécifique lorsque l'on se contente d'examiner les premiers niveaux phylogénétiques comme les règnes ou les phyla. Les bactéries sont souvent grossièrement considérées comme des stratégies *r* et les champignons comme des stratégies *K*, mais la réalité est plus complexe (Ho *et al.*, 2017 ; Tardy *et al.*, 2015). Le *tableau 2* montre que bactéries comme champignons ont été associés à tous les différents mécanismes de génération de PE. Si on considère les différents phyla du règne bactérien, certains ont été associés dans la littérature à des stratégies de vie *r*- et *K*- ou oligotrophes/copiotrophes (Fierer *et al.* 2007). Cependant les phyla ne sont pas des groupes homogènes sur un plan fonctionnel. Il est donc nécessaire d'identifier les acteurs des différents processus à un niveau phylogénétique plus fin. Il arrive même qu'à un niveau très fin comme celui du genre on ait d'importantes différences fonctionnelles. C'est ce qu'on observe dans le *tableau 2* pour *Bacillus*, qui apparaît lié

**Tableau 2** : Liste des groupes taxonomiques bactériens et fongiques identifiés dans la littérature comme associés à la minéralisation de la FOM et/ou à l'un des principaux mécanismes de génération du PE : PE négatif ou PE positif (censés impliquer des acteurs à CUE élevée ou faible). Les mécanismes de génération du PE ont été colorés pour suivre un gradient proposé d'implication dans le devenir du C du sol : du gain (marron) à la perte de C (bleu). La minéralisation de la FOM n'a pas été considérée dans ce gradient et a été colorée en vert. Dans les cellules colorées, les noms correspondent à la FOM utilisée pour générer le PE dans les différentes publications.

**Table 2.** List of bacterial and fungal taxonomic groups identified in the literature as associated to FOM mineralization and/or to one of the main PE generation mechanisms: negative PE or positive PE (supposed to involve high CUE or low CUE actors). PE generation mechanisms have been colored to follow a proposed gradient of implication in the fate of soil C: from C gain (brown) to C loss (blue). FOM mineralization was not considered in this gradient and was colored in green. In the colored cells, names correspond to the specific FOM that generated PE in the different publications.

Affiliation phylogénétique	Règne	Phylum	Ordre	Famille	Genre	Minéralisation FOM	PE négatif	PE lié aux CUE élevées	PE lié aux CUE basses	Références	
Bactéries	Gram-									Hamer et al. 2009; Potthast et al. 2010; Blagodatskaya et al. 2014	
			G- (16:1w7c)					residus d'herbes	Urée, cellulose		Derrien et al. 2014
			G- (18:1w7c)						Glucose	Glucose	Derrien et al. 2014
			Proteobacteria				Résidus de luzerne				Pascault et al. 2013
			Proteobacteria			Non classé		Résidus de blé			Razanamalala et al. 2018a
			beta-Proteobacteria					Résidus de blé	Glucose, résidus de blé		Bernard et al. 2012; Razanamalala et al. 2018b; Fang et al. 2018
				Burkholderiales		Comamonadaceae	Variovorax	Résidus de blé		Résidus de blé	Bernard et al. 2007; 2009
							Famlibacter		Résidus de blé		Bernard et al. 2007
							Acidovorax			Résidus de blé	Bernard et al. 2009
							Aquabacterium		Résidus de blé	Résidus de blé	Bernard et al. 2007; 2009
						Oxalobacreaeae	Massilia	Résidus de blé			Bernard et al. 2007; Liu et al. 2021
							Janthinobacterium			Résidus de blé	Bernard et al. 2009
							Noviherbaspirillum			Résidus de blé	Liu et al. 2021
						Burkholderiaceae	Burkholderia	Glucose, résidus de blé			Arcand et al. 2017; Liu et al. 2021
							Ralstonia			Résidus de blé	Liu et al. 2021
							Methylobium			Résidus de blé	Bernard et al. 2009
		gamma-Proteobacteria				Résidus de blé		Glucose, résidus de blé	Razanamalala et al. 2018a, 2018b; Maron et al. 2018		
			Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	Pseudomonas	Résidus de blé			Bernard et al. 2007		
			Xantomonadales	Rhodanobacteraceae	Dyella			Résidus de blé	Liu et al. 2021		





soit à la première phase de décomposition de la paille de blé (Pascault *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2021) soit au « N-mining » induit par le glucose (Arcand *et al.*, 2017). En réalité, *Bacillus* regroupe à la fois de véritables espèces oligotrophes et d'autres vraiment copiotrophes (Morrissey *et al.*, 2017).

Certains phyla sont en fait peu décrits dans la littérature car ne regroupent que peu ou pas de représentants cultivables. C'est le cas du phylum des Gemmatimonadetes qui a été classé comme oligotrophe par certains auteurs (Pascault *et al.*, 2013; Maron *et al.*, 2018; Razanamalala *et al.*, 2018b) mais copiotrophe par d'autres (Yu *et al.*, 2020). Plus les représentants de ce phylum seront décrits, mieux les données écologiques futures seront interprétées. Complémentaires aux études sur des taxons microbiens isolés spécifiques, les études à grande échelle de la diversité microbienne du sol fournissent des informations précieuses pour conférer des attributs fonctionnels aux taxons microbiens (Karimi *et al.*, 2018).

Enfin, il est important de rappeler que les concepts *r* à *K* ou oligotrophes à copiotrophes font référence à des continuums, et les représentants sont souvent identifiés comparativement à d'autres taxons de la même étude. Cela montre également que de nombreux taxons peuvent également développer une certaine flexibilité physiologique en fonction (i) des conditions environnementales, et (ii) de la compétition ou de la complémentarité avec les autres taxons présents dans chaque assemblage, et participant à différents mécanismes de génération de PE selon les conditions locales (Bernard *et al.*, 2009).

### Une approche basée sur les traits fonctionnels

Proposer des taxons associés aux différents mécanismes de génération de PE nécessite de se concentrer directement sur les traits fonctionnels qui leurs sont liés. Les données extraites de l'application de techniques -omiques à des échantillons environnementaux ont fourni des informations précieuses sur les gènes et les enzymes associés à des taxons particuliers, et des progrès ont été réalisés dans le développement d'une approche basée sur les traits. Le développement récent de la culturomique pour l'étude des communautés du sol peut également représenter un atout important dans le futur pour alimenter cette approche en nouveaux traits (Sarhana *et al.*, 2019).

Les caractéristiques de CUE élevée et faible pendant les phases de croissance microbienne sont liées aux taux maximums de croissance de l'espèce (Fierer *et al.*, 2017). Les organismes présentant des CUE élevées ont également des forts taux de croissance maximum. Différents traits génomiques bactériens ont été proposés pour être liés aux taux maximums de croissance. Fondamentalement, les taux maximums de croissance les plus élevés devraient concorder avec un nombre élevé de copies de l'opéron ribosomique

(Klappenbach *et al.*, 2000), une petite taille du génome (Saifuddin *et al.*, 2019), la proximité de l'opéron ribosomique avec l'origine de réplication du chromosome (Vieira-Silva et Rocha, 2010) et un biais élevé d'usage du code (conférant une meilleure efficacité traductionnelle, Weissman *et al.*, 2021). Quelques exemples ont été proposés comme *Burkholderia* sp., *Flavobacterium* sp. et certaines espèces de *Bacillus* (Fierer *et al.*, 2017). La décomposition de polymères comme la cellulose et la chitine est une capacité très répandue et partagée par les espèces bactériennes et fongiques copiotrophes. Les taux maximums de croissance les plus élevés chez les espèces fongiques sont rencontrés chez certains champignons saprotrophes bien connus qui utilisent uniquement des sucres simples et produisent des spores lorsque le substrat est épuisé pour coloniser de nouveaux emplacements riches en ressources (Ho *et al.*, 2017). Ce sont des membres des genres suivants : *Acremonium*, *Alternaria*, *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Cephalotrichum*, *Mucor*, *Rhizopus* et *Thysanophora*. Ce sont donc tous ces organismes qui doivent être responsables des processus générateurs de PE par décomposition stœchiométrique, soit par leur capacité à décomposer les polymères facilement décomposables, soit en profitant des produits de cette décomposition à faible coût.

A l'inverse, on serait tenté d'associer les bactéries à CUE faible, impliquées dans le PE par « N mining », aux traits génomiques opposés à ceux précédemment énoncés. Toutefois, ce n'est pas si simple. En effet, certaines espèces bactériennes ont également évolué pour s'adapter à l'oligotrophie en adoptant une petite taille (afin de diminuer le ratio surface/volume), une capacité d'assimilation élevée des substrats simples. Mais elles ne produisent pas d'enzymes de dépolymérisation car le maintien de ces gènes est coûteux (Lynch et Marinov, 2015). Par conséquent, les espèces impliquées dans le PE par « nutrient mining » devraient d'abord partager une grande diversité de gènes codant pour des systèmes d'acquisition de substrats peu accessibles. Par exemple, certains champignons saprotrophes (familles de la pourriture blanche et brune) produisent des lignine-peroxydases, des manganèse-peroxydases à noyau hème, des peroxydases polyvalentes et des laccases multi-dépendantes du cuivre pour décomposer la lignine et libérer les protéines piégées. Certaines espèces bactériennes – *Nocardia* sp., *Streptomyces viridosporum* et autres sp., *Amycolatopsis* sp., *Xanthomonas* sp., *Rhodococcus jostii*, *Novosphingobium* sp. et *Sphingomonas* sp. – peuvent également décomposer la lignine mais *via* uniquement des manganèse-peroxydases à noyau hème, et certaines d'entre elles avec un niveau d'activité similaire à celui des champignons (Brown et Chang, 2014). Comme tous ces genres bactériens ont entre 2 et 6 copies de l'opéron ribosomique dans leurs génomes (<https://rrndb.umms.med.umich.edu>), ils ne peuvent pas être considérés comme de véritables espèces oligotrophes, mais plutôt comme des

espèces mésotrophes capables d'adapter leur CUE à la qualité des substrats qu'ils décomposent.

Aucune étude n'a encore proposé d'acteurs microbiens pour le « abiotically-mediated PE », mais sur la base de la section 4, nous pouvons indiquer quelques directions pour des investigations futures. Fondamentalement, les espèces bactériennes et fongiques capables d'altérer les minéraux en produisant des ligands ou des agents chélatants pourraient être de bons candidats. Parmi les bactéries, un potentiel élevé d'altération minérale a été observé pour *Arthrobacter*, *Janthinobacterium*, *Leifsonia*, *Polaromonas* et *Burkholderia* (voir Uroz *et al.*, 2015 pour une revue sur le sujet). Comme le phosphore et la matière organique sont en compétition pour les sites de sorption sur les minéraux (Spohn *et al.*, 2022), les bactéries solubilisatrices de phosphore pourraient également avoir un effet sur la sorption de la SOM. *Bacillus subtilis* peut également désorber le P de la gibbsite par adhésion des cellules elles-mêmes sur les minéraux (Hong *et al.*, 2016).

## 7. COMMENT INTRODUIRE LE PE DANS LES MODÈLES ?

Le PE est difficile à modéliser, comme tout autre phénomène observé mais pas entièrement compris. Pour développer un modèle mécaniste, nous avons besoin d'équations décrivant le phénomène. Et la toute première étape est évidemment une compréhension approfondie des observations. Avec le PE, la situation est en quelque sorte légèrement inconfortable pour les modélisateurs car le débat sur ses déterminants est toujours en cours (Bastida *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2014). Néanmoins, l'ubiquité du PE et son importance potentielle dans les bilans du C du sol dans un contexte de changement climatique (van Groenigen *et al.*, 2014; Terrer *et al.*, 2021) incitent les modélisateurs à l'inclure dans leurs modèles. Inclure le PE dans les modèles répond à 2 objectifs, à savoir (i) comprendre le phénomène et (ii) le quantifier car les observations ont montré qu'il joue un rôle majeur dans le bilan de C des écosystèmes. Ces deux objectifs peuvent être considérés comme indépendants ou liés selon les auteurs (Blagodatsky *et al.*, 2010; Guenet *et al.*, 2018; Neill et Gignoux, 2006; Perveen *et al.*, 2014). Ces catégories sont souvent associées à différentes échelles spatio-temporelles (Figure 5) : la plupart des modèles qui visent à comprendre le PE concerne de petites échelles et de courtes périodes de temps, tandis que les modèles visant à quantifier l'importance de l'amorçage sur le bilan du C du sol sont développés à de plus grandes échelles, et sur des périodes plus longues.

Le PE étant défini comme un changement du taux de minéralisation du C du sol induit par les ajouts de FOM (Kuzyakov *et al.*, 2000), on peut considérer que les modèles classiques décrivant la minéralisation de la SOM en utilisant

une cinétique de premier ordre - par exemple, CENTURY ou RothC (Coleman *et al.*, 1997; Parton *et al.*, 1987) – incluent implicitement le PE dans les valeurs de leurs paramètres de décomposition. Néanmoins, cette approche implique l'hypothèse que l'importance relative du PE est fixe dans l'espace et dans le temps, et donc que la structure de la communauté microbienne, sa biomasse et finalement son activité sont stables également. Cette hypothèse n'est pas vérifiée dans un contexte de changement global (climat, augmentation du CO<sub>2</sub> + changement d'occupation des sols) (Carney *et al.*, 2007), et le PE jouera un rôle majeur sur les futurs bilans de C (Hungate *et al.*, 2009; Terrer *et al.*, 2021). Par conséquent, il est nécessaire de comprendre et de quantifier le PE pour le représenter dans des modèles au lieu de simplement le considérer implicitement.

Pour représenter le PE suivant la définition classique, les compartiments de C organique frais (COF) et de C organique du sol (COS) doivent interagir directement ou indirectement. Cela peut se faire directement et très simplement en mettant en œuvre des modificateurs de taux de COS en fonction du COF (Guenet *et al.*, 2013) ou en modifiant la CUE du COS en fonction de la disponibilité du COF sans modifier le taux de décomposition (Zhang *et al.*, 2018). Le PE peut également être représenté par des modèles qui prennent en compte des mécanismes microbiens explicites, l'effet du COF sur le COS étant pris en compte à travers la biomasse microbienne (Fontaine et Barot, 2005; Huang *et al.*, 2018; Perveen *et al.*, 2014; Wieder *et al.*, 2015). Ces différents points de vue sur la représentation du PE dans les modèles ne doivent pas être considérés comme contradictoires ou opposés, mais complémentaires. Il serait irréaliste de considérer qu'une représentation complète du PE sera bientôt incluse dans des modèles à grande échelle comme les modèles du système Terre utilisés pour prédire le changement climatique (Eyring *et al.*, 2016); des approches simples et semi-empiriques sont nécessaires. Cependant, il serait également tout à fait irréaliste de croire que les approches semi-empiriques aideront à développer une compréhension approfondie du PE. À notre avis, la principale difficulté dans les deux cas est liée aux paramètres utilisés dans l'équation. La complexité croissante des modèles est le plus souvent associée à un nombre accru de paramètres et à des réponses linéaires réduites des modèles (Huang *et al.*, 2021). Par conséquent, plus un modèle est complexe, plus le nombre de trajectoires possibles du modèle est élevé. Pour éviter des comportements de modèle irréalistes, il est primordial de contraindre les paramètres du modèle à l'aide d'observations. Des modèles complexes associés à de courtes périodes et à de petites échelles peuvent être contraints par des observations provenant d'incubations de sol en laboratoire dans des conditions contrôlées (Neill et Guenet, 2010). Néanmoins, appliquer des modèles complexes et trouver des valeurs de paramètres appropriées pour

**Figure 5** : Contraintes sur les modèles du PE. Le niveau de détail des mécanismes modélisés dépend généralement de l'échelle considérée avec des modèles plus mécanistes à petite échelle et des modèles plus empiriques à grande échelle. Les objectifs dépendent aussi de l'échelle, les modèles développés à petite échelle visent généralement à comprendre le PE alors que les modèles développés à plus grande échelle visent à quantifier ses impacts. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 5**: Constraints on priming effect models. The level of detail in modeled mechanisms generally depends on the scale considered with more mechanistic models at small scales and more empirical models at large scales. The objectives also depend on the scale, models developed at small scales generally aim at understanding the priming effect whereas models developed at larger scales aim at quantifying its impacts. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



différents types de sols, climats, couvertures végétales, etc. constitue un défi important qui nécessite un grand ensemble de données d'incubations de sol comme celles récemment publiées par Bastida *et al.* (2019). Même si de tels ensembles de données d'incubations de sol sont maintenant publiés dans des études uniques ou dans des méta-analyses (Luo *et al.*, 2016), les incubations en laboratoire sont toujours effectuées dans des environnements contrôlés, et transférer les paramètres obtenus à cette petite échelle à l'écosystème ou même au niveau mondial n'est pas simple. À la fin du processus de paramétrisation, le changement d'échelle peut augmenter les incertitudes de prédiction du modèle par rapport aux modèles moins mécanistes, car les incertitudes associées à l'estimation des paramètres et à la mise à l'échelle sont importantes. Les approches semi-empiriques avec un nombre limité de paramètres sont intermédiaires et permettent

d'introduire explicitement le PE et d'étudier son effet à plus grande échelle (Guenet *et al.*, 2016; Perveen *et al.*, 2014; Sulman *et al.*, 2014). Ces modèles ne capturent pas toute la complexité de la réponse du PE, mais ils sont suffisamment robustes pour en estimer l'importance sur le bilan du C du sol à grande échelle.

Différents modèles peuvent impliquer des approches différentes, tout aussi précises ou tout aussi incertaines. Il reste donc des incertitudes quant à notre niveau de compréhension de nos capacités de prédiction. Pour résoudre ce problème, une approche prometteuse consiste à travailler en étroite collaboration avec les expérimentateurs pour mettre en place des essais visant à mieux comprendre le PE, développer les équations associées et estimer les paramètres. Les modèles peuvent également être comparés entre eux. Cette approche a été fructueuse dans de nombreux domaines tels

que les sciences du climat (IPPC, 2013), la biogéochimie appliquée à grande échelle (Arora *et al.*, 2013; Ito *et al.*, 2020) et la dynamique du C organique du sol (Farina *et al.*, 2021). Par conséquent, l'utilisation d'exercices d'inter-comparaison de modèles est une alternative intéressante pour fournir des estimations robustes à court terme. Ceci est particulièrement important lorsque de telles estimations sont des informations clés pour les parties prenantes et les décideurs politiques. Les sols sont considérés comme des acteurs clés de la production alimentaire et énergétique, de l'atténuation du changement climatique et *in fine* du bien-être humain (Chabbi *et al.*, 2017; Minasny *et al.*, 2017; Paustian *et al.*, 2016); il s'ensuit que des estimations robustes des pédologues sont attendues dans un avenir proche (Shukla *et al.*, 2019).

Une autre difficulté à inclure le PE dans des modèles à grande échelle représentant la croissance et la phénologie des plantes, les cycles de l'eau et les flux d'énergie (Cramer *et al.*, 2001; Sitch *et al.*, 2003) est liée aux rétroactions entre toutes les sections du modèle (Goll *et al.*, 2014; Zaehle *et al.*, 2010; Zhu *et al.*, 2019). Une piste de recherche prometteuse visant à incorporer des modèles complexes avec des rétroactions réduites, mais pas encore implémentées en science du sol à notre connaissance, est l'utilisation d'un émulateur de modèle. L'idée de base est de développer des modèles mécanistiques complexes puis de les exécuter sur un certain nombre de situations contrastées (conditions pédoclimatiques et/ou couvert végétal par exemple) en mode autonome (Fer *et al.*, 2018). La deuxième étape est le développement d'un modèle statistique capable de reproduire le comportement du mécanisme complexe sans considérer toute sa complexité. Un tel modèle statistique pourrait être implémenté dans un modèle à grande échelle pour aider les modèles à grande échelle à considérer le PE basé sur une approche mécaniste complexe. Représenter le PE dans les modèles reste un défi avec une grande diversité d'approches qui doivent être considérées comme complémentaires et capables d'aborder des situations très différentes, depuis la compréhension approfondie du PE à petite échelle jusqu'à l'évaluation de son importance sur le budget global du C.

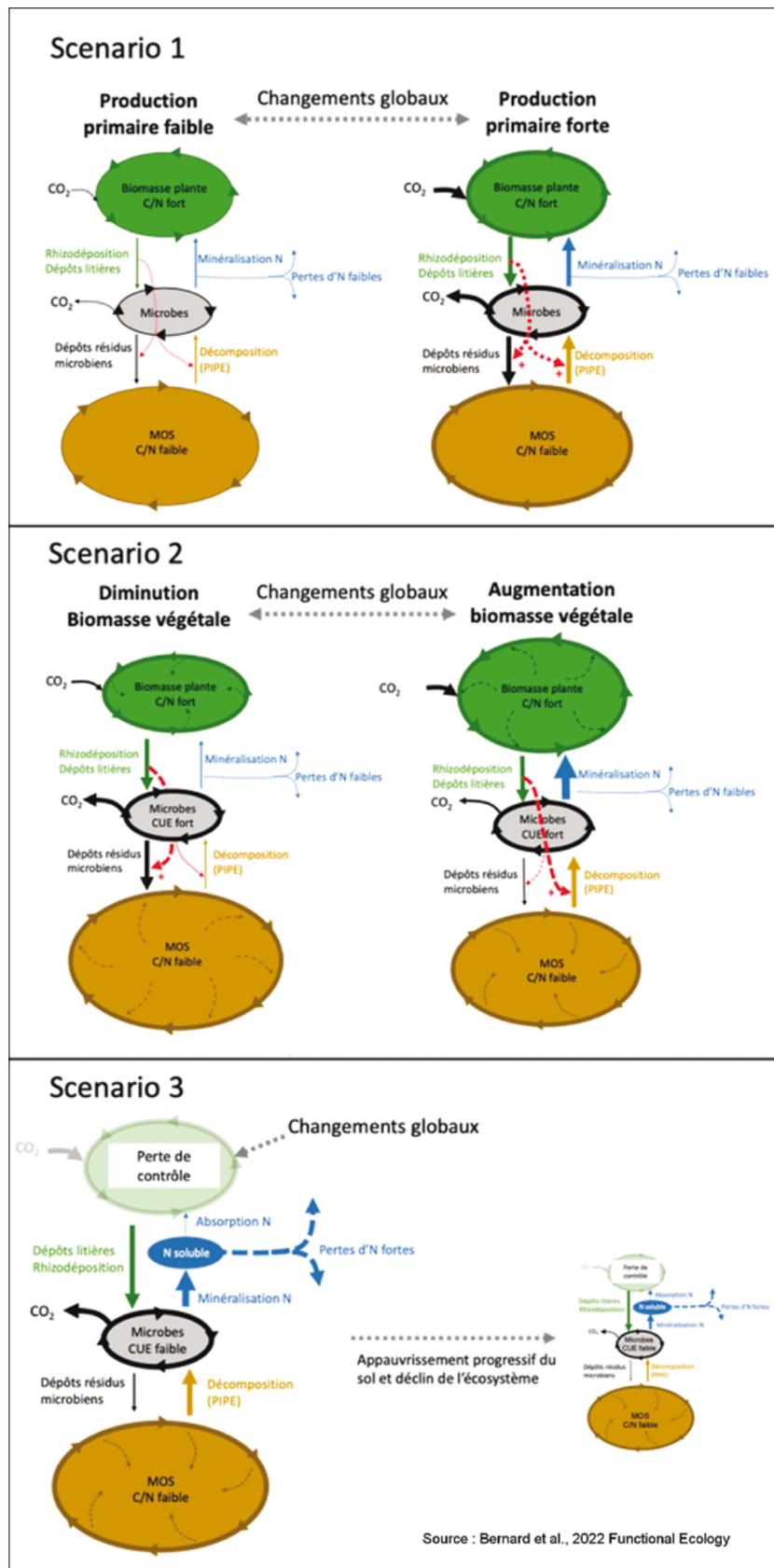
## 8. CONSÉQUENCES DU PE SUR LES SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES EN CONDITIONS DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Les plantes peuvent induire des changements massifs dans les taux de décomposition des SOM, allant d'une réduction de 50 % à une augmentation de 280 % (Cheng *et al.*, 2014; Huo *et al.*, 2017). Ce PE est souvent appelé PE rhizosphérique car il implique des processus de la rhizosphère tels que la rhizodéposition, l'absorption des nutriments par les racines et les cycles de séchage-réhumectation intensifiés par l'eau et la rupture des agrégats de sol (Dijkstra *et al.*, 2021). Néanmoins, d'autres processus comme les apports de litière en surface sont également impliqués, de sorte que nous préférons le terme « PE Induit par les Plantes » (PIPE en anglais). La plupart, sinon tous les services écosystémiques et les disservices liés à la dynamique des SOM sont impactés par le PIPE. Par exemple, il a été suggéré que le PIPE intensifie les disservices tels que la perte de C du sol (Carney *et al.*, 2007; Henneron *et al.*, 2020a) et le lessivage des nitrates (Liu *et al.*, 2008), ainsi que des services tels que l'approvisionnement des plantes en nutriments solubles, soutenant une plus grande production végétale et une plus grande fixation de CO<sub>2</sub> (Henneron *et al.*, 2020a, 2020b).

Comprendre la réponse du PIPE et de la dynamique des SOM aux changements environnementaux mondiaux actuels (Changements globaux; augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, réchauffement climatique et changements d'utilisation des terres) est crucial pour prévoir de quels (dis)services les populations humaines disposeront dans les décades à venir. La tâche semble très complexe car le changement global peut agir sur les processus du PE de plusieurs manières. Par exemple, le réchauffement climatique peut avoir un impact sur l'intensité du PIPE par ses effets sur l'activité enzymatique du sol et les populations microbiennes, mais aussi sur les communautés végétales, qui à leur tour vont déterminer la quantité et la qualité du C végétal apporté au sol. Cette complexité est augmentée par le fait que d'autres processus que le PIPE contrôlent la dynamique de la SOM (par exemple, les processus de formation de la SOM) lesquelles ont leur propre réponse aux changements globaux. Nous proposons un cadre qui réduit cette complexité à trois scénarios décrivant l'effet des changements globaux sur le PIPE, la dynamique des SOM et quatre (dis)services écosystémiques (*Figure 6*). Ce cadre est basé sur les hypothèses selon lesquelles (i) les plantes exercent un certain niveau de contrôle sur la dynamique des SOM, notamment pour répondre à leurs besoins en nutriments solubles, et (ii) les changements globaux peuvent dégrader le niveau de contrôle.

**Figure 6** : Les trois principaux scénarios décrivant l'effet du changement global sur le PE induit par les plantes (PIPE), la dynamique de la matière organique du sol (SOM) et quatre (dis)services écosystémiques associés (production végétale, stockage du carbone du sol, stockage de l'écosystème, lessivage). N = nutriment. Les deux premiers scénarios considèrent que les plantes maintiennent leur contrôle sur la dynamique de la SOM et l'apport microbien en nutriments solubles tandis que le dernier scénario considère que le contrôle des plantes est dégradé par le changement global. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 6:** Global Change effect on PIPE: The three main scenarios describing the effect of global change on the plant-induced priming effect (PIPE), soil organic matter (SOM) dynamics and four related ecosystem (dis)services (plant production, soil carbon storage, ecosystem carbon storage, nutrient leaching). N = nutrient. The two first scenarios consider that plants maintain their control on SOM dynamics and microbial supply of soluble nutrients while the last scenario considers that plant control is degraded by global change. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



Il est de plus en plus reconnu que les plantes peuvent moduler la dynamique de la SOM à travers le PIPE pour ajuster à leurs besoins l'apport en nutriments solubles provenant des microorganismes. Dans une expérience comparant 12 espèces de plantes de prairie sur un même sol, les taux de minéralisation de la SOM ont été ajustés à la demande de chaque espèce (Henneron *et al.*, 2020b). Il a été observé, dans de nombreux contextes différents, qu'une augmentation de CO<sub>2</sub> entraînait une augmentation de la photosynthèse des plantes et donc des besoins en nutriments mais également une augmentation du PIPE, de la minéralisation de l'azote organique du sol et de l'absorption d'azote par les plantes (de Graaff *et al.*, 2009; Kuzyakov, 2019). En revanche, une diminution de la photosynthèse des plantes (donc de la demande des plantes) en réponse à l'ombrage ou à une coupe des plantes induit une réduction du PIPE et de la minéralisation de la SOM (Shahzad *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2019). Dans les écosystèmes tempérés, le rapport minéralisation/immobilisation évolue au cours de la saison en fonction de la demande des plantes; l'immobilisation domine en hiver (faible demande), tandis que la minéralisation domine au printemps (forte demande) (Bardgett *et al.*, 2005; Yokobe *et al.*, 2018). Les plantes contrôlent le stockage et la libération de C et de nutriments de la SOM *via* leurs apports de C et leur absorption de nutriments solubles, ce qui modifie l'activité des microbes à CUE élevée et à faible CUE (Figure 7). Sur la base de ces connaissances, nous proposons trois scénarios de réponse de l'écosystème aux changements globaux (Figure 6). Ces scénarios doivent être considérés comme des tentatives pour résumer les connaissances actuelles, pour faciliter l'inclusion du PE dans les modèles et identifier les priorités pour des investigations plus poussées sur les effets des changements globaux sur le C de l'écosystème et les cycles des nutriments.

#### **Scénario 1 : Le contrôle par les plantes est maintenu.**

Le changement global affecte la production végétale (Figure 6). Les effets du changement global sur les systèmes sol-plante sont modérés dans la mesure où les plantes conservent leur capacité à ajuster la dynamique de la SOM à leurs besoins en nutriments. Par conséquent, la réponse de l'écosystème au changement global est déterminée par la réponse de la plante. Plus précisément, la production végétale est modifiée, tandis que la biomasse végétale reste inchangée. Par exemple, dans les prairies sous forte teneur en CO<sub>2</sub>, la production primaire est fortement stimulée mais les quantités de C et de nutriments stockés dans la biomasse végétale changent à peine (Terrer *et al.*, 2021) en raison de la faible capacité de stockage des plantes herbacées (par rapport aux arbres) et le pâturage continu. Notre scénario suggère que le changement dans la production primaire modifie le turnover et non le stock de la SOM. On s'attend à ce que la demande plus élevée (ou plus

faible) en éléments nutritifs des plantes augmente (ou diminue) la minéralisation des SOM *via* le PIPE. Cependant, une quantité équivalente de nutriments organiques devrait retourner dans le sol par la chute de litière et la rhizodéposition si aucune biomasse n'est exportée; cela reconstitue le stock de SOM pendant les périodes de faible demande des plantes (Figure 7). En résumé, les stocks de C du sol et de l'écosystème ainsi que les pertes de nutriments restent inchangés, tandis que la production végétale est modifiée.

#### **Scénario 2 : Le contrôle par les plantes est maintenu.**

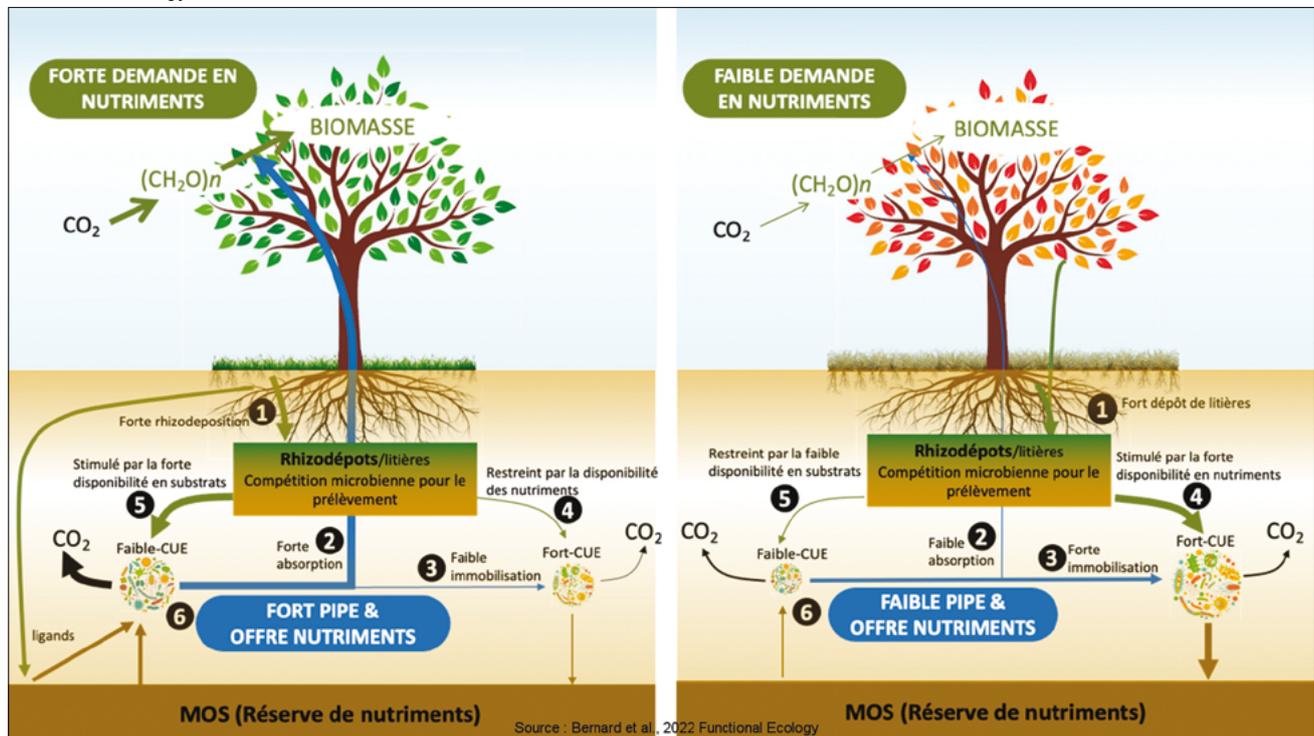
La seule différence avec le scénario 1 est que le changement global affecte également la biomasse végétale pérenne (Figure 6), comme dans les forêts soumises à un CO<sub>2</sub> élevé ou à un réchauffement modéré (+ 1 ou 2 °C) où la production primaire et la biomasse des arbres augmentent souvent simultanément (Melillo *et al.*, 2002; Terrer *et al.*, 2021). L'augmentation ou la diminution de la biomasse végétale induit un changement parallèle et opposé dans le stock de SOM (une diminution ou une augmentation, respectivement). Étant donné que les plantes pilotent la dynamique de la SOM *via* le PIPE en fonction de leur demande en nutriments, la SOM se comporte comme une source ou un puits de nutriments selon que la biomasse végétale accumule ou perd des nutriments. Cette redistribution des nutriments entre la biomasse végétale et la SOM affecte le stock de C de l'écosystème puisque ces deux compartiments ont des ratios carbone:nutriments différents (par exemple, la redistribution des nutriments vers la biomasse végétale augmente le C de l'écosystème). En résumé, la production végétale, le stock de C du sol et l'écosystème sont modifiés, tandis que les pertes en nutriments restent inchangées.

#### **Scénario 3 : Le changement global dégrade le contrôle de la plante sur la dynamique des SOM.**

Ce scénario considère les impacts plus extrêmes des changements globaux sur les systèmes sol-plante conduisant à une dégradation partielle ou totale du contrôle de la dynamique de la SOM par les plantes (Figure 6). Par exemple, des événements climatiques extrêmes tels que des sécheresses ou des vagues de chaleur peuvent bloquer l'absorption des nutriments par les plantes tandis que les microbes du sol continuent de minéraliser la SOM et de libérer l'azote soluble qui s'accumule dans les sols (Deng *et al.*, 2021). La dégradation du contrôle des plantes sur la dynamique de la SOM *via* le PIPE conduit à des périodes d'excès de nutriments solubles à court terme; ces nutriments en excès augmentent la perte de nutriments et la pollution de l'environnement, et les périodes de carence en nutriments limitent la production végétale. À long terme, l'augmentation des pertes en nutriments contribue à l'appauvrissement progressif des sols et au déclin de l'écosystème (perte de

**Figure 7 :** Contrôle des plantes sur la dynamique de la SOM : mécanismes par lesquels les plantes peuvent moduler la dynamique de la SOM afin d'ajuster l'apport microbien de nutriments solubles à la demande des plantes. La demande en nutriments des plantes correspond à la quantité de nutriments nécessaire pour convertir les glucides produits par la photosynthèse en biomasse végétale. L'apport en nutriments correspond à la libération de nutriments solubles par la communauté microbienne à faible CUE qui est stimulée par les apports de carbone végétal (PE induit par la plante, PIPE). La plante fournit également du C à la communauté microbienne à CUE élevée qui construit la SOM (stockage des nutriments et du carbone) lorsque la demande en nutriments des plantes est faible ou inexistante. L'abondance relative et l'activité des communautés à faible CUE et à forte CUE sont déterminées par l'absorption par les plantes de nutriments solubles et d'apports en C (quantité et qualité). Les chiffres indiquent la chronologie des événements. Source : Bernard et al., 2022 Functional Ecology.

**Figure 7:** Plant control on SOM dynamics: Mechanisms by which plants can modulate soil organic matter (SOM) dynamics in order to adjust the microbial supply of soluble nutrients to plant demand. The plant nutrient demand corresponds to the amount of nutrients needed to convert the carbohydrates produced by photosynthesis into biomass. The nutrient supply corresponds to the release of soluble nutrients by the low-CUE microbial community that is stimulated by plant carbon inputs (plant-induced priming effect, PIPE). Plant C inputs also supply the high-CUE microbial community that builds SOM (storing nutrients and carbon) when plant nutrient demand is low or inexistent. The relative abundance and activity of low-CUE and high-CUE communities is driven by plant uptake of soluble nutrients and carbon inputs (quantity & quality). The numbers indicate the chronology of events. Source: Bernard et al., 2022 Functional Ecology.



biomasse végétale et de production, baisse du stock de C de l'écosystème).

Plusieurs études expérimentales appuient nos scénarios. L'apport plus élevé de C végétal dans le sol en réponse à une augmentation du  $\text{CO}_2$  intensifie le PIPE et le renouvellement des SOM (scénario 1) (Kuzayakov, 2019; Perveen et al., 2014). De plus, une méta-analyse récente (Terrer et al., 2021) a montré que l'effet d'un  $\text{CO}_2$  élevé sur les stocks de C organique des sols était mieux expliqué par une relation négative avec la biomasse végétale (scénario 2) : lorsque la biomasse végétale est fortement stimulée par un  $\text{CO}_2$  élevé, le stockage du C

organique des sols diminue ; à l'inverse, lorsque la biomasse diminue, le stockage du COS augmente.

En résumé, le changement global peut avoir un impact profond sur le PIPE, avec des conséquences allant d'un changement de la production végétale au déclin progressif des écosystèmes et de leurs services. Les conséquences qu'il entraîne sur les services écosystémiques dépendent principalement de la capacité des plantes à continuer à piloter la dynamique de la MOS via le PIPE.

## 9. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Après 50 ans de recherche sur le PE, la façon dont il réagira au changement climatique et impactera le flux de C dans l'atmosphère n'est toujours pas claire. La recherche s'est fortement intensifiée ces dix dernières années mais une forte coordination internationale mondiale fait encore défaut. Le PE est généré par de multiples mécanismes, mais de nombreuses études continuent de se concentrer sur le flux global sans tenir compte des processus sous-jacents. Ces processus ont été proposés tout au long de la littérature, suivant une nomenclature contextuelle, et introduisant ainsi quelques confusions dans les travaux suivants. De plus, alors que les moteurs environnementaux de ces mécanismes sont à peu près connus, leurs sorties respectives sur le cycle C méritent d'être étudiées plus en profondeur. Nous avons proposé une classification des différents mécanismes selon leur impact putatif sur le bilan de C du sol entre séquestration et minéralisation. Cette classification a été basée sur deux facteurs qui doivent être pris en compte : le turnover du compartiment organique ciblé et la CUE des populations microbiennes respirant le C surminéralisé. Des études futures doivent vérifier ces hypothèses comme certains pools de SOM, en particulier le MAOM, devraient probablement être caractérisés par une gamme de turnover plus large qu'on ne le pensait auparavant, en fonction du modèle d'association organo-minérale et des liaisons chimiques impliquées. Alors que de vastes études métagénomiques et culturomiques continueront d'accroître nos connaissances sur les attributs fonctionnels des populations microbiennes peu décrites, la CUE des populations respirant le C surminéralisé ne peut pas être extrapolée à partir de la seule identité des taxons actuels. En effet, de nombreux acteurs clés sont caractérisés par une grande flexibilité physiologique, ajustant leur CUE et pilotant différents mécanismes de génération de PE en fonction des conditions environnementales. Accroître nos connaissances sur les flux de C entraînés par les différents mécanismes de PE aidera à introduire le PE dans les modèles dynamiques SOM, prédisant ainsi son comportement en réponse au changement climatique. Mais nous sommes convaincus que le PE ne réagira pas directement au changement climatique, mais il sera plus probablement impacté par la réponse des plantes, qui sont les principaux producteurs de matière organique fraîche, générant du PE sur la SOM. Par conséquent, l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO<sub>2</sub> et les besoins concomitants en nutriments des plantes doivent également être pris en compte dans les scénarios de réponse du PE au changement climatique.

## REMERCIEMENTS

Nous voudrions remercier Damien Alline (IRD, *Direction du développement des usages numériques innovants – DDUNI, Service Etude et Développement des Projets Innovants – SEDPI*) pour son aide dans l'utilisation de la plateforme IRD de fouille de texte Cogito express. Nous remercions également WILEY pour nous avoir autorisés (sous la licence 5275250115783) à publier cette version française et plus complète de l'article : Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>.

## BIBLIOGRAPHIE

- Allison S.D., 2005 - Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecol. Lett.*, 8(6), pp. 626-635. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00756.x>
- Allison S.D., Chacon S.S., German D.P., 2014 - Substrate concentration constraints on microbial decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 79, pp. 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.021>
- Allison S.D., Weintraub M.N., Gartner T.B., Waldrop M.P., 2010 - Evolutionary-economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function. In *Soil enzymology* (pp. 229-243 - Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_12)
- Arcand M.M., Levy-Booth D.J., Helgason B.L., 2017 - Resource Legacies of Organic and Conventional Management Differentiate Soil Microbial Carbon Use. *Front. Microbiol.*, 8, p. 2293. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02293>
- Arora V.K., Boer G.J., Friedlingstein P., Eby M., Jones C.D., Christian J.R., Bonan G., Bopp L., Brovkin V., Cadule P., Hajima T., Ilyina T., Lindsay K., Tjiputra J.F., Wu T., 2013 - Carbon-concentration and carbon-climate feedbacks in CMIP5 earth system models. *J. Clim.*, 26, pp. 5289-5314. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00494.1>
- Baldrian P., 2006 - Fungal laccases—occurrence and properties. *FEMS Microbiol. Rev.*, 30, pp. 215-242. <https://doi.org/10.1111/j.1574-4976.2005.00010.x>
- Bardgett R., Bowman W., Kaufmann R., Schmidt S., 2005 - A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 20, pp. 634-641. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.005>
- Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S., 2020 - Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosci.*, 17, pp. 5223-5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
- Bastida F., García C., Fierer N., Eldridge D.J., Bowker M.A., Abades S., Alfaro F.D., Berhe A.A., Cutler N.A., Gallardo A., García-Velázquez L., Hart S.C., Hayes P.E., Hernández T., Hseu Z. Y., Jehmlich N., Kirchmair M., Lambers H., Neuhauser S., Peña-Ramírez V.M., Pérez C.A., Reed S.C., Santos F., Siebe C., Sullivan B.W., Trivedi P., Vera A., Williams M.A., Moreno J.L., Delgado-Baquerizo M., 2019 - Global ecological predictors of the soil priming effect. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11472-7>
- Bengtsson M.M., Attermeyer K., Catalán N., 2018 - Interactive effects on organic matter processing from soils to the ocean: are priming effects relevant in aquatic ecosystems? *Hydrobiologia*, 822, pp. 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3672-2>

- Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Marsden C., Maron P.-A., 2022 - Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 00, 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>.
- 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., Blanchart E., 2012 - Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *ISME J.*, 6, pp. 213–222. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.87>
- Bernard L., Maron P.A., Mougé C., Nowak V., Lévêque J., Marol C., Balesdent J., Gibiat F., Ranjard L., 2009 - Contamination of Soil by Copper Affects the Dynamics, Diversity, and Activity of Soil Bacterial Communities Involved in Wheat Decomposition and Carbon Storage. *Appl. Environ. Microbiol.*, 75, pp. 7565–7569. <https://doi.org/10.1128/AEM.00616-09>
- Bernard L., Mougé C., Maron P.A., Nowak V., Lévêque J., Henault C., Haichar F.Z., Berge O., Marol C., Balesdent J., Gibiat F., Lemanceau P., Ranjard L., 2007 - Dynamics and identification of soil microbial populations actively assimilating carbon from <sup>13</sup>C-labelled wheat residue as estimated by DNA- and RNA-SIP techniques. *Environ. Microbiol.*, 9, pp. 752–764. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01197.x>
- Bingeman C.W., Warner J.E., Martin W.P., 1953 - The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Sci. Soc. Am., Proceedings*, 34, pp. 17–20. <https://doi.org/10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x>
- Blagodatsky S., Blagodatskaya E., Yuyukina T., Kuzyakov Y., 2010 - Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1275–1283. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.005>
- Blagodatskaya E., Khomyakov N., Myachina O., Bogomolova I., Blagodatsky S., Kuzyakov Y., 2014 - Microbial interactions affect sources of priming induced by cellulose. *Soil Biol. Biochem.*, 74, pp. 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.02.017>
- Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., 2008 - Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biol. Fertil. Soils*, 45, pp. 115–131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
- Bonneville S., Morgan D.J., Schmalenberger A., Bray A., Brown A., Banwart S.A., Benning L.G., 2011 - Tree-mycorrhiza symbiosis accelerate mineral weathering: Evidences from nanometer-scale elemental fluxes at the hypha-mineral interface. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 75, pp. 6988–7005. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.08.041>
- Bouchez T., Bliex A.L., Dequiedt S., Domaizon I., Dufresne A., Ferreira S., Godon J.J., Hellal J., Joulain C., Quaiser A., Martin-Laurent F., Mauffret A., Monier J.M., Peyret P., Schmitt-Koplin P., Sibourg O., D'iron E., Bispo A., Deportes I., Grand C., Cuny P., Maron P.A., Ranjard L., 2016 - Molecular microbiology methods for environmental diagnosis. *Environ. Chem. Lett.*, 14, pp. 423–441. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0581-3>
- Bradford M.A., Fierer N., Reynolds J.F., 2008 - Soil Carbon Stocks in Experimental Mesocosms Are Dependent on the Rate of Labile Carbon, Nitrogen and Phosphorus Inputs to Soils. *Fun. Ecol.*, 22(6), pp. 964–974. <http://www.jstor.org/stable/40205474>
- Brown M.E., Chang M.C.Y., 2014 - Exploring bacterial lignin degradation. *Curr. Opin. Chem. Biol.*, 19, pp. 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.11.015>
- Burns R.G., DeForest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D., Weintraub N.M., Zoppini A., 2013 - Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biol. Biochem.*, 58, pp. 216–234. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
- Carney K.M., Hungate B.A., Drake B.G., Megonigal J.P., 2007 - Altered soil microbial community at elevated CO<sub>2</sub> leads to loss of soil carbon. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104, p. 4990. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610045104>
- Chabbi A., Lehmann J., Ciais P., Loescher H.W., Cotrufo M.F., Don A., SanClements M., Schipper L., Six J., Smith P., Rumpel C., 2017 - Aligning agriculture and climate policy. *Nat. Clim. Change*, 7, pp. 307–309. <https://doi.org/10.1038/nclimate3286>
- Chen L., Liu L., Qin S., Yang G., Fang K., Zhu B., Kuzyakov Y., Chen P., Xu Y., Yang Y., 2019 - Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13119-z>
- Chen R., Senbayram M., Blagodatsky S., Myachina O., Dittert K., Lin X., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., 2014 - Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biol.*, 20, pp. 2356–2367. <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
- Cheng W.X., 1999 - Rhizosphere feedbacks in elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiol.*, 19, pp. 313–320. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.4-5.313>
- Cheng W., Parton W.J., Gonzalez-Meler M.A., Phillips R., Asao S., McNickle G.G., Brzostek E., Jastrow J.D., 2014 - Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming. *New Phytol.*, 201, pp. 31–44. <https://doi.org/10.1111/nph.12440>
- Clarholm M., Skjellberg U., 2013 - Translocation of metals by trees and fungi regulates pH, soil organic matter turnover and nitrogen availability in acidic forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 63, 142–153. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.019>
- Clarholm M., Skjellberg U., Rosling A., 2015 - Organic acid induced release of nutrients from metal-stabilized soil organic matter – The unbutton model. *Soil Biol. Biochem.*, 84, pp. 168–176. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.019>
- Cleveland C.C., Liptzin D., 2007 - C: N: P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass?. *Biogeochemistry*, 85(3), 235–252. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0>
- Coleman K., Jenkinson D.S., Crocker G.J., Grace P.R., Klir J., Körschens M., Poulton P.R., Richter D.D., 1997 - Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using RothC-26.3. *Geoderma*, 81, pp. 29–44. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00079-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00079-7)
- Cotrufo M.F., Ranalli M.G., Haddix M.L., Six J., Lugato E., 2019 - Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nat. Geosci.*, 12, pp. 989–994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I.A.N., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A., Young-Molling C., 2001 - Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biol.*, 7, pp. 357–373. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00383.x>
- Cui J., Zhu Z., Xu X., Liu S., Jones D.L., Kuzyakov Y., Shibistova O., Wu J., Ge T., 2020 - Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biol. Biochem.*, 142, 107720. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107720>
- Deng L., Peng C., Kim D.G., Li J., Liu Y., Hai X., Liu Q., Huang C., Shanguan Z., Kuzyakov Y., 2021 - Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems. *Earth-Sci. Rev.*, 214, pp. 103501. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103501>
- Derrien D., Marol C., Balabane M., Balesdent J., 2006 - The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by <sup>13</sup>C natural abundances. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, 547–557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00811.x>
- Derrien D., Plain C., Courty P.E., Gelhaye L., Moerdijk-Poortvliet T.C.W., Thomas F., Versini A., Zeller B., Koutika L.S., Boschker H.T.S., Epron D., 2014 - Does the addition of labile substrate destabilise old soil organic matter? *Soil Biol. Biochem.*, 76, pp. 149–160. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071714001606>
- Dignac M.F., Derrien D., Barré P., Barot S., Cécillon L., Chenu C., Chevallier T., Freschet G.T., Garnier P., Guenet B., Hedde M., Klump K., Lashermes

- G., Maron P.A., Nunan N., Roumet C., Basile-Doelsch I., 2017 - Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. *Agron. Sustainable Dev.*, 37, p. 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Dijkstra F.A., Carillo Y., Pendall E., Morgan J.A., 2013 - Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Front. Microbiol.*, 4, p. 216. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00216>
- Dijkstra F.A., Zhu B., Cheng W., 2021 - Root effects on soil organic carbon: A double-edged sword. *New Phytol.*, 230, pp. 60–65. <https://doi.org/10.1111/nph.17082>
- Ekschmitt K., Liu M., Vetter S., Fox O., Wolters V., 2005 - Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability — why is dead organic matter left over in the soil? *Geoderma*, 128, pp. 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.024>
- Eusterhues K., Neidhardt J., Hadrich A., Kusel K., Totsche K.U., 2014 - Biodegradation of ferrihydrite-associated organic matter. *Biogeochem.*, 119, pp. 45-50. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9943-0>
- Eusterhues K., Rennert T., Knicker H., Kogel-Knabner I., Totsche K.U., Schwertmann U., 2011 - Fractionation of Organic Matter Due to Reaction with Ferrihydrite: Coprecipitation versus Adsorption. *Environ. Sci. Technol.*, 45, pp. 527-533. <https://doi.org/10.1021/es1023898>
- Eyring V., Bony S., Meehl G.A., Senior C.A., Stevens B., Stouffer R.J., Taylor K.E., 2016 - Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geosci. Model Dev.*, 9, pp. 1937-1958. <https://doi.org/10.5194/gmd-9-1937-2016>
- Fang Y., Nazaries L., Singh B.K., Singh B.P., 2018 - Microbial mechanisms of carbon priming effects revealed during the interaction of crop residue and nutrient inputs in contrasting soils. *Global Change Biol.*, 24, pp. 2775-2790. <https://doi.org/10.1111/gcb.14154>
- Fanin N., Alavoine G., Bertrand I., 2020 - Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect. *Geoderma*, 377, p. 114576. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114576>
- Fanin N., Bertrand I., 2016 - Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biol. Biochem.*, 94, pp. 48-60. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007>
- Fanin N., Fromin N., Buatois B., Hättenschwiler S., 2013 - An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecol. Lett.*, 16, pp. 764-772. <https://doi.org/10.1111/ele.12108>
- Fanin N., Hättenschwiler S., Fromin N., 2014 - Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant soil*, 379, pp. 79-91. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7>
- Farina R., Sándor R., Abdalla M., Álvaro-Fuentes J., Bechini L., Bolinder M.A., Brilli L., Chenu C., Clivot H., De Antoni Migliorati M., Di Bene C., Dorich C.D., Ehrhardt F., Ferchaud F., Fitton N., Francaviglia R., Franko U., Giltrap D.L., Grant B.B., Guenet B., Harrison M.T., Kirschbaum M.U. F., Kuka K., Kulmala L., Liski J., McGrath M.J., Meier E., Menichetti L., Moyano F., Nendel C., Recous S., Reibold N., Shepherd A., Smith W.N., Smith P., Soussana J.F., Stella T., Taghizadeh-Toosi A., Tsutsikh E., Bellocchi G., 2021 - Ensemble modelling, uncertainty and robust predictions of organic carbon in long-term bare-fallow soils. *Global Change Biol.*, 27, pp. 904-928. <https://doi.org/10.1111/gcb.15441>
- Feng J., Zhu B., 2021 - Global patterns and associated drivers of priming effect in response to nutrient addition. *Soil Biol. Biochem.*, 153, 108118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108118>
- Fer I., Kelly R., Moorcroft P.R., Richardson A.D., Cowdery E.M., Dietze M.C., 2018 - Linking big models to big data: efficient ecosystem model calibration through Bayesian model emulation, *Biogeosci.*, 15, pp. 5801-5830. <https://doi.org/10.5194/bg-15-5801-2018>
- Fierer N., 2017 - Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat. Rev.*, 15, 579-590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
- Fierer N., Bradford M.A., Jackson R.B., 2007 - Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecol.*, 88, pp 1354–1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- Finley B.K., Dijkstra P., Rasmussen C., Schwartz E., Mau R.L., Liu X. J.A., van Gestel N., Hungate B.A., 2018) Soil mineral assemblage and substrate quality effects on microbial priming. *Geoderma*, 322, pp. 38-47. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.039>
- Fontaine S., Barot S., 2005 - Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecol. Lett.*, 8, pp. 1075-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00813.x>
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C., 2007 - Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nat.*, 450, pp. 277-280. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Fontaine S., Henault C., Aamor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revalliot S., Maron, P.A., 2011 - Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biol. Biochem.*, 43, pp. 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.017>
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L., 2003 - The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biol. Biochem.*, 35, pp. 837-843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W., Pongratz J., Sitch S., Le Quéré C., Bakker D.C.E., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Anthoni P., Barbero L., Bastos A., Bastrikov V., Becker M., Bopp L., Buitenhuis E., Chandra N., Chevallier F., Chini L. P., Currie K.I., Feely R.A., Gehlen M., Gilfillan D., Gkritzalis T., Goll D.S., Gruber N., Gutekunst S., Harris I., Haverd V., Houghton R.A., Hurtt G., Ilyina T., Jain A.K., Joetzier E., Kaplan J.O., Kato E., Klein Goldewijk K., Korsbakken J.I., Landschützer P., Lauvset S.K., Lefèvre N., Lenton A., Liernert S., Lombardozzi D., Marland G., McGuire P.C., Melton J. R., Metz N., Munro D. R., Nabel J.E.M.S., Nakaoka S.I., Neill C., Omar A.M., Ono T., Peregón A., Pierrot D., Poulter B., Rehder G., Resplandy L., Robertson E., Rödenbeck C., Séférian R., Schwinger J., Smith N., Tans P.P., Tian H., Tilbrook B., Tubiello F.N., van der Werf G.R., Wiltshire A.J., Zaehle S., 2019 - Global Carbon Budget. *Earth Syst. Sci. Data*, 11, pp. 1783-1838. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019>
- Gaillard V., Chenu C., Recous S., Richard G., 1999 - Carbon, nitrogen and microbial gradients induced by plant residues decomposing in soil. *Eur. J. Soil Sci.*, 50, pp. 567-578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00266.x>
- Garcia-Pausas J., Paterson E., 2001) Microbial community abundance and structure are determinants of soil organic matter mineralisation in the presence of labile carbon. *Soil Biol. Biochem.*, 43, pp. 1705- 1713. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.016>
- Geyer K.M., Kyker-Snowman E., Grandy A.S., Frey S.D., 2016 - Microbial carbon use efficiency: accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochem.*, 127, pp. 173-188. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0191-y>
- Glinski J., Stahr K., Stepniewska Z., Brzezinska M., 1992 - Changes of redox and pH conditions in a flooded soil amended with glucose and nitrate under laboratory conditions. *Plant Nutr. Soil Sci. J.*, 155, p. 1317. <https://doi.org/10.1002/pln.19921550104>
- Goll D.S., Moosdorf N., Hartmann J., Brovkin V., 2014 - Climate-driven changes in chemical weathering and associated phosphorus release since 1850: Implications for the land carbon balance. *Geophys. Res. Lett.*, 41, pp. 3553-3558. <https://doi.org/10.1002/2014GL059471>
- de Graaff M.A., Van Kessel C., Six J., 2009 - Rhizodeposition-induced decomposition increases N availability to wild and cultivated wheat genotypes under elevated CO<sub>2</sub>. *Soil Biol. Biochem.*, 41, pp. 1094-1103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.015>

- van Groenigen K.J., Qi X., Osenberg C.W., Luo Y., Hungate B.A., 2014 - Faster decomposition under increased atmospheric CO<sub>2</sub> limits soil carbon storage. *Sci.*, 344, pp. 508-509. <https://doi.org/10.1126/science.1249534>
- Guenet B., Moyano F.E., Vuichard N., Kirk G.J.D., Bellamy P.H., Zaehle S., Ciais P., 2013 - Can we model observed soil carbon changes from a dense inventory? A case study over England and Wales using three versions of the ORCHIDEE ecosystem model (AR5, AR5-PRIM and O-CN - *Geosci. Model Dev.*, 6, pp. 2153-2163. <https://doi.org/10.5194/gmd-6-2153-2013>
- Guenet B., Moyano F.E., Peylin P., Ciais P., Janssens I.A., 2016 - Towards a representation of priming on soil carbon decomposition in the global land biosphere model ORCHIDEE (version 1.9.5.2 - *Geosci. Model Dev.*, 9, pp. 841-855. <https://doi.org/10.5194/gmd-9-841-2016>
- Guenet B., Camino-Serrano M., Ciais P., Tifafi M., Maignan F., Soong J.L., Janssens I.A., 2018 - Impact of priming on global soil carbon stocks. *Global Change Biol.*, 24, pp. 1873-1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.14069>
- Guttières R., Nunan N., Raynaud X., Lacroix G., Barot S., Barré P., Girardin C., Guenet B., Lata J.C., Abbadie L., 2021 - Temperature and soil management effects on carbon fluxes and priming effect intensity. *Soil Biol. Biochem.*, 153, 108103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108103>
- Haddix M.L., Paul E.A., Cotrufo M.F., 2016 - Dual, differential isotope labeling shows the preferential movement of labile plant constituents into mineral-bonded soil organic matter. *Glob. Chang. Biol.*, 22, pp. 2301-2312. <https://doi.org/10.1111/gcb.13237>
- Hamer U., Potthast K., Makeschin F., 2009 - Urea fertilisation affected soil organic matter dynamics and microbial community structure in pasture soils of Southern Ecuador. *Appl. Soil Ecol.*, 43, pp. 226-233. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.08.001>
- Hashimoto S., Carvahais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M., 2015 - Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database. *Biogeosci.*, 12, pp. 4121-4132. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4121-2015>
- Henneron L., Cros C., Picon-Cochard C., Rahimian V., Fontaine S., 2020a - Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *J. Ecol.*, 108, pp. 528-545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Henneron L., Kardol P., Wardle D.A., Cros C., Fontaine S., 2020b - Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: A key component of plant economic strategies. *New Phytol.*, 228, pp. 1269-1282. <https://doi.org/10.1111/nph.16760>
- Hiscox J., Boddy L., 2017 - Armed and dangerous—chemical warfare in wood decay communities. *Fung. Biol. Rev.*, 31(4), pp. 169-184. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.07.001>
- Ho A., Paolo Di Leonardo D., Bodelier L.E., 2017 - Revisiting life strategy concept in environmental microbial ecology. *FEMS Microb. Ecol.*, 93(3) - <https://doi.org/10.1093/femsec/fix006>
- Hong Z., Li J., Jiang J., Li Z., Xua R., 2016 - Competition between bacteria and phosphate for adsorption sites on gibbsite: An in-situ ATR-FTIR spectroscopic and macroscopic study. *Colloids Surf. B*, 148, 496-502. <http://dx.doi.org/10.1016/j.colsurfb.2016.09.026>
- Huang Y., Guenet B., Wang Y. L., Ciais P., 2021 - Global simulation and evaluation of soil organic matter and microbial carbon and nitrogen stocks using the microbial decomposition model ORCHIMIC v2.0. *Global Biogeochem. Cycles*, 35(5) - <https://doi.org/10.1029/2020gb006836>
- Huang Y., Guenet B., Ciais P., Janssens I.A., Soong J.L., Wang Y., Goll D., Blagodatskaya E., Huang Y., 2018 - ORCHIMIC (v1.0), a microbe-driven model for soil organic matter decomposition designed for large-scale applications. *Geosci. Model Dev.*, 11, pp. 2111-2138. <https://doi.org/10.5194/gmd-11-2111-2018>
- Hungate B.A., van Groenigen K.J.J., Six J., Jastrow J.D., Luo Y., de Graaff M.A., Van Kessel C., Osenberg C.W., 2009 - Assessing the effect of elevated carbon dioxide on soil carbon: a comparison of four meta-analyses. *Global Change Biol.*, 15, pp. 2020-2034. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01866.x>
- Huo C., Luo Y., Cheng W., 2017 - Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.*, 111, pp. 78-84. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.003>
- Ito A., Hajima T., Lawrence D.M., Brovkin V., Delire C., Guenet B., Jones C.D., Malyshev S., Matera S., McDermid S.P., Peano D., Pongratz J., Robertson E., Shevliakova E., Vuichard N., Wårlind D., Wiltshire A., Ziehn T., 2020 - Soil carbon sequestration simulated in CMIP6-LUMIP models: Implications for climatic mitigation. *Environ. Res. Lett.*, 15(12), 124061. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abc912>
- Jiang Z., Liu Y., Yang J., Brookes P.C., Gunina A., 2021 - Rhizosphere priming regulates soil organic carbon and nitrogen mineralization: The significance of abiotic mechanisms. *Geoderma*, 385, 114877. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114877>
- Jilling A., Keiluweit M., Contosta A.R., Frey S., Schimel J., Schneck J., Smith R.G., Tiemann L., Grandy A.S., 2018 - Minerals in the rhizosphere: overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochem.*, 139, pp. 103-122. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0459-5>
- Jilling A., Keiluweit M., Gutknecht J.L.M., Grandy A.S., 2021 - Priming mechanisms providing plants and microbes access to mineral-associated organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 158, 108265. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108265>
- Jones D.L., Edwards A.C., 1998 - Influence of sorption on the biological utilization of two simple carbon substrates. *Soil Biol. Biochem.*, 30, pp. 1895-1902. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00060-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00060-1)
- Kallenbach C.M., Frey S.D., Grandy A.S., 2016) Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nat. Commun.*, 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms13630>
- Karimi B., Terrat S., Dequiedt S., Saby N.P.A., Horrigue W., Lelièvre M., Nowak V., Jolivet C., Arrouays D., Wincker P., Cruaud C., Bispo A., Maron P.A., Bouré N.C.P., Ranjard L., 2018 - Biogeography of soil bacteria and archaea across France. *Sci. Adv.*, 4:eaat1808. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat1808> PMID: 29978046; PMCID: PMC6031370.
- Kedi B., Abadie J., Sei J., Quiquampoix H., Staunton S., 2013 - Diversity of adsorption affinity and catalytic activity of fungal phosphatases adsorbed on some tropical soils. *Soil Biol. Biochem.*, 56, pp 13-20. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.02.006>
- Keiluweit M., Bougoure J.J., Nico P.S., Pett-Ridge J., Weber P.K., Kleber M., 2015 - Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat. Clim. Change*, 5, pp. 588-595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- Klappenbach J.A., Dunbar J.M., Schmidt T.M., 2000 - rRNA operon copy number reflects ecological strategies of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66, pp. 1328-1333. <https://doi.org/10.1128/AEM/66.4.1328-1333.2000>
- Kleber M., Eusterhues K., Keiluweit M., Mikutta C., Mikutta R., Nico P.S., 2015 - Chapter One - Mineral–Organic Associations: Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. *Adv. Agron.* (ed. L.S. Donald), pp. 1-140. Academic Press. <http://dx.doi.org/10.1016/bs.agron.2014.10.005>
- Kleber M., Sollins P., Sutton R., 2007 - A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochem.*, 85, pp. 9-24. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9103-5>
- Kreuzer-Martin H.W., 2007 - Stable isotope probing: linking functional activity to specific members of microbial communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 71, pp. 611-619. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0093>
- Kreuzeder A., Santner J., Scharsching V., Oburger E., Hoefler C., Hann S., Wenzel W.W., 2018 - In situ observation of localized, sub-mm scale changes of phosphorus biogeochemistry in the rhizosphere. *Plant Soil*, 424, pp. 573-589. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3542-0>

- Kuzyakov Y., 2002 - Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *J. Plant Nut. Soil Sci.*, 165, pp. 382-396. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23)
- Kuzyakov Y., 2010 - Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1363-1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
- Kuzyakov Y., 2019 - Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles. *Soil Biol. Biochem.*, 128, pp. 66-78. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.005>
- Kuzyakov Y., Friedelb J.K., Stahra K., 2000 - Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biol. Biochem.*, 32, pp. 1485-1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- Kuzyakov Y., Mason-Jones K., 2018 - Viruses in soil: nano-scale dead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions. *Soil Biol. Biochem.*, 127, pp. 305-317. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.032>
- Lehmann J., Kleber M., 2015 - The contentious nature of soil organic matter. *Nat.*, 528, pp. 60-68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Leinemann T., Preusser S., Mikutta R., Kalbitz K., Cerli C., Höschen C., Mueller C.W., Kandeler E., Guggenberger G., 2018 - Multiple exchange processes on mineral surfaces control the transport of dissolved organic matter through soil profiles. *Soil Biol. Biochem.*, 118, pp. 79-90. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.006>
- Li F., Koopal L., Tan W., 2018 - Roles of different types of oxalate surface complexes in dissolution process of ferrihydrite aggregates. *Sci. Rep.*, 8, 2060. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20401-5>
- Li H., Bölscher T., Winnick M., Tfaily M.M., Cardon Z.G., Keiluweit M., 2021 - Simple Plant and Microbial Exudates Destabilize Mineral-Associated Organic Matter via Multiple Pathways. *Environ. Sci. Technol.*, 55, pp. 3389-3398. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c04592>
- Liang C., Schimel J.P., Jastrow J.D., 2017 - The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nat. Microbiol.*, 2, 17105. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105>
- Liu B., Bei Q., Wang X., Liuc Q., Hu S., Lin Z., Zhang Y., Lin X., Jin H., Hu T., Xie Z., 2021 - Microbial metabolic efficiency and community stability in high and low fertility soils following wheat residue addition. *Appl. Soil Ecol.*, 159, 103848. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103848>
- Liu J.X., Zhang D.Q., Zhou G.Y., Faivre-Vuillin B., Deng Q., Wang C.L., 2008 - CO<sub>2</sub> enrichment increases nutrient leaching from model forest ecosystems in subtropical China. *Biogeosci.*, 5, pp. 1783-1795. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1783-2008>
- von Lutzow M., Kogel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa, H., 2006 - Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, pp. 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Löhns F., 1926 - Nitrogen availability of green manures. *Soil Sci.*, 22, pp. 253-290. <https://doi.org/10.1097/00010694-192610000-00001>
- Luo Z., Wang E., Sun O.J., 2016 - A meta-analysis of the temporal dynamics of priming soil carbon decomposition by fresh carbon inputs across ecosystems. *Soil Biol. Biochem.*, 101, pp. 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.011>
- Lynch M., Marinov G., 2015 - The bioenergetic cost of a gene. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112, pp. 15690-15695. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1514974112](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1514974112)
- Lyu M., Xie J., Vadeboncoeur M.A., Wang M., Qiu X., Ren Y., Jiang M., Yang Y., Kuzyakov Y., 2018 - Simulated leaf litter addition causes opposite priming effects on natural forest and plantation soils. *Biol. Fertil. Soils*, 54, pp. 925-934. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1314-5>
- Mabuza B., van Huyssteen C.W., 2020 - Effect of added organic substrates on reduction in a soil from the Maputaland Coastal Plain. *S. Afr. J. Plant Soil*, 37, pp. 108-115. <https://doi.org/10.1080/02571862.2019.1640301>
- Maire V., Alvarez G., Colombet J., Comby A., Despinasse R., Dubreucq E., Joly M., Lehours A.C., Perrier V., Shahzad T., Fontaine S., 2013 - An unknown oxidative metabolism substantially contributes to soil CO<sub>2</sub> emissions. *Biogeosci.*, 10, pp. 1155-1167. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1155-2013>
- Malik A., Martiny J.H.B., Brodie E.L., Martiny A.C., Treseder K.K., Allison S.D., 2020 - Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J.*, 14, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0>
- Malik A., Puissant J., Goodall T., Allison S.D., Griffiths R.I., 2019 - Soil microbial communities with greater investment in resource acquisition have lower growth yield. *Soil Biol. Biochem.*, 132, pp. 36-39. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.025>
- Maron P.A., Amadou S., Kaisermann A., Lévêque J., Mathieu O., Guigue J., Karimi B., Bernard L., Dequiedt S., Terrat S., Chabbi A., Ranjard L., 2018 - High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning. *Appl. Environ. Microbiol.*, 84, e02738-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.02738-17>
- Mau R. L., Liu C.M., Aziz M., Schwartz E., Dijkstra P., Marks J.C., Price L.B., Keim P., Hungate B.A., 2015 - Linking soil bacterial biodiversity and soil carbon stability. *ISME J.*, 9, pp. 1477-1480. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.205>
- McMaster T.J., 2012) Atomic Force Microscopy of the fungi-mineral interface: applications in mineral dissolution, weathering and biogeochemistry. *Curr. Opin. Biotechnol.* 23, pp. 562-569. <http://dx.doi.org/10.1016/j.copbio.2012.05.006>
- Melillo J.M., Steudler P.A., Aber J.D., Newkirk K., Lux H., Bowles F.P., Catricala C., Magill A., Ahrens T., Morrisseau S., 2002 - Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Sci.*, 298, pp. 2173-2176. <https://doi.org/10.1126/science.1074153>
- Mikutta R., Mikutta C., Kalbitz K., Scheel T., Kaiser K., Jahn R., 2007 - Biodegradation of forest floor organic matter bound to minerals via different binding mechanisms. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 71, pp. 2569-2590. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2007.03.002>
- Mikutta R., Turner S., Schippers A., Gentsch N., Meyer-Stüve S., Condron L.M., Peltzer D.A., Richardson S.J., Eger A., Hempel G., Kaiser K., Klotzbücher T., Guggenberger G., 2019 - Microbial and abiotic controls on mineral-associated organic matter in soil profiles along an ecosystem gradient. *Sci. Rep.*, 9, 10294. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46501-4>
- Mikutta R., Zang U., Chorover J., Haumaier L., Kalbitz K., 2011 - Stabilization of extracellular polymeric substances (*Bacillus subtilis*) by adsorption to and coprecipitation with Al forms. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 75, pp. 3135-3154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2011.03.006>
- Milcu A., Heim A., Ellis R.J., Scheu S., Manning P., 2011 - Identification of general patterns of nutrient and labile carbon control on soil carbon dynamics across a successional gradient. *Ecosystems*, 14(5), pp. 710-719. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9440-z>
- Minasny B., Malone B.P., McBratney A.B., Angers D.A., Arrouays D., Chambers A., Chaplot V., Chen Z.S., Cheng K., Das B.S., Field D.J., Gimona A., Hedley C.B., Hong S.Y., Mandal B., Marchant B.P., Martin M., McConkey B.G., Mulder V.L., O'Rourke S., Richer-de-Forges A.C., Odeh I., Padarian J., Paustian K., Pan G.X., Poggio L., Savin I., Stolbovoy V., Stockmann U., Sulaeman, Y., Tsui C.C., Vagen T.G., van Wesemael B., Winowiecki L., 2017 - "Soil Carbon 4 Per Mille." *Geoderma*, 292, pp. 59-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Miltner A., Bombach P., Schmidt-Brucken B., Kastner M., 2012 - SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochem.*, 111, pp. 41-55. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9658-z>
- Moorhead D.L., Sinsabaugh R.L., 2006 - A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecol. Monogr.*, 76, pp. 151-174. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0151:ATMOLD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0151:ATMOLD]2.0.CO;2)
- Mooshammer M., Wanek W., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A.A., 2014 - Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer

- communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Front. Microbiol.*, 5, p. 22. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022>
- Morrissey E.M., Mau R.L., Schwartz E., McHugh T.A., Dijkstra P., Koch B.J., Marks J.C., Hungate B.A., 2017 - Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter. *ISME J.*, 11 pp. 1890-1899. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.43>
- Nair A., Sarma S.J., 2021 - The impact of carbon and nitrogen catabolite repression in microorganisms. *Microbiol. Res.*, 126831. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126831>
- Neill C., Gignoux J., 2006 - Soil organic matter decomposition driven by microbial growth: a simple model for a complex network of interactions. *Soil Biol. Biochem.*, 38, pp. 803-811. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.07.007>
- Neill C., Guenet B., 2010 - Comparing two mechanistic formalisms for soil organic matter dynamics: A test with in vitro priming effect observations. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 1212-1221. Retrieved from <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071710001483>
- Newcomb C.J., Qafoku N.P., Grate J.W., Bailey V.L., De Yoreo J.J., 2017 - Developing a molecular picture of soil organic matter–mineral interactions by quantifying organo-mineral binding. *Nat. Commun.*, 8, p. 396. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00407-9>
- Nishina K., Ito A., Beerling D.J., Cadule P., Ciais P., Clark D.B., Falloon P., Friend A.D., Kahana R., Kato E., Kerbin R., Lucht W., Lomas M., Rademacher T.T., Pavlick R., Schaphoff S., Vuichard N., Warszawski L., Yokohata T., 2014 - Quantifying uncertainties in soil carbon responses to changes in global mean temperature and precipitation. *Earth Syst. Dyn.*, 5, pp. 197-209. <https://doi.org/10.5194/esd-5-197-2014>
- Nottingham A.T., Turner B.L., Stott A.W., Tanner E.V., 2015 - Nitrogen and phosphorus constrain labile and stable carbon turnover in lowland tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.*, 80, pp. 26-33. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.012>
- Olagoke F.K., Kalbitz K., Vogel C., 2019 - Control of soil extracellular enzyme activities by clay minerals—perspectives on microbial responses. *Soil Syst.*, 3, p. 64. <https://doi.org/10.3390/soilsystems3040064>
- Olagoke F.K., Kaiser K., Mikutta R., Kalbitz K., Vogel C., 2020 - Persistent Activities of Extracellular Enzymes Adsorbed to Soil Minerals. *Microorganisms*, 8, p. 1796. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8111796>
- Parton W.J., Schimel D.S., Cole C.V., Ojima D.S., 1987 - Analysis of Factors Controlling Soil Organic-Matter Levels in Great-Plains Grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51, pp. 1173-1179. <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100050015x>
- Pascault N., Ranjard L., Kaisermann A., Bachar D., Christen R., Terrat S., Mathieu O., Lévêque J., Mougé C., Henault C., Lemanceau P., Péan M., Boiry S., Fontaine S., Maron P.A., 2013 - Stimulation of Different Functional Groups of Bacteria by Various Plant Residues as a Driver of Soil Priming Effect. *Ecosyst.*, 16, pp. 810-822. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9650-7>
- Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson G.P., Smith P., 2016 - Climate-smart soils. *Nat.*, 532, pp. 49-57. <https://doi.org/10.1038/nature17174>
- Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F., Fontaine S., 2014 - Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: A modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biol.*, 20, pp. 1174-1190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12493>
- Perveen N., Barot S., Maire V., Cotrufo M. F., Shahzad T., Blagodatskaya E., Stewart C.E., Muhammad W.D., Siddiq R., Dimassi B., Mary B., Fontaine S., 2019 - Universality of priming effect: An analysis using thirty-five soils with contrasted properties sampled from five continents. *Soil Biol. Biochem.*, 134, pp. 162-171.
- Poll C., Ingwersen J., Stemmer M., Gerzabek M.H., Kandeler E., 2006 - Mechanisms of solute transport affect small-scale abundance and function of soil microorganisms in the detritusphere. *Eur. J. Soil Sci.*, 57, pp. 583-595. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00835.x>
- Porras R.C., Hicks Pries C.E., Torn M.S., Nico P.S., 2018 - Synthetic iron (hydr)oxide-glucose associations in subsurface soil: Effects on decomposability of mineral associated carbon. *Sci. Tot. Environ.*, 613-614, pp. 342-351. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.290>
- Potthast K., Hamer U., Makeschin F., 2010 - Impact of litter quality on mineralization processes in managed and abandoned pasture soils in Southern Ecuador. *Soil Biol. Biochem.*, 42, pp. 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.025>
- Ranjard L., Lejon D.P.H., Mougé C., Schehrer L., Merdinoglu D., Chaussod R., 2003 - Sampling strategy in molecular microbial ecology: influence of soil sample size on DNA fingerprinting analysis of fungal and bacterial communities. *Environ. Microbiol.*, 5, pp. 1111-1120. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00521.x>
- Rasmussen C., Heckman K., Wieder W. R., Keiluweit M., Lawrence C.R., Berhe A.A., Blankinship J.C., Crow S.E., Druhan J.L., Pries C.E.H., Marin-Spiotta E., Plante A.F., Schadel C., Schimel J.P., Sierra C.A., Thompson A., Wagai R., 2018 - Beyond clay: towards an improved set of variables for predicting soil organic matter content. *Biogeochem.*, 137, pp. 297-306. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0424-3>
- Razanamalala K., Fanomezana R. A., Razafimbelo T., Chevallier T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018a - The priming effect generated by stoichiometric decomposition and nutrient mining in cultivated tropical soils: actors and drivers. *Appl. soil ecol.*, 126, pp. 21-33. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.02.008>
- Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.A., Ranjard L., Chemidlin N., Lelièvre M., Dequiedt S., Ramaroso V.H., Marsden C., Becquer T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018b - Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *ISME J.*, 12, pp. 451-462. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.178>
- Regelink I.C., Weng L., Lair G.J., Comans R.N.J., 2015 - Adsorption of phosphate and organic matter on metal (hydr) oxides in arable and forest soil: a mechanistic modelling study. *Eur. J. Soil Sci.*, 66(5), pp 867-875. <https://doi.org/10.1111/ejss.12285>
- Rowley M.C., Grand S., Verrecchia E.P., 2018 - Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochem.*, 137, pp. 27-49. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0410-1>
- Saidy A.R., Smernik R.J., Baldock J.A., Kaiser K., Sanderman J., 2015 - Microbial degradation of organic carbon sorbed to phyllosilicate clays with and without hydrous iron oxide coating. *Eur. J. Soil Sci.*, 66, pp. 83-94. <https://doi.org/10.1111/ejss.12180>
- Saifuddin M., Bhatnagar J.M., Segrè D., Finzi A.C., 2019 - Microbial carbon use efficiency predicted from genome-scale metabolic models. *Nat. Commun.*, 10, p. 3568. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11488-z>
- Sanderman J., Baldock J.A., Amundson R., 2008 - Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils. *Biogeochem.*, 89, pp. 181-198. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9211-x>
- Sarhana M.S., Hamza M.A., Youssef H.H., Patz S., Becker M., ElSawey H., Nemr R.A., Daanaa H.S. A., Mourad E.F., Morsi A.T., Abdelfadeel M.R., Abbas M.T., Fayed M., Ruppel S., Hegazi N.A., 2019 - Culturomics of the plant prokaryotic microbiome and the dawn of plant-based culture media – A review. *J. Adv. Res.*, 19, pp. 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.04.002>
- Scheel T., Dörfler C., Kalbitz K., 2007 - Precipitation of Dissolved Organic Matter by Aluminum Stabilizes Carbon in Acidic Forest Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 71, 64-74. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0111>
- Schimel J.P., Weintraub M.N., 2003 - The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol. Biochem.*, 35, pp. 549-563. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4)

- Schlesinger W.H., Andrews J.A., 2000 - Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochem.*, 48, pp. 7-20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
- Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kogel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E., 2011 - Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nat.*, 478, pp. 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schneider M.P.W., Scheel T., Mikutta R., van Hees P., Kaiser K., Kalbitz K., 2010 - Sorptive stabilization of organic matter by amorphous Al hydroxide. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 74, pp. 1606-1619. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.12.017>
- Scott E.E., Rothstein D.E., 2014 - The dynamic exchange of dissolved organic matter percolating through six diverse soils. *Soil Biol. Biochem.*, 69, pp. 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.052>
- Shahbaz M., Kuzyakov Y., Sanaullah M., Heitkamp F., Zelenev V., Kumar A., Blagodatskaya E., 2017 - Microbial decomposition of soil organic matter is mediated by quality and quantity of crop residues: mechanisms and thresholds. *Biol. Fertil. Soils*, 53, pp. 287-301. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1174-9>
- Shahzad T., Chenu C., Repinçay C., Mougín C., Ollier J.L., Fontaine S., 2012 - Plant clipping decelerates the mineralization of recalcitrant soil organic matter under multiple grassland species. *Soil Biol. Biochem.*, 51, pp. 73-80. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.014>
- Shukla P.R., Skea J., Slade R., van Diemen R., Haughey E., Malley J., Pathak M., Portugal Pereira J. (eds.) Technical Summary, (2019 - In: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems, [Shukla, P.R., Skea, J., Calvo Buendia, E., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., van Diemen, R., Ferrat, M., Haughey, E., Luz, S., Neogi, S., Pathak, M., Petzold, J., Portugal Pereira, J., Vyas, P., Huntley, E., Kissick, K., Belkacemi, M., & Malley, J. (eds.)].
- Sitch S., Smith B., Prentice I. C., Arneeth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Levis S., Lucht W., Sykes M. T., Thonicke K., Venevsky S., 2003 - Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biol.*, 9, pp. 161-185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x>
- Spohn M., Diáková K., Aburto F., Sebastian Doetterl S., Borovec J., 2022 - Sorption and desorption of organic matter in soils as affected by phosphate. *Geoderma*, 405, 115377. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115377>
- Stumm W., 1997 - Reactivity at the mineral-water interface: dissolution and inhibition. *Colloids Surf. A.*, 120, 143-166. [https://doi.org/10.1016/S0927-7757\(96\)03866-6](https://doi.org/10.1016/S0927-7757(96)03866-6)
- Sullivan B.W., Hart S.C., 2013 - Evaluation of mechanisms controlling the priming of soil carbon along a substrate age gradient. *Soil Biol. Biochem.* 58, pp. 293-301. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.007>
- Sulman B.N., Phillips R.P., Oishi A.C., Shevliakova E., Pacala S.W., 2014 - Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Change*, 4, pp. 2-5. <https://doi.org/10.1038/nclimate2436>
- Sutton R., Sposito G., 2005 - Molecular Structure in Soil Humic Substances: The New View. *Environ. Sci. Technol.*, 39, pp. 9009-9015.
- Tamrat W.Z., Rose J., Grauby O., Doelsch E., Levard C., Chaurand P., Basile-Doelsch I., 2019 - Soil organo-mineral associations formed by co-precipitation of Fe, Si and Al in presence of organic ligands. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 260, pp. 15-28. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2019.05.043>
- Tardy V., Chabbi A., Charrier X., de Berranger C., Reignier T., Dequiedt S., Fèvre-Primot C., Terrat S., Ranjard L., Maron P.A., 2015 - Land use history shifts in situ fungal and bacterial successions following wheat straw input into the soil. *PLOS ONE*, 10, e0130672 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130672>
- Tang M., Cheng W., Zeng H., Zhu B., 2019 - Light intensity controls rhizosphere respiration rate and rhizosphere priming effect of soybean and sunflower. *Rhizosphere*, 9, pp. 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.12.002>
- Terrer C., Phillips R.P., Hungate B.A., Rosende J., Pett-Ridge J., Craig M.E., van Groenigen K.J., Keenan T.F., Sulman B.N., Stocker B.D., Reich P.B., Pellegrini A.F.A., Pendall E., Zhang H., Evans R. D., Carrillo Y., Fisher J.B., Van Sundert K., Vicca S., Jackson R.B., 2021 - A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat.*, 591, pp. 599-603. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03306-8>
- Tian P., Mason-Jones K., Liu S., Wang Q., Sun T., 2019 - Form of nitrogen deposition affects soil organic matter priming by glucose and cellulose. *Biol. Fertil. Soils*, 55, pp. 383-391. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01357-8>
- Tocheva E.I., Dekas A.E., McGlynn S.E., Morris D., Orphan V.J., Jensen G.J., 2013 - Polyphosphate storage during sporulation in the gram-negative bacterium *Acetonebacterium longum*. *J. Bact.*, 195(17), pp 3940-3946. <https://doi.org/10.1128/JB.00712-13>
- Trevors J.T., Mayfield C.I., Inniss W.E., 1982 - Measurement of electron transport system (ETS) activity in soil. *Microb. Ecol.*, 8, pp. 163-168.
- Uroz S., Calvaruso C., Turpault M.P., Frey-Klett P., 2009 - Mineral weathering by bacteria: ecology, actors and mechanisms. *Trends Microbiol.*, 17, 378-387. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2009.05.004>
- Uroz S., Kelly L.C., Turpault M.P., Lepleux C., Frey-Klett P., 2015 - The Mineralosphere Concept: Mineralogical Control of the Distribution and Function of Mineral-associated Bacterial Communities. *Trends Microbiol.*, 23, 751-762. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2015.10.004>
- Vain A.C., Rakotondrazafy N., Razanamalala K., Trap J., Marsden C., Blanchart E., Bernard L., 2021 - The fate of primed soil carbon between biomass immobilization and respiration is controlled by nutrient availability. *Eur. J. Soil Biol.*, 105, 103332. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103332>
- Védère C., Gonod L.V., Pouteau V., Girardin C., Chenu C., 2020 - Spatial and temporal evolution of detritusphere hotspots at different soil moistures. *Soil Biol. Biochem.*, 150, 107975. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107975>
- Vermeire M.L., Bonneville S., Stenuit B., Delvaux B., Cornélis J.T., 2019 - Is microbial reduction of Fe (III) in podzolic soils influencing C release? *Geoderma*, 340, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.12.045>
- Vieira-Silva S., Rocha E.P.C., 2010 - The Systemic Imprint of Growth and Its Uses in Ecological (Meta)Genomics. *PLoS Genet.*, 6, e1000808. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000808>
- Wang T., Tian Z., Tunlid A., Persson P., 2020 - Nitrogen acquisition from mineral-associated proteins by an ectomycorrhizal fungus. *New Phytol.*, 228, pp. 697-711. <https://doi.org/10.1111/nph.16596>
- Wang Z., Xu Z., Zhao J., Pan B., Song X., Xing B., 2014 - Effects of Low-Molecular-Weight Organic Acids on Soil Micropores and Implication for Organic Contaminant Availability. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 45, pp. 1120-1132. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.867062>
- Weissman J.L., Houa S., Fuhrman J.A., 2021 - Estimating maximal microbial growth rates from cultures, metagenomes, and single cells via codon usage patterns. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 118, e2016810118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2016810118>
- Wieder W., Allison S. D., Davidson E.A., Georgiou K., Hararuk O., He Y., Hopkins F., Luo Y., Smith M.J., Sulman B., Todd-Brown K., Wang Y.P., Xia J., Xu X., 2015 - Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochem. Cycles*, 29, pp. 1782-1800. <https://doi.org/10.1002/2015GB005188>
- Yang S.Y., Huang T.K., Kuo H.F., Chiou T.J., 2017 - Role of vacuoles in phosphorus storage and remobilization. *J. exp. Bot.*, 68(12), pp. 3045-3055. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw481>

- Yelle D.J., Wei D., Ralph J., Hammel K.E., 2011 - Multidimensional NMR analysis reveals truncated lignin structures in wood decayed by the brown rot basidiomycete *Postia placenta*. *Environ. Microbiol.*, 13, pp. 1091-1100. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02417.x>
- Yokobe T., Hyodo F., Tokuchi N., 2018 - Seasonal Effects on Microbial Community Structure and Nitrogen Dynamics in Temperate Forest Soil. *Forests*, 9, P. 153. <https://doi.org/10.3390/f9030153>
- Yu Z., Chen L., Pan S., Li Y., Kuzyakov Y., Xu J., Brookes P.C., Luo Y., 2018 - Feedstock determines biochar-induced soil priming effects by stimulating the activity of specific microorganisms. *Eur. J. Soil Sci.*, 69, pp. 521-534. <https://doi.org/10.1111/ejss.12542>
- Yu Z., Ling L., Singh B.P., Luo Y., Xu J., 2020 - Gain in carbon: Deciphering the abiotic and biotic mechanisms of biochar-induced negative priming effects in contrasting soils. *Sci. Total Environ.*, 746, 141057. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141057>
- Yuan Y., Zhao W., Zhang Z., Xiao J., Li D., Liu Q., Yin H., 2018 - Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots. *Soil Biol. Biochem.*, 121, pp. 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.002>
- Zaehle S., Friedlingstein P., Friend A.D., 2010 - Terrestrial nitrogen feedbacks may accelerate future climate change. *Geophys. Res. Lett.*, 37, pp. 1-5. <https://doi.org/10.1029/2009GL041345>
- Zhang H., Goll D.S., Manzoni S., Ciais P., Guenet B., Huang Y., 2018 - Modeling the effects of litter stoichiometry and soil mineral N availability on soil organic matter formation using CENTURY-CUE (v1.0 - *Geosci. Model Dev.*, 11, pp. 4779-4796. <https://doi.org/10.5194/gmd-11-4779-2018>
- Zhu D., Ciais P., Krinner G., Maignan F., Jornet Puig A., Hugelius G., 2019 - Controls of soil organic matter on soil thermal dynamics in the northern high latitudes. *Nat. Commun.*, 10, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11103-1>