



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
ECOLE DOCTORALE AGRICULTURE,
ELEVAGE, ET ENVIRONNEMENT



THESE

Pour l'obtention du diplôme de **Doctorat en Sciences Agronomiques**

INTERACTIONS VERS DE TERRE - NEMATODES ET FONCTIONS ECOLOGIQUES DES FERRALSOLS DES HAUTES TERRES DE MADAGASCAR

Par

Sariaka Navalona Fabienne RAHARIJAONA

Soutenue le ** Octobre 2022 devant le Jury composé de :

**Président du
Jury**

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

**Directeur de
thèse**

**Co-directeur
de thèse**

Encadrant

Encadrant





UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
ECOLE DOCTORALE AGRICULTURE,
ELEVAGE, ET ENVIRONNEMENT



THESE

Pour l'obtention du diplôme de **Doctorat en Sciences Agronomiques**

INTERACTIONS VERS DE TERRE – NEMATODES ET FONCTIONS ECOLOGIQUES DES FERRALSOLS DES HAUTES TERRES DE MADAGASCAR

Par

Sariaka Navalona Fabienne RAHARIJAONA

Soutenue le ** Octobre 2022 devant le Jury composé de :

**Président
du Jury**

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

**Directeur de
thèse**

**Co-directeur
de thèse**

Encadrant

Encadrant



REMERCIEMENTS

RESUME

Les vers de terre et les nématodes sont des organismes « clés » des sols, connus pour avoir des rôles importants dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Ils cohabitent dans le sol et manifestent entre eux des relations diverses. L'objectif de cette thèse est d'améliorer nos connaissances sur les interactions entre ces organismes et de trouver des voies d'intensification écologique des processus impliqués dans ces relations vers de terre – nématodes afin d'optimiser la production végétale dans les agrosystèmes rizicoles pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches. Ce travail s'articule autour de deux aspects fondamentaux : i) la gestion des fertilisants et ii) la compréhension des stratégies de dispersion horizontale des nématodes. Trois études expérimentales à différentes échelles ont été réalisées.

Une expérience au champ testant l'effet de 16 pratiques de fertilisants bio-organo-minéraux a montré que plus la densité des vers de terre (*Pontoscolex corethrurus*) dans le sol augmente, plus les nématodes bactériovores prolifèrent. Il s'agit d'un effet dépendant du type de fertilisants ajoutés puisque les meilleurs résultats ont été obtenus en présence du fumier de bovin. Plusieurs taxons de nématodes bactériovores, fongivores, herbivores, et omni-prédateurs ont été positivement associés à l'augmentation de la croissance et de la nutrition minérale (N et P) du riz. Néanmoins, une expérience complémentaire en mésocosmes a montré que l'ajout de vers de terre a diminué significativement l'abondance absolue des nématodes bactériovores, en particulier les individus de la famille des Cephalobidae. Mais, couplés avec l'apport du lombricompost, les vers de terre ont augmenté la densité totale et l'abondance absolue des nématodes bactériovores. L'inoculation de vers de terre a également permis une augmentation de la nutrition minérale en azote du riz de 10%, 11%, et 24% en présence du lombricompost, du compost, et du fumier de bovin, respectivement. La dernière expérience en microcosmes a mis en évidence la capacité des vers de terre à favoriser la dispersion horizontale des nématodes. Le nombre de nématodes dispersés augmente avec l'augmentation de la densité des vers de terre et de la durée d'interaction entre ces organismes. Nos résultats soulignent l'importance de la prise en compte de la fertilisation comme facteur modulant les interactions entre les vers de terre et les nématodes. Nous avons également montré que la diversité biologique des sols et ses fonctions associées sont potentiellement utilisables comme indicateurs agronomiques transférables aux acteurs de terrain et aux agriculteurs pour promouvoir des systèmes de production rizicole durables dans les agrosystèmes pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches.

Mots-clés : *P. corethrurus*, Nématodes du sol, Ferralsols, fertilisants bio-organo-minéraux, dispersion horizontale, agrosystèmes pluviaux.

ABSTRACT

Earthworms and nematodes are "key" soil organisms, known to have important roles in the functioning of terrestrial ecosystems. They cohabit in the soil and exhibit diverse relationships with each other. The objective of this thesis is to improve our knowledge of the interactions between these organisms and to find ways of ecologically intensifying the processes involved in these earthworm – nematode relationships in order to optimize plant production in the upland rice agrosystems of the Ferralsols of the Malagasy Highlands. This work focuses on two fundamental aspects: i) fertilizer management and ii) understanding the horizontal dispersal strategies of nematodes. Three experimental studies at different scales were carried out.

A field experiment testing the effect of 16 bio-organo-mineral fertilizer practices showed that as the density of earthworms (*Pontoscolex corethrurus*) in the soil increased, so did the proliferation of bacterivore nematodes. This effect was dependent on the type of fertilizer added, as the best results were obtained in the presence of conventional farmyard manure. Several taxa of bacterivore, fungivore, herbivore, and omnipredator nematodes were positively associated with the increased growth and mineral nutrition (N and P) of rice. However, a complementary mesocosm experiment showed that the addition of earthworms significantly decreased the absolute abundance of bacterivore nematodes, particularly individuals of the family Cephalobidae. But, coupled with the addition of vermicompost, earthworms increased the total density and the absolute abundance of bacterivore nematodes. Earthworm inoculation also increased the mineral nitrogen nutrition of rice by 10%, 11%, and 24% in the presence of vermicompost, compost, and conventional farmyard manure, respectively. The last microcosm experiment demonstrated the ability of earthworms to promote the horizontal dispersal of nematodes. The number of dispersed nematodes increased with the increasing density of earthworms and the duration of the interaction between these organisms. Our results highlight the importance of considering fertilization as a factor modulating earthworm – nematode interactions. We have also shown that soil biodiversity and its associated functions are potentially usable as agronomic indicators that can be transferred to field actors and farmers to promote sustainable rice production systems in the upland agrosystems of the Ferralsols of the Malagasy Highlands.

Keywords: *P. corethrurus*, soil nematodes, bio-organo-mineral fertilizers, horizontal dispersal, upland agrosystems.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	i
RESUME.....	iii
ABSTRACT	iv
TABLE DES MATIERES	v
LISTE DES ABREVIATIONS	x
LISTE DES FIGURES	xii
LISTE DES PHOTOGRAPHIES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvi
Introduction générale.....	1
Chapitre 1	1
1 Les nématodes du sol : bioindicateurs de la qualité du sol.....	2
1.1 Caractères généraux.....	2
1.2 Diversité et écologie	2
1.3 Groupes trophiques.....	3
1.4 Stratégies de vie.....	4
1.5 Fonctions réalisées par les nématodes	6
1.6 Indices nématologiques	7
1.6.1 <i>Indicateurs d'abondance</i>	7
1.6.2 <i>Indicateurs de maturité</i>	7
1.6.3 <i>Indicateurs d'enrichissement et de structure</i>	8
1.6.4 <i>Indicateurs de ratio</i>	9
2 Les vers de terre : ingénieurs de l'écosystème.....	10
2.1 Caractères généraux.....	10
2.2 Diversité et écologie	11
2.3 Catégories écologiques	11
2.4 Fonctions réalisées par les vers de terre	13
2.4.1 <i>Dynamique de la MO et recyclage des nutriments</i>	14
2.4.2 <i>Impacts sur les propriétés physiques du sol</i>	14
2.4.3 <i>Impacts sur la qualité biologique du sol</i>	15
3 Les vers de terre et les nématodes : interactions écologiques et fonctionnelles	16
3.1 Effets des vers de terre sur l'abondance des nématodes.....	16
3.1.1 <i>Influence des catégories écologiques de vers de terre</i>	17

3.1.2	<i>Influence de la densité des vers de terre</i>	18
3.1.3	<i>Influence de la profondeur du sol</i>	19
3.1.4	<i>Influence des conditions d'expérimentation</i>	19
3.2	Effets des vers de terre sur la structure trophique des nématodes	20
3.3	Effets des vers de terre sur la composition taxonomique des communautés de nématodes	21
3.4	Interaction entre les vers de terre et les nématodes parasites	21
3.5	Rôle des vers de terre dans la dispersion des nématodes	23
4	Les pratiques agricoles : déterminants de l'abondance et de la diversité des vers de terre et des nématodes.....	32
4.1	Effets du travail du sol.....	32
4.2	Effets des pesticides.....	32
4.3	Effets de la fertilisation.....	33
5	Objectifs, hypothèses, et organisation de la thèse.....	34
	CHAPITRE 2	37
	Présentation du chapitre 2	38
	Abstract	40
1	Introduction.....	41
2	Materials and Methods.....	43
2.1	Study site	43
2.2	Organic and mineral fertilizer sampling and analyses.....	43
2.3	Fertilization practices	45
2.4	Experimental design, setup and plot preparation.....	46
2.5	Soil analyses	47
2.5.1	<i>Nematode analyses</i>	47
2.5.2	<i>Soil physico-chemical analyses</i>	48
2.6	Plant analyses	48
2.7	Statistical analyses.....	48
3	Results.....	49
3.1	Nematode abundances	49
3.2	Nematological indices	52
3.3	Soil properties and agronomic variables as predictors of trophic groups and nematode abundances	54
3.4	Nematode composition as predictors of plant growth and nutrition	56

3.5	Trophic groups and nematode indices as predictors of rice yield and plant growth and nutrition.....	58
4	Discussion.....	59
4.1	Nematodes in Ferralsols from Madagascar.....	59
4.2	Responses of free-living nematodes to innovative combined fertilization regimes..	60
4.3	Responses of herbivores to innovative combined fertilization regimes.....	61
4.4	Effects of fertilization on nematode indices.....	62
4.5	Relationships between the soil available P and nematodes.....	63
4.6	Relationships between nematodes, plant growth, and nutrition.....	63
5	Conclusion.....	64
	Acknowledgments.....	65
	Résumé du chapitre 2 et transition vers le chapitre 3.....	66
	CHAPITRE 3.....	69
	Résumé.....	70
1	Introduction.....	71
2	Matériels et méthodes.....	73
2.1	Échantillonnage et caractérisation du sol.....	73
2.2	Choix, doses d'apport, et analyses des fertilisants organiques.....	73
2.3	Matériels biologiques.....	75
2.3.1	<i>Espèce de vers de terre</i>	75
2.3.2	<i>Variété de riz utilisée</i>	76
2.4	Description de l'expérience.....	76
2.5	Variables mesurées.....	77
2.6	Analyses statistique.....	79
3	Résultats.....	79
3.1	Taux de survie et reproduction des vers de terre.....	79
3.2	Effets de l'inoculation des vers de terre et de l'apport de fertilisants sur la croissance et la nutrition minérale des plantes.....	80
3.2.1	<i>Biomasses aérienne et racinaire produites par les plantes</i>	80
3.2.2	<i>Teneur en N et quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes</i>	81
3.2.3	<i>Teneur en P et quantité totale en P dans les plantes (parties aérienne et racinaire)</i>	82
3.2.4	<i>Indices de végétation</i>	84

3.3	Effets de l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants sur la densité et la structure des communautés de nématodes.....	84
3.3.1	<i>Effet des vers de terre sur la densité des différents taxons de nématodes</i>	85
3.3.2	<i>Effet de la fertilisation sur la densité des différents taxons de nématodes</i>	86
4	Discussion.....	89
4.1	Densité finale et activités des vers de terre.....	89
4.2	Propriétés des plantes	89
4.2.1	<i>Effets des vers de terre</i>	89
4.2.2	<i>Effets de la fertilisation organique</i>	91
4.3	Abondance et structure des communautés de nématodes.....	92
4.3.1	<i>Effets des vers de terre</i>	92
4.3.2	<i>Effets de la fertilisation organique</i>	93
4.4	Effet de l'interaction entre les vers de terre et la fertilisation organique.....	94
5	Conclusion	95
	Résumé du chapitre 3 et transition vers le chapitre 4.....	96
	CHAPITRE 4	98
	Résumé.....	99
1	Introduction.....	100
2	Matériels et méthodes	102
2.1	Prélèvement et préparation du sol	102
2.2	Caractérisation des nématodes.....	102
2.3	Vers de terre.....	103
2.4	Comparaison des communautés de nématodes dans les turricules à ceux du sol non ingéré par les vers de terre	104
2.4.1	<i>Mise en place de l'expérimentation</i>	104
2.4.2	<i>Collecte de turricules de vers de terre</i>	104
2.4.3	<i>Analyses des nématodes dans le sol et les turricules de vers de terre</i>	104
2.5	Test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre	104
2.5.1	<i>Mise en place des dispositifs expérimentaux</i>	104
2.5.2	<i>Facteurs étudiés</i>	105
2.5.3	<i>Suivi et analyses finales</i>	106
2.6	Analyses statistiques.....	106
3	Résultats.....	107

3.1	Comparaison des communautés de nématodes dans les turricules à ceux du sol non ingéré par les vers de terre	107
3.2	Test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre	109
3.2.1	<i>Taux de survie des vers de terre</i>	109
3.2.2	<i>Abondance totale des nématodes par compartiment en fonction du nombre de vers de terre</i>	109
3.2.3	<i>Abondance totale des nématodes par compartiment au cours de l'expérience</i>	111
3.2.4	<i>Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes</i>	112
3.2.5	<i>Taxons de nématodes liés à chaque compartiment</i>	116
4	Discussion	117
4.1	Effets des vers de terre.....	117
4.1.1	<i>Effets sur la dispersion des nématodes</i>	117
4.1.2	<i>Effets densité – dépendants</i>	118
4.2	Effets de la durée de l'expérience sur la capacité des vers de terre à disperser les nématodes	119
4.3	Structures trophiques des nématodes dispersés	120
4.4	Dispersion spécifique des nématodes	121
5	Conclusion	122
	Discussion générale et perspectives	124
1	Synthèses des principaux résultats.....	125
1.1	Effets des vers de terre sur les nématodes du sol	125
1.2	Effets des vers de terre sur la croissance et la nutrition de la plante	126
1.3	Effets de la fertilisation sur les nématodes	126
1.3.1	<i>Effets sur les nématodes libres</i>	126
1.3.2	<i>Effets sur les nématodes herbivores</i>	127
1.4	Etat et fonctionnement des agrosystèmes des Ferralsols selon les indices nématologiques.....	128
1.5	Effets des nématodes sur les fonctions de la plante.....	129
1.6	Les vers de terre, agents de dispersion horizontale des nématodes.....	129
2	Retombées pratiques de la thèse	130
3	Perspectives.....	131
4	Conclusion générale.....	133
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	136
	LISTE DES ANNEXES	i

LISTE DES ABREVIATIONS

AMF	: Arbuscular mycorrhizal fungi
ANOVA	: Analyse de variance
ASS	: Afrique Sub-Saharienne
C1, C2, C3	: Compartiment 1, 2, et 3
KCl	: Chlorure de potassium
CARD	: Coalition for African Rice Development
CIRAD	: Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
cp	: gradient colonisateurs – persistants des nématodes
DM	: Dry matter
EcoAfrica	: Ecological intensification pathways for the future of crop-livestock integration in African agriculture (projet finance par l'Union Africaine)
Eco & Sols	: Ecologie Fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et des Agroécosystèmes
EI	: Enrichment index
FAO	: Food and agriculture organization
HPO_4^{2-}	: Ion phosphate
IRD	: Institut de recherche pour le développement
LRI	: Laboratoire des RadioIsotopes
MAEP	: Ministère de l'agriculture, de l'élevage, et de la pêche
MF	: Mineral fertilizer
MI	: Maturity index
MO	: Matière organique
MS	: Matière sèche
NCR	: Nematode channel ratio
Nem	: Nématodes
NH_4^+	: Ion ammonium
NO_3^-	: Ion nitrate

NDVI	: Normalized difference vegetation index
OFM	: Organic fertilizer mixtures
OMF	: Organic and mineral fertilizers
OF	: Organic fertilizer
P1 to P16	: Pratique P1 to P16
PIB	: Produit intérieur brut
PLS-R	: Partial least squares regression
PPI	: Plant parasitic index
PRI	: Photochemical reflectance index
PVC	: Polychlorure de vinyle
SECuRE	: Soil ECological function REstoration to enhance agrosystem services in rainfed rice cropping systems in agroecological transition (projet finance par la FONDation Agropolis)
SI	: Structure index
TSBF	: Tropical Soil Biology and Fertility
USA	: Etats-Unis d'Amérique
UMR	: Unité Mixte de Recherche
VDT	: Vers de terre
VIP	: Variable importance of projection
WFP	: World Food Program

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1 : Etat des connaissances

Figure 1 Schéma d'organisation générale d'un nématode	2
Figure 2 Les principaux groupes trophiques de nématodes (Coll et al., 2013).....	4
Figure 3 Guildes fonctionnelles des nématodes caractérisées par les groupes trophiques et les stratégies de vie exprimées par le gradient colonisateur-persistant (cp) (Bongers & Bongers 1998). Les guildes indicatrices de l'état du réseau trophique (basal, enrichi ou structuré) sont présentées. Les quadrats A, B, C, et D correspondent aux quatre fonctionnements différents du sol suivant les valeurs de EI (axe des ordonnées) et SI (axe des abscisses) qui varient entre 0 à 100%.....	9
Figure 4 Anatomie complète d'un ver de terre (Source : https://www.futura-sciences.com/)	10
Figure 5 Taille d'effet de l'influence de la densité des vers de terre sur l'impact de la présence de ces organismes sur l'abondance des nématodes. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'observations comparées; les barres représentent les intervalles de confiance à 95 %.(Demetrio et al., 2019).	19
Figure 6 Nombre de galles de <i>Meloidogyne halpa</i> sur les racines des plants de tomate cultivés sur sol traité avec du vermicompost dilué à 5%, 10% et 20% ou du jus de compost chaud dilué à 20% en comparaison avec les tomates qui ont poussé dans du sol traité avec de l'eau (témoin) (Edwards et al., 2007)	23
Figure 7 Schéma conceptuel de la thèse.....	36

Chapitre 2 : Etude expérimentale au champ

Figure 8 Mean absolute abundances of total nematodes (A), bacterivores (B), fungivores (C), omni-predators (D), and herbivores (E) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold. For graphical analysis, we classified the fertilization types as follows: absence of fertilization (T1), fertilization with NPK and urea (T2), low rate of organic fertilizers without NPK (T3 and T4), low rate of organic fertilizers with NPK (T5), high rate of organic fertilizers (T6, T7, T8, and T9), high rate of organic fertilizers with mineral fertilizers (T10, T11, and T12), high rate of organic fertilizer mixtures or OFM (T13) and high rate of OFM with mineral fertilizers (T14, T15, and T16).....	51
---	----

Figure 9 Mean absolute abundances of <i>Pratylenchus</i> (A), <i>Meloidogyne</i> (B), <i>Xiphinema</i> (C), and <i>Helicotylenchus</i> (D) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold... 52	52
Figure 10 Mean values of the maturity index (A), plant parasitic index (B), nematode channel ratio index (C), Shannon index (D), and Simpson index (E) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold. 53	53
Figure 11 Mean values of the Structure Index (x-axis) and the Enrichment Index (y-axis per fertilization practice). The size of the symbols corresponds to the absolute abundance of <i>Meloidogyne</i> 54	54

Chapitre 3 : Etude expérimentale en mésocosmes

Figure 12 Taux de survie des vers de terre (%) et nombre de cocons produits par traitement. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5)..... 79	79
Figure 13 Biomasses aérienne et racinaire du riz (mg pot ⁻¹) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%. 80	80
Figure 14 Teneur en N (g kg ⁻¹) (A) et quantité totale en N (B) (mg pot ⁻¹) dans la partie aérienne des plantes selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%. 82	82
Figure 15 Teneur en phosphore (mg kg ⁻¹) (A) et quantité totale en P (B) (mg pot ⁻¹) dans les plantes selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%. 83	83
Figure 16 Densité totale des nématodes (individus par kg de sol sec) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%. 86	86
Figure 17 Abondance absolue des nématodes bactérivores (A) et phytoparasites (B) (individus par kg de sol sec) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%. 87	87

Chapitre 4 : Etude expérimentale en microcosmes

Figure 18 Définition de la dispersion selon Caro et al. (2012 ; 2013) (A) et représentation schématique du microcosme (B).	105
Figure 19 Taux de survie des vers de terre pour les traitements avec 5 vers de terre (5V) (A) et avec 10 vers de terre (10V) (B) après 4 et 8 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.	109
Figure 20 Abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C2 (C) en fonction du nombre des vers de terre après 4 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.	110
Figure 21 Abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C2 (C) en fonction du nombre des vers de terre après 8 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.	111
Figure 22 Evolution de l'abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C3 (C) en fonction de la durée de l'expérience selon le nombre des vers de terre. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4).....	112
Figure 23 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes en fonction du nombre de vers de terre (A) et de la durée de l'expérience (B). Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards.....	113
Figure 24 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes par compartiment.	113
Figure 25 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes dans le compartiment C3 suivant le nombre des vers de terre après 4 (A) et 8 semaines (B) d'expérience.....	115
Figure 26 Abondance absolue des taxons de nématodes dominants dans le compartiment C3 suivant le nombre de vers de terre après 4 (A) et 8 semaines (B) d'expérience.	116

Discussion et conclusion générale

Figure 27 Schéma récapitulatif des interactions entre les vers de terre, les nématodes, et la fertilisation des agrosystèmes pluviaux des Ferralsols malgaches.....	135
--	-----

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Chapitre 2 : Etude expérimentale au champ

Photo 1 Essai au champ mis en place à Imerintsiatosika – Itasy, Madagascar (2019)..... 37

Chapitre 3 : Etude expérimentale en mésocosmes

Photo 2 Essai en pots en extérieur du Laboratoire des RadioIsotopes (2020) 69

Photo 3 *Pontoscolex corethrurus* 76

Photo 4 Expérimentation en cours..... 77

Photo 5 Mesure de l'indice PRI (Photochemical Reflectance Index) et récupération du sol et de la partie racinaire des plantes 78

Chapitre 4 : Etude expérimentale en microcosmes

Photo 6 Dispositifs utilisés pour le test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre (Salle d'incubation du Laboratoire des RadioIsotopes, 2021)..... 98

Photo 7 Extraction des nématodes suivant la méthode modifiée de Baermann 103

Photo 8 Disposition des gouttières dans la salle d'incubation..... 106

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1 : Etat des connaissances

Tableau 1 Classification et description des nématodes libres du sol suivant le gradient colonisateur – persistant (Bongers 1990).....	5
Tableau 2 Tableau comparatif des principales caractéristiques des trois catégories écologies de vers de terre décrites par Bouché (1972).....	13
Tableau 3 Tableau récapitulatif des effets des vers de terre sur les nématodes, selon la littérature scientifique	25

Chapitre 2 : Etude expérimentale au champ

Table 4 Description and origin of the organic and mineral fertilizers.....	44
Table 5 List of the 16 treatments numbered from T1 to T16. KM: Kraal manure, CFM: conventional farmyard manure, IFM: improved farmyard manure, COM: compost, VCT: vermicompost.	46
Table 6 Statistical results of the ANOVA and the Kruskal-Wallis test on the effects of the different treatments on nematode absolute abundance and indices.	50
Table 7 Partial least squares (PLS) regressions including 17 independent variables (agronomic, soil, and plant variables) and one dependent variable (absolute abundances of bacterivores, microbivores, omni-predators, <i>Meloidogyne</i> or <i>Pratylenchus</i>). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively.....	55
Table 8 Partial least squares (PLS) regressions including 19 independent variables (nematodes taxa) and one dependent variable (shoot biomass, root biomass, total biomass, grain N content, shoot N content or shoot P content of rice). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively.....	57
Table 9 Partial least squares (PLS) regressions including nine independent variables (abundance of different trophic groups of nematodes and nematode indices) and one dependent variable (yield, root biomass, total biomass, grain N content or shoot N content). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented	

a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively..... 59

Chapitre 3 : Etude expérimentale en mésocosmes

Tableau 10 Description, fournisseurs, et doses d'apport des fertilisants utilisés..... 74

Tableau 11 Caractéristiques physico-chimiques des trois types de fertilisants : C: compost, F: fumier de bovin, L: lombricompost..... 75

Tableau 12 P-values des ANOVA à deux facteurs pour les variables liées aux plantes selon la présence de *P. corethrurus* et la fertilisation..... 84

Tableau 13 Moyenne (erreur standard) et ANOVA à deux facteurs de l'abondance absolue des nématodes en absence (-V) ou en présence des vers de terre (+V), suivant les types de fertilisation (F), ainsi que les effets de l'interaction de ces deux facteurs (V × F). 88

Chapitre 4 : Etude expérimentale en microcosmes

Tableau 14 Comparaison de la moyenne de l'abondance absolue des nématodes totaux et des groupes trophiques dans les turricules de vers de terre et du sol non ingéré 108

Tableau 15 Composition taxonomique des nématodes de turricules et du sol. Les signes « × » et « - » indiquent respectivement la présence ou l'absence d'un taxon dans les turricules ou dans le sol. 108

Tableau 16 P-values de l'ANOVA montrant les effets du compartiment, de la durée de l'expérience, du nombre de vers de terre, et de l'interaction de ces 3 facteurs sur l'abondance totale et l'abondance absolue des groupes trophiques de nématodes. Les p-values en gras sont significatifs au seuil de 5%..... 114

Tableau 17 Liste des taxons significativement associés à chaque compartiment..... 117

Introduction générale

L'agriculture est le secteur d'activité humaine qui occupe la plus grande partie de la surface de la terre (Vitousek et al., 1997). Au cours des 50 dernières années, la surface cultivée dans le monde a augmenté de 12 % (Dubois, 2011). Mais les projections futures suggèrent que des terres agricoles supplémentaires seraient nécessaires en raison de l'augmentation de la demande alimentaire de la population mondiale qui devrait atteindre environ 9 milliards d'habitants en 2050 (Gabriel et al., 2013; Gusti et al., 2019). Cette situation amplifiera sans aucun doute la dégradation de l'environnement et la faune et la flore seront contraintes à se replier davantage dans des espaces de plus en plus réduits (Gabriel et al., 2013).

En Afrique Sub-Saharienne (ASS), moins 13 % de la surface agricole utile sont cultivées selon les estimations (Séronie & Jaquemot, 2020). Néanmoins, malgré l'insécurité alimentaire qui est déjà critique à l'heure actuelle et le taux de croissance démographique élevé (environ 2,7 % an⁻¹ contre 0,3 % à 1,8 % an⁻¹ ailleurs (Tabutin & Schoumaker, 2020) couplé à la stagnation de la production agricole (FAO, 2011; Herrero et al., 2014; Pereira, 2017), les possibilités d'extension des terres agricoles sont limitées à cause de la faible fertilité des sols qui y dominant, les Ferralsols (Kögel-Knabner et al., 2014).

Les Ferralsols sont des sols fragiles à pH acide, voire même très acide. Ils sont réputés pour leur faible fertilité minérale qui est d'origine naturelle. Au cours du temps, ces sols anciens ont subi une altération longue et intense aboutissant à des matériaux argileux à faible capacité d'échange cationique (CEC) mais à forte teneur en minéraux secondaires tels que les oxydes de fer et d'aluminium. Ces composés ont, en particulier, un fort pouvoir de rétention des ions phosphates. En conséquence, les Ferralsols ont une faible teneur en éléments nutritifs disponibles, notamment en phosphore (P) mais aussi en azote (N), en calcium (Ca), en potassium (K) ou en magnésium (Mg). A Madagascar, les Ferralsols couvrent 35,4 % de la superficie du pays et sont principalement situés sur les Hautes Terres et la partie Est de l'île (Razafimahatratra, 2011). Ces sols sont typiques des versants de collines dits « tanety » (Rabeharisoa, 2004) qui représentent 65 % de la surface agricole utile du pays.

A Madagascar, le secteur agricole implique près de 72 % de la population active. Le riz étant l'alimentation de base de la population, il constitue la principale culture occupant les terres agricoles. Généralement, la production rizicole des ménages malgaches est distribuée comme suit : une part est destinée à l'autoconsommation et l'autre part est réservée à la commercialisation. Les revenus générés par la production de riz touchent près de deux personnes sur trois de la population ; ce qui fait de la totalité du circuit d'approvisionnement en riz un contributeur d'environ 12 % au PIB en valeur nominale et 43 % au PIB agricole (CARD,

2010). Cependant, les rendements rizicoles sont faibles, dépassant rarement 2 t ha^{-1} , et n'arrivent plus à subvenir aux besoins de la population malgache croissante. Le pays est actuellement un importateur net de riz. Selon les estimations, les besoins d'importation du riz blanc pour la campagne de commercialisation 2018/2019 (Avril/Mars) ont été d'environ 530.000 t (FAO/PAM, 2018). L'importation favorise les baisses des prix sur le marché intérieur. Néanmoins, 8 % de la population est atteinte d'une insécurité alimentaire chronique (MAEP, 2015; Sourisseau et al., 2016) et le taux de pauvreté est élevé affectant plus de 70 % de la population. La réduction significative de l'insécurité alimentaire et de la pauvreté à Madagascar nécessite une concentration des efforts en priorité dans le sous-secteur rizicole.

La région des Hautes Terres est la principale région productrice de riz à Madagascar. Plus de la moitié des terroirs rizicoles du pays s'y trouve (Raunet, 1989). Le paysage agricole de cette région est essentiellement représenté par des bas-fonds de vallées et des plaines cultivés en riz irrigué. Vers la fin des années 80, l'absence de nouvelles surfaces agricoles utiles dans ces zones à cause de la poussée démographique a incité les paysans à exploiter les versants de collines ou *tanety* pour la riziculture pluviale. Initialement, ces *tanety* ont été, soit cultivées avec du maïs ou du manioc, soit laissées incultes et recouvertes de pseudo-steppes à *Aristida* sp., appelées *bozaka*. Cette extension des terres rizicoles est une solution permettant d'augmenter la production pour mieux satisfaire la demande nationale tout en développant l'activité économique domestique. Elle se heurte cependant à la faible fertilité des Ferralsols des zones de *tanety* agissant en synergie avec de nombreuses contraintes biotiques (maladie fongique du riz ou pyriculariose, attaques de biogresseurs tels que les vers blancs, les nématodes phytoparasites, et les plantes parasites comme le striga (*Striga asiatica*)), et abiotiques (changement climatique et érosion). Les Ferralsols malgaches ont un pH compris entre 4,0 et 5,5, pauvres en N et P disponibles (Rabeharisoa, 2004; Raminoarison et al., 2020), et en matière organique (MO) (Randriamanantsoa et al., 2013), avec une capacité d'échange cationique égale ou inférieure à $16 \text{ cmol}^+ \text{ kg}^{-1}$. Ces constats sont aggravés par la faible gestion de la fertilité des sols où les apports de fertilisants sont faibles voire même inexistantes. Par conséquent, les rendements moyens du riz pluvial sur les Ferralsols malgaches restent faibles avec $2,45 \text{ t ha}^{-1}$ (WFT, 2019).

En se basant sur la fertilisation pour restaurer ou maintenir la fertilité minérale de ces Ferralsols, l'intensification conventionnelle n'est pas une option appropriée. Les quantités de fertilisants chimiques apportés par hectare sont faibles, équivalentes à 16 kg N ha^{-1} , 6 kg P ha^{-1} et 8 kg K ha^{-1} (Rabeharisoa et al., 2012) et concernent moins d'une exploitation sur quatre. En

revanche, l'apport de fertilisants organiques est une pratique couramment adoptée par les paysans et touche environ la moitié des exploitations (Rabeharisoa et al., 2012). Pourtant, cette pratique devrait être accompagnée par d'autres stratégies alternatives potentielles pour que les résultats soient tangibles. L'agroécologie apparaît comme une voie prometteuse dans l'optique d'améliorer la production rizicole sur les Ferralsols de Madagascar. La valorisation et la gestion des ressources organiques figurent parmi les principes de l'agroécologie afin de garantir les conditions des sols favorables à la croissance des plantes. L'agroécologie promeut également l'intensification écologique. Il s'agit d'un ensemble de pratiques s'orientant vers l'utilisation et l'imitation des processus naturels dans la fourniture des biens et services écosystémiques (Sarthou, 2018) tels que les services d'approvisionnement en nourriture et en eau, les services de régulation comme la séquestration du carbone et l'atténuation du changement climatique, et les services de support comme le maintien et/ou la restauration de la fertilité du sol. En effet, l'intensification écologique cherche à amplifier les fonctions écologiques à la base de ces biens et services que les écosystèmes, en particulier les agroécosystèmes, procurent à l'humanité (Blanchart & Trap, 2020). Ces fonctions écologiques du sol sont assurées par les myriades d'organismes qui y habitent en interaction avec ses composantes physiques et chimiques (Adhikari & Hartemink 2016; Jónsson & Davíðsdóttir, 2016). Quatre principales fonctions écologiques du sol à la base de la production végétale ont été décrites : i) le maintien de la structure du sol, ii) le recyclage des nutriments, iii) la décomposition de la MO, et iv) le contrôle des bioagresseurs (Kibblewhite et al., 2008). Parmi ces organismes du sol, deux grands groupes d'importance capitale en termes d'abondance et/ou de biomasse, de diversité, et de fonctions nous intéressent plus particulièrement : les vers de terre et les nématodes.

Les vers de terre interviennent directement ou indirectement dans la stimulation de la croissance et le développement des plantes à travers plusieurs mécanismes : i) la dynamique de la MO (Brown et al., 2000), ii) la stimulation de l'activité microbienne (Bernard et al., 2012), iii) le contrôle des pathogènes et des bioagresseurs (Blouin et al., 2005 ; Lafont et al., 2007), et iv) la modification de la structure physique du sol (Blanchart et al., 2004). Les nématodes quant à eux peuvent être parasites des plantes ou libres dans la solution du sol. Les nématodes phytoparasites sont connus par les dommages qu'ils causent sur les cultures tandis que les nématodes libres sont impliqués dans la stimulation de l'activité microbienne du sol et la minéralisation accrue de la MO (Ferris et al. 1998; Bonkowski et al., 2000), ainsi que le contrôle des bioagresseurs (Mankau & Mankau, 1963) y compris les nématodes phytoparasites (DuPont et al., 2010). De plus, les nématodes sont utilisés depuis longtemps comme bioindicateurs

pertinents pour évaluer la qualité du sol (Bongers, 1990). Leur abondance et leur diversité reflètent l'état du sol en terme de perturbation physique ou chimique comme la pollution ou la fertilité (Ferris et al., 2001). Par ailleurs, les vers de terre et les nématodes manifestent entre eux des relations diverses qui se traduisent par les effets directs ou indirects des vers de terre sur les communautés de nématodes. Les effets directs sont issus des habitudes alimentaires des vers de terre par lesquelles ils pourraient ingérer les nématodes (Dash et al., 1980) ou par leur déplacement dans le sol favorisant ainsi la dispersion de ces organismes (Shapiro et al., 1993; 1995). L'amélioration de la dispersion des nématodes par les vers de terre est particulièrement intéressante dans la distribution spatiale de ces organismes à faible capacité de déplacement. Les effets indirects, par contre, résultent des modifications biotiques et abiotiques du milieu par les vers de terre. Ces interactions peuvent être favorables ou défavorables pour les nématodes et en conséquence, elles peuvent avoir des impacts positifs, négatifs ou neutres vis-à-vis de la production agricole.

Pour le cas de Madagascar, des études récentes ont été conduites sur l'efficience d'utilisation des vers de terre (Ratsiatosika et al., 2021a) et des nématodes (Trap et al., 2021a) pour améliorer la production rizicole sur les Ferralsols. Les résultats observés sont prometteurs avec une amélioration des propriétés physiques du sol, une augmentation de la disponibilité des nutriments (N et P), et une amélioration de la croissance des plantes et de la productivité. Par contre, les interactions entre ces organismes dans ces agrosystèmes malgaches à bas intrants sont encore méconnues. Pourtant, elles semblent fournir des éléments informatifs essentiels permettant d'optimiser l'intensification écologique de la production végétale sur des sols pauvres et fragiles tels que les Ferralsols. En effet, toujours dans cette optique de valoriser les organismes du sol à des fins agricoles, l'objectif de cette thèse est de mieux comprendre l'implication des relations vers de terre – nématodes dans la fourniture des biens et services écosystémiques que sont la croissance végétale et la diminution du développement et/ou des impacts des bioagresseurs, notamment les nématodes phytoparasites, dans les agrosystèmes rizicoles pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches.

Chapitre 1

Etat des connaissances

1 Les nématodes du sol : bioindicateurs de la qualité du sol

1.1 Caractères généraux

Les nématodes sont des vers ronds microscopiques fusiformes ou en forme de cigare, à corps non segmenté appartenant à l'embranchement de Némathelminthes. En moyenne, leur longueur varie de 0,25 à 3 mm (Siddiqi, 1986). Leur corps est mince, incolore et transparent. Ils possèdent une symétrie bilatérale, un tube digestif complet et un système nerveux simple (formé d'un anneau céphalique qui se prolonge en cordon nerveux). Ils sont dépourvus d'appareil circulatoire et respiratoire. La respiration se fait par diffusion au travers des pores qui percent la cuticule imperméable recouvrant leur corps. Ils ne possèdent généralement ni membres ni appendices, mais en cas de présence, ils sont petits et minces et sont représentés par des projections labiales, des soies céphaliques, somatiques ou caudales, parfois de tubercules, d'épines ou d'écailles (Andrassy, 2005).

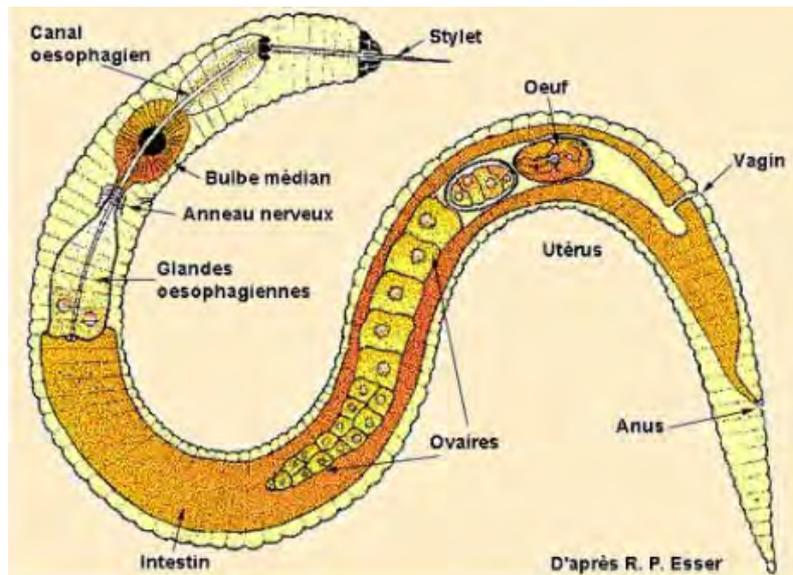


Figure 1 Schéma d'organisation générale d'un nématode

(Source : <https://docplayer.fr/61663259-Quelques-statistiques-concernant-les-nematodes.html>)

1.2 Diversité et écologie

Parmi les organismes du sol, les nématodes constituent un des groupes les plus riches, les plus abondants, et les plus diversifiés, aussi bien vis-à-vis de la diversité spécifique que fonctionnelle (Coleman & Wall, 2015). Actuellement, environ 28 000 espèces ont été décrites (Lambshhead, 1993) et les estimations de richesse spécifique totale se situent entre 400 000 et 10 000 000 (Wall et al., 2001).

Les nématodes se caractérisent par leur grande capacité d'adaptation et de colonisation d'habitats très diversifiés : les milieux aquatiques (marins, limniques, rivières, lacustres, eaux stagnantes, etc.), et les milieux terrestres (tous les types de sols très humides aux plus secs, humus, bouses, fumier, compost, etc). Ils peuvent être aussi parasites d'algues, de plantes supérieures ou d'animaux. Ils sont également présents dans des milieux extrêmes tels que l'Antarctique et les déserts. Face aux conditions défavorables de l'environnement (dessiccation, gel, etc.), ils ont la capacité de passer à l'état de vie ralentie comme la diapause, la quiescence ou le "dauer larvae". Dans le sol, la densité moyenne des nématodes varie entre 100 000 à 5 000 000 individus m⁻² et ils se concentrent dans les 10 premiers cm avec un maximum dans l'horizon 0 – 3 cm (Arpin et al., 1980). Cette densité varie au cours de l'année en fonction de la saison. Dans les agroécosystèmes, les pratiques culturales incluant le mode d'usage du sol (labour, semis direct), les types de fertilisants et pesticides apportés et la culture mise en place qui déterminent la diversité végétale sont les principaux facteurs qui influencent l'abondance des nématodes du sol (Djigal et al., 2012; Puissant et al., 2021).

1.3 Groupes trophiques

Les nématodes du sol peuvent être parasites des plantes, bien connus par les dégâts qu'ils peuvent occasionner sur les cultures. Néanmoins, la plupart des nématodes sont libres dans la solution du sol dont une grande partie est microbivore (Villeneuve et al., 2009), c-à-d. se nourrissant de microorganismes. Ils occupent, au sein de la chaîne alimentaire du sol, plusieurs niveaux trophiques (Ferris et al., 2001). En fonction de leur comportement alimentaire, ils peuvent être classés en cinq groupes trophiques : les bactérivores, les fongivores, les omnivores, les prédateurs, et les herbivores qui regroupent les non-nuisibles ou phytophages (ou phytophages facultatifs) et les ravageurs de cultures ou phytoparasites (ou phytophages obligatoires) (Yeates et al., 1993). Ces différents groupes peuvent être distingués facilement au microscope optique suivant la structure morpho-anatomique de leur pièce buccale et du pharynx : (i) les bactérivores se nourrissant de procaryotes utilisent leur stoma tubulaire ou en forme d'entonnoir ; (ii) les fongivores utilisent leur stylet pour se nourrir sur les hyphes mycéliens ; (iii) les omnivores utilisent leur lance pour se nourrir des bactéries, des champignons, des proies de la microfaune, des algues, etc. ; (iv) les prédateurs ingèrent leurs proies à travers une large cavité munie de dents ou d'aiguillons, et (v) les herbivores utilisent leur stylet muni de trois boutons basaux pour se nourrir au niveau des vaisseaux conducteurs des plantes.

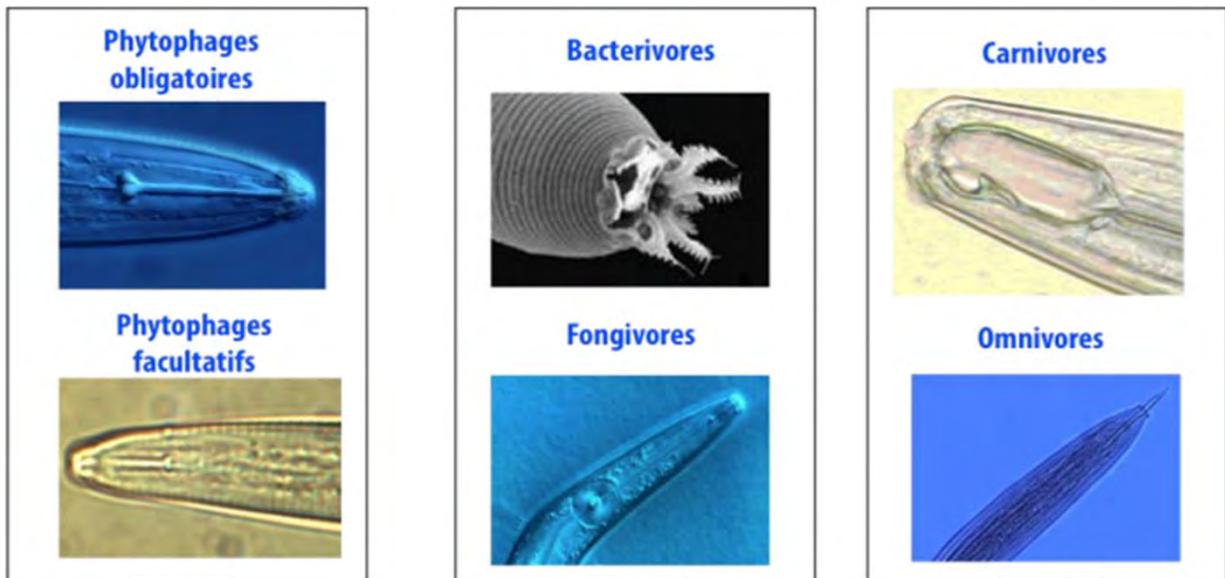


Figure 2 Les principaux groupes trophiques de nématodes (Coll et al., 2013)

1.4 Stratégies de vie

Bongers (1990) a établi une classification des nématodes du sol suivant un gradient démographique et écologique allant des taxons "colonisateurs" aux taxons "persistants". Les nématodes colonisateurs ont un cycle de vie court avec un taux de reproduction et une capacité de colonisation élevés. Ils sont très tolérants aux perturbations du milieu telles que l'eutrophisation et l'anoxie. Ils ont des gonades volumineuses par rapport à la taille du corps libérant un grand nombre de petits œufs et sont généralement très abondants dans le sol. Les nématodes persistants, par contre, ont un cycle de vie long et un taux de reproduction faible. Leur capacité de colonisation est plus faible et ils sont vulnérables aux perturbations. Ils ont des gonades moins volumineuses mais produisent de grands œufs. Dans un échantillon de sol, ils n'appartiennent jamais aux groupes de nématodes dominants mais du point de vue de la taille, ils sont généralement beaucoup plus grands par rapport aux nématodes colonisateurs (Bongers & Bongers, 1998). Sur un gradient colonisateur – persistant (cp), une valeur de cp allant de cp-1 à cp-5 a été attribuée à chaque genre et famille de nématodes (Tableau 1) (Bongers 1990; Bongers & Bongers 1998).

Tableau 1 Classification et description des nématodes libres du sol suivant le gradient colonisateur – persistant (Bongers 1990).

Classes	Description	Exemples de familles
cp-1	Cycle de vie court Un grand nombre de petits œufs (prolifération rapide) Tolérants au stress environnemental Nématodes opportunistes Capacité de passer à l'état dauer larvæ	Rhabditidae Diplogastridae Panagrolaimidae
cp-2	Cycle de vie court et capacité de reproduction élevée Nombreux petits œufs Tolérants aux perturbations du milieu et aux polluants	Aphelenchoidea Cephalobidae Plectidae
cp-3	Caractéristiques intermédiaires entre cp-1 et cp-4 : Cycle de vie plus long Sensibles aux perturbations du milieu	Chromadoridae Desmodoridae Teratocephalidae
cp-4	Cycle de vie long Cuticule perméable Sensibles aux perturbations et aux polluants	Alaimidae Dorylaimidae Trichodoridae
cp-5	Cycle de vie long Taux de reproduction faible et faible capacité métabolique Grands œufs mais peu nombreux Cuticule perméable Sensibles aux perturbations et aux polluants	Thornemematidae Discolaimidae Nygolaimidae

Le gradient démographique colonisateur – persistant a été également attribué aux nématodes herbivores. Pourtant, leurs stratégies de vie sont différentes de celles des nématodes libres. En effet, quatre groupes de nématodes herbivores allant du groupe 2 qui sont des colonisateurs (Tylenchida, Paratylenchidae, Anguinidae, etc), au groupe 5 ou persistants (Longidoridae) ont été distingués (Bongers, 1990). Les nématodes du groupe 3 (Dolichodoridae, Pratylenchidae, Meloidogynidae, etc.) et du groupe 4 (Trichodoridae) ont des caractéristiques intermédiaires. Dans

les agrosystèmes riches en nutriments, les taxons colonisateurs chez les nématodes libres (cp-1, cp-2) sont abondants alors que chez les herbivores, ce sont les persistants (groupe 4 et groupe 5) qui abondent dans ces milieux favorables au développement des plantes sur lesquelles ils se nourrissent. Dans la littérature, il a été reporté une corrélation positive entre la production primaire et l'abondance des persistants chez les herbivores (Bongers, 1990) et même dans les conditions de stress environnemental, ils peuvent représenter jusqu'à 80% de la population de nématodes du sol (Bongers, 1985). Les taxons colonisateurs chez les herbivores (groupe 2 et groupe 3) sont caractéristiques des milieux peu perturbés.

1.5 Fonctions réalisées par les nématodes

Les nématodes phytoparasites sont les nématodes les plus connus en raison des problèmes phytosanitaires qu'ils causent dont l'incidence économique est très importante à l'échelle mondiale. En Europe, ils sont responsables de 10% des dégâts sur la production céréalière. Aux USA, les dommages qu'ils provoquent représentent annuellement 6 milliards de dollars. Dans les régions tropicales et tempérées chaudes, ils constituent l'un des principaux ennemis des plantations et cultures de caféier, cotonnier, bananier, ananas, maïs, sorgho, etc. A Madagascar, le riz est aussi infesté par plusieurs espèces de nématodes phytoparasites (*Meloidogyne graminicola*, *Helicotylenchus* spp., *Xiphinema* spp., *Pratylenchus* spp., etc.) (Chapuis et al., 2016). De ce fait, l'abondance de ces nématodes fournit des informations sur les risques de dommages aux cultures et de perte de rendement (Talwana et al., 2016).

Les nématodes bactériovores et fongivores sont impliqués directement et indirectement dans la transformation de la MO en des éléments minéraux et organiques qui peuvent être mis au profit de la croissance et la production des plantes (Ferris et al., 1998; Ingham et al., 1985). Des études expérimentales ont montré une amélioration de la disponibilité des nutriments dans le sol, notamment le N et le P, en présence des nématodes bactériovores (Bonkowski et al., 2000; Sánchez-Moreno, 2018). Egalement, ils affectent positivement de manière directe ou indirecte la croissance des plantes en augmentant la production de biomasse (Trap et al., 2016, 2021a). La voie indirecte est liée à la régulation de la communauté microbienne (Chen & Ferris, 1999; Jiang et al., 2013). Ainsi, la prédation des bactéries par les nématodes bactériovores, d'une part stimule l'activité microbienne qui est liée à la fertilité minérale du sol et à la production primaire (Djigal et al., 2004; Ferris et al., 1998; Irshad et al., 2011) et d'autre part libère les nutriments immobilisés dans la biomasse microbienne (Anderson et al., 1983; Ferris et al., 1998). La voie directe correspond à l'excrétion des nutriments par les nématodes afin de réguler leurs concentrations internes en éléments nutritifs ou l'équilibre stœchiométrique (Clarholm, 1985; Uikman et al., 1991).

Théoriquement, les nématodes bactérivores devraient excréter 9 - 20% de N et 66 - 76% du P qu'ils ont assimilés (Trap et al., 2016).

L'abondance des nématodes fongivores est également positivement corrélée à la disponibilité de N (Neher et al., 2012). D'autres études ont révélé leurs potentialités dans la lutte biologique contre les maladies d'origine fongique des racines des plantes (Mankau & Mankau, 1963). Les nématodes omnivores et prédateurs quant à eux sont impliqués dans la stimulation de la prolifération microbienne par le mécanisme dit "top-down regulation". Il s'agit d'un mécanisme par lequel les organismes de haut niveau trophique contrôlent l'abondance et/ou les activités des organismes de niveau trophique inférieur. Par conséquent, ils améliorent la disponibilité des nutriments dans le sol (Neher, 2001; Wardle & Yeates, 1993). Ce mécanisme leur confère aussi un rôle clé dans la lutte contre les nématodes parasites des plantes (Bilgrami, 2008; DuPont et al., 2010; Sánchez-Moreno, 2018).

1.6 Indices nématologiques

Plusieurs caractéristiques des nématodes en font des bons bioindicateurs pour évaluer la qualité du sol : abondance, diversité fonctionnelle et comportementale (Bongers, 1990; Yeates & Bongers, 1999; Yeates, 2003). En effet, l'abondance et la structure des communautés de nématodes peuvent être utilisées pour comprendre comment une perturbation peut avoir un impact sur le sol dans son ensemble. Quatre groupes d'indicateurs ont été développés : (a) les indicateurs d'abondance, (b) les indicateurs de maturité, (c) les indicateurs d'enrichissement et de structure, et (d) les indicateurs de ratio.

1.6.1 Indicateurs d'abondance

Ces indicateurs sont liés à l'abondance relative de chaque groupe trophique qui reflète l'état et les fonctions du sol :

- ↳ Les nématodes herbivores (phytophages et phytoparasites) renseignent sur la nature et l'état de la couverture végétale et, éventuellement, le risque de perte de rendement ;
- ↳ Les nématodes microbivores (bactérivores et fongivores) renseignent sur le compartiment microbien, la dynamique de la MO et le recyclage des nutriments ;
- ↳ Les nématodes de niveaux trophiques supérieurs (omnivores et prédateurs) reflètent le degré des perturbations physiques ou chimiques du milieu.

1.6.2 Indicateurs de maturité

Bongers (1990) a développé l'indice de maturité (MI) comme une valeur indiquant l'état d'un écosystème basé sur la structure des communautés de nématodes libres et leurs stratégies de vie

respectives. Cet indice est obtenu en calculant la somme de la valeur de cp de chaque espèce ou famille de nématodes multipliée par leur fréquence dans un échantillon. Une faible valeur de MI indique une forte abondance relative des nématodes cp-1 et cp-2 suite aux perturbations du milieu. C'est le cas des agrosystèmes après apport de fertilisants. Par contre, lorsque sa valeur est élevée, les nématodes cp-4 et cp-5 sont plus abondants, indiquant une stabilité physico-chimique du milieu. La formule qui permet de calculer le MI s'écrit comme suit :

$$MI = \sum cp_{(i)} \times f(i)$$

Où cp est la valeur de cp du taxon de nématode i et f est son abondance absolue.

Les nématodes herbivores n'ont pas été pris en compte dans le calcul de MI. Le PPI est l'indice de maturité pour les herbivores (Bongers, 1990).

1.6.3 Indicateurs d'enrichissement et de structure

La connaissance des groupes trophiques de nématodes et de leurs stratégies de vie permet de les grouper en "guildes fonctionnelles" (Ba_x , Fu_x , Om_x , et Ca_x dont "x" qui varie de 1 à 5 représente respectivement la valeur de cp des nématodes bactérivores, fongivores, omnivores, et carnivores). Chaque guildes est composée d'un groupe de taxons de nématodes appartenant aux mêmes groupes trophiques et réalisant les mêmes fonctions au niveau du réseau trophique et les mêmes impacts sur l'évolution de l'écosystème. Par exemple, dans la guildes Ba_2 sont groupées plusieurs genres de nématodes bactérivores tels que *Acrobeloides*, *Acrobeles*, *Cephalobus*, et *Wilsonema*. L'abondance relative des nématodes dans les différentes guildes fonctionnelles permet de calculer deux indices synthétiques, l'indice d'enrichissement (EI) et l'indice de structure (SI). Les détails de calcul sont présentés dans Ferris et al. (2001). Ces deux indices ont été utilisés pour interpréter la qualité des sols (Ferris et al., 2001). Le EI donne une indication sur la dynamique des éléments nutritifs dans le sol. Il augmente avec la disponibilité en nutriments, particulièrement le N. Le SI reflète la stabilité du milieu. Plus sa valeur est élevée plus le milieu est stable. La représentation sur un plan des valeurs prises par ces deux indices simultanément permet de décrire quatre fonctionnements différents du sol (Figure 3).

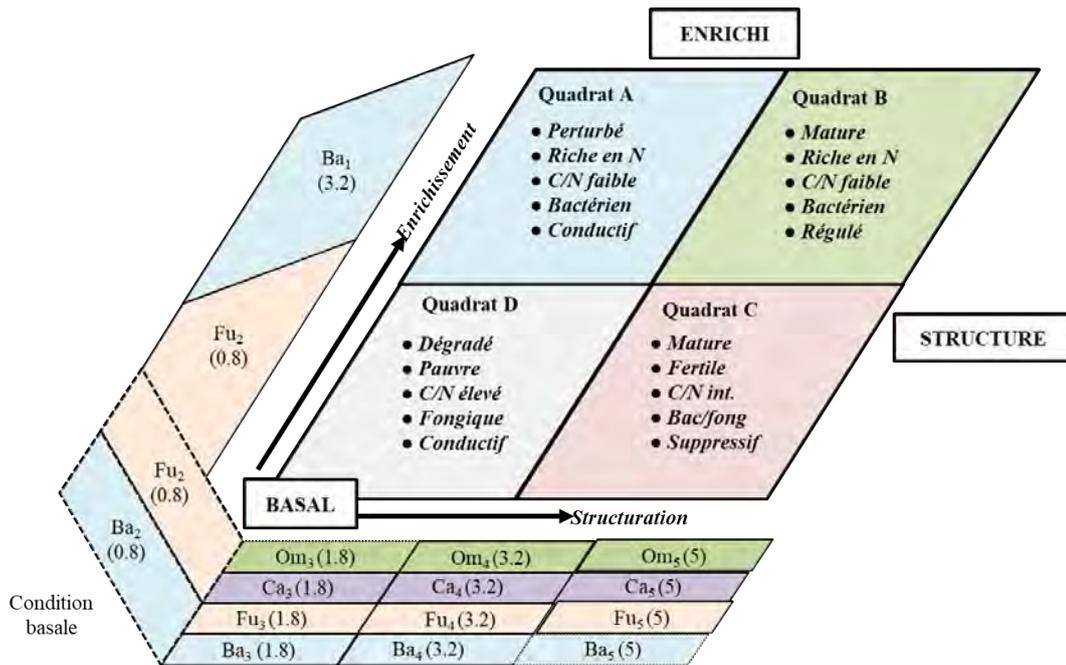


Figure 3 Guildes fonctionnelles des nématodes caractérisées par les groupes trophiques et les stratégies de vie exprimées par le gradient colonisateur-persistant (cp) (Bongers & Bongers 1998). Les guildes indicatrices de l'état du réseau trophique (basal, enrichi ou structuré) sont présentées. Les quadrats A, B, C, et D correspondent aux quatre fonctionnements différents du sol suivant les valeurs de EI (axe des ordonnées) et SI (axe des abscisses) qui varient entre 0 à 100%.

1.6.4 Indicateurs de ratio

↳ Rapport PPI/MI

Dans certaines conditions, les valeurs de MI et PPI sont inversement corrélées (Bongers et al., 1997). Par exemple, après fertilisation en N des systèmes agricoles, le MI diminue à cause l'augmentation de l'activité microbienne et donc de l'abondance des nématodes cp-1 et cp-2 alors que le PPI augmente due à la forte abondance des persistants chez les herbivores suite au développement d'une couverture végétale plus dense. Ce qui fait que le rapport PPI/MI est un bon indicateur de la fertilité du sol, i.e. plus sa valeur est élevée, plus le sol est riche en nutriments disponibles pour les plantes.

↳ Nematode Channel Ratio (NCR)

Le NCR renseigne sur la voie de décomposition de la MO du sol. Il est calculé en faisant le rapport entre l'abondance relative des nématodes bactérivores et l'ensemble des bactérivores et fongivores (microbivores). La valeur de NCR varie entre 0 (voie de décomposition de la MO totalement fongique) et 1 (voie de décomposition totalement bactérienne) (Yeates, 2003).

2 Les vers de terre : ingénieurs de l'écosystème

2.1 Caractères généraux

Les vers de terre sont des macro-invertébrés du sol à corps mou très extensible et segmenté (Annélides). Chaque segment, à part les deux premiers et le dernier, est généralement muni de soies qui interviennent dans leur déplacement (Oligochètes). Le premier, le deuxième, et le dernier segments dépourvus de soies représentent respectivement la pointe sensorielle (prostomium), la bouche (péristomium), et l'anus (périprocte). Les vers de terre présentent une symétrie bilatérale. La longueur du corps varie de quelques millimètres jusqu'à 3 m. La plupart des espèces ont une couleur rose ou marron mais quelques-unes disposent d'une forte pigmentation (couleur foncé rouge à brun) leur conférant une protection aux rayons solaires et une forme de dissimulation face aux prédateurs. Les adultes se distinguent des juvéniles par la présence d'une bague protubérante appelée "clitellum" qui est impliqué dans la reproduction. Les vers de terre ont une respiration cutanée. Ainsi, leur corps doit toujours rester humide pour permettre les échanges gazeux.

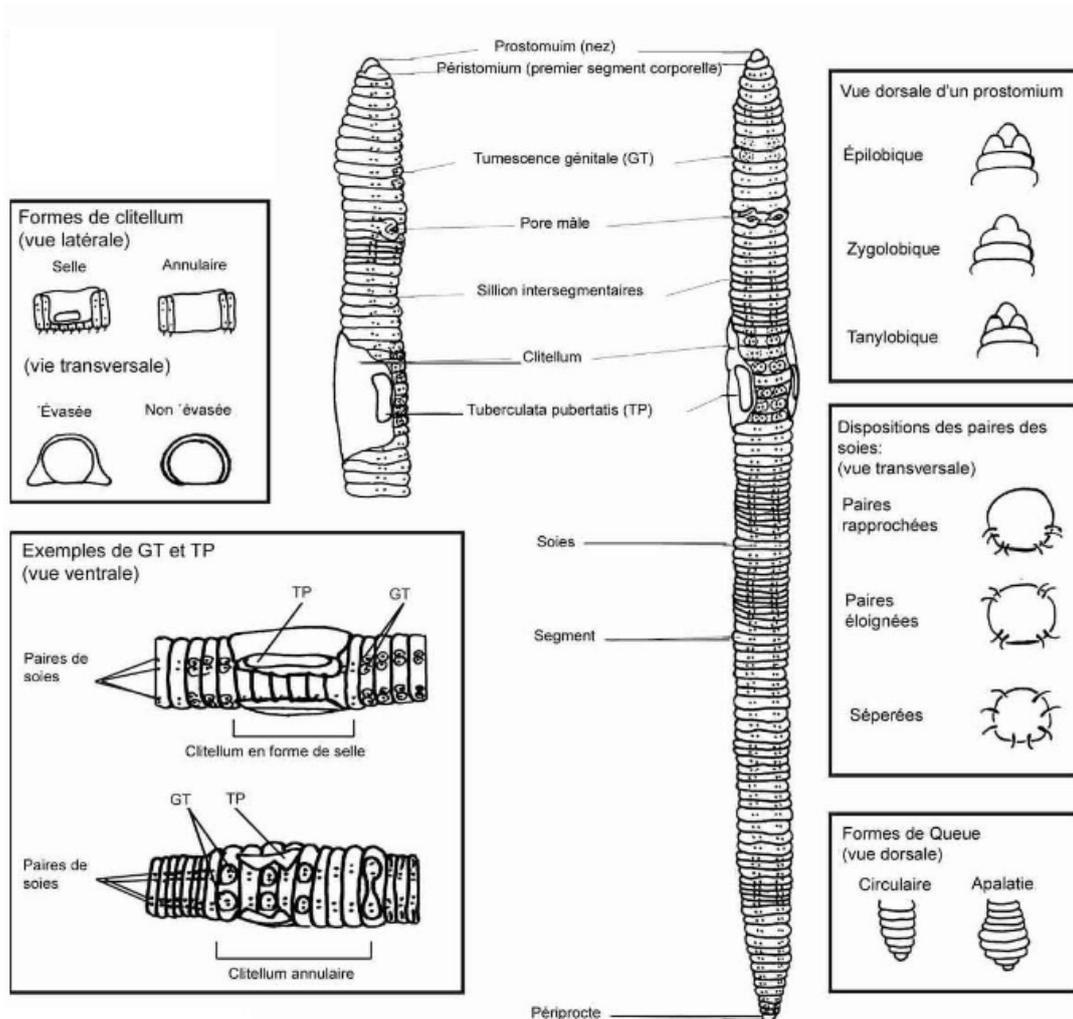


Figure 4 Anatomie complète d'un ver de terre (Source : <https://www.futura-sciences.com/>)

Les vers de terre déposent leurs rejets appelés turricules (déjections) soit à la surface du sol, à l'ouverture de leur galerie, soit dans leur galerie où ils tapissent leur paroi.

2.2 Diversité et écologie

Les vers de terre représentent une proportion importante de la biomasse animale du sol avec 30 à 100 g m⁻² (Lavelle & Spain, 2001) mais peut dépasser 300 g m⁻² (Lee, 1985). Environ 3 600 espèces ont été recensées dans le monde mais le nombre total d'espèces est estimé à 7 000 environ dont la majorité vivent sous les tropiques (Lavelle et al., 1998). A Madagascar, une étude sur la taxonomie, la distribution et l'écologie des vers de terre en 2012 a indiqué que le pays compte 33 espèces de vers de terre dont 20 espèces exotiques et 13 espèces endémiques. Parmi les espèces endémiques, 6 espèces appartenant au genre *Kynotus* (de la famille endémique des Kynotidae) ont été nouvellement découvertes (Razafindrakoto, 2012).

En milieu naturel, les conditions climatiques et l'approvisionnement en nourriture sont les principaux facteurs qui influencent le taux de survie, la croissance, le taux de reproduction, et l'activité des vers de terre. En effet, lorsque les conditions de température et d'humidité deviennent défavorables (sécheresse, baisse ou hausse trop importante de la température), la survie, la fécondité, et la croissance des vers de terre sont affectées (Lee, 1985). De plus, les vers de terre sont peu nombreux dans les sols à pH < 4,5 (Curry, 1998). Dans les régions tempérées, la majorité des espèces se trouvent dans des sols à pH compris entre 5,0 et 7,4 (Satchell, 1967). Enfin, la qualité et la quantité de la MO du sol influencent fortement aussi la présence des vers de terre dans les différents biotopes (Curry, 1998). Lorsque les conditions du milieu sont défavorables, les vers de terre peuvent passer à l'état d'inactivité, notamment la quiescence si bien que la diapause est obligatoire pour certaines espèces quelle que soient les conditions du milieu.

2.3 Catégories écologiques

Bouché (1972) a classé les vers de terre en trois catégories écologiques à savoir : (i) les épigés, (ii) les endogés, et (iii) les anéciques (Tableau 2). Ces catégories se distinguent les unes des autres par différents critères morphologiques (taille et pigmentation), comportementaux (alimentation, construction de galeries, mobilité) et écologiques (longévité, temps de génération, survie à la sécheresse).

Les épigés regroupent les espèces de petite taille (10 à 30 mm) généralement pigmentées en rouge sombre (Exemples : *Amyntas minimus*). Ils vivent dans la litière de surface. Ils ne creusent pas ou peu de galeries. Leur alimentation est à base de MO morte (fragments de végétaux, de champignons) ; ils sont saprophages. Du fait de leur régime alimentaire, ils participent activement

au fractionnement et à la décomposition de la litière. Certaines espèces comme *Eisenia fetida* sont connues par leur utilisation dans la production du lombricompost. Leur durée de vie est de 1 à 2 ans. Néanmoins, puisqu'ils vivent en surface, ils sont très exposés aux différents prédateurs comme les oiseaux et certains mammifères, aux variations climatiques, et aux facteurs anthropiques tels que la disparition des horizons organiques par le labour et l'usage des traitements phytosanitaires.

Les endogés sont des vers non pigmentés de taille moyenne (en général de 1 à 20 cm). Ils vivent dans le sol où ils creusent des galeries horizontales et subhorizontales très ramifiées. Ils sont géophages et saprophages en se nourrissant de sol plus ou moins riche en MO. Les endogés peuvent être subdivisés en trois sous-groupes : (i) les oligohumiques qui consomment du sol le plus pauvre en MO et vivent généralement en profondeur ; (ii) les polyhumiques qui ingèrent du sol le plus riche en MO et vivent près de la surface du sol ; (iii) les mésohumiques qui préfèrent le sol moyennement riche en MO (Lavelle, 1978). Les turricules qu'ils déposent dans les horizons superficiels du sol contribuent à la création d'une structure grumeleuse du sol qui joue un rôle important sur la rétention et l'infiltration de l'eau. Leur durée de vie est en moyenne de 3 à 5 ans. Le degré de prédation qu'ils subissent est faible. Pourtant, ils seraient susceptibles d'être les plus impactés par la pollution du sol. Les endogés sont dominants dans les régions tropicales. A Madagascar, l'espèce *Pontoscolex corethrurus* (Rhinodrilidae) est l'espèce la plus commune dans les sols malgaches (Razafindrakoto, 2012).

Les anéciques sont constitués par des vers de grande taille dont la partie antérieure est pigmentée. Ils vivent dans l'ensemble du profil de sol, de la surface aux horizons plus profonds en creusant des galeries permanentes ou semi-permanentes verticales à subverticales et ouvertes en surface. Ils enfouissent dans leur galerie de la MO pour qu'elle se décompose et ils consomment ensuite la MO décomposée riche en nutriments et en microorganismes. En se déplaçant verticalement dans le sol, ils sont particulièrement intéressants dans le mélange de la matière organique et la matière minérale du sol (bioturbation). Les grosses galeries qu'ils creusent améliorent la porosité du sol et favorisent la circulation de l'eau et de l'air. Ils déposent des gros turricules en surface. Leur durée de vie est relativement longue, entre 4 à 8 ans. Ils sont abondants dans les régions tempérées et plus rares dans les régions tropicales. Parmi eux, on peut citer les espèces *Lumbricus terrestris* et *Metaphire guillelmi*.

Outre les trois catégories écologiques principales, Bouché a également décrit des catégories intermédiaires de vers de terre à savoir : épi-endogée, épi-anécique, endo-anécique.

Tableau 2 Tableau comparatif des principales caractéristiques des trois catégories écologiques de vers de terre décrites par Bouché (1972)

Description	Epigés	Endogés	Anéciques
Grandeur	10 à 40 mm De petite taille	1 à 20 cm Taille moyenne	Quelques cm jusqu'à 3 m De grande taille
Habitat	Dans la litière de surface	Dans le sol organo-minéral	Dans tout le profil du sol (i.e. de la surface en profondeur)
Galerie	Ne creusent pas de galeries	Galeries horizontales à subhorizontales	Galeries permanentes verticales à subverticales
Alimentation	MO (saprophages)	Du sol plus ou moins riche en MO (géophages et saprophages)	MO de surface qu'ils enfouissent en profondeur (saprophages)
Risque de prédation	Elevée (par les oiseaux principalement)	Faible	Elevée quand ils sont en surface
Exemple	 <i>Amyntas corticis</i>	 <i>Pontoscolex corethrurus</i>	 <i>Lumbricus terrestris</i>

2.4 Fonctions réalisées par les vers de terre

Darwin expliquait dans son dernier ouvrage intitulé « *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms With Observations on Their Habits* » et publié en 1881 que les vers de terre ont clairement un rôle crucial à jouer dans les sols et les écosystèmes au sens large. De plus, les vers de terre ont été classés comme des ingénieurs de l'écosystème en référence aux nombreuses fonctions du sol qu'ils influencent (Lavelle, 1988). Les vers de terre agissent sur le sol par plusieurs moyens : une alimentation à base de MO et du sol, une activité fouisseuse aboutissant à la création de galeries, une production de déjections dans le sol ou en surface, et une excrétion de mucus dans leur tube digestif. Ces comportements et activités ont des impacts bénéfiques directs ou indirects sur les propriétés physiques, chimiques, et biologiques du sol.

2.4.1 Dynamique de la MO et recyclage des nutriments

Les vers de terre, notamment les épigés et les anéciques participent à la fragmentation de la MO et facilitent ainsi sa minéralisation par les microorganismes. Les vers anéciques par leurs activités fouisseuses amènent une partie de la MO de surface en profondeur contribuant ainsi à sa répartition spatiale dans le sol (Brown et al., 2000). De plus, les vers de terre ingèrent du sol et l'excrètent ensuite sous forme de déjections ou de turricules. Aristote décrivait que les vers de terre sont « les intestins de la Terre ». En régions tempérées, la quantité journalière de sol qui transite dans le tube digestif d'un ver varie entre 0,08 et 0,50 g de sol sec/g ver pour les anéciques et entre 0,07 et 0,80 g de sol sec/g ver pour les épigés. Les vers endogés tropicaux excrètent quant à eux entre 1 et 7 g/g/jour pour les adultes et jusqu'à 35 g/g/jour pour les juvéniles de *Millsonia anomala* (Lavelle & Spain, 2001). Au cours du transit dans leur tube digestif, la MO que les vers ingèrent est dégradée et mélangée à la fraction minérale du sol. C'est un processus qui fait intervenir activement les microorganismes ingérés avec le sol grâce à la sécrétion de mucus riches en composés glucidiques. Ce mécanisme est connu sous le nom de « priming effect » (Bernard et al., 2012). Ces microorganismes agissent sur les propriétés physiques et chimiques du sol : déstructuration puis structuration sous une forme plus stable. Le mélange sol – MO stabilisé passe par la suite dans les déjections. Ces rejets ont une valeur fertilisante importante (van Groenigen et al., 2019). Par rapport au sol environnant non ingéré, ils présentent des teneurs élevées en nutriments facilement assimilables par les plantes tels que NH_4^+ , NO_3^- , Mg^{2+} , HPO_4^{2-} (James, 1991; Chapuis-Lardy et al. 2009). Il a été également démontré que l'abondance et l'activité microbienne dans les turricules sont élevées pendant quelques jours suivant le dépôt. On peut en citer les bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes impliquées dans le cycle de N (Wu et al., 2012; Parkin & Berry, 1999).

2.4.2 Impacts sur les propriétés physiques du sol

Les vers de terre colonisent toutes les strates du sol tout en mélangeant les horizons de surface avec ceux de profondeur. Ce phénomène de bioturbation leur permet de brasser le sol et de disperser la MO et les organismes vivants dans tout le profil du sol (Lavelle, 1997). Les galeries qu'ils creusent assurent une bonne aération du sol et augmentent la proportion des macroporosités améliorant l'infiltration de l'eau. Une meilleure infiltration de l'eau peut minimiser le ruissellement, l'érosion et le transport d'éléments dissous dans les eaux de surface, ce qui réduit les risques de la pollution de l'eau (Pelosi, 2008).

Par ailleurs, les vers de terre par la production de turricules contribuent à la formation des agrégats plus stables dans le sol. Il s'agit plus particulièrement des vers endogés qui ont soit un effet

compactant soit un effet décompactant (Blanchart et al., 2004). L'effet compactant est lié à la production de gros turricules compacts qui renforcent la cohésion des particules du sol tout en diminuant le risque de l'érosion. Cet effet compactant n'est pourtant pas toujours un effet positif parce que ceci peut, dans certaines situations, contribuer à la formation d'une couche superficielle de sol imperméable (Blanchart et al., 1999). Par contre, l'effet décompactant ameublisse le sol grâce à la formation de petits agrégats qui améliorent l'infiltration de l'eau, mais diminuent la rétention en eau.

2.4.3 Impacts sur la qualité biologique du sol

Les vers de terre affectent également les propriétés biologiques du sol (Eisenhauer et al., 2007; 2010). Ils jouent des rôles importants dans l'établissement, la distribution, l'abondance, et la diversité d'autres organismes via plusieurs mécanismes : modification, maintien, création ou destruction de leurs habitats et ingestion de ces organismes avec le sol.

La bioturbation permet aux vers de terre de fournir des micro-habitats favorables au développement des microorganismes et d'autres invertébrés du sol. Elle contribue aussi à la dispersion de ces organismes dans tout le profil du sol. Ce mécanisme est renforcé par la création de galeries. Néanmoins, la bioturbation pourrait avoir des impacts négatifs sur l'abondance et les activités de ces organismes, plus particulièrement ceux de petite taille mais le degré de perturbation dépend de l'abondance et de la structure des communautés de vers présentes (Migge-Kleian et al., 2006). Par exemple, la réduction de la couche organique de surface liée à l'alimentation des vers épigés pourrait réduire l'abondance des organismes qui habitent dans la litière (Eisenhauer et al., 2010). C'est également le cas des vers anéciques en enfouissant de la MO de surface en profondeur.

Les plantes bénéficient aussi de la présence des galeries parce qu'elles favorisent la pénétration des racines en profondeur. Par ailleurs, (Scheu, 2003) rapporte plusieurs études montrant un effet direct des populations de vers de terre sur la croissance, et la composition des communautés de plantes mais les mécanismes impliqués n'ont pas été identifiés. De plus, ils manifestent des relations directes avec des vertébrés comme les oiseaux puisqu'ils constituent une part importante de leur régime alimentaire.

Finalement, les vers de terre stimulent les activités microbiennes du sol qu'ils ingèrent grâce à la sécrétion d'eau et de mucus dans leur tube digestif (Bernard et al., 2012). Mais dans certains cas, l'abondance des organismes microscopiques du sol diminuent suite au transit dans le tube digestif des vers de terre ; cas de certaines bactéries (Domínguez et al., 2003 ; Hyvönen et al., 1994), de

champignons (Edwards & Fletcher, 1988; Aira et al., 2008), et de nématodes (Curry & Schmidt 2007).

3 Les vers de terre et les nématodes : interactions écologiques et fonctionnelles

Étant des organismes du sol de grande taille, les vers de terre peuvent impacter directement ou indirectement les organismes de plus petite taille comme les nématodes. Les effets directs sont attribués à l'ingestion et à la digestion (Dash et al., 1980) et au transport de ces organismes (Shapiro et al., 1993; 1995). Les effets indirects par contre sont liés à des modifications biotiques et abiotiques du milieu par les vers de terre. Ces modifications peuvent influencer de nombreux paramètres impactant l'écologie et la biologie des nématodes. Plusieurs études ont évalué les effets des vers de terre sur l'abondance (Ilieva-Makulec & Makulec, 2002 ; Villenave et al., 2010a), la structure trophique (Tao et al., 2009) et la composition taxonomique des communautés de nématodes (Räty & Huhta, 2003 ; Tiunov et al., 2001) ainsi que sur la dispersion de ces organismes dans le sol (Ilieva-Makulec & Makulec, 2007 ; MacMillan et al., 2009). D'autres études se sont focalisées sur l'interaction entre les vers de terre et les nématodes phytoparasites (Blouin et al., 2005; Boyer et al., 2013; Loranger-Merciris et al., 2012) ou parasites des animaux (D'Alexis et al., 2009).

3.1 Effets des vers de terre sur l'abondance des nématodes

Dionísio et al. (2018) ont groupé les études évaluant les effets des vers de terre sur l'abondance des nématodes suivant quatre situations : 1) impacts du processus de vermicompostage (Domínguez et al., 2003; Monroy et al., 2008), 2) impacts des produits du lombricompostage, le lombricompost ou le jus de lombricompost (Arancon et al., 2003; Edwards et al., 2007; Gabour et al., 2015;), 3) interaction entre les vers de terre et les nématodes dans le sol non amendé (Dash et al., 1980; Ilieva-Makulec & Makulec, 2002) et 4) interaction entre les vers de terre et les nématodes en présence des plantes (Blouin et al., 2005; Dionísio et al., 2014). Les résultats rapportés sont très variables avec des impacts positifs (Senapati, 1992; Villenave et al., 2010a), négatifs (Domínguez et al. 2003 ; Monroy et al., 2008) ou neutres (Lafont et al. 2007) des vers de terre sur la densité des nématodes. La grande variabilité des résultats observés dépend d'un grand nombre de facteurs liés aux vers de terre (identité spécifique, catégories écologiques et densité), aux nématodes (groupes trophiques) et aux conditions d'expérimentation (expérimentation en serre ou au champ, durée, présence ou absence de plantes). La profondeur du sol peut aussi influencer les résultats de ces interactions.

3.1.1 Influence des catégories écologiques de vers de terre

Les trois catégories écologiques de vers de terre, les épigés, les endogés et les anéciques, se différencient les unes des autres sur plusieurs points : taille, habitat, alimentation, activités, etc. Leurs impacts sur les êtres vivants dans le sol, les microorganismes et les autres populations de la faune du sol, sont également différents (Tableau 3) (Eisenhauer, 2010; McLean et al., 2006). Demetrio et al. (2019) ont rapporté que les vers de terre épigés et anéciques réduisent respectivement à 25% et 27% l'abondance totale des nématodes du sol. En utilisant l'espèce de vers de terre *Eisenia andrei* pour le lombricompostage du fumier de vache et de boue d'épuration, Domínguez et al. (2003) ont observé une diminution de la population des nématodes bactérivores et fongivores en présence de vers de terre. Les mêmes résultats ont été obtenus par Monroy et al. (2008) en présence de plusieurs espèces épigées. Etant spécifiquement saprophages, les vers épigés et anéciques ont un grand nombre d'enzymes qui leur permettent de digérer la MO (Curry & Schmidt, 2007). Ces enzymes pourraient avoir des effets nématocides (Demetrio et al., 2019) mais le cas extrême concerne certaines espèces qui ré-ingèrent continuellement leurs déjections (Edwards, 2004) tuant ainsi, d'abord les nématodes ingérés avec la MO, puis ceux dans les déjections. En conditions naturelles, du fait de leur régime alimentaire et via la bioturbation, les vers épigés et anéciques altèrent les paramètres biotiques (biomasse microbienne) et abiotiques (teneur en C et humidité) des couches organiques de surface favorables au développement des nématodes. Ceci induit une réduction de la densité des nématodes, notamment les formes libres (Demetrio et al., 2019). Par ailleurs, plusieurs auteurs ont rapporté une compétition alimentaire entre les vers de terre et les nématodes pour les microorganismes, en particulier les bactéries (Domínguez et al., 2003 ; Hyvönen et al., 1994) et les champignons (Aira et al., 2008; Edwards & Fletcher, 1988). D'autres auteurs stipulent que les nématodes eux-mêmes peuvent constituer une part importante du régime alimentaire des vers de terre (Curry & Schmidt, 2007). Dash et al. (1980) ont trouvé des nématodes morts dans le contenu de l'intestin de *L. mauritii*, une espèce épi-endogée.

Pour le cas des vers endogés, ils affectent généralement d'une manière positive l'abondance des nématodes microbivores (bactérivores + fongivores) en augmentant leur densité dans le sol (Ilieva-Makulec & Makulec, 2007; Villenave et al., 2010a). Cette augmentation est liée à leurs activités telle que la production de turricules couplée avec la modification des propriétés physico-chimiques du sol. La MO contenue dans les turricules représente une source alimentaire directement disponible pour les micro-organismes. Par contre, les études sur l'interaction entre les vers endogés *P. corethrurus* et les nématodes phytoparasites ont montré une diminution de l'abondance de

Pratylenchus zae (Boyer et al., 2013) et d'*Heterodera sacharri* (Blouin et al., 2005) en présence des vers de terre. En agriculture, ces effets sont considérés comme positifs car les vers diminuent l'abondance des nématodes phytoparasites qui réduisent les dommages qu'ils pourraient causer sur la culture. En termes d'abondance, d'autres auteurs ont rapporté un effet neutre de *P. corethrurus* sur l'espèce de nématode *Radopholus similis*, un des principaux nématodes parasites des arbres fruitiers et des légumineuses mais une meilleure résistance des plantes aux effets négatifs des nématodes en présence des vers de terre a été observée (Lafont et al., 2007).

3.1.2 Influence de la densité des vers de terre

Des expérimentations au champ et au laboratoire ont été conduites pour évaluer l'impact de différents nombres de vers de terre sur les populations de nématodes du sol. Les résultats ont révélé que l'abondance des nématodes diminue avec l'augmentation du nombre des vers de terre telles que l'espèce épigée *Lumbricus rubellus* (Ilieva-Makulec & Makulec, 2002) et l'espèce épi-endogée *L. mauritii* (Dash et al., 1980). Toutefois, la diminution de la densité des nématodes n'a pas doublé même si la densité des vers de terre a été multipliée par deux (Dash et al., 1980 ; Ilieva-Makulec & Makulec, 2002). D'après Demetrio et al. (2019), une forte densité de vers de terre supérieure à 100 individus m⁻² a des impacts beaucoup plus prononcés qu'à une densité inférieure à 100 individus m⁻² indépendamment de la catégorie écologique des vers (Figure 5). Migge-Kleian et al. (2006) ont fait l'hypothèse que l'impact de l'invasion massive des vers de terre dans un site est négatif pour l'ensemble de la faune du sol qui s'y trouve en diminuant leur diversité et leur abondance.

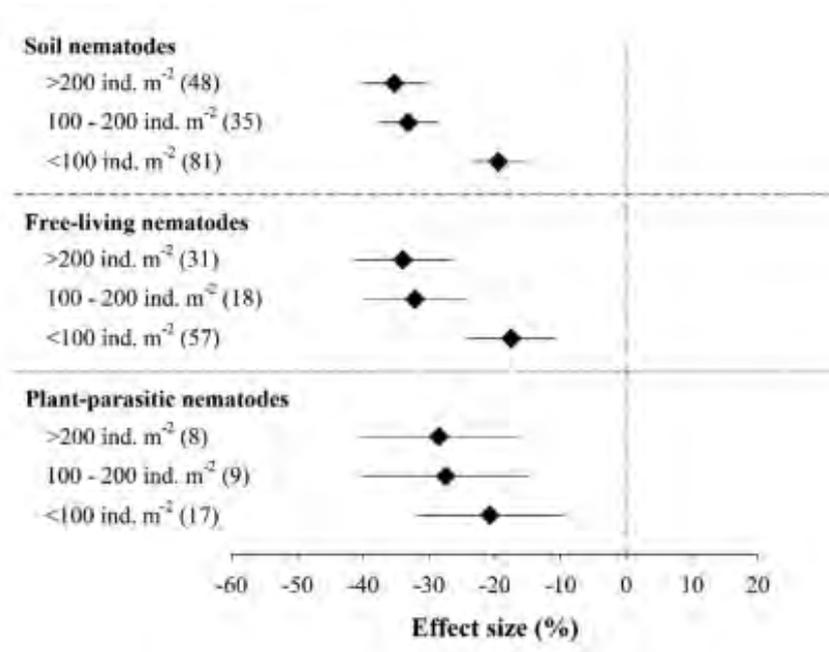


Figure 5 Taille d'effet de l'influence de la densité des vers de terre sur l'impact de la présence de ces organismes sur l'abondance des nématodes. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'observations comparées; les barres représentent les intervalles de confiance à 95 %.(Demetrio et al., 2019).

3.1.3 Influence de la profondeur du sol

La profondeur du sol est un facteur significatif pour expliquer les effets des vers de terre sur la densité totale des nématodes. Généralement, les vers de terre diminuent la densité des nématodes du sol dans les couches de surface mais augmentent l'abondance de ceux dans les couches profondes. Par exemple, Tao et al. (2009) ont étudié l'effet des vers de terre sur les nématodes suivant deux modes d'apport du résidu de maïs, incorporé dans le sol ou en mulch. Les résultats ont montré que sur 10 – 20 cm de profondeur, l'abondance totale des nématodes sous résidus de maïs en mulch est plus élevée en présence des vers de terre qu'en leur absence. Aussi, Ilieva-Makulec & Makulec (2007) ont observé une augmentation de l'abondance relative des nématodes dans les couches profondes du sol en présence des vers de terre.

3.1.4 Influence des conditions d'expérimentation

Une grande variabilité de la durée des études expérimentales s'attachant aux interactions entre les vers de terre et les nématodes a été également notée. Cette durée varie de quelques jours jusqu'à plusieurs mois. Or, la durée de coexistence de ces organismes dans un milieu est un facteur qui joue sur l'effet de l'interaction entre eux (Dionísio et al., 2018). Ilieva-Makulec & Makulec (2002) ont observé que pendant les 30 premiers jours d'interaction avec les vers de terre, la diminution

d'abondance totale des nématodes est forte si bien qu'après 4 semaines, une faible diminution a été rapportée (Dash et al., 1980). D'autres facteurs sont également mentionnés tels que les différences liées aux conditions d'expérimentation au laboratoire ou au champ et la présence ou l'absence de plantes. Les expérimentations au laboratoire révèlent un effet négatif des vers de terre sur la densité des nématodes par rapport aux essais au champ (Demetrio et al., 2019). Par exemple, Villenave et al. (2010a) ont trouvé que la densité totale des nématodes augmente suite à l'inoculation de *P. corethrurus* au champ. Des résultats similaires ont été observés par Ilieva-Makulec & Makulec (2007) après inoculation de *Aporrectodea caliginosa* dans des essais en mésocosmes au champ. Selon Demetrio et al. (2019), les conditions limitées lors des expérimentations au laboratoire optimisent les activités des vers de terre dans le sol. Ces activités excessives par rapport à celles en milieu naturel induisent des impacts négatifs vis-à-vis des nématodes du sol. Pareillement, l'absence de plantes dans de nombreuses situations expérimentales de laboratoire favorise l'impact négatif des vers de terre sur les nématodes. Neher (2010) stipule que les plantes, notamment leurs racines, génèrent des conditions favorables pour les nématodes telle que la stimulation de la communauté microbienne dans la zone rhizosphérique via les exsudats racinaires. Cela stimule la croissance et le développement des nématodes compensant ainsi les effets négatifs des vers de terre sur l'abondance de ces organismes.

3.2 Effets des vers de terre sur la structure trophique des nématodes

Habituellement, c'est surtout l'abondance totale des bactérivores, des fongivores et des phytoparasites qui est affectée par les vers de terre. Néanmoins, des impacts significatifs sur la densité des prédateurs et omnivores ont également été observés (Tao et al. 2009). En effet, des études ont montré une augmentation de la densité des fongivores et bactérivores mais une diminution de celle des phytoparasites (Senapati, 1992). D'autres études ont observé le contraire (Ilieva-Makulec & Makulec, 2002 ; Tao et al., 2009). Dash, et al. (1980) ont montré une diminution à la fois de la densité des nématodes libres et phytoparasites en présence des vers de terre. Pourtant, la diminution de la densité des nématodes phytoparasites est plus faible. Dans leur méta-analyse, Demetrio et al. (2019) ont également rapporté une diminution respective de 26% et 24% de la densité des nématodes libres et phytoparasites par les vers de terre. Dash et al. (1980) ont évoqué un mécanisme d'ingestion sélective des nématodes par les vers de terre conduisant à un changement de la structure trophique originelle des nématodes mais cette hypothèse n'est pas encore vérifiée.

3.3 Effets des vers de terre sur la composition taxonomique des communautés de nématodes

Il a été démontré que les vers de terre changent significativement la composition taxonomique des nématodes du sol (Räty & Huhta, 2003). Une expérimentation en microcosmes contenant du sol avec de la litière provenant d'une forêt de tilleuls (*Tilia cordata*) et de hêtres (*Fagus sylvatica*) a été conduite en présence de l'espèce anécique *L. terrestris* (Tiunov et al., 2001). Au bout de 165 jours, les auteurs ont observé que, par rapport à la diversité des nématodes du sol sans vers de terre, le nombre de genres de nématodes bactérivores, fongivores et omnivores extraits des parois de galeries de vers de terre de tous les traitements a augmenté, tandis que celui des herbivores (phytoparasites et phytophages) a diminué. Kokhia et al. (2015) ont également montré que les communautés de nématodes dans le lombricompost sont beaucoup plus diverses par rapport à celles du substrat utilisé qui est le fumier de bovin. Selon ces auteurs, les vers de terre ont probablement ingéré des kystes de nématodes qui éclosent pendant le transit dans leur tube digestif puis libèrent les larves dans les déjections qui tapissent les parois des galeries (Kokhia et al. 2015).

3.4 Interaction entre les vers de terre et les nématodes parasites

La diminution de l'abondance des nématodes phytoparasites en présence des vers de terre a été déjà mentionnée précédemment (Dash et al., 1980; Boyer et al., 1999; 2013; Senapati, 1992). Une étude sur les interactions entre les vers de terre et les nématodes parasites des animaux ont également rapporté une diminution de la densité des larves de nématodes gastro-intestinales des ruminants, *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus colubriformi* qui sont à l'état libre, en présence des vers endogés *P. corethrurus* et épigés *Perionyx excavatus* (D'Alexis et al., 2009). Ces diminutions sont attribuées à l'ingestion accidentelle des nématodes lorsque les vers de terre ingèrent du sol et de la MO (Boyer et al., 2013; D'Alexis et al., 2009). Ellenby (1944) a trouvé des œufs d'*Heterodera rostochiensis* dans les turricules d'*Allolobophora longa*. Pourtant, le transit dans le tube digestif des vers de terre a impacté négativement la viabilité des œufs. Boyer et al. (2013) ont observé que le nombre de larves d'*Heterodera sacchari* qui ont éclos des kystes étant passés dans le tube digestif de *P. corethrurus* est inférieur à ceux issus des kystes placés dans le sol sans vers de terre. Dionísio et al. (2014) ont obtenu une réduction à -39,2% à -55,2% du nombre de galles de *Meloidogyne paranaensis* sur les plants de tomate en présence respectivement d'*Amyntas* spp. et de *P. corethrurus*. Deux explications ont été apportées par les auteurs. Premièrement, les vers de terre ont ingéré des œufs ou des nématodes juvéniles avec le sol. Le passage dans l'intestin des vers de terre a détruit ou a inactivé les œufs ou les nématodes réduisant

ainsi la formation de galles sur les plants. Deuxièmement, des enzymes telle que la chitinase a détruit la coquille des œufs ingérés d'où la libération des larves dans l'intestin des vers de terre.

D'autres études ont montré une meilleure résistance des plantes aux attaques des nématodes phytoparasites en présence des vers de terre (Blouin et al., 2005; Demetrio et al., 2017; Lafont et al., 2007 ; Loranger-Merciris et al., 2012). Lafont et al. (2007) ont démontré que les effets des vers de terre sur la résistance des bananiers aux impacts négatifs de *Radopholus similis*, une espèce de nématode endoparasite qui passe une grande partie de sa vie dans les racines de plantes, ne sont pas des effets directs sur les nématodes, mais plutôt des effets indirects via une modification sur la croissance des racines des plantes. De plus, la présence des vers de terre dans la rhizosphère déclenche des mécanismes physiologiques chez les plantes, telle que la production d'enzymes impliquées dans les mécanismes de défense contre les organismes phytophages ou pathogènes (Blouin et al. 2005).

Des interactions indirectes entre les vers de terre et les nématodes phytoparasites via les produits du lombricompostage ont été également documentées. Récemment, il a été démontré que les populations de nématodes phytoparasites diminuent après apport du lombricompost à la culture (Arancon et al., 1998 ; 2003 ; Gabour et al., 2015). Edwards et al. (2007), suite à l'application du jus de lombricompost sur des plants de tomate, ont obtenu une diminution significative des galles de *Meloidogyne hapla* (Figure 6). Rodríguez-Kábana (1986) rapporte que les fertilisants azotés, qu'ils soient organiques ou inorganiques, ont une forte capacité à contrôler les nématodes phytoparasites. L'amélioration de la disponibilité de N dans le lombricompost et le jus de lombricompost a sûrement impacté négativement les nématodes. Cela peut être attribué aussi à une stimulation des microorganismes nuisibles pour les nématodes (Siddiqui & Mahmood, 1999) ou un effet indirect en favorisant les microorganismes qui servent de nourriture pour d'autres organismes prédateurs des nématodes comme les acariens (Bilgrami, 1997).

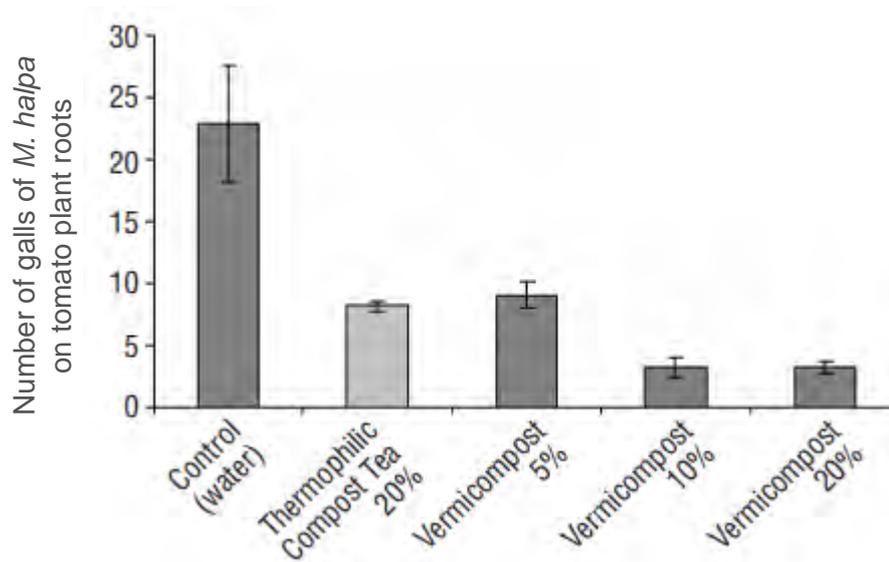


Figure 6 Nombre de galles de *Meloidogyne halpa* sur les racines des plants de tomate cultivés sur sol traité avec du vermicompost dilué à 5%, 10% et 20% ou du jus de compost chaud dilué à 20% en comparaison avec les tomates qui ont poussé dans du sol traité avec de l'eau (témoin) (Edwards et al., 2007)

3.5 Rôle des vers de terre dans la dispersion des nématodes

La capacité des nématodes à se disperser dans le sol est très limitée. Selon Prot (1975), la plupart des espèces de nématodes ne peuvent se déplacer que de quelques cm à 1 m durant toute leur vie. Ce déplacement est influencé par plusieurs facteurs : la distribution des racines de plantes, la texture et la taille des pores du sol, l'humidité du sol et la température. Trap et al. (2015) ont mis en évidence une amélioration de la dispersion des nématodes bactéricivores en présence des racines fictives de plantes. Des études sur la dispersion passive des nématodes ont été également développées. La dispersion passive est un mécanisme par lequel les individus peuvent être transportés par un élément extérieur tel que le vent, l'eau ou d'autres organismes (Caro, 2012).

La dispersion des nématodes par les eaux de pluie a été évaluée (Chabrier et al., 2009; Desrosiers, 2006). Les résultats ont montré une dispersion par ruissellement, une dispersion en profondeur par percolation et une dispersion horizontale d'une dizaine de cm. Concernant les interactions des nématodes avec d'autres organismes, MacMillan et al. (2009) ont observé une augmentation de la distribution verticale de l'espèce de nématode entomopathogène *Phasmarhabditis hermaphrodita* en présence de l'espèce de vers de terre anécique *L. terrestris*. Des résultats similaires ont été obtenus par Shapiro et al. (1993) avec l'espèce de nématodes *Steinernema carpocapsae* en présence de cette même espèce de vers de terre *L. terrestris* et une autre espèce *Apporectodea trapezoides*. Cette amélioration de la dispersion des nématodes entomopathogènes a été identifiée

comme une piste prometteuse qui pourrait augmenter l'efficacité de l'utilisation de ces organismes dans la lutte biologique contre les insectes nuisibles (Gaugler et al. , 1989). En effet, la dissection des vers de terre a révélé l'existence des nématodes vivants à l'intérieur du tube digestif. Des nématodes ont été également extraits à partir des turricules et des particules de sol adhérentes à la surface des vers de terre. Il a été avancé que la meilleure dispersion des nématodes en présence des vers de terre résulte d'une part du contact direct entre ces organismes et d'autre part via les activités des vers de terre par la création de galeries. Cependant, une autre étude a rapporté que la présence de galeries (les vers de terre ont été enlevés) n'a aucun impact significatif sur la dispersion des nématodes (Shapiro et al., 1995). Par contre, un transport phorétique a été proposé (MacMillan et al., 2009; Shapiro et al., 1993 ; 1995).

Tableau 3 Tableau récapitulatif des effets des vers de terre sur les nématodes, selon la littérature scientifique

Nom de l'étude	Année	Système/substrat étudié	Au champ/au laboratoire	Espèces de vers de terre	Effets des vers de terre sur les nématodes	Remarques
VERS DE TERRE EPIGES						
Effets des vers de terre épigés sur l'abondance, la structure trophique et la richesse spécifique des communautés de nématodes libres du sol	Hyvönen et al., 1994	Mor humus de conifères chaulé et non chaulé	Au laboratoire	<i>Dendrobaena octaedra</i>	Abondance totale des nématodes en humus chaulé : (↓), effet négatif Abondance totale des nématodes en humus non chaulé : effet neutre	92 à 97% de nématodes sont des bactérivores dont <i>Wilsonema</i> sp. est l'espèce la plus abondante.
	Domínguez et al., 2003	Fumier de vaches et boue d'épuration	Au laboratoire	<i>Eisenia andrei</i>	Densité des nématodes microbivores : (↓), effet négatif	
	Aira et al., 2008	Lisier de porc	Au laboratoire	<i>Eisenia fetida</i>	Densité totale des nématodes : (↓), effet négatif	Diminution de la densité totale des nématodes avec l'augmentation de la densité des vers de terre
	Kokhia et al., 2015	Bouse de vache	Au laboratoire	<i>Lumbricus rubellus</i> et <i>E. fetida</i>	Richesse spécifique des nématodes du vermicompost : (↑), effet positif	Des espèces de nématodes observées dans le vermicompost mais absentes dans le substrat originel.

	Ilieva-Makulec & Makulec, 2002	Prairie tourbeuse	Au champ	<i>L. rubellus</i>	Densité totale des nématodes et densité des nématodes bactérivores : (↓), effet négatif Densité des nématodes fongivores : (↑), effet positif	
Interactions entre les vers de terre épigés et les nématodes phytoparasites	Boyer et al., 1999	Agroécosystème en culture de maïs sous couverture végétale vivante de lotier (<i>Lotus uliginosus</i>)	Au champ	<i>Amyntas corticis</i>	Densité des nématodes : (↓), effet positif	
Effets des vers de terre épigés sur les nématodes entomopathogènes	Campos-Herrera et al., 2006	Sol et sable siliceux stérilisés	Au laboratoire	<i>E. fetida</i>	Mobilité et virulence des nématodes : (↓), effet positif	Pas d'effets délétères des nématodes sur les vers de terre.
	Chelkha et al., 2021	Sol et sable autoclavés	Au laboratoire	<i>E. fetida</i> , <i>Perionyx excavatus</i> et <i>L. terrestris</i> (espèce anécique)	Effets "species-dépendant" des vers de terre et leurs excréments cutanés sur la virulence et la reproduction des nématodes.	
Effets du transit des nématodes dans l'intestin des vers de terre	Monroy et al., 2008	Lisier de porc	Au laboratoire	<i>E. fetida</i> , <i>E. andrei</i> , <i>L. rubellus</i> et <i>Eudrilus eugeniae</i>	Aucun nématode vivant extrait du contenu de l'intestin des vers de terre : effet négatif	Présence des cuticules de nématodes dans l'intestin des vers de terre.

VERS DE TERRE ANECIQUES						
Effets des vers de terre anéciques sur l'abondance, structure trophique et composition des communautés de nématodes	Tiunov et al., 2001	Sol amendé avec de la litière provenant d'une forêt de tilleuls (<i>Tilia cordata</i>) et des hêtres (<i>Fagus sylvatica</i>)	Au laboratoire	<i>L. terrestris</i>	Nématodes de la paroi de galeries des vers Densité totale et densité des nématodes fongivores : (↑), effet positif Densité des nématodes phytoparasites : (↓), effet positif Richesse spécifique : (↑), effet positif	
	Tao et al., 2009	Agroécosystème en rotation culturale riz-blé amendé avec des résidus de maïs	Au champ	<i>Metaphire guillelmi</i>	Densité totale des nématodes et densité des nématodes bactériovores : (↓), effet négatif Densité des nématodes phytoparasites : (↑), effet négatif	Interaction significative entre les deux facteurs "vers de terre" et "profondeur du sol" indiquant l'impact des vers de terre sur la distribution verticale des nématodes.
Effets des vers de terre anéciques sur la dispersion verticale des nématodes	Shapiro et al., 1993	Sol	Au laboratoire	<i>L. terrestris</i> et <i>Aporrectodea trapezoides</i>	Amélioration de la dispersion verticale des nématodes en présence des vers de terre.	
	Shapiro et al., 1995	Sol	Au laboratoire	<i>L. terrestris</i>	Amélioration de la dispersion verticale des nématodes en présence des vers de terre mais effet neutre de la présence de galeries seules (sans vers de terre) sur cette dispersion.	Des nématodes ont été extraits du contenu de l'intestin des vers de terre et du sol adhérent à la surface des vers de terre.

	MacMillan et al., 2009	Sol stérilisé puis inoculé avec des nématodes	Au laboratoire	<i>L. terrestris</i>	Augmentation de la dispersion verticale des nématodes par les vers de terre.	Les nématodes n'ont pas dispersé en absence des vers de terre.
VERS DE TERRE ENDOGES						
Effets des vers de terre endogés sur l'abondance, la structure trophique et la richesse spécifique des communautés de nématodes libres du sol	Villenave et al., 2010a	Agroécosystème sur sols ferrallitiques sous couverture végétale morte	Au champ	<i>P. corethrurus</i>	Densité totale des nématodes : (↑), effet positif Structure des communautés de nématodes : effet neutre	74,9% des nématodes extraits sont des bactérivores.
	Ilieva-Makulec & Makulec, 2007	Monoculture et association culturale d'herbes.	Au champ	<i>A. caliginosa</i>	<ul style="list-style-type: none"> En monoculture Richesse spécifique des nématodes : (↑), effet positif Densité des nématodes bactérivores : (↑), effet positif Densité des nématodes phytoparasites : (↓), effet positif En association culturale Abondance totale et richesse spécifique des nématodes : (↑), effet positif Densité des nématodes bactérivores : (↓), effet négatif Densité des nématodes phytoparasites : (↑), effet négatif 	Une amélioration de la dispersion verticale des nématodes vers les couches profondes du sol a été constatée à la fois en monoculture qu'en association culturale.

Interactions entre les vers de terre endogés et les nématodes phytoparasites	Boyer et al., 2013	Sol défauné	Au laboratoire	<i>P. corethrurus</i>	Densité des nématodes : (↓), effet positif Effet positif en diminuant la viabilité des kystes après le transit dans l'intestin des vers de terre.	
	Dionísio et al., 2014	Sol stérilisé puis inoculé en nématodes	En serre	<i>Amyntas spp</i> et <i>P. corethrurus</i>	Nombre de galles sur les racines de plantes : (↓), effet positif	
	Ellenby, 1944	Sol sous culture de patate fortement parasité par les nématodes	Au laboratoire	<i>Allolobophora longa</i>	Les vers de terre augmentent le nombre et la viabilité des kystes, accélèrent l'éclosion des larves et augmentent le nombre de larves qui éclosent : effet négatif	Le nombre de larves qui éclosent augmente avec la densité des vers de terre.
Effets des vers de terre endogés sur l'impact des nématodes phytoparasites sur les plantes	Lafont et al., 2007	Sol défauné puis inoculé en nématodes	Au laboratoire	<i>P. corethrurus</i>	Abondance des nématodes : effet neutre Résistance des plantes aux dommages causés par les nématodes : effet positif	Pas d'effets directs des vers de terre sur les nématodes mais des effets des vers de terre sur les plantes et ont impacté par la suite les nématodes.
	Blouin et al., 2005	Sol défauné puis inoculé en nématodes	Au laboratoire	<i>Millsonia anomala</i>	Densité des nématodes : (↓), effet positif	

	Loranger-Merciris et al., 2012	Sol défauné puis inoculé en nématodes	Au laboratoire	<i>P. corethrurus</i>	Résistance des plantes aux dommages causés par les nématodes : effet positif	
	Demetrio et al., 2017	Sol défauné puis inoculé en nématodes	Au laboratoire	<i>Amyntas</i> spp.	Nombre de galles sur les racines des plantes : effet neutre Résistance des plantes aux attaques des nématodes : effet positif	
VERS DE TERRE EPI-ENDOGES						
Effets des vers de terre sur l'abondance, la structure trophique et la richesse spécifique des communautés de nématodes libres du sol	Senapati, 1992	Sol amendé avec de la MO	Au laboratoire	<i>Lampito mauritii</i>	Densité des nématodes microbivores : (↑), effet positif Densité des nématodes phytoparasites : (↓), effet positif	
Effets de l'ingestion des nématodes par les vers de terre	Dash et al., 1980	Sol non amendé	Au laboratoire	<i>L. mauritii</i>	Densité de chaque groupe trophique de nématodes : (↓), effet négatif mais positif pour le cas des nématodes phytoparasites	Ingestion sélective des nématodes par les vers de terre (plus de nématodes non-parasites que des nématodes phytoparasites dans l'intestin des vers de terre)

VERS DE TERRE EPIGES + VERS DE TERRE ENDOGES						
Effets des vers de terre sur l'abondance, la structure trophique et la richesse spécifique des communautés de nématodes libres du sol	Räty & Huhta, 2003	Mor humus de conifères chaulé et non chaulé	Au laboratoire	<i>L. rubellus</i> (espèce épigée) et <i>A. caliginosa</i> (espèce endogée)	Abondance totale des nématodes : (↓), effet négatif Richesse spécifique des nématodes : (↓), effet négatif	
Effet des VDT sur les nématodes gastro-intestinaux des ruminants	D'Alexis et al., 2009	Sol défauné amendé avec des excréments de chèvres infectés	Au laboratoire	<i>Perionyx excavatus</i> (espèce épigée) et <i>P. corethrurus</i> (espèce endogée)	Densité totale des nématodes : (↓), effet positif	

(↓) : diminution ou (↑) augmentation de l'abondance totale, de la densité des différents groupes trophiques et de la richesse spécifique des nématodes en présence des vers de terre.

4 Les pratiques agricoles : déterminants de l'abondance et de la diversité des vers de terre et des nématodes

Dans les agrosystèmes, les vers de terre et les nématodes subissent directement ou indirectement les conséquences des modes de gestion du sol. Les effets de ces pratiques peuvent être favorables ou défavorables à leurs communautés. Généralement, ces effets peuvent être divisés en deux selon qu'ils affectent l'approvisionnement en nourriture ou les propriétés physico-chimiques du sol. En modifiant l'abondance et la diversité de ces organismes, ces modes de gestion des sols peuvent aussi influencer les interactions qu'ils manifestent entre eux. Les pratiques agricoles qui altèrent significativement les populations de vers de terre et de nématodes sont principalement le travail de sol, l'utilisation de pesticides, et la fertilisation.

4.1 Effets du travail du sol

Généralement, le travail du sol affecte négativement à la fois les populations de vers de terre et de nématodes en diminuant leur abondance (Pelosi, 2008 ; Puissant et al., 2021). Cependant, les effets sur les nématodes sont beaucoup moins prononcés à cause de leur petite taille (van Capelle et al., 2012). Les omnivores et les prédateurs sont les plus impactés (Puissant et al., 2021) puisqu'ils sont particulièrement sensibles aux perturbations physiques et chimiques du milieu (Bongers, 1990 ; Ferris et al., 2001). Cette diminution de l'abondance des nématodes omni-prédateurs entraîne une diminution de la valeur de l'indice de maturité (IM) et de structure (SI) du sol. Concernant les vers de terre, outre les dommages mécaniques, le travail du sol est aussi à l'origine de certaines conditions physiques défavorables liées à la température et l'humidité du sol comme la dessiccation. En effet, une corrélation positive significative a été observée entre la densité des vers de terre et les systèmes non-labouré ainsi que la teneur en C du sol (Brown et al., 2004). L'enfouissement de la MO de surface dû au retournement du sol a un effet néfaste sur les populations de vers anéciques parce qu'ils n'ont plus accès à leurs ressources alimentaires (Pelosi, 2008). Ils sont également les plus sensibles aux dommages mécaniques à cause de leur grande taille. Par contre, l'enfouissement de la MO peut avoir un effet bénéfique sur la croissance et le développement des vers endogés (Nuutinen, 1992; Wyss & Glasstetter, 1992).

4.2 Effets des pesticides

Les pesticides les plus utilisés sont les herbicides, les insecticides, les biocides à large spectre, les fongicides et les nématicides. Les herbicides diminuent l'abondance des nématodes phytoparasites (Das et al., 2010). Les mécanismes qui ont abouti à ces résultats n'ont pas été

identifiés mais les auteurs supposent des effets toxiques directs des herbicides sur les nématodes (Das et al., 2010). Puissant et al. (2021) indiquent qu'il s'agit des effets indirects liés à la modification de la densité et de la diversité de la couverture végétale et donc de la disponibilité des ressources pour les nématodes. Selon ces auteurs, ce sont les biocides et les nématicides qui impactent directement les nématodes en réduisant significativement l'abondance des phytoparasites et les fongivores, ainsi que la richesse taxonomique (Puissant et al., 2021). Pour les vers de terre, les espèces épigées sont les plus affectées par les effets de l'application de pesticides parce qu'elles vivent en surface. Ces produits impactent négativement les activités et la reproduction des vers (Datta et al., 2016) et peuvent causer leur mortalité (Chauhan, 2014). Des changements sur la diversité taxonomique des communautés de vers de terre ont été également observés (Cluzeau et al., 1987).

4.3 Effets de la fertilisation

En général, la fertilisation organique est bénéfique pour les organismes du sol qui sont limités en ressources alimentaires. En effet, les fertilisants organiques augmentent l'abondance de chaque groupe trophique de nématodes, à l'exception des phytoparasites (Puissant et al., 2021; Wang et al., 2006). Ils augmentent aussi la richesse taxonomique des nématodes (Liu et al., 2016a; 2016b). Cependant, ces impacts positifs varient en fonction des caractéristiques et de la dose des fertilisants. Par exemple, les fertilisants riches en C augmentent l'abondance totale des nématodes, la richesse taxonomique, et l'indice de structure alors que les fertilisants riches en N sont les plus efficaces pour lutter contre les nématodes phytoparasites (Akhtar & Malik, 2000; Thoden et al., 2011). Les fertilisants minéraux quant à eux stimulent la prolifération des nématodes bactérivores et fongivores de la classe de cp-1 et cp-2 réduisant ainsi la valeur de l'IM mais augmentent celle de l'IE (Ferris et al., 2001). Concernant les effets sur les vers de terre, les fertilisants minéraux ont à la fois des effets favorables et défavorables : d'un côté, ils diminuent l'abondance des vers en réduisant le pH du sol mais de l'autre côté, ils accroissent la production de biomasse par les plantes et donc beaucoup plus de MO disponible pour les vers (Chauhan, 2014). Finalement, les fertilisants organiques favorisent le développement des vers de terre parce qu'ils constituent des sources de nourriture supplémentaires pour les vers (Chauhan, 2014 ; Lavelle et al., 2001). Il est néanmoins important de noter que les effets des fertilisants sur la faune du sol est aussi très dépendante de la date d'échantillonnage du sol, plus précisément de la durée qui s'écoule entre l'application du fertilisant et l'échantillonnage.

5 Objectifs, hypothèses, et organisation de la thèse

La valorisation des organismes du sol tels que les vers de terre et les nématodes est une alternative « naturelle » permettant d'améliorer la croissance et la productivité des plantes. Les vers de terre et les nématodes sont des organismes « clés » liés à la fertilité du sol et donc à la production végétale. Ils cohabitent dans le sol et interagissent entre eux d'une manière directe ou indirecte. Les interactions entre ces deux groupes d'organismes déterminent en partie le fonctionnement des agrosystèmes. Pourtant, les impacts de ces organismes et les résultats de leurs interactions sur les paramètres du sol (communautés microbiennes, disponibilité des nutriments, propriétés physiques, etc) et des plantes (teneur en nutriments, biomasse, et rendement) sont déterminés par les pratiques agricoles adoptées dont le type de fertilisants et la dose apportée.

L'objectif général de cette thèse consiste à produire des connaissances fondamentales sur les interactions entre les vers de terre et les nématodes et l'impact de ces relations sur les fonctions des agrosystèmes rizicoles pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches. Ce travail s'attache en particulier, d'une part, aux rôles de la gestion des apports de fertilisants pour trouver des voies d'intensification écologique des processus impliqués dans les relations vers de terre – nématodes et d'autre part, aux rôles des vers de terre dans l'amélioration de la dispersion horizontale des nématodes.

Les questions de recherche que cette thèse apporte des éléments de réponses sont :

- Comment les différentes modalités de restauration de la qualité des Ferralsols des Hautes Terres malgaches à base de fertilisants bio-organo-minéraux impactent-elles les communautés de nématodes du sol ?
- Quels types de fertilisants organiques permettent d'optimiser les effets positifs des vers de terres sur les fonctions de la plante et les nématodes du sol ?
- Les vers de terre favorisent-ils la dispersion horizontale des nématodes dans le sol ?

Trois hypothèses de recherche ont été avancées :

Hypothèse 1. L'apport d'un seul type ou d'assemblage de fertilisants organiques associé ou pas à la biofertilisation à base de vers de terre favorise le développement des nématodes libres bénéfiques (bactérovores, fongivores et omni-prédateurs) tout en limitant la pression parasitaire liée aux nématodes phytoparasites.

Hypothèse 2. L'association des vers de terre avec les fertilisants organiques à faible valeur du rapport C/N impacte positivement la croissance et la nutrition minérale des plantes tout en favorisant les relations bénéfiques entre les vers de terre et les nématodes.

Hypothèse 3. La capacité des nématodes à coloniser un nouvel habitat augmente avec l'augmentation de la densité des vers de terre et la durée d'interaction entre ces deux groupes d'organismes.

Ainsi, 3 études expérimentales ont été réalisées :

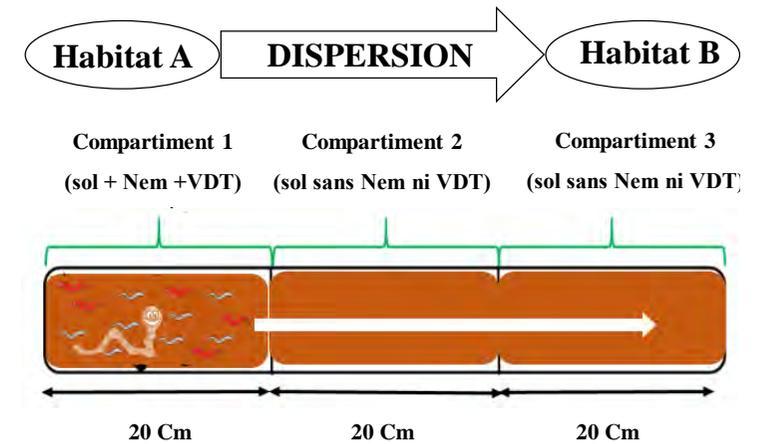
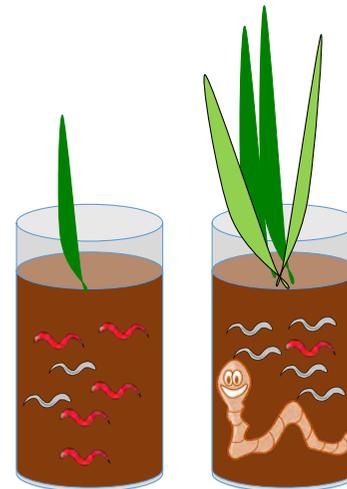
- ✓ Dans la première étude (chapitre 2), l'état et le fonctionnement du sol, suite à différentes modalités de fertilisation, ont été évalués à travers l'analyse de la structure des communautés de nématodes. Des parcelles de riz pluvial ont été mises en place au champ pendant deux saisons culturales en 2017-2018 et en 2018-2019. Différents types de fertilisation ont été testés. Ces fertilisations ont été catégorisées soit en pratiques conventionnelles correspondant à celles adoptées par les paysans soit en pratiques innovantes qui consistent d'une part à apporter des fertilisants peu utilisés par les paysans et d'autre part d'utiliser ces fertilisants sous forme de mélange pour favoriser les effets synergiques. La fertilisation biologique est constituée par l'inoculation de vers de terre.
- ✓ Dans la deuxième étude (chapitre 3), nous nous sommes focalisés sur les effets causaux des fertilisants organiques les plus utilisés par les paysans de notre zone d'étude sur les communautés de nématodes lorsqu'ils sont couplés avec l'inoculation des vers de terre. Cette étude factorielle a été réalisée en mesocosmes. Les quantités des fertilisants apportés sont à 6 t ha⁻¹ puisque c'est la dose maximale la plus appropriée pour les paysans de notre zone d'étude et le nombre de vers de terre apportés correspond à la densité de ces organismes dans le milieu naturel.
- ✓ Dans la dernière étude (chapitre 4), nous avons réalisé au laboratoire des tests de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre. L'objectif était de mesurer la capacité des vers de terre à disperser ces organismes dont le déplacement est limité. Nous avons testé les impacts des deux facteurs : la densité des vers de terre et la durée de l'expérience.

Enfin, dans la section "Discussion générale et perspectives", l'ensemble des résultats de ces trois études expérimentales sera synthétisé et discuté et quelques perspectives seront proposées

Chapitre 1
(Essai au champ)

Chapitre 2
(Essai en mésocosmes)

Chapitre 3
(Essai en microcosmes)



- Apports de fertilisants bio-organo-minéraux suivant 2 pratiques : conventionnelles et innovantes,
- Biofertilisants : vers de terre.

Obj : Evaluer les effets des fertilisants bio-organo-minéraux sur les fonctions de la plante via la structure des communautés de nématodes du sol.

- Fertilisation organique à base de 3 types de fertilisants,
- Apport d'association "vers de terre × fertilisant organique".

Obj : Identifier l'association qui impacte positivement la croissance et la nutrition de la plante (N et P) et les relations bénéfiques entre vers de terre – nématodes.

- Test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre,
- Deux facteurs étudiés : densité des vers de terre et la durée de l'expérience.

Obj : Déterminer les effets de la densité des vers de terre et le facteur "durée" sur la capacité des vers de terre à disperser les nématodes.

Figure 7 Schéma conceptuel de la thèse

CHAPITRE 2

Réponses des nématodes du sol aux apports combinés
de fertilisants bio-organo-minéraux dans les
agrosystèmes rizicoles pluviaux des Hautes Terres de
Madagascar

Ce chapitre a été rédigé en anglais sous forme d'un article scientifique soumis à la revue *Proceedings of the Zoological Society (PZOS)*.



Photo 1 Essai au champ mis en place à Imerintsiatosika – Itasy, Madagascar (2019)

Présentation du chapitre 2

Les Ferralsols des Hautes Terres de Madagascar, objet de notre étude, sont des sols carencés en plusieurs nutriments limitant la croissance et la production végétale. Pour y remédier, deux stratégies de fertilisation, nous avons testé l'apport combiné de fertilisants organiques et minéraux et l'inoculation d'organismes clés du sol (ou biofertilisation), i.e. les vers de terre et les endomycorhizes à arbuscules. Outre les effets sur les propriétés physico-chimiques du sol et sur les plantes, ces différents modes de fertilisation impactent également les organismes du sol, notamment les nématodes.

Les nématodes sont souvent utilisés comme indicateurs de l'état et du fonctionnement du sol compte tenu de la diversité de leurs habitudes alimentaires et de leurs stratégies de vie. En effet, divers indices basés sur les communautés de nématodes ont été développés pour la suivi environnemental dont l'indice de maturité (MI). De plus, les abondances et les structures des nématodes sont fortement liées aux changements induits par les perturbations naturelles ou anthropiques des conditions du sol, plus particulièrement la fertilisation.

En utilisant les nématodes comme bioindicateurs, cette étude a été conduite dans l'objectif d'identifier les apports de fertilisants bio-organo-minéraux qui fournissent des quantités significatives de nutriments disponibles dans les Ferralsols malgaches pour améliorer la production de riz pluvial (*Oryza sativa*) sans provoquer le développement des nématodes phytoparasites. Pour ce faire, une expérience au champ a été réalisée pendant deux saisons culturales successives (2017 – 2018 et 2018 – 2019) à Imerintsiatosika, dans la région Itasy. Le semis a été effectué par poquet (25 poquets m⁻²) avec cinq à huit grains par poquet. Un total de 16 traitements numérotés de T1 à T16 et groupés en 8 types de fertilisation ont été testés : 1) aucune fertilisation (témoin négatif T1), 2) NPK + Urée (témoin positif T2), 3) faible apport de fertilisants organiques (T3 et T4), 4) faible apport de fertilisants organiques + NPK (T5), 5) haut apport de fertilisants organiques (T6 à T9), 6) haut apport de fertilisants organiques + fertilisants minéraux (T10 à T12), 7) haut apport d'assemblage de fertilisants organiques (T13) et 8) haut apport d'assemblage de fertilisants organiques + fertilisants minéraux (T14 à T16). Les fertilisants organiques ont été apportés à raison de 3 t ha⁻¹ (faible apport) et 6 t ha⁻¹ (haut apport) de matière sèche si bien que la dose d'apport des fertilisants minéraux a été de 500 kg ha⁻¹. Tous les fertilisants utilisés ont été collectés auprès des agriculteurs et des commerçants locaux. La biofertilisation comprend l'inoculation de vers de terre et de mycorhizes et a été appliquée avec les traitements T6 à T16. L'inoculation des vers de terre a été effectuée trois semaines après le semis avec une densité de 50 individus m⁻². L'inoculation des mycorhizes a été effectuée par enrobage avec 12 g de poudre de spores mycorhiziens par kg de grains de riz. A la fin de l'expérience, les nématodes du sol ont été analysés (extraction, comptage, et identification au niveau du genre ou de la famille) avec des échantillons de sol prélevés un mois avant la récolte de la deuxième saison culturale (2018 – 2019). D'autres paramètres du sol (pH, granulométrie, densité apparente et teneurs en nutriments) et des plantes ont été également mesurés (biomasses aériennes et racinaires et teneurs en nutriments).

Title

Responses of soil nematodes to combined bio-organo-mineral fertilizers on upland rice cropping in the highlands of Madagascar

Authors

Sariaka Raharijaona¹, Eric Blanchart^{1,2}, Malalatiana Razafindrakoto¹, Tovo Rafolisy¹, Paulo Salgado^{3,4}, Tantely Razafimbelo¹, Patrice Autfray⁵, Onja Ratsiatosika¹, Laetitia Bernard^{1,2}, Jean Trap^{1,2} *

Affiliations

¹Laboratoire des Radio-Isotopes, Université d'Antananarivo, Route d'Andraisoro BP 3383, Madagascar

²Eco&Sols, IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro, Univ Montpellier, Montpellier, France

³SELMET, Univ Montpellier, INRAE, CIRAD, Institut Agro-Montpellier SupAgro, 34060 Montpellier, France

⁴CIRAD, UMR SELMET, INRAE-SupAgro, BP 319, 110 Antsirabe, Madagascar

⁵ CIRAD UR AIDA. Avenue Agropolis. 34398 Montpellier, France.

*Corresponding author: Jean Trap

Email address: jean.trap@ird.fr

Full postal address: UMR Eco&Sols, Batiment 12, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France

Submitted in *Proceedings of the Zoological Society (PZOS)*

Abstract

Upland rainfed rice cropping in the highlands of Madagascar is strongly limited by poor mineral fertility of Ferralsols. There is an urgent need to identify efficient and sustainable fertilization practices that improve soil fertility without inducing pest proliferation. For that purpose, using a field trial for two successive years, we tested the effect of 16 fertilization practices on the abundance and taxonomic diversity of soil active nematodes, which are known to be biological indicators of soil fertility. We tested both fertilization practices traditionally used by farmers and innovative ones based on the assemblage of organic, mineral and biological (earthworms and mycorrhiza) fertilizers. We identified eight types of practices: 1) no fertilization; 2) fertilization with NPK and urea; 3) low input rates (3 t dry matter ha⁻¹) of organic fertilizers without NPK; 4) low input rates of organic fertilizers with NPK; 5) high input rates (6 t dry matter ha⁻¹) of organic fertilizers; 6) high input rates of organic fertilizers with mineral fertilizers; 7) high input rates of a mixture of organic fertilizers and 8) high input rates of a mixture of organic fertilizer with mineral fertilizers. After two years, we identified 41 soil nematode taxa. The taxonomic composition of the nematode communities revealed that Ferralsols are a stressful environment for the soil biota. The low abundance of opportunistic bacterivores indicated that the different fertilization practices did not significantly and deeply increase the amount of plant-available nutrients, and thus soil fertility. However, organic fertilizers significantly increased the abundance of omni-predators, indicating a moderately mature food web. Some practices induced worrying increases in the endoparasitic *Meloidogyne* and *Pratylenchus*, which requires monitoring of root symptoms to avoid the establishment of their populations. Monitor soil nematode communities in upland rice growing on Ferralsols could be used as agronomic indicators to promote sustainable rice production systems in Madagascar.

Keywords: soil fertility, soil food web, Malagasy Ferralsols, fertilization, field trials, upland rice, sustainable agriculture.

1 Introduction

In the highlands of Madagascar, because no more lowland areas are available for rice cultivation in this densely populated region, the hills represent a potential source for new agricultural lands. Unfortunately, rainfed rice growth on Ferralsols of these hills is limited by the depletion of multiple nutrients, including phosphorus (P), calcium (Ca), nitrogen (N), and magnesium (Mg) (Rabeharisoa et al., 2012; Raminoarison et al., 2020). These acidic soils are also characterized by a low biological activity (Ratsiatosika, 2018; Ratsiatosika et al., 2019; Trap et al., 2021b) and are highly sensitive to crop pest establishment (Blanchart et al., 2019; Raveloson et al., 2018; Sester et al., 2019). Because smallholder farmers cannot buy synthetic fertilizers such as NPK, it appears critical and urgent to develop agricultural practices that boost both organo-mineral and biological fertilities of these Ferralsols by providing significant amounts of available nutrients and key organisms for improving crop production without inducing the establishment of crop pests.

The combined application of organic and mineral fertilizers (Mwangi, 1996) play a key role in nutrient supply efficiency in crops (Jen-Hshuan Chen, 2006). Recent studies have suggested that organic amendments combined with mineral fertilizers improve rice grain yield in Malagasy Ferralsols by increasing P availability for plants (Andriamananjara et al., 2019). Also, some practices consist of inoculating key soil organisms (i.e., biofertilization), such as earthworms and/or arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), to improve deficient ecological functions, such as the low availability of P in Ferralsols (Ratsiatosika et al., 2021a; 2021b). Different practices manipulating both organic and mineral fertilizers, and key soil organisms are currently tested in the Highlands of Madagascar. These two strategies (mixing organo-mineral and biological fertilizations) are highly interconnected, i.e., the use of organic fertilizers together with mineral fertilizers has beneficial effects on living soil organisms, especially nematodes (Dutta et al., 2003; Li et al., 2008; Zhang et al., 2016).

Nematodes are microscopic worm-like animals, cosmopolite, very abundant, and very diverse, both taxonomically and functionally (Yeates, 2003; van den Hoogen et al., 2019). Based on their feeding habits, they are classified into five trophic groups occupying various positions along with the soil food web: bacterivores, fungivores, herbivores, omnivores, and predators (Yeates et al., 1993). They contribute both directly and indirectly to plant growth and crop production (Ingham et al., 1985; Trap et al., 2021a). Bacterivores and fungivores stimulate microbial-based processes involved in nutrient supply for plants (Chen & Ferris, 1999; Jiang et al., 2013). They are also positively associated with increasing values of mineralized carbon (C), N, and P (Bonkowski et al., 2000; Sánchez-Moreno et al., 2006). Omnivores and predators,

which are particularly sensitive to soil disturbance (Bongers, 1990), are involved in pest management (Bilgrami, 2008; Sánchez-Moreno & Ferris, 2007). In contrast, the absolute abundance of herbivores and the occurrence of particular taxa provide information on the risks for crop damage and yield loss (Talwana et al., 2016). Given their diverse feeding habits, nematodes are often used as potential indicators for assessing soil ecosystem status and function (Bongers, 1990; Chen & Ferris, 1999; Neher, 2001). Moreover, various indices based on nematode communities have been developed for environmental monitoring, including the Maturity Index (MI) (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001).

Fertilization (mineral, organic, biological) is among the most important factors that significantly alter soil nematode communities (Bulluck et al., 2002; Okada & Harada, 2007; Puissant et al., 2021; Hu et al., 2017, 2022; Wang et al., 2006). For example, the addition of inorganic N and P fertilizers was shown to result in a decrease in the absolute numbers of free-living taxa, i.e. bacterivores, fungivores, omnivores, as well as predators and the total nematode abundance (Li et al., 2013; Zhao et al., 2014), whereas the abundance of herbivores increased (Li et al., 2010; Villenave et al., 2010a). On the other hand, organic fertilizers stimulated the proliferation of all trophic groups except herbivores (Wang et al., 2006).

Biological fertilizers containing AMF have also been shown to have positive effects on controlling herbivores, especially root-knot nematodes (Flor-Peregrín et al., 2014). In addition, AMF inoculation promoted free-living nematodes (Jian-Feng et al., 2010). This is also the case for earthworms which generally increase the abundance of soil nematodes, particularly bacterivores and fungivores (Villenave et al., 2010b). The relationships between fertilization and nematological indices have also been previously explored (Bongers et al., 1997; Neher, 1999). Thus, changes in nematode community structure following fertilization reflect changes in soil quality that make nematodes useful bioindicators of the effects of fertilization on soil fertility (Neher, 2001). However, little information is available on the changes in soil nematodes induced by the application of combined fertilizers (organic, mineral, and biological). Puissant et al. (2021) meta-analyzed the effects of organic or combined (organic + mineral) fertilization on nematodes worldwide and observed in both cases (i) an increase in the abundance of all trophic groups except herbivores, (ii) higher taxonomic diversity, and (iii) a decrease in the MI. In the Ferralsols of Madagascar, our knowledge of how combined fertilization strategies affect soil nematodes is very limited.

In this study, we aimed to determine the effects of various agricultural practices either traditional or agroecological, based on the combination of bio-organo-mineral fertilizers on soil nematode communities and subsequent soil fertility. We were particularly interested in

identifying which practices increase the abundance of free-living nematodes while limiting the growth of harmful plant-parasitic taxa. For that purpose, we conducted an original field upland rice experimental trial in the highlands of Madagascar including different types of fertilization treatments, i.e., organic alone, mineral alone, and different fertilizations combining organic, mineral, and biological fertilizers, and we assessed the soil nematode communities. We targeted earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) as biological fertilizers in regard to their role in plant nutrition, especially in phosphorus, the most deficient nutrient in the Ferralsols (Cardoso & Kuyper 2006; Lavelle et al., 2007; Le Bayon & Milleret, 2009). Based on the literature quoted earlier, we hypothesized that 1) the high concentration of one type or a combination of organic fertilizers coupled with earthworms and AMF inoculation increases the absolute abundance and diversity of free-living nematodes and nematode community maturity (Lafont et al., 2007; Puissant et al., 2021), 2) organic fertilizers decrease the absolute abundance of plant-parasitic nematodes (Akhtar & Malik, 2000; Oka, 2010), and 3) positive relationships will be found between the nematode composition and diversity and the agronomic performance of the crops, e.g., grain yield, plant biomass, and nutrient contents in grain and plant tissues.

2 Materials and Methods

2.1 Study site

The field experiment was conducted near Imerintsiasosika, Itasy region, in the highlands of Madagascar (19°05'40''S; 47°25'65'' E, altitude 1,482 m asl) during two cropping seasons in 2017 – 2018 and 2018 – 2019. This region has a high-altitude tropical climate with a dry and cold season from April to October and a rainy and warm season from November to March. The mean annual temperature is 18 °C, and the mean annual rainfall is 1,350 mm. The land use was a natural grassland locally called "bozaka" vegetation mainly composed of *Aristida* sp. (Poaceae) during at least 100 years. From 2017, the site was used to grow upland rice for the experiment. The soil classified as Ferralsols (FAO, 2014), is depleted in nutrients and has an acidic pH (<5). The C content was 29.2 g kg⁻¹, and the Olsen P content was 3.8 mg.kg⁻¹. The soil had a low N content (<0.25%), low exchangeable cation capacity (<2 cmol⁺ kg⁻¹) and low exchangeable cations (K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺). The texture of the soil was dominated at 71% by fine fractions (clay and fine slit).

2.2 Organic and mineral fertilizer sampling and analyses

A total of eleven organic and mineral fertilizers (OMFs) were collected from local farmers and commercial producers (Table 4) (Raminoarison et al., 2022). For each OMF, a sample was

collected after homogenization, air-dried, crushed, and sieved to both 0.2 mm and 2 mm. Each sample was separated into aliquots for various chemical and biochemical analyses. The moisture content was determined by drying in an oven at 105 °C for 48 h. The ash content was measured by determining the loss on ignition at 550 °C for 4 hours. The total C, N, and S contents were evaluated by combustion with a CHNS Analyzer (Flash 2000 Séries, CHNS/O 122 Thermo Scientific Analyzers, IRCOF, France). The total P content was quantified by following Murphy & Riley methods (Murphy & Riley, 1962), and the total K, Ca, and Mg contents were determined by atomic absorption spectroscopy (iCE 3000 Series AA Spectrometer, Japan). The pH was measured using a glass electrode pH meter (pH 211 Microprocessor pH Meter. Romania) at a ratio of 1:5 (OMF:water). The total hemicellulose, cellulose, and lignin contents were determined with Van Soest's biochemical fractionation (Van Soest, 1963). The characteristics of OMF are summarized in Annex 4.

Table 4 Description and origin of the organic and mineral fertilizers.

Code	Identity	Description	Suppliers
Organic fertilizers			
CFM	Conventional farmyard manure	Product of raw cattle dejections (excrements + urine). fermentation with rice straw prepared in the rudimentary outside park.	Farmers
COM	Compost	Fermentable composts from the dumpsite of Andralanitra municipal solid waste landfill under natural composting.	Madacompost company
IFM	Improved farmyard manure	Conventional farmer manure prepared and stored in a closed place and collected in a specific recipient.	Farmers
KM	Kraal manure	Livestock dejections accumulated in an enclosure in which they are kept.	Farmers
VCT	Vermicompost	Vermicompost of animal and plant composts by earthworm species <i>Eisenia foetida</i> .	TATA association
Mineral fertilizers			
Dolomite	Dolomite	Fertilizer providing Ca, Mg, Na, and S.	SEPCM Companies
Ash	Rice husk ash	Rice husk ash obtained after burning out the husk in the air.	Farmers
Guano	Guano	Bat droppings-based mineral fertilizer according to the NF U42 001 norm	Guanomad company

Hyperfos	Hyperfos	Mineral product obtained from mixing micronized apatitic rock and black volcanic soil.	Prochimad Company
NPK	NPK	NPK 11-22-16	Prochimad Company
Urea	Urea	46 units of urea nitrogen.	Prochimad Company

2.3 Fertilization practices

We tested sixteen organo-mineral fertilization treatments (from T1 to T16) classified into eight types of practices (Table 5) and replicated four times. The low rates of organic and mineral fertilizers are those used by farmers and thus correspond to the traditional practices. The high rates are twice the traditional rates. T1 and T2 corresponded to negative and positive controls, respectively. T3-T4-T5 corresponded to the traditional practices found in the Highlands of Madagascar. T6 to T16 were the innovative fertilization practices. Our fertilization strategy was to first improve soil habitat for organisms during the first cropping season (2017 – 2018), and then to inoculate the organisms during the second cropping season (2018 – 2019). Consequently, the same treatments were set up in 2017 and 2018, but AMF and earthworms were inoculated for treatments T6 to T16 only at the beginning of the second cropping season.

Table 5 List of the 16 treatments numbered from T1 to T16. KM: Kraal manure, CFM: conventional farmyard manure, IFM: improved farmyard manure, COM: compost, VCT: vermicompost.

Fertilization types	Treatments	Composition	Rates
1) Absent	T1	-	-
2) NPK + Urea	T2	NPK	100 kg ha ⁻¹
		Urea	100 kg ha ⁻¹
3) Low organic fertilizers (OF)	T3	KM	3 t DM ^s ha ⁻¹
	T4	CFM	3 t DM ha ⁻¹
4) Low OF + NPK	T5	CFM	3 t DM ha ⁻¹
		NPK	40 kg ha ⁻¹
5) High OF*	T6	CFM	6 t DM ha ⁻¹
	T7	IFM	6 t DM ha ⁻¹
	T8	COM	6 t DM ha ⁻¹
	T9	VCT	6 t DM ha ⁻¹
6) High OF + mineral fertilizers (MF)*	T10	CFM + dolomite	6 t DM ha ⁻¹ + 500 kg ha ⁻¹
	T11	CFM + ash	6 t DM ha ⁻¹ + 500 kg ha ⁻¹
	T12	CFM + hyperfos	6 t DM ha ⁻¹ + 500 kg ha ⁻¹
7) High OF mixtures (OFM)*	T13	CFM + COM + VCT	(2 t DM ha ⁻¹) x 3
8) High OFM + MF*	T14	CFM + COM + VCT + ash	[(2 t DM ha ⁻¹) x 3] + 500 kg ha ⁻¹
	T15	CFM + COM + VCT + hyperfos	[(2 t DM ha ⁻¹) x 3] + 500 kg ha ⁻¹
	T16	CFM + COM + VCT + guano	[(2 t DM ha ⁻¹) x 3] + 500 kg ha ⁻¹

^s DM: dry matter

*practices inoculated with endomycorrhizae and earthworms during the cropping season in 2018-2019

2.4 Experimental design, setup and plot preparation

A 50 m × 50 m area was delimited within the station, including four blocks of 25 m × 25 m. Within each block, sixteen subplots of 4 m × 4 m area were randomly set up (Annex 3). The experimental design was a randomized complete block design including one factor: the treatments from T1 to T16. This experiment was composed of upland rice (*Oryza sativa*) monocultures. We used the Chhomrong Dhan cultivar, the most used by farmers in the East of the Itasy region. One month before sowing, in October 2017, the soil was tilled manually to a depth of 20 to 30 cm. The sowing was conducted at a density of 25 rice holes m⁻², i.e., 400 rice holes per subplot in November 2017. Five to eight seeds were placed in each hole. The

fertilizers also were applied in rice holes. For the innovative practices (T6 to T16) of the second year (2018 – 2019), mycorrhizae were inoculated by coating. This consists of moistening the seeds with water (20 ml kg⁻¹ seeds) and then mixing the seeds with mycorrhizae spore powder (12 g of powder kg⁻¹ seeds) using the commercial biostimulant AGTIV PTB 297 from PremierTech Company ©. The earthworm species used was *Pontoscolex corethrurus*, Müller 1856 (Rhinodrilidae). This endogeic geophagous earthworm is abundant in the Malagasy highlands. The worms were collected from the lowlands downstream of the experimental site before sowing. Then, they were kept in containers with wet soil. At the seedling emergence stage, i.e., three weeks after sowing, the worms were inoculated at a density of 50 individuals m⁻². This density corresponds to the average density of worms in the natural environment. The worms were placed at different parts of the plot at a depth of 10 cm. The holes were then covered with soil and moistened. Weeding was the main cultural maintenance in the present experiment. Two weedings per year were conducted. The first one was at the beginning of rice tillering, and the second was during the rice tillering stage, i.e., twenty-one days after the first.

2.5 Soil analyses

2.5.1 Nematode analyses

The soil nematode analyses were conducted with soils sampled in March 2019 at the end of the second year of the experiment. One month before the harvest, a soil sample was collected from each subplot by taking a 25 × 25 × 10 cm monolith. The monoliths were homogenized, and a subsample of approximately 200 g per monolith was used for nematode extraction. The nematodes were extracted from soils using the elutriation Seinhorst method (Seinhorst, 1962). The nematodes were then counted under a binocular magnifying glass, heat-killed and fixed in 4% formaldehyde solution. The absolute abundance was then expressed per kg of dry soil. One hundred-fifty randomly chosen specimens were identified to the family or genus level under a LEICA DMZ 555 microscope at a higher magnification (400×) according to Bongers (1990). After identification, each taxon was assigned to the trophic groups according to Yeates et al. (1993), i.e., bacterivores, fungivores, omnivores, predators, sedentary endoparasites, migratory endoparasites, ectoparasites and root associates. Microbivores are the sum of bacterivores and fungivores, and omni-predators are the sum of omnivores and predators. The free-living nematodes were grouped into a colonizer-persister (c-p) scale following (Bongers & Bongers, 1998). We computed the maturity index (MI), the plant parasitic index (PPI), and the PPI/MI ratio (Bongers, 1990). We also calculated the enrichment index (EI) and the structural index (SI) proposed by Ferris et al. (2001), the nematode channel ratio (NCR) (Yeates, 2003), and the

ecological diversity indices represented by the Shannon index, the Simpson index, and the hill numbers q_0 , q_1 , and q_2 for all taxa, for free-living nematodes, and herbivores (Hill, 1973).

2.5.2 Soil physico-chemical analyses

Another soil subsample per monolith was also taken, air-dried, crushed, and sieved to both 0.2 mm and 2 mm. The soil pH was measured in water (pH H₂O) or 1 M KCl (pH KCl) (1:2.5 mass ratio) after shaking for 30 min on a back-and-forth agitator. The exchangeable cation capacity (CEC) was measured after saturation with cobalt hexamine chloride solution. The CEC was estimated by measuring the cobalt remaining in solution using a flame atomic absorption spectrometric method (iCE 3000 Series, Thermo Scientific, Japan). Three exchangeable cations were also measured, i.e., Ca²⁺, Mg²⁺, and K⁺. The total C and N contents were assessed using the Walkley and Black (1934) and the Kjeldahl (1883) methods, respectively. The total P content was determined after perchloric acid digestion. In water, labile inorganic P was extracted with an ion-exchange resin filled with bicarbonate. The P concentration was analyzed by colorimetry with malachite green. The soil bulk density was determined using a metal cylinder of 8.2 cm inner diameter and 9.2 cm height that was pushed into the soil.

2.6 Plant analyses

In the middle of each subplot, a square area of 2.56 m², including 64 plants, was delimited. The rice yield of plants in this square was quantified at the end of the experiment, while the shoot and root biomasses were measured with the plants from the soil monoliths. The root biomass was hand-sorted and then gently washed to remove the adhering soil particles. The dry root and shoot biomasses and the grains were weighed after air-drying. The total C and N contents in the plant tissues and the grains were determined by a CHNS/O elemental analyzer (Flash 2000 Series, CHNS/O 122 Analysers Thermo Scientific, IRCOF, France). The total P content was determined after crushing and mineralizing the plant tissues and the grains with 65% nitric acid (US EPA Method 3051). The P concentration was analyzed in mineralized solution by colorimetry using colorimetry with malachite green (Ohno & Zibilske, 1991). Absorbance was measured at 630 nm. Standard controls (wheat tissues) with a known amount of total C, N, and P were used to check assay quality.

2.7 Statistical analyses

We first performed mixed models with the package "lme4", two-way ANOVA, and post hoc tests with the function "predictmeans" to test the significant differences in the absolute abundances of the total nematodes, trophic groups, and taxa and the nematological indices

between the practices at the 5% P-value threshold. The fertilizer treatment was used as a fixed effect and block as random effect. The normality of the data residuals was verified using the Wilk-Shapiro test. Log-transformation of the data was performed when necessary. As the absolute abundance of bacterivores and *Helicotylenchus*, the enrichment index (EI), the Shannon index, and the Simpson index did not meet the normal distribution, the Kruskal–Wallis test was used. Partial least squares regression (PLS-R) models were used to explore the relationships between the agronomic variables, the soil variables, and the plant variables and the nematode communities and indices (the variables used are listed in Annex 5). The variable importance of projection (VIP) reflects the relative influence of each explanatory variable in the construction of the model. The explanatory variables with $VIP > 1$ are the most relevant and significant for explaining the dependent variable. Model strength was assessed by the proportion of variance in the dependent variable that could be predicted by the model (Q^2). The test is considered significant at the 5% level when Q^2 exceeds a critical value of 0.097 (Tenenhaus, 1998). The univariate analyses were performed with R 4.0.5 (2021-03-31). The PLS-R models were performed using TANAGRA 1.4.5 (Rakotomalala, 2005).

3 Results

3.1 Nematode abundances

In total, 41 nematode taxa were identified (Annex 6), including 15 taxa of bacterivores, 6 taxa of fungivores, 11 taxa of herbivores, 8 taxa of omnivores, and only one taxon of predators. In terms of abundance, herbivores (45.6%) and fungivores (37.3%) were the dominant trophic groups, whereas bacterivores (9.0%) and omni-predators (8.1%) were less represented.

We did not find significant differences in the absolute abundance of the total nematodes, bacterivores, and fungivores among the experimental treatments (Figure 8, Table 3), due to high mean variation (Figure 8A, B and C). Omni-predators and herbivores, in contrast, exhibited significantly different absolute abundances between the treatments (P -value < 0.05 , Table 6, Figure 8D and E). The highest values of omni-predator abundance were observed in plots treated with the application of the organic fertilizer mixtures with bat guano, i.e. T16 (966 ind. kg^{-1}), whereas the lowest values were obtained with the controls T1 (89 ind. kg^{-1}) and T2 (80 ind. kg^{-1} , Figure 8D). Herbivores were significantly abundant in T16 with the high rate of compost plus conventional farmyard manure plus guano (8209 ind. kg^{-1}), T8 with the high rate of compost (7256 ind. kg^{-1}), and T11 with the high rate of conventional farmyard manure plus ash (5167 ind. kg^{-1}). The negative control T1 presented the lowest values (710 ind. kg^{-1} , Figure 8E). Among the herbivores, we focused on the absolute abundances of the most harmful taxa

for plants, i.e., *Pratylenchus*, *Meloidogyne*, *Xiphinema*, and *Helicotylenchus* (Figure 9). These taxa were all present in T16 and in some other treatments.

Table 6 Statistical results of the ANOVA and the Kruskal-Wallis test on the effects of the different treatments on nematode absolute abundance and indices.

Parameters	P-value		Eta ² (%)
Total abundance	0.229	ns	28
Bacterivores	0.339 [§]	ns	30
Fungivores	0.147	ns	30
Omni-predators	0.042	*	34
Herbivores	0.047	*	34
<i>Meloidogyne</i>	0.085	ns	31
<i>Pratylenchus</i>	0.003	**	42
<i>Helicotylenchus</i>	0.698 [§]	ns	19
<i>Xiphinema</i>	0.357	ns	20
Maturity Index (MI)	0.203	ns	32
Plant Parasite Index (PPI)	0.084	ns	30
Ratio PPI/MI	0.217	ns	28
Nematode Channel Ratio	0.062	ns	33
Shannon Index	0.029 [§]	*	29
Simpson Index	0.053 [§]	ns	21
Structure Index	0.003	**	42
Enrichment Index	0.561 [§]	ns	18

[§] Kruskal-Wallis test

ns: not significant

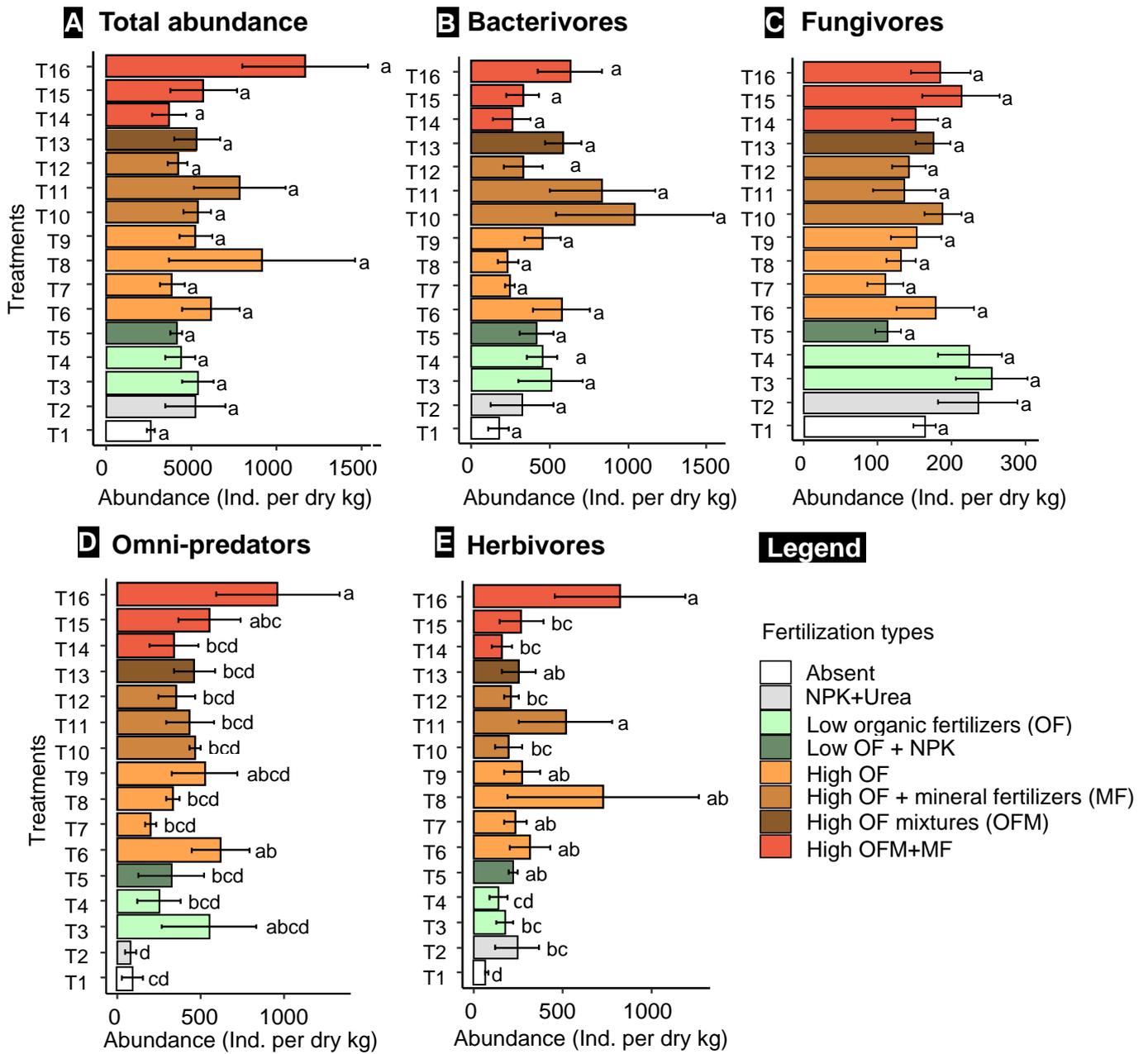


Figure 8 Mean absolute abundances of total nematodes (A), bacterivores (B), fungivores (C), omni-predators (D), and herbivores (E) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold. For graphical analysis, we classified the fertilization types as follows: absence of fertilization (T1), fertilization with NPK and urea (T2), low rate of organic fertilizers without NPK (T3 and T4), low rate of organic fertilizers with NPK (T5), high rate of organic fertilizers (T6, T7, T8, and T9), high rate of organic fertilizers with mineral fertilizers (T10, T11, and T12), high rate of organic fertilizer mixtures or OFM (T13) and high rate of OFM with mineral fertilizers (T14, T15, and T16).

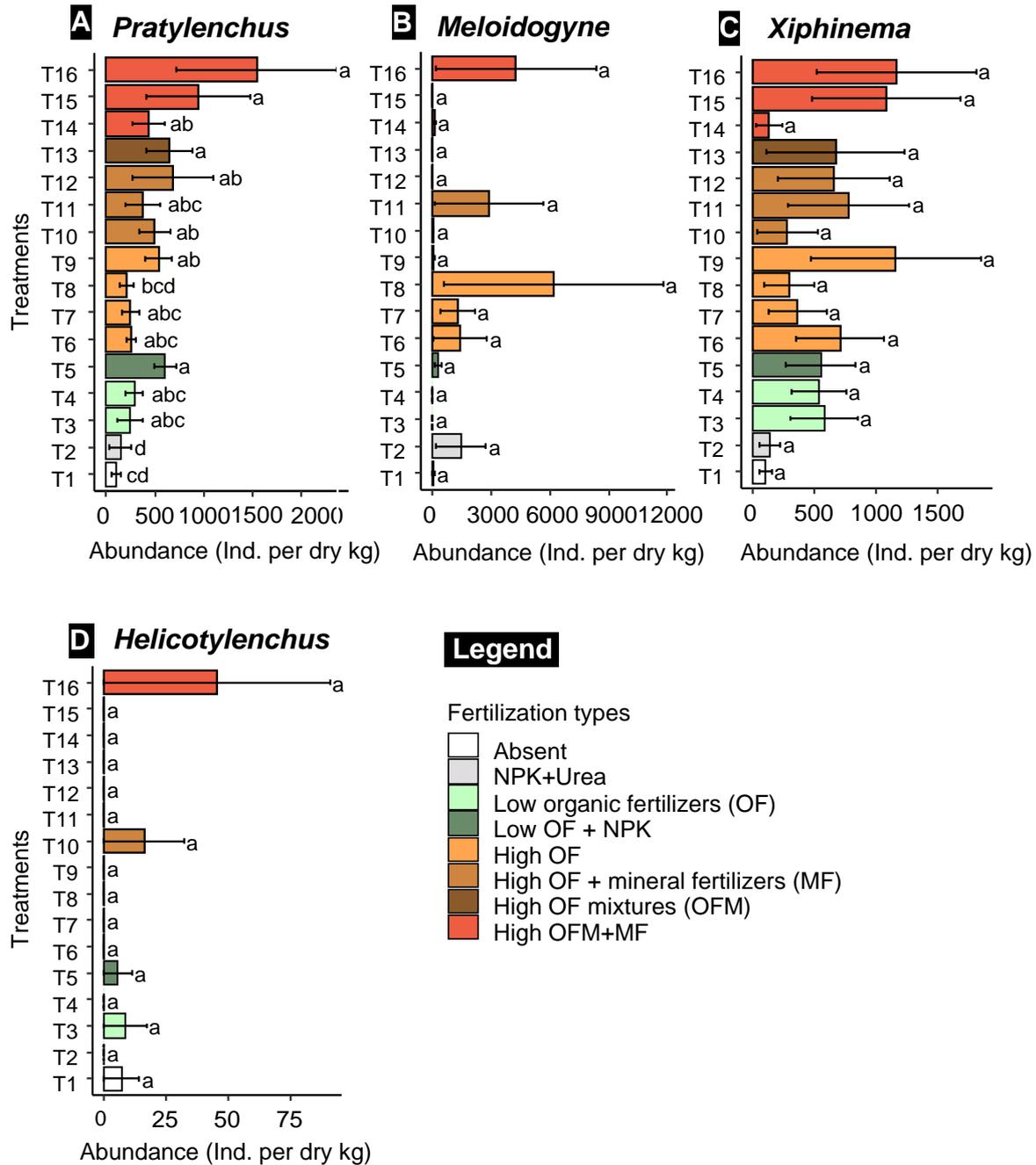


Figure 9 Mean absolute abundances of *Pratylenchus* (A), *Meloidogyne* (B), *Xiphinema* (C), and *Helicotylenchus* (D) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold.

3.2 Nematological indices

The maturity index (MI), the plant parasite index (PPI) and the nematode channel ratio (NCR) did not differ significantly among the 16 treatments (Figure 10A, B and C, respectively). The innovative practice T15 had a significantly higher Shannon index value, whereas the positive control T2 showed a significantly lower value (Figure 3D). In contrast, no significant difference

in the Simpson index value between treatments was observed (Table 6). The enrichment index (EI) did not vary significantly among the treatments (Figure 11). In contrast, the SI values were significantly higher for the 11 innovative practices (T6 to T16) (Table 6, η^2 42%) and in two traditional practices, i.e., T3 and T5 (SI > 50%), compared to the controls and the traditional practice T4 (SI < 50%) (Figure 11).

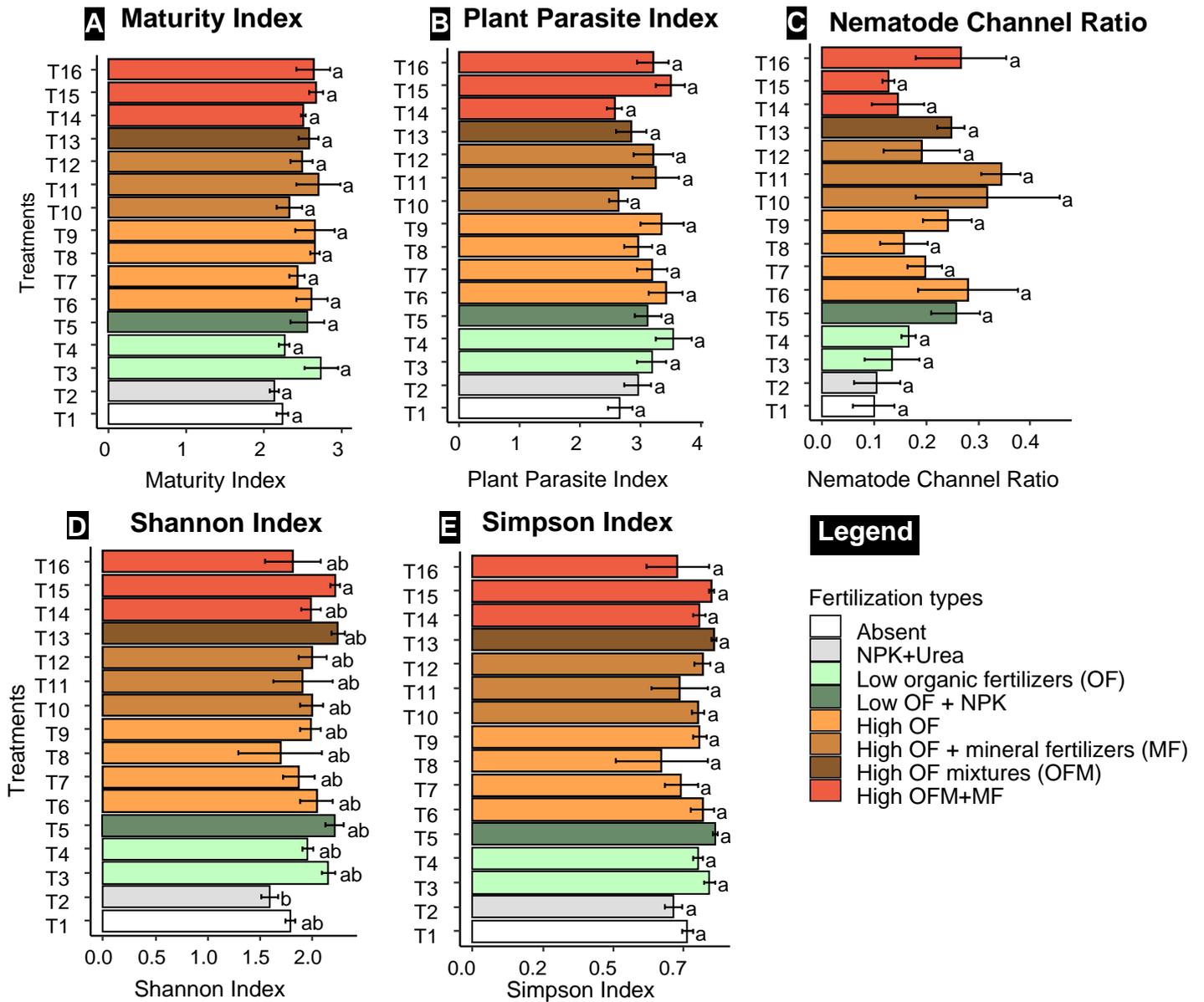


Figure 10 Mean values of the maturity index (A), plant parasitic index (B), nematode channel ratio index (C), Shannon index (D), and Simpson index (E) per fertilization practice. Error bars indicate standard errors, and letters indicate significant differences between practices according to ANOVA at a 5% threshold.

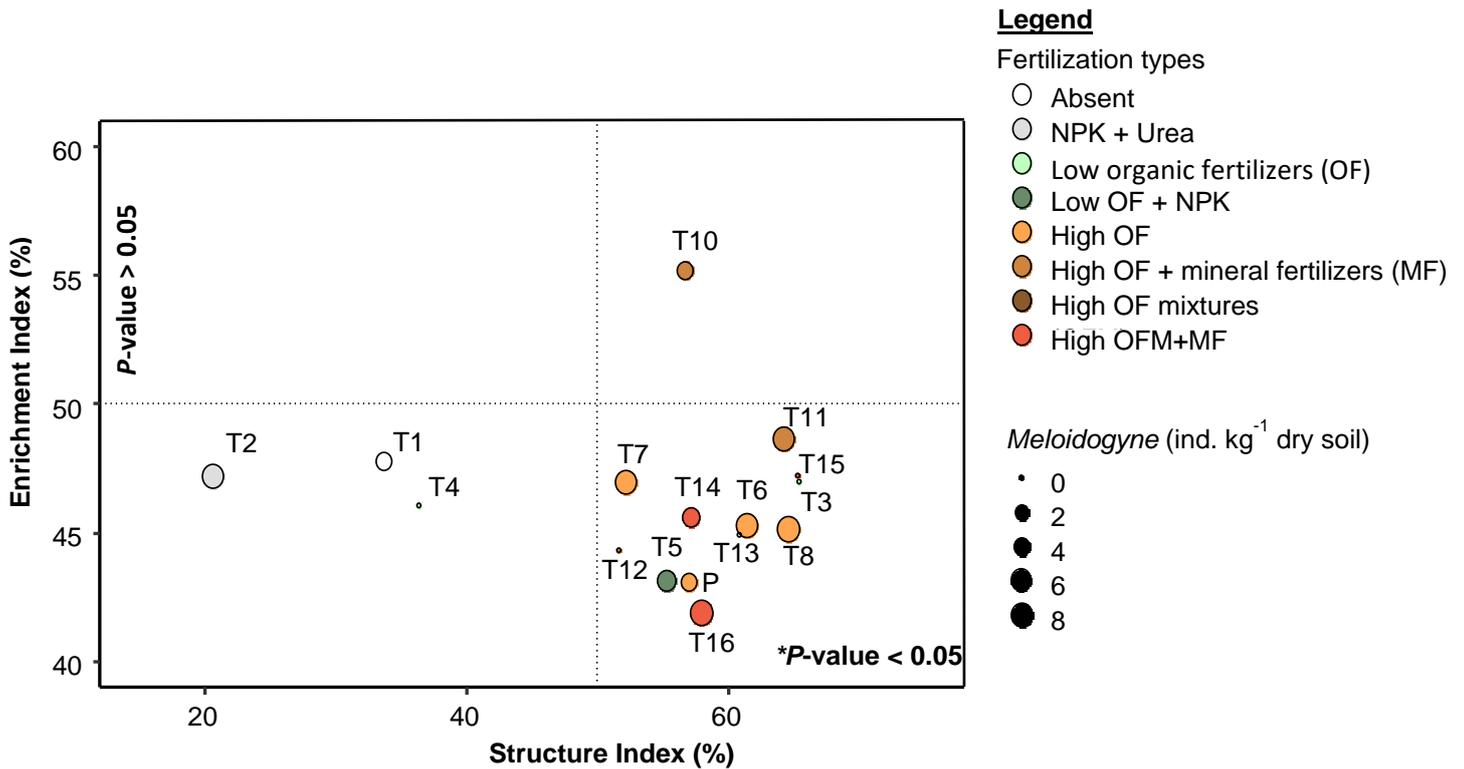


Figure 11 Mean values of the Structure Index (x-axis) and the Enrichment Index (y-axis per fertilization practice). The size of the symbols corresponds to the absolute abundance of *Meloidogyne*.

3.3 Soil properties and agronomic variables as predictors of trophic groups and nematode abundances

All PLS-R models, except the one explaining fungivore absolute abundance (not displayed), were significant ($Q^2 > 0.097$) (Table 7). The first model on the absolute abundance of bacterivores had an R^2 of 0.44 and a low goodness of prediction Q^2 of 0.18. Among the predictors, the absolute abundance of bacterivores increased with increasing values of total hemicellulose and dolomite inputs from the fertilizers and with the soil earthworm density. The absolute abundance of soil microbivores (bacterivores and fungivores) was significantly explained by the PLS-R model ($R^2 = 0.46$ and $Q^2 = 0.10$, Table 7). The absolute abundance of microbivores increased with kraal manure and dolomite inputs, but it decreased with increasing total K input, soil microbial biomass P, and the addition of improved farmyard manure. The absolute abundance of omni-predators was explained with an R^2 of 0.57 and a Q^2 of 0.18. Increasing values of total S and lignin inputs, soil available P, and the addition of bat guano fertilizer stimulated the proliferation of these higher trophic groups. The best models were obtained for the absolute abundance of *Meloidogyne* with an R^2 of 0.63 and a Q^2 of 0.17 and *Pratylenchus* with an R^2 of 0.73 and a higher goodness of prediction Q^2 of 0.62. The predictors were mostly total Ca input, total Mg input, and soil total C and N contents for *Meloidogyne* and

total P and S inputs, soil available P, root biomass, and fertilization with bat guano for *Pratylenchus*. In both models, the respective predictors positively influenced *Meloidogyne* and *Pratylenchus* absolute abundances.

Table 7 Partial least squares (PLS) regressions including 17 independent variables (agronomic, soil, and plant variables) and one dependent variable (absolute abundances of bacterivores, microbivores, omni-predators, *Meloidogyne* or *Pratylenchus*). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively.

	Response variables				
	Bacterivores	Microbivores	Omni-predators	<i>Meloidogyne</i>	<i>Pratylenchus</i>
Number of axes	1	1	1	1	1
R ²	0.44	0.46	0.57	0.63	0.73
Q ²	0.18	0.1	0.18	0.17	0.62
VIP*					
Agronomic variables					
Total P input					1.14 (+)
Total S input			1.42 (+)		1.24 (+)
Total K input		1.02 (-)			
Total Ca input				1.21 (+)	
Total Mg input				1.11 (+)	
Total hemicellulose input	1.23 (+)				
Total lignin input			1.10 (+)		
Soil variables					
Soil total C content				1.47 (+)	
Soil total N content				1.12 (+)	
Soil available P			1.02 (+)		1.28 (+)
Soil microbial biomass P		1.08 (-)			
Soil earthworm abundance	1.08 (+)				
Plant variables					
Root biomass					1.01 (+)
Fertilization types					
Kraal manure		1.18 (+)			
Improved farmyard manure		1.15 (-)			
Dolomite	1.31 (+)	1.01 (+)			
Guano			1.19 (+)		1.20 (+)

*Variable Importance of Projection

3.4 Nematode composition as predictors of plant growth and nutrition

With an R^2 of 0.61 and goodness of prediction $Q^2=0.21$, the shoot biomass was significantly and positively explained by the absolute abundances of *Acrobeloides*, *Wilsonema*, *Rhabdolaimus* (bacterivores), *Xiphinema* (herbivores), *Eudorylaimus*, and *Ecumenicus* (omnivores) (Table 8). For the root biomass, we obtained a significant model with an R^2 of 0.50 and a Q^2 of 0.26. The best predictors were the absolute abundances of *Pseudacrobeles* (bacterivores), *Pratylenchus*, *Xiphinema*, *Criconemoides* (herbivores), *Eudorylaimus*, *Paraxonchium*, and *Aporcelaimellus* (omnivores). Total rice biomass was related to higher abundances of *Acrobeles*, *Wilsonema* (bacterivores), *Pratylenchus*, *Xiphinema* (herbivores), *Eudorylaimus*, *Ecumenicus*, and *Aporcelaimellus* (omnivores) ($R^2=0.54$ and $Q^2=0.30$). The models with grain N content and grain P content had both an R^2 of 0.60 and a Q^2 of 0.11 and 0.22, respectively. The grain N content value increased with increasing abundances of *Aphelenchoides* (fungivores) and *Paraxonchium*, in contrast to Tylenchidae, *Pratylenchus*, and *Xiphinema* (herbivores). The grain P content increased with higher absolute abundances of *Ditylenchus* (fongivores), *Pratylenchus*, *Criconemoides*, *Helicotylenchus* (herbivores), *Paraxonchium*, and *Prodorylaimus* (omnivores), in contrast to *Cephalobus* and Belonidiridae. The last model with shoot N content had an R^2 of 0.50 and a Q^2 of 0.12. The absolute abundances of *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, Tylenchidae, *Pratylenchus*, and *Xiphinema* showed VIP values greater than 1.

Table 8 Partial least squares (PLS) regressions including 19 independent variables (nematodes taxa) and one dependent variable (shoot biomass, root biomass, total biomass, grain N content, shoot N content or shoot P content of rice). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively.

	Response variables					
	Shoot biomass	Root biomass	Total biomass	Grain N content	Grain P content	Shoot N content
Number of axes	1	1	1	1	1	1
R ²	0.61	0.50	0.54	0.60	0.60	0.50
Q ²	0.21	0.26	0.30	0.11	0.22	0.12
VIP*						
Bacterivores						
<i>Acrobeloides</i>	1.11 (+)					1.10 (-)
<i>Acrobeles</i>			1.13 (+)			
<i>Pseudacrobeles</i>		1.06 (-)	<1			
<i>Wilsonema</i>	1.28 (+)		1.08 (+)			
<i>Rhabdolaimus</i>	1.12 (+)		<1			
<i>Cephalobus</i>					1.09 (-)	
Fongivores						
<i>Aphelenchoides</i>				1.33 (+)		1.23 (+)
<i>Ditylenchus</i>					1.07 (+)	
Herbivores						
Tylenchidae				1.19 (-)		1.21 (-)
<i>Pratylenchus</i>		1.48 (+)	1.15 (+)	1.45 (-)	1.53 (+)	1.18 (-)
<i>Xiphinema</i>	1.09 (+)	1.10 (+)	1.15 (+)	1.44 (-)		1.44 (-)
<i>Criconemoides</i>		1.11 (+)			1.42 (+)	
Belonidiridae					1.06 (-)	
<i>Helicotylenchus</i>					1.07 (+)	
Omnivores						
<i>Eudorylaimus</i>	1.06 (+)	1.38 (+)	1.21 (+)			
<i>Paraxonchium</i>		1.01 (+)		1.04 (+)	1.07 (+)	
<i>Ecumenicus</i>	1.33 (+)		1.24 (+)			
<i>Aporcelaimellus</i>		1.05 (+)	1.06 (+)			
<i>Prodorylaimus</i>					1.20 (+)	

*Variable Importance of Projection

3.5 Trophic groups and nematode indices as predictors of rice yield and plant growth and nutrition

With an R^2 of 0.57 and a Q^2 of 0.41, rice yield was well explained by the absolute abundance of the omni-predators, SI, NCR, Hill number q_1 , and q_2 of free-living nematodes (Table 9). Rice yield increased with increasing values of these predictors (Table 9). For the shoot biomass ($R^2=0.37$, $Q^2=0.1$), the predictors were omni-predators' absolute abundance, SI, NCR, and q_2 of free-living nematodes, while the root biomass ($R^2=0.43$, $Q^2=0.29$) was explained by the absolute abundances of omni-predators and migratory endoparasites, Hill number q_2 of the total nematodes and q_2 of herbivores. The shoot and root biomasses were positively influenced by their respective predictors. The model with the total plant biomass showed an R^2 of 0.41 and a Q^2 of 0.15. The variables that had VIP values greater than 1 were the absolute abundances of omni-predators and migratory endoparasites, SI, NCR, q_2 of total nematodes, and q_2 of herbivores. The model with grain N content was the best model, with an R^2 of 0.62 and a high Q^2 of 0.50. The grain N content decreased with increasing the absolute abundances of omni-predators and migratory endoparasites and SI and q_1 of free-living nematodes. An R^2 of 0.60 and an intermediate Q^2 of 0.38 were obtained by the model with the shoot N content. Its value decreased with increasing values of the absolute abundance of omni-predators, SI, MI, NCR, q_1 , and q_2 of free-living nematodes.

Table 9 Partial least squares (PLS) regressions including nine independent variables (abundance of different trophic groups of nematodes and nematode indices) and one dependent variable (yield, root biomass, total biomass, grain N content or shoot N content). The most relevant and significant independent variables for explaining the dependent variable presented a variable importance of projection (VIP) greater than 1. The signs + and - indicates the positive and negative effects of the explanatory variables on the response variable, respectively.

	Response variables					
	Yield	Shoot	Root	Total biomass	Grain N content	Shoot N content
Number of axes	1	1	1	1	1	1
R ²	0.57	0.37	0.43	0.41	0.62	0.60
Q ²	0.41	0.1	0.29	0.15	0.50	0.38
VIP*						
Abundance						
Omni-predators	1.01 (+)	1.23 (+)	1.16 (+)	1.26 (+)	1.11 (-)	1.02 (-)
Migratory endoparasite			1.37 (+)	1.05 (+)	1.05 (-)	
Nematological indices						
SI	1.14 (+)	1.01 (+)		1.01 (+)	1.18 (-)	1.21 (-)
MI						1.07 (-)
NCR	1.31 (+)	1.52 (+)		1.42 (+)		1.02 (-)
Hill numbers						
q ₂ all taxa			1.05 (+)	1.01 (+)		
q ₁ free-living nematodes	1.17 (+)				1.04 (-)	1.16 (-)
q ₂ free living nematodes	1.12 (+)	1.09 (+)		1.06 (+)		1.10 (-)
q ₂ herbivores			1.04 (+)			

*Variable Importance of Projection

4 Discussion

4.1 Nematodes in Ferralsols from Madagascar

A previous study conducted in Madagascar reported that soil nematodes in natural fallow (*Aristida* sp. savanna) were represented by 45% herbivores, 24% bacterivores, 22% omnipredators, and 10% fungivores (Villenave et al., 2009). In our study, herbivores presented similar abundances 45.6% of the total nematodes in upland rice fields. They were dominated by Tylenchidae (37.7% of herbivores), but we also found high relative abundances of *Pratylenchus* (21.4%) and *Meloidogyne* (13.4%). These last two taxa were detected among the most damaging nematodes of rice fields in Italian territory (Torrini et al., 2020), Cote d'Ivoire

(Coyne et al., 2004), and Madagascar (Chapuis et al., 2016). The occurrence of the high relative abundance of these taxa requires us to be vigilant regarding their population sizes in relation to fertilization strategies. The bacterivores were less abundant (9.0% of total nematodes), but they exhibited the highest taxonomic richness, with 15 taxa. Djigal et al. (2012) also observed that bacterivores were the most diversified trophic group in cropping systems of Madagascar (19 taxa). Here, they were dominated by stress-tolerant cp-2, such as *Acrobeloides*, *Acrobeles*, and *Wilsonema*, suggesting that the Ferralsols are a stressful environment for the soil biota. The omnivores and predators, including Qudsianematidae, *Aporcelaimus*, *Aporcelaimellus*, and *Nygolaimus*, represented only 8.1% of the total nematodes, confirming the stressful status of these systems and the disturbances created during the establishment of the plots. Concerning fungivores, some studies indicated that their relative abundance in unfertilized tropical areas was rather high, with 27.3% (Blanchart et al., 2006) and 18.3% in soil amended with animal manure (Villenave et al., 2010a). Here, they were the dominant trophic group, corresponding to 37.3% of the total nematodes. They were mostly represented by cp-2 fungivores *Aphelenchoides* and *Ditylenchus*. Again, this statement reinforces our interpretation that Ferralsols are stressed habitats for nematodes.

4.2 Responses of free-living nematodes to innovative combined fertilization regimes

We first found that the total abundance of nematodes, bacterivores, and fungivores did not vary significantly between the fertilization treatments. These results are surprising and contradictory to the often-cited positive response of these groups to organic amendments (Puissant et al., 2021; Villenave et al., 2010), but explained by high variation between replications. Usually, the abundance of bacterivore nematodes increases following the input of carbon-rich manure providing energy sources for bacterial communities that were consumed by these organisms (Briar et al., 2007; Chen et al., 2013). Here, we observed the highest average values of the absolute abundance of bacterivores in the innovative practices with the high rates of conventional farmyard manure alone or combined with compost, vermicompost, and mineral fertilizers. We still nevertheless remain cautious on this trend because we have not observed significant differences. The high rate (6 t per ha) was probably not high enough to provide excess energy for bacteria. We also observed that the practices causing the highest absolute abundance of bacterivores included the inoculation of earthworms and AMF. It was also reported in the literature that the abundance of bacterivores increases in plots inoculated with earthworms (Ilieva-Makulec & Makulec, 2007; Villenave et al., 2010b) and mycorrhizae (Jian-

Feng et al., 2010). However, care must be taken when interpreting these causal relationships in our experiment because we tested practices corresponding to a combination of fertilizers without trying to separate the effect of each fertilizer. Regarding fungivores, their absolute abundance was favored by organic fertilizers with high lignin and cellulose contents (Liu et al., 2016a), but again, we did not detect a significant correlation between the amount of lignin and cellulose provided through the fertilizers and the abundance of fungivores. As quoted earlier, *Aphelenchoides* (cp-2) and *Ditylenchus* (cp-2) were the predominant taxa in all treatments, including the negative control without fertilization. These taxa belong to the basal nematofauna component (Ferris et al., 2001). This indicates that Ferralsols remain stressed two years after fertilization despite the supply of bio-organo-mineral fertilizers.

In contrast to fungivores and bacterivores, we observed a significantly higher absolute abundance of omni-predators in plots receiving organic fertilizers, combined or not with mineral fertilizers. These results were consistent with the observations reported by Okada & Harada (2007) and Liu et al. (2016b). Chen et al. (2013) showed that omni-predators were affected more strongly by abiotic factors (e.g., soil pH or soil moisture) than by food resources. We can suppose that organic fertilizers, by increasing the soil organic matter content, improved soil properties such as porosity and water-holding capacity (Husein Malkawi et al., 1999). This hypothesis is supported by the positive significant relationships between the abundance of omni-predators and the soil moisture ($R^2=0.29$ and p value <0.01) and with the soil pH ($R^2=0.28$ and p value <0.05).

4.3 Responses of herbivores to innovative combined fertilization regimes

Many studies have been conducted to test the efficient use of organic fertilizers as a way to control plant-parasitic nematodes (Akhtar & Malik, 2000; Arancon et al., 1998; Renčo & Kováčik, 2012; Villenave et al., 2003). Here, we found that the total absolute abundance of herbivores increased with the high input of compost and the combination of compost with vermicompost, conventional farmyard manure, and bat guano. This increase was largely explained by both taxa *Meloidogyne* and *Pratylenchus*. Similarly, other authors showed the absence of suppression of *Meloidogyne incognita* or *Pratylenchus* species with the addition of organic amendments (Bulluck et al., 2002). Moreover, Villenave et al. (2010a) reported that the abundance of herbivores was significantly increased by both mineral and organic amendments, whereas Briar et al. (2011) demonstrated that the application of compost did not significantly reduce the abundances of herbivores. In our trial, the PLS-R models showed that the absolute abundance of *Meloidogyne* was higher with increasing values of the total Ca and Mg inputs and

the total C and N contents in the soil (Table 7). For *Pratylenchus*, their absolute abundance increased in plots receiving bat guano and with increasing values of the total C and S inputs, the soil available P, and the root biomass of rice (Table 7). The bat guano contains high amounts of plant-available nutrients, causing a rapid increase in nutrient concentrations in plant tissues. Higher plant nutrient status can induce a higher reproductive rate of parasitic nematodes. It is, however, difficult to identify the factors of cause or consequences, but we did not observe root symptoms caused by nematodes. We thus suggest that the final abundance of herbivores was a consequence of the increase in the carrying capacity for herbivores of the environment following fertilization rather than a cause of lower root growth.

4.4 Effects of fertilization on nematode indices

No significant difference was observed among the treatments for the maturity index (MI), plant parasite index (PPI), and nematode channel ratio (NCR) after two years of fertilization. Similar observations were reported in the literature for MI (Coll et al., 2012), PPI (Okada & Harada, 2007), and NCR (Okada & Harada, 2007; Villenave et al., 2003). The stable MI was mainly due to the dominance of cp-2 fungivores and cp-2 bacterivores in all treatments. This was also the case for the PPI because Tylenchidae dominated other herbivores in all treatments, with 37.7% of the total herbivores. The NCR mean values varied between 0.1 and 0.3, indicating that the soil organic matter decomposition pathway in our systems was more fungal- than bacterial-driven (Yeates, 2003), whereas it was more explained by bacterial populations under natural fallow, *Aristida* sp. savanna (Razanamalala et al., 2018). Similarly, the enrichment index (EI) did not vary significantly among treatments with low values, inferior to 50%, in all treatments except the practice with the conventional farmyard manure at 6 t DM ha⁻¹ combined with dolomite at 500 kg ha⁻¹. Usually, the EI increases significantly in systems where plant residues, poultry litter, and cow manure are added (Puissant et al., 2021; Vieira Júnior et al., 2021).

The soil nematode analyses were conducted with soils sampled five months after fertilization. We supposed that the microbial food web of the Ferralsols may respond strongly to fertilization only during the days after the application. We also suggested that the fertilization rates were not high enough to affect soil nematodes in the two years as quoted earlier. For instance, Vieira Júnior et al. (2021) investigated coffee agroforestry systems with high application rates of composted poultry and cow manure at 44.5 t ha⁻¹ and 13.2 t ha⁻¹ per year, respectively. Our application rates of fertilizers were much lower, i.e., 3 or 6 t DM ha⁻¹ for organic materials and between 40 and 500 kg ha⁻¹ for mineral fertilizers. Our high abundance of stress-tolerant

nematodes masked the small proportion of enrichment opportunists and reduced the overall level of the enrichment index (Briar et al., 2011). In contrast, we detected significantly higher values in the Structure Index in plots managed with the high inputs of organic fertilizer regimes, indicating greater trophic links in the soil food web (Ferris et al., 2004).

4.5 Relationships between the soil available P and nematodes

The PLS regressions highlighted the importance of P availability in the soil microfood web. First, we found a negative relationship between the microbivores and the soil microbial biomass P. Previous studies reported that the presence of bacterivore and fungivore nematodes resulted in a decrease in the bacterial (Allen-Morley & Coleman, 1989; Trap et al., 2016; Woods et al., 1982) and fungal biomasses (Ingham et al., 1985), respectively. The population growth of nematodes was thus tightly linked to microbial biomass P. Second, the abundance of omni-predators was positively correlated with the availability of P in soil ($R^2=0.13$ and P -value <0.01), suggesting that omni-predators might also be limited by P. Third, among herbivores, the abundance of *Pratylenchus* increased with the increasing availability of P in soil. In agreement with our results, Coyne et al. (2004) indicated that this was an indirect effect of P on herbivores by promoting plant biomass production. Thus, the diagnosis of the soil nematodes revealed the key role of P in these soils.

4.6 Relationships between nematodes, plant growth, and nutrition

We observed positive relationships between bacterivores such as *Acrobeloides*, *Acrobeles*, *Wilsonema*, and *Rhabdolaimus* and plant growth. These results may come from (i) the grazing activity of nematodes on microbial biomass, which excrete microbial-immobilized N and P in the vicinity of the roots (Ferris et al., 2012; Trap et al., 2016), and (ii) the stimulation of bacterial growth by bacterivores, which increase the gross mineralization of organic N and P by bacteria (Ingham et al., 1985). Two taxa of fungivores, *Aphelenchoides* and *Ditylenchus*, were also positively associated with the N and P contained in the grain and shoot biomass of rice. Ingham et al. (1985) did not find significant differences in N and P mineralization in soils between the two treatments with the addition of fungi alone and the inoculation of fungi with fungivore nematodes, but Neher et al. (2012) reported that the NH_4^+ availability in pine forest soils was positively correlated with the abundance of fungivore nematodes. We can thus suppose that fungivores in Ferralsols of the highlands of Madagascar contribute to plant nutrition by releasing nutrients from the fungal biomass.

Plant growth has been reported as being more responsive to the abundance of the lower trophic levels of the soil food web (mainly microbes, bacterial and fungal-feeding organisms) than to higher trophic levels (omnivores and predators) (Sackett et al., 2010). However, our results showed that several taxa of omnivores, including *Eudorylaimus*, *Ecumenicus*, *Paraxonchium*, *Aporcelaimellus*, and *Prodorylaimus*, were positively related to plant growth and nutrition. The use of different omnivore taxa as indicators of organic matter decomposition and plant N availability has been previously proposed (Neher et al., 2012). Additionally, omnivores are known to perform top-down regulation or trophic cascades by consuming grazers such as microbivores, they increase microbial biomass and further the availability of nutrients (Neher, 2001; Wardle & Yeates, 1993).

Interestingly, the PLS-R models suggest that the high abundances of herbivore taxa, especially *Xiphinema* and *Pratylenchus* were related to high values of plant biomass. Bongers et al. (1997) stated that if the primary production of higher plants increases, the PPI value increases because of an increase in the carrying capacity for herbivores. Here, we did not find significant differences in the PPI among treatments. However, compared to the remaining treatments, the negative control showed the lowest value. Increased rice primary production and ecosystem carrying capacity for herbivores following fertilization might explain this positive relationship between plant-parasitic nematodes and plant growth. We did not observe damaging effects of herbivores such as *Xiphinema*, *Pratylenchus*, and *Meloidogyne* on rice growth and yield, probably because two years was not long enough for the establishment of dense populations. We thus must remain cautious and there is a need to set up long-term follow-up studies.

5 Conclusion

Two years after the establishment of agroecological practices based on supply of one type or combinations of organic fertilizers coupled with earthworms and AMF inoculation, we did not find evidence of strong and significant increases in the abundance and diversity of free-living nematodes and nematode community maturity. The first hypothesis is thus not validated. Moreover, we did not find evidence for the second hypothesis that organic fertilizers decrease the number of plant-parasitic nematodes. In fact, we found a pronounced dominance of herbivores with 45.6% of the total nematodes, irrespective of the type of practices. They were mainly represented by the Tylenchidae, which is not harmful for plants. However, special attention must be given to bat guano input, which stimulates the proliferation of the dangerous plant parasitic *Pratylenchus*. However, the addition of combined organic fertilizers or a lack of mineral fertilizers appears to be a sustainable way to improve soil fertility and rice production

on Ferralsols. Fertilization practices must buffer soil abiotic stresses, such as low soil moisture and acidic pH, and favor the establishment of omni-predator nematodes. By promoting the development of large omnivores, complex bio-organo-mineral fertilizers positively influenced the mineral nutrition of plants, biomass production, and rice yield, validating the third hypothesis. Our findings could be used as agronomic indicators to promote sustainable rice production systems.

Acknowledgments

This study was funded by the Agropolis Foundation (Investissements d'Avenir Programme, ANR-10-LABX-0001-01) under the framework of the SECuRE (ID 1605-007) project. This work was also supported by the European Union and African Union under the EcoAfrica project or Ecological intensification pathways for the future of crop-livestock integration in African agriculture (AURG II – 1- 075 - 2016). We would like to thank Andrianantenaina Hilaire Damase Razafimahafaly, Miora Rakotoarivelo, Kanto Razanamalala, Bertrand Muller, Richard Randriamanantsoa, Bodovololona Rabary and Aude Ripoche for their technical assistance in the field.

Résumé du chapitre 2 et transition vers le chapitre 3

Les agriculteurs de la région des Hautes Terres de Madagascar ont à leur disposition une large gamme de fertilisants pour faire face à la faible fertilité minérale des Ferralsols. Dans cette première étude, 11 types de fertilisants organo-minéraux collectés auprès des agriculteurs et des commerçants locaux ont été sélectionnés. Les vers de terre (*P. corethrurus*) et les mycorhizes ont été utilisés comme biofertilisants. Les effets de ces fertilisants sur les fonctions de la plante (le riz, *Oryza sativa*, variété Chhomrong Dhan), c'est-à-dire la croissance, la nutrition, et la productivité, ont été testés en situations paysannes suivant 2 pratiques : pratiques conventionnelles et pratiques innovantes. D'une part, ces effets ont été évalués suivant la structure des communautés de nématodes du sol, et d'autre part, les corrélations existantes entre les variables nématologiques mesurées (densité, composition taxonomique, indice nématologique) et différents paramètres liés aux plantes et au sol ont été identifiées.

Cette première étude nous a permis d'observer qu'après deux années de traitement des Ferralsols des Hautes Terres malgaches avec des fertilisants bio-organo-minéraux, ces sols restent, généralement, des habitats stressants pour le développement des nématodes et des organismes du sol. Les nématodes de forme libre (bactérovores, fongivores, et omni-prédateurs) étaient principalement représentés par des groupes tolérants aux stress ou nématodes cp-2, notamment *Acrobeloides*, *Acrobeles*, et *Wilsonema* (bactérovores) et *Aphelenchoides* et *Ditylenchus* (fongivores). Les nématodes sensibles aux perturbations du milieu ou nématodes cp-4 et cp-5 (omni-prédateurs) ne représentent que 8,1% des nématodes totaux.

Les modalités d'apport de fertilisants proposées n'ont pas impacté significativement la densité des nématodes bactérovores et fongivores qui sont connus par leurs impacts positifs sur la disponibilité des nutriments dans le sol. Néanmoins, quelques pratiques ont montré une augmentation de la densité des bactérovores : apport du fumier de bovin seul ou associé avec du compost, du lombricompost, et des fertilisants minéraux et avec les apports de biofertilisants (vers de terre + mycorhizes). Cependant, le niveau global de l'indice d'enrichissement (EI) a été relativement faible dans 15 sur les 16 traitements testés, n'excédant pas les 50% puisque malgré cette augmentation de la densité des bactérovores, la proportion des cp-1 qualifiés comme opportunistes de l'enrichissement a été très faible. Cela indique une faible disponibilité des nutriments dans le sol, notamment le N. De plus, la voie de décomposition de la MO du sol exprimée suivant la valeur de l'indice NCR a été fongique. Les omni-prédateurs quant à eux ont été plus abondants, suite aux apports de fertilisants organiques seuls ou combinés avec des fertilisants minéraux

indépendamment de la dose apportée. En effet, les apports organiques ont amélioré les conditions abiotiques des Ferralsols, notamment l'humidité et le pH permettant ainsi le développement de ces nématodes indicateurs de la stabilité physico-chimique du milieu. Cette augmentation de la densité des omni-prédateurs a induit une augmentation significative de l'indice de structure (SI) témoignant des liens trophiques plus importants dans le réseau alimentaire du sol.

Pour les nématodes herbivores, leurs communautés ont été représentées à 37,7% par des Tylenchidae, des nématodes herbivores non nuisibles et colonisateurs du groupe cp2. De ce fait, l'indice PPI n'a pas varié significativement suivant les traitements testés comme c'était le cas de l'indice MI vis-à-vis de la dominance des cp-2 bactérivores et fongivores. Néanmoins, l'abondance des phytoparasites, principalement celle des *Pratylenchus* et *Meloidogyne* a augmenté suite aux apports du compost et d'assemblage "compost + lombricompost + fumier de bovin + fiente de chauves-souris (guano)". Ces observations proviennent des caractéristiques biochimiques des fertilisants et leurs impacts sur les propriétés du sol et des plantes. Pour le cas de la fiente de chauves-souris ou guano, ce fertilisant est classé comme fertilisant minéral selon la norme NF U42 001 étant donné la quantité élevée en nutriments directement assimilables par les plantes qu'il contient. Il provoque ainsi un statut nutritif plus élevé des plantes induisant un taux de reproduction plus élevé des nématodes phytoparasites.

Par ailleurs, cette étude a mis en évidence les relations entre la disponibilité du P dans le sol et les communautés de nématodes. En effet, les nématodes microbivores (bactérivores + fongivores) ont réduit significativement le P microbien du sol suite à la diminution de la biomasse microbienne. Par contre, la densité des nématodes omni-prédateurs et phytoparasites (*Pratylenchus*) ont augmenté suite à l'augmentation de la disponibilité du P dans le sol.

Enfin, l'abondance de plusieurs taxons de nématodes bactérivores, fongivores, herbivores, ou omni-prédateurs a été positivement corrélée avec la croissance, à la nutrition minérale (N et P), et à la productivité des plantes. D'une part, cela pourrait être lié aux effets positifs des nématodes sur la stimulation des activités microbiennes et/ou sur l'augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol (cas des nématodes microbivores et omni-prédateurs). D'autre part, il pourrait s'agir des conséquences de l'amélioration de la production végétale suite à la fertilisation (cas des nématodes phytoparasites).

Ces résultats sont issus de l'utilisation de plusieurs types de fertilisants, apportés seuls ou sous forme d'assemblages complexes. Pour la majorité d'entre eux, les effets séparés sur les paramètres étudiés n'ont pas été mis en évidence. Par conséquent, dans le chapitre 3 qui va suivre, trois types

de fertilisants les plus utilisés par les agriculteurs de notre zone d'étude ont été choisis. Chacun de ces fertilisants a été apporté seul en présence ou en l'absence des vers de terre et le quatrième type de fertilisation testé consistait à les assembler. Cette deuxième étude a été réalisée en mésocosmes en conditions climatiques réelles.

CHAPITRE 3

Effets de l'association "vers de terre × fertilisation organique" sur les fonctions de la plante et les communautés de nématodes dans la rhizosphère du riz en culture pluviale sur Ferralsols des malgaches



Photo 2 Essai en pots en extérieur du Laboratoire des RadioIsotopes (2020)

Résumé

Dans une perspective d'intensification écologique de la production agricole des agrosystèmes pluviaux sur des Ferralsols malgaches, nous avons évalué les effets de l'association "vers de terre × fertilisation organique" i) sur la croissance et la nutrition minérale des plantes (N et P) et ii) sur les communautés de nématodes du sol. Une expérimentation en mésocosmes a été réalisée en utilisant le riz (*Oryza sativa*) comme plante modèle. Quatre types de fertilisation organique ont été testés (fumier de bovin, compost, lombricompost, et assemblage de ces trois types de fertilisants organiques) en présence ou en l'absence des vers de terre (*P. corethrurus*). Chaque fertilisation organique a impacté positivement la croissance et la nutrition minérale (N et P) des plantes indépendamment de la présence des vers de terre. Pourtant, c'est le fumier de bovin qui a induit les meilleurs résultats. Ce type de fertilisant riche en C a également augmenté significativement l'abondance absolue des nématodes bactérivores, notamment le groupe Cephalobidae. Le lombricompost et l'assemblage de fertilisants ont été les plus efficaces pour limiter le développement des nématodes phytoparasites. Les vers de terre ont impacté positivement la nutrition minérale en N des plantes quel que soit la fertilisation organique utilisée et aussi en P après apport du compost. Néanmoins, les vers de terre n'ont pas impacté d'une manière significative la croissance des plantes. Leurs effets sur les nématodes ont été, d'une part, négatifs en diminuant l'abondance absolue des nématodes bactérivores, particulièrement le groupe Cephalobidae, et d'autre part positifs puisque les nématodes phytoparasites sont beaucoup moins abondants en leur présence indépendamment de la fertilisation organique.

Mots-clés : Ferralsols, fertilisation organique, nutrition minérale, communautés de nématodes, fumier de bovin, Cephalobidae.

1 Introduction

Les nématodes sont les animaux les plus abondants et les plus répandus sur Terre (van den Hoogen et al., 2019), présents dans tous les sols, les rivières, les océans, ou sous forme de parasites chez les plantes et les animaux. Dans le sol, ils vivent dans les films d'eau entourant les particules du sol avec des densités allant de 1 à 10 millions individus par m² (Nicholas, 1975). Ils occupent plusieurs niveaux trophiques de la chaîne alimentaire du sol puisque certaines espèces sont des phytoparasites, d'autres sont des bactérivores ou fongivores et les plus grandes espèces sont omnivores, en consommant différentes ressources alimentaires ou prédatrices pouvant se nourrir des autres nématodes (Yeates et al., 1993). Ces habitudes alimentaires très diversifiées leur confèrent des rôles importants à la base de la production végétale (Wilschut & Geisen, 2021), la décomposition de la matière organique (Freckman, 1988), le contrôle des populations de microorganismes (Blanc et al., 2006; Postma-Blaauw et al., 2005), et la régulation de la dynamique du carbone et des nutriments (Ferris, 2010; Ingham et al., 1985). De plus, les nématodes sont utilisés comme des indicateurs pertinents pour évaluer la qualité et le fonctionnement biologique du sol (Neher, 2001).

Les nématodes interagissent avec d'autres organismes du sol, notamment les vers de terre qui sont également des habitants importants du sol. Les vers de terre dominent en termes de biomasse animale du sol, entre 30 et 100 g m⁻² (Lavelle & Spain, 2001) mais peut dépasser 300 g m⁻² (Lee, 1985). Ils peuvent influencer directement ou indirectement les communautés de nématodes par le biais de leur alimentation, la création de galeries, la production de déjections, ou par leur mobilité dans le sol. De ce fait, les effets directs des vers de terre sur les nématodes résultent de l'ingestion et de la digestion de ces organismes (Dash et al., 1980; Brown et al., 2000) tandis que les effets indirects sont liés aux changements de l'abondance et de la composition des communautés de microorganismes (Aira et al., 2008; Demetrio et al., 2019; Domínguez et al., 2003) ainsi qu'à une modification des propriétés physico-chimiques du sol (Ilieva-Makulec & Makulec 2007; Villenave et al., 2010a). Les résultats de ces interactions entre les vers de terre et les nématodes varient considérablement suivant l'espèce de vers de terre, le groupe trophique et l'espèce de nématodes, mais aussi le type de sol ou du système étudié. Ainsi, la littérature scientifique montre des effets variés des vers de terre sur les nématodes. Par exemple, les vers de terre ont diminué la densité des nématodes d'un sol de tourbière (Ilieva-Makulec & Makulec 2002), et d'un sol de forêt à base de *Betula pendula* (Räty & Huhta, 2003). Cependant, une augmentation de la densité des nématodes bactérivores et

fongivores dans les agrosystèmes tropicaux liée à la présence des vers de terre a été rapportée (Villenave et al., 2010a).

Dans les agrosystèmes, la connaissance des interactions entre les vers de terre et les nématodes permettrait de mettre en place des stratégies de gestion de ces organismes et des services qu'ils délivrent au profit de la production végétale. Pourtant, peu d'études se sont focalisées sur ce sujet, notamment dans les régions tropicales. A Madagascar, *P. corethrurus*, (Rhinodrilidae) est l'une des espèces de vers de terre présente dans tous types d'écosystème y compris dans les parcelles agricoles (Razafindrakoto, 2012). De nombreuses études au laboratoire ou au champ ont rapporté les potentialités de ce ver pour la production agricole puisqu'il impacte positivement la décomposition de la MO, le recyclage des nutriments, et la disponibilité du phosphore (P) et de l'azote (N) pour les plantes (Chapuis-Lardy et al., 2009; Coq et al., 2007; Ratsiatosika et al., 2021a; Trap et al. 2021b). Ces études sont prometteuses mais méritent d'être complétées par la connaissance des interactions des vers de terre avec d'autres organismes dont les nématodes.

D'un point de vue écologique, Lavelle et al. (2001) ont souligné dans une méta-analyse l'importance de la matière organique (MO) pour expliquer le développement des vers de terre en étant leur principale source d'énergie. D'un point de vue agronomique, l'apport de MO a été identifié comme l'un des principaux facteurs qui déterminent l'abondance et la structure des communautés de nématodes du sol (Okada & Harada, 2007; Puissant et al., 2021). A Madagascar, la fertilisation organique des agrosystèmes est une pratique couramment adoptée par les paysans malgré les faibles quantités apportées. Pour le riz qui est l'alimentation de base des malgaches, les fertilisants organiques sont apportés à des quantités équivalentes à 106 et 68 kg N/ha, 20 et 14 kg P/ha et 88 et 73 kg K/ha respectivement pour le riz irrigué et le riz pluvial (Rabeharisoa et al., 2012). Cela donne un rendement moyen en riz qui reste faible avec 2,45 t ha⁻¹ (WFT, 2019).

Dans une perspective de gestion des activités des vers de terre pour l'amélioration de la production agricole des agrosystèmes pluviaux à faibles apports organiques des Hautes terres malgaches, nous avons cherché à comprendre comment les effets combinés des apports organiques et la présence de vers de terre affectent-ils la production végétale et les communautés de nématodes du sol ? Une expérimentation en mésocosmes utilisant le riz pluvial (*Oryza sativa*) comme plante modèle a été menée. Quatre types de fertilisation organique du sol ont été apportés en présence ou en absence des vers de terre. L'objectif a été

d'identifier la qualité de fertilisants organiques qui impacte positivement la croissance du riz tout en favorisant les relations bénéfiques entre les vers de terre et les nématodes. Plus précisément, nous avons cherché à identifier l'association "vers de terre × type de fertilisation organique" qui i) augmente la production de biomasses et la nutrition minérale du riz, et ii) favorise le développement des nématodes bénéfiques (bactérovores, fongivores, omnivores, et prédateurs) mais limite la prolifération des nématodes phytoparasites. Nos hypothèses sont les suivantes :

Hypothèse 1 : les vers de terres et les fertilisants organiques, seuls ou associés, impactent positivement la production de biomasse et la nutrition minérale du riz indépendamment de la qualité des fertilisants organiques.

Hypothèse 2 : ce sont les effets séparés et synergiques des vers de terre et des fertilisants organiques avec un rapport C/N faible qui augmentent l'abondance des nématodes libres bénéfiques du sol mais diminuent l'abondance des nématodes phytoparasites (Thoden et al., 2011).

2 Matériels et méthodes

2.1 Échantillonnage et caractérisation du sol

L'expérience a été conduite en mésocosmes. Le sol utilisé a été échantillonné sur les dix premiers cm d'un Ferralsol d'un site près de la localité d'Imerintsiatosika, région Itasy (19°05'40 "S ; 47°25'65 " E, 1482 m d'altitude). Depuis plus de 50 ans, ce site était sous une savane naturelle dominée par les graminées *Aristida* sp., localement appelée "bozaka". Après le prélèvement, le sol a été séché à l'air libre puis un sous-échantillon a été tamisé à 2 mm pour les analyses physico-chimiques de base, et un deuxième sous-échantillon a été tamisé à 5 mm pour l'expérience. La texture du sol était dominée à 71% par des fractions fines (argiles + limons fins). Le sol a un pH_{eau} de 4,7, une concentration en carbone organique de 29,2 g kg^{-1} , une teneur en N total de 2,07 g kg^{-1} , et les teneurs en P total et P Olsen ont été respectivement de 1,43 g kg^{-1} et 3,76 mg kg^{-1} . La CEC (capacité d'échange cationique) a été de 1,73 $cmol^+ kg^{-1}$ et les teneurs en cations échangeables, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , ont été faibles avec respectivement 0,06, 0,42, et 0,15 $cmol^+ kg^{-1}$.

2.2 Choix, doses d'apport, et analyses des fertilisants organiques

Trois types de fertilisants organiques, i.e. le fumier de bovin, le compost, et le lombricompost, ont été collectés auprès des agriculteurs de la région Itasy et des commerçants locaux (Tableau

10). D'après une enquête menée auprès ces agriculteurs, ce sont les fertilisants qu'ils apprécient le plus. Dans cette étude, la dose d'apport pour les traitements avec un seul type de fertilisant a été fixée à 6 t de matière sèche à l'hectare, soit 16,22 g pot⁻¹ pour le fumier de bovin et le compost et 21,04 g pot⁻¹ pour le lombricompost (Tableau 10). Pour le traitement constitué par l'assemblage de ces trois types de fertilisant (Fumier de bovin + Compost + Lombricompost), la somme d'apport a été ramenée à 6 t de matière sèche à l'hectare, i.e. chacun des trois fertilisants constitutifs de l'assemblage a été apporté à 2 t de matière sèche à l'hectare, soit 5,41 g pot⁻¹ pour le fumier de bovin et le compost et 7,01 g pot⁻¹ pour le lombricompost (Tableau 10).

Tableau 10 Description, fournisseurs, et doses d'apport des fertilisants utilisés

Fertilisant	Description	Fournisseurs	Dose
Fumier de bovin (F)	Fermentation des déjections de bovins (excréments + urine) collectées sur des résidus végétaux principalement constitués de paille de riz et préparées dans un parc rudimentaire.	Paysans	6 t MS* ha ⁻¹ (16,22 g pot ⁻¹)
Compost (C)	Compostage naturel des déchets fermentescibles de la décharge solide d'Andralanitra	Compagnie Madacompost	6 t MS ha ⁻¹ (16,22 g pot ⁻¹)
Lombricompost (L)	Lombricompostage de mélange de fumier de bovin et divers produits végétaux, espèce de vers de terre utilisée : <i>Eisenia foetida</i>	Association TATA	6 t MS ha ⁻¹ 21,04 g pot ⁻¹)
Assemblage F+C+L	Assemblage du fumier de bovin, du compost, et du lombricompost préparé avec les fertilisants collectés.	Paysans et commerçants locaux	[(2 t MS ha ⁻¹) x 3] (5,41 g pot ⁻¹ pour F et C et 7,01 g pot ⁻¹ pour L)

*MS : matière sèche

Après la collecte, un échantillon par fertilisant a été pris, séché à l'air, broyé et tamisé à 0,2 mm et 2 mm. Chaque échantillon a été séparé en aliquotes pour diverses analyses chimiques et biochimiques. L'humidité a été déterminée par séchage dans un four à 105 °C pendant 48 h. Les teneurs en C, N et S ont été évaluées par combustion avec un analyseur CHNS (Flash 2000 Séries, CHNS/O 122 Thermo Scientific Analyzers, IRCOF, France). La teneur en P total a été quantifiée suivant les méthodes de Murphy & Riley (Murphy & Riley, 1962), et les teneurs en potassium (K), Ca, et Mg échangeables ont été déterminées par spectroscopie d'absorption atomique (Spectromètre iCE 3000 Series AA, Japon). Le pH a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre à électrode de verre (pH 211 Microprocessor pH Meter. Romania) dans un rapport de 1:5

(OMF:eau). Les teneurs en hémicellulose, cellulose et lignine ont été déterminées par fractionnement biochimique de Van Soest (Van Soest, 1963). Les caractéristiques des fertilisants sont détaillées dans le tableau 11.

Tableau 11 Caractéristiques physico-chimiques des trois types de fertilisants : C: compost, F: fumier de bovin, L: lombricompost.

Variables	C	F	L
Humidité (%)	26	26	43
C total (%)	11.29	28.78	23.13
N total (%)	0.598	2.16	2.00
P total (%)	0.37	0.10	0.38
S total (%)	0.204	0.3	0.30
K total (%)	0.26	0.45	1.71
Ca total (%)	0.90	0.15	0.76
Mg total (%)	0.19	0.11	0.38
pH	8	8	8
Ratio C:N	19	13	12
Fraction soluble (%)	29	19	25
Hemicellulose (%)	1	18	6
Cellulose (%)	59	48	46
Lignine (%)	10	15	23

2.3 Matériels biologiques

2.3.1 Espèce de vers de terre

L'espèce de vers de terre utilisée dans cette étude a été *Pontoscolex corethrurus* (Rhinodrilidae). Elle est connue à Madagascar sous l'appellation de "Kanka-mena". Les caractéristiques de ce ver de terre sont données en annexe 1. Cette espèce est couramment rencontrée dans les sols malgaches. Les vers de terre ont été collectés dans la région Itasy sur le bas-fond en aval du site de prélèvement du sol d'expérimentation (19°05'40 "S ; 47°25'65 " E, 1482 m d'altitude). Les vers collectés ont été gardés dans un bac rempli de sol humide. Une fois au laboratoire, le bac contenant les vers de terre a été placé dans la salle d'incubation, à l'obscurité et à température ambiante (25°C). L'humidité du sol a été contrôlée régulièrement puisque c'est un facteur important qui influence significativement la survie des vers de terre.



Photo 3 *Pontoscolex corethrurus*

2.3.2 Variété de riz utilisée

La variété de riz Chhomrong Dhan a été utilisée dans cette étude. Cette variété est d'origine népalaise et a été introduite à Madagascar dans les années 1990 (Raboin et al., 2013). Elle est destinée aux altitudes supérieures à 1 300 m, et se caractérise par une tolérance au froid et à la pyriculariose. La zone de prélèvement de notre sol d'expérimentation se situe à une altitude de 1400 m d'où le choix de cette variété. De plus, cette variété se comporte bien aux sols peu fertiles dont les Ferralsols avec une productivité élevée. Actuellement, elle représente 80% du riz pluvial cultivé dans les Hautes-Terres de Madagascar (Raboin et al., 2014).

2.4 Description de l'expérience

L'expérience a été conduite sous conditions réelles, c'est-à-dire en extérieur, dans l'enceinte du Laboratoire des RadioIsotopes durant la saison culturale 2020 – 2021. En effet, des pots en PVC de 30 cm de hauteur et de 16 cm de diamètre ont été utilisés. Les pots ont été remplis avec 5 kg de sol séché à l'air et tamisé à 5 mm. Au total, 50 pots ont été préparés dont 10 pots témoins (aucun apport de fertilisant) et 10 pots pour chacun des traitements avec du fumier de bovin, du compost, du lombricompost, et d'assemblage de ces trois types de fertilisants. Les fertilisants ont été mélangés avec le sol des premiers centimètres des mésocosmes (Cf tableau 10 pour les doses d'apport). Cela est similaire à la méthode d'apport en poquet qui est généralement utilisée pour les essais au champ. Puis, le sol a été humidifié afin de ramener et garder l'humidité à 80% de sa capacité au champ. Ensuite, sur les 10 pots par traitements, 5 pots ont été inoculés avec trois individus adultes de vers de terre. Enfin, trois graines de riz pré-germées ont été semées dans chaque pot. L'expérience a duré 8 semaines, une durée correspondante au stade tallage maximale des plants de riz. Le volume de sol utilisé dans cette étude est trop exigü pour permettre le développement des plants jusqu'au stade de maturation des graines. Les

mésocosmes étaient disposés en rangées sur des tables et protégés par un filet de 1 000 µm de maille.



Photo 4 Expérimentation en cours

2.5 Variables mesurées

Au cours de l'expérimentation, la hauteur des plantes a été mesurée chaque semaine jusqu'à la récolte. Vers la fin de l'expérience, une appréciation des traits physiologiques de la plante a été effectuée en utilisant des appareils spécifiques pour déterminer les indices NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) et PRI (Photochemical Reflectance Index). En effet, le PlantPen NDVI 300 donne des estimations quantitatives de la croissance végétale et de la biomasse (Tucker, 1979). Une végétation saine produit des valeurs élevées en NDVI. Le PlantPen PRI 200 informe sur l'efficacité photosynthétique ou de l'utilisation de la lumière photosynthétique ou encore le taux d'absorption du dioxyde de carbone par le feuillage par unité d'énergie absorbée (Steven, 2010).

Après 56 jours de croissance, l'expérience a été arrêtée. La partie aérienne des plantes a été coupée puis séchée à l'étuve 60°C pendant 48 h afin de définir le poids sec. La partie racinaire a été également récupérée, lavée avec de l'eau distillée avant le séchage à l'étuve 60°C et le pesage a été effectué après 48 h. Les teneurs en C et N de la partie aérienne ont été déterminées en utilisant un microanalyseur CHNS/O ((Flash 2000 Series, CHNS/O 122 Analysers Thermo Scientific, IRCOF, France). Ces teneurs n'ont pas été évaluées pour la partie racinaire à cause

de l'insuffisance de la quantité des échantillons pour le traitement témoin (aucun apport de fertilisant). Par contre, la teneur en P, à la fois dans les parties aérienne et racinaire, a été mesurée par colorimétrie (bleu de molybdène) après incinération à 600°C (pendant 4h) et extraction avec de l'HCl à 6M. La quantité totale d'élément absorbé par la plante a été ensuite calculée en multipliant la teneur en élément des plantes avec la masse sèche de la biomasse aérienne ou racinaire.



Photo 5 Mesure de l'indice PRI (Photochemical Reflectance Index) et récupération du sol et de la partie racinaire des plantes

Les vers de terre qui ont survécu au terme de l'expérience et les cocons présents dans chacun des mésocosmes inoculés en vers de terre ont été comptés. Les nématodes ont été extraits avec 150 g de sol frais par échantillon suivant la méthode modifiée de Baermann (Southey, 1986). Les nématodes ont été ensuite conservés dans une solution de formaldéhyde à 4%. Au microscope, 100 individus choisis au hasard ont été identifiés au niveau du genre ou de la famille. Les individus identifiés ont été assignés aux cinq groupes trophiques : i) bactérivores, ii) fongivores, iii) herbivores, (iv) omnivores, et v) prédateurs (Yeates et al., 1993). Puis, les herbivores ont été divisés en phytophages groupant les herbivores non nuisibles pour les cultures et en phytoparasites réunissant les herbivores qui causent des effets délétères sur les plantes.

2.6 Analyses statistique

Les différences entre les valeurs des variables par traitement, c-à-d par type de fertilisant et avec ou sans inoculation de vers de terre (biomasses aérienne et racinaire, biomasse totale, PRI, NDVI, teneur en N et N total dans la partie aérienne, teneur en P et P total dans les parties aérienne et racinaire, densité totale, densité par groupe trophique, et par taxon des nématodes), ont été comparées entre elles à l'aide d'une ANOVA à un facteur. L'ANOVA est significative lorsque le niveau de probabilité (p) est inférieur au niveau de probabilité théorique au risque $\alpha=5\%$. Puis, le test post ANOVA de Tukey HSD nous a permis d'identifier les différents groupes de moyennes. Le test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour vérifier la normalité des résidus du modèle de l'ANOVA. Des ANOVAs à deux facteurs ont été réalisées pour évaluer l'effet de l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants sur ces valeurs de variables mesurées. Toutes ces analyses ont été effectuées avec le logiciel R 4.0.5 (2021-03-31).

3 Résultats

3.1 Taux de survie et reproduction des vers de terre

A la fin de l'expérience, le taux de survie des vers de terre était de 73% pour le traitement avec l'assemblage de fertilisants et de 100% pour tous les autres traitements y compris le traitement témoin (Figure 12A). Le nombre de cocons quant à ceci variait en moyenne de 2 à 7 mais n'était pas statistiquement significatif suivant les différents traitements (Figure 12B).

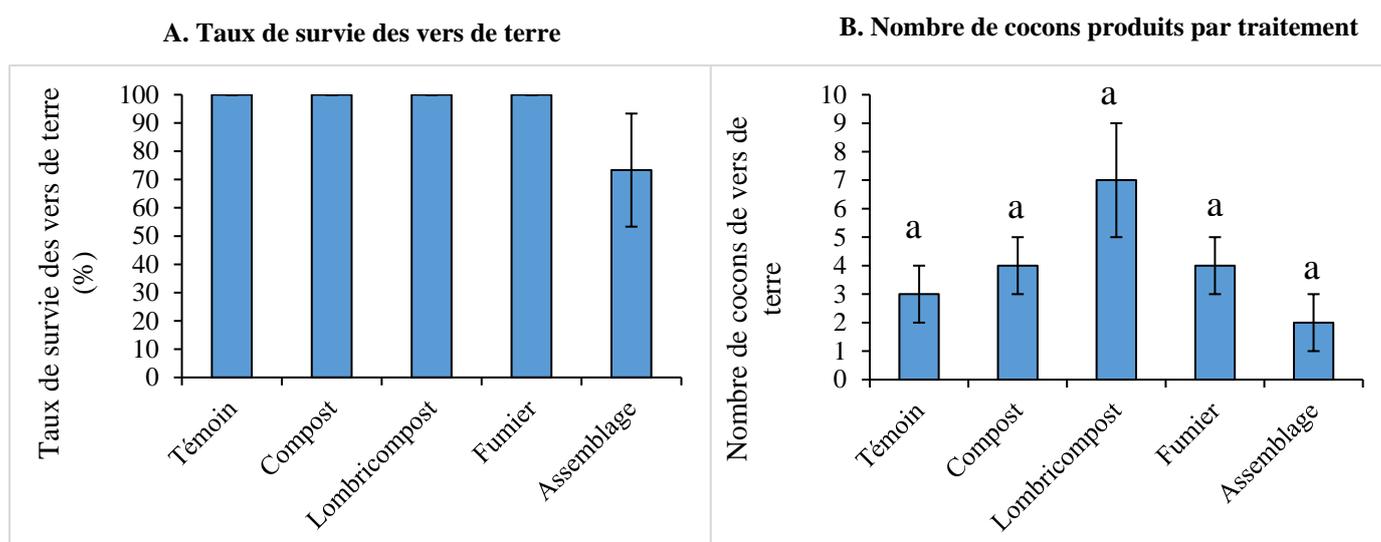


Figure 12 Taux de survie des vers de terre (%) et nombre de cocons produits par traitement. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5).

3.2 Effets de l'inoculation des vers de terre et de l'apport de fertilisants sur la croissance et la nutrition minérale des plantes

3.2.1 Biomasses aérienne et racinaire produites par les plantes

Les analyses de la variance ont montré que la présence de vers de terre n'a pas changé de manière significative la production de biomasses aérienne et racinaire des plantes. Cependant, pour le traitement témoin, et après apport du compost et de l'assemblage de fertilisants, les biomasses aérienne et racinaire des plantes ont tendance à être plus fortes en présence des vers de terre qu'en leur absence (Figure 13). En effet, la présence des vers de terre a contribué à une élévation de +4% de la biomasse aérienne, de +7% de la biomasse racinaire, et de +5% de la biomasse totale des plantes dans cette étude. Par contre, l'apport de fertilisants a augmenté significativement les biomasses aérienne et racinaire, et la biomasse totale des plantes avec une valeur de p significative à <0,001 (Tableau 12). Les valeurs les plus élevées ont été obtenues avec l'apport du fumier de bovin (Figure 13). Ainsi, des augmentations de 17, 13, et 10 fois plus élevées par rapport aux biomasses produites avec le traitement témoin ont été obtenues respectivement pour les biomasses aérienne et racinaire, et la biomasse totale. Cependant, ni les vers de terre ni la fertilisation n'ont un impact significatif sur le rapport shoot/root (S/R). Il en est de même pour l'interaction des deux facteurs "vers de terre × fertilisation" qui n'a pas d'effet significatif que ce soit pour la biomasse aérienne ou racinaire, le rapport S/R ou la biomasse totale (Tableau 12).

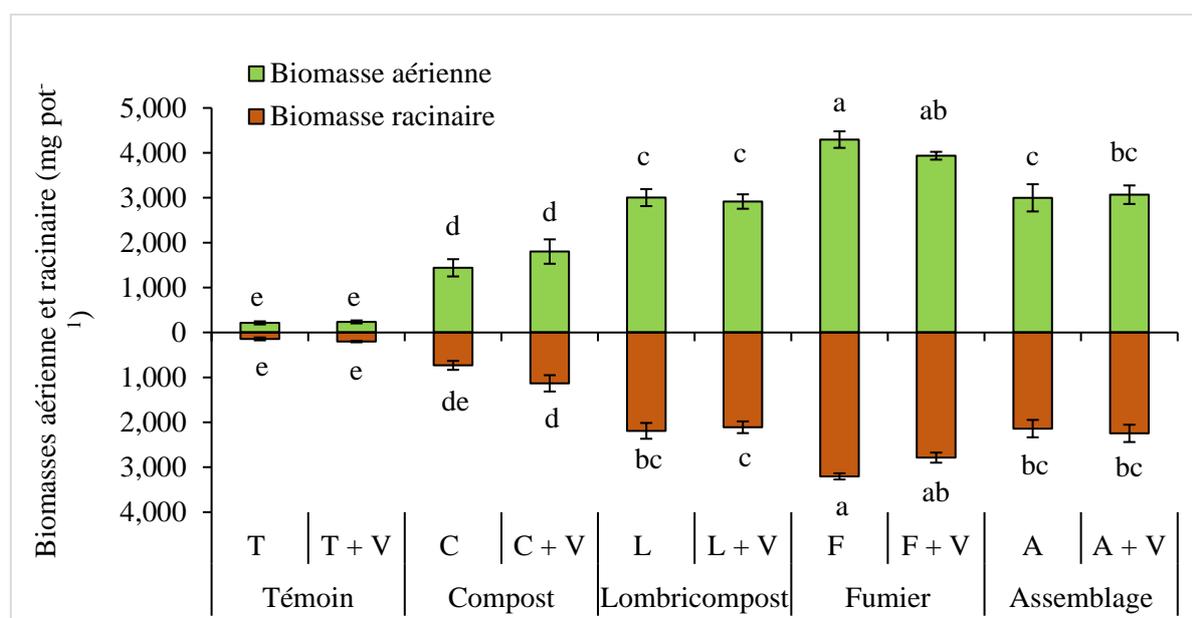


Figure 13 Biomasses aérienne et racinaire du riz (mg pot⁻¹) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.2.2 Teneur en N et quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes

P. corethrurus a augmenté significativement la teneur en N dans la partie aérienne des plantes ($p=0,034$) (Tableau 12). En effet, par rapport aux traitements en absence de vers de terre, la teneur en N dans la partie aérienne des plantes en présence des vers de terre est plus élevée pour le traitement témoin sans fertilisation (+1%), et pour les traitements avec du fumier de bovin (+24%), du compost (+11%), du lombricompost (+10%), et d'assemblage de fertilisants (+8%) (Figure 14A). Concernant la fertilisation, par rapport au traitement témoin, l'apport du fumier de bovin a diminué significativement les valeurs de cette variable (-20%) si bien que les valeurs les plus élevées ont été obtenues après apport du compost (+20%) (Figure 14A). Néanmoins, une absence de différence significative a été constatée pour l'effet de l'interaction "inoculation de vers de terre × fertilisation" sur la teneur en N dans la partie aérienne des plantes.

Pareillement, la quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes est élevée en présence des vers de terre comparée à celle en absence de vers avec une valeur de p significative à 0,030 (Tableau 12). En effet, par rapport aux traitements en absence des vers de terre, des augmentations de 24%, 27%, 8%, 16%, et 12% respectivement pour le traitement témoin et suivant l'apport du compost, du lombricompost, du fumier de bovin, et d'assemblage de fertilisants ont été obtenues en présence des vers de terre (Figure 14B). La fertilisation a également augmenté significativement la quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes ($p<0,001$) (Tableau 12). Les valeurs de cette variable ont été significativement plus faible avec le traitement témoin, moyenne suite à l'apport du compost (8 fois plus élevée par rapport au témoin), mais plus forte après apport du lombricompost et du fumier de bovin (13 fois plus élevé par rapport au témoin) ainsi qu'après apport d'assemblage de fertilisants (12 fois plus élevée par rapport à la valeur obtenue avec le traitement témoin) (Figure 14B). Cependant, l'interaction entre "l'inoculation des vers de terre × fertilisation" n'a pas d'effet significatif sur la quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes.

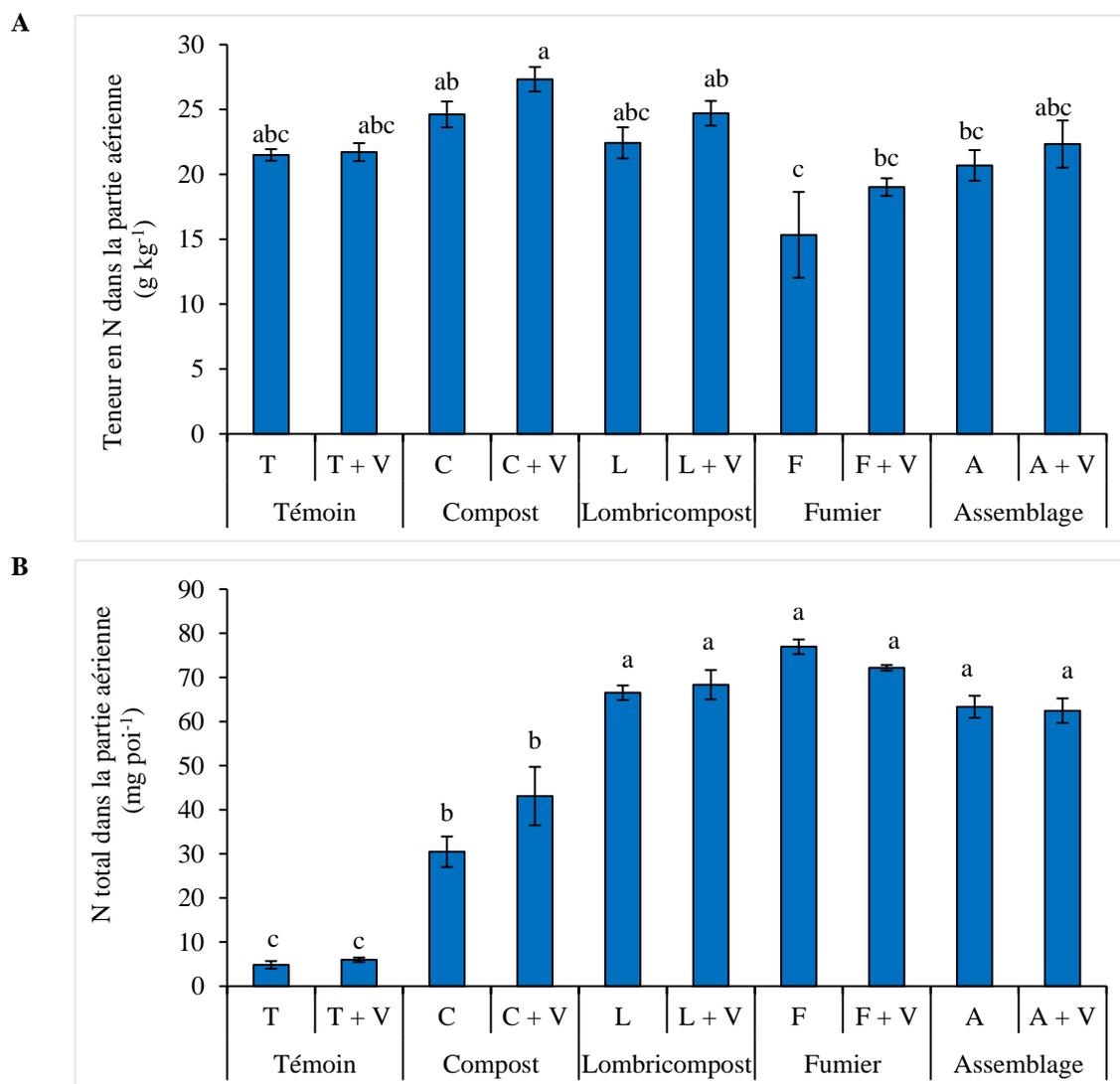


Figure 14 Teneur en N (g kg^{-1}) (A) et quantité totale en N (B) (mg pot^{-1}) dans la partie aérienne des plantes selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards ($n=5$). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.2.3 Teneur en P et quantité totale en P dans les plantes (parties aérienne et racinaire)

Les teneurs en P dans la partie racinaire ainsi que dans les plantes en entier (partie aérienne + partie racinaire) sont significativement influencées par l'inoculation des vers de terre ($p=0,003$ et $p=0,032$ respectivement) (Tableau 12). Des effets négatifs des vers de terre ont été observés avec des diminutions de -8% pour le traitement témoin, et de -3%, -7%, -13%, et -16% pour les traitements avec du fumier de bovin, du compost, du lombricompost, et d'assemblage de fertilisants respectivement (Figure 15A). Ces tendances s'observent également pour la quantité totale en P dans les plantes sauf en présence du compost où les vers de terre ont augmenté à

+28% la quantité totale en P dans les plantes (Figure 15B). Concernant la fertilisation, elle a augmenté significativement à la fois la teneur en P et la quantité totale en P dans les plantes ($p < 0,001$) par rapport au traitement témoin sans fertilisation. Les valeurs les plus élevées ont été obtenues suite à l'apport du fumier de bovin dont 2 fois et 14 fois plus élevées par rapport aux valeurs obtenues avec le traitement témoin pour la teneur en P (Figure 15A) et la quantité totale en P dans les plantes (Figure 15B) respectivement.

L'effet de l'interaction entre l'inoculation de vers de terre et la fertilisation n'a pas été significatif sur la teneur en P dans les parties aériennes et racinaires, et dans les plantes ainsi que sur la quantité totale en P dans la partie aérienne et la biomasse totale des plantes. Par contre, cet effet de l'interaction des deux facteurs étudiés est significatif sur la quantité totale en P dans la partie racinaire ($p = 0,026$).

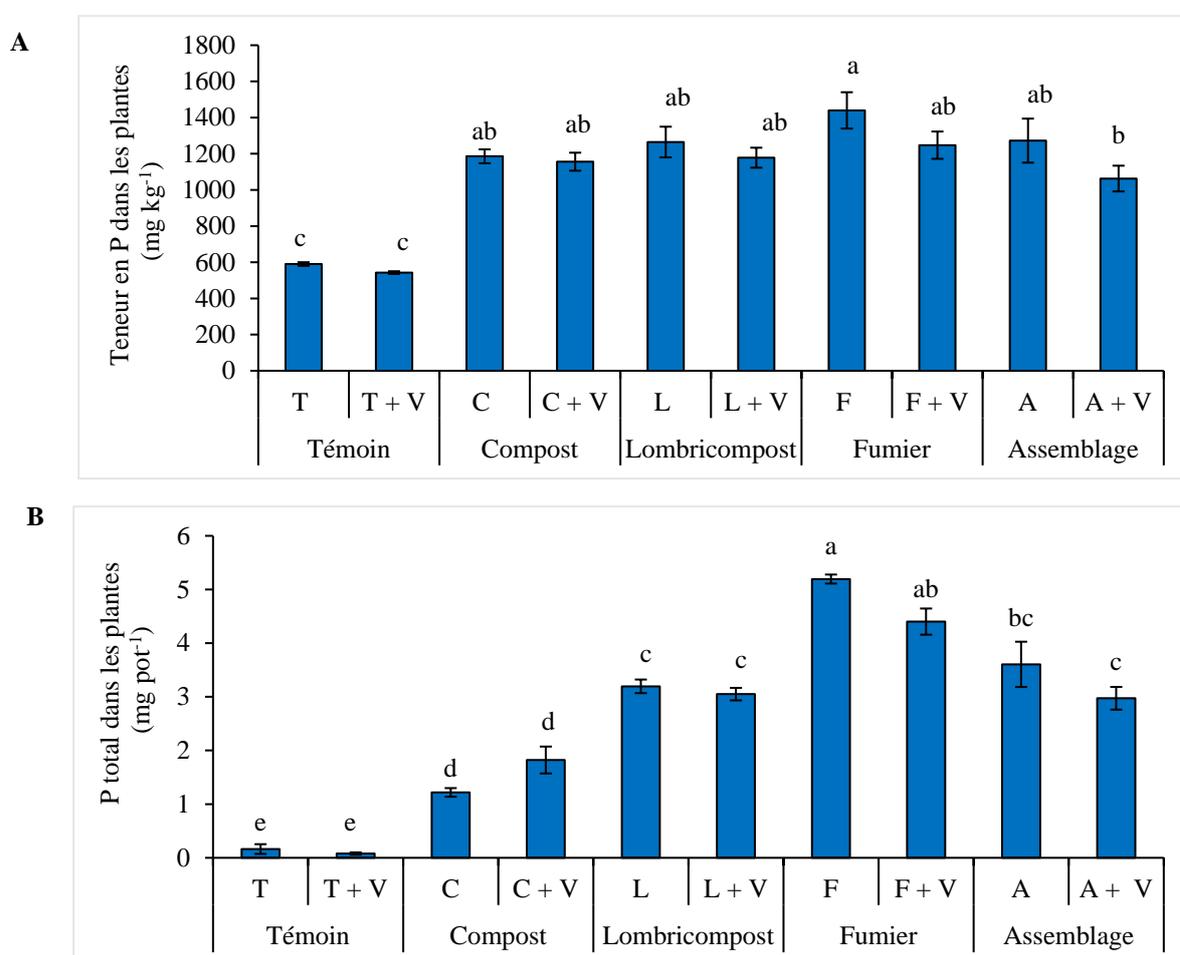


Figure 15 Teneur en phosphore (mg kg⁻¹) (A) et quantité totale en P (B) (mg pot⁻¹) dans les plantes selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.2.4 Indices de végétation

Les variables physiologiques PRI et NDVI ont été utilisées pour quantifier les effets des vers de terre et la fertilisation sur l'activité photosynthétique des plantes. Les résultats montrent que les vers de terre n'ont aucun impact significatif sur les valeurs de ces deux variables. Par contre, la fertilisation a impacté significativement ces variables avec $p < 0,001$ (Tableau 12) dont les plus faibles valeurs ont été obtenues avec le traitement témoin (PRI=0,03 et NDVI=0,51) et les valeurs les plus élevées ont été obtenues après apport du compost (PRI=0,05 et NDVI=0,76). Également, une différence significative a été constatée pour l'interaction entre "l'inoculation des vers de terre × fertilisation" pour les variables NDVI ($p=0,006$) (Tableau 12).

Tableau 12 P-values des ANOVA à deux facteurs pour les variables liées aux plantes selon la présence de *P. corethrurus* et la fertilisation.

	Unité	Facteurs		Interaction
		Vers de terre (V)	Fertilisation (F)	V × F
Hauteur maximale	Cm	0,060 ns	<0,001 ***	0,067 ns
Biomasse aérienne	mg pot ⁻¹	0,501 ns	<0,001 ***	0,455 ns
Biomasse racinaire	mg pot ⁻¹	0,456 ns	<0,001 ***	0,436 ns
Rapport shoot/root		0,164 ns	0,166 ns	0,865 ns
Biomasse totale	mg pot ⁻¹	0,363 ns	<0,001 ***	0,256 ns
PRI		0,355 ns	<0,001 ***	0,435 ns
NDVI		0,865 ns	<0,001 ***	0,006 **
Teneur en N de la partie aérienne	g kg ⁻¹	0,034 *	<0,001 ***	0,902 ns
N total de la partie aérienne	mg pot ⁻¹	0,030 *	<0,001 ***	0,925 ns
Teneur en P de la partie aérienne	mg kg ⁻¹	0,749 ns	<0,001 ***	0,417 ns
Teneur en P de la partie racinaire	mg kg ⁻¹	0,003 **	<0,001 ***	0,070 ns
Teneur en P dans les plantes	mg kg ⁻¹	0,032 *	<0,001 ***	0,668 ns
P total de la partie aérienne	mg pot ⁻¹	0,382 ns	<0,001 ***	0,913 ns
P total de la partie racinaire	mg pot ⁻¹	0,050 ns	<0,001 ***	0,025 *
P total dans les plantes	mg pot ⁻¹	0,440 ns	<0,001 ***	0,153 ns

ns : non significatif au seuil de 5%. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

3.3 Effets de l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants sur la densité et la structure des communautés de nématodes

Dans cette étude, 14 taxons de nématodes ont été identifiés (Tableau 13). Les bactérivores ont été les plus abondants en représentant 57% des nématodes totaux avec 5 taxons (Cephalobidae,

Wilsonema, Rhabditidae, *Diploscapter*, et *Prismatolaimus*). Les fongivores représentent 23% de l'abondance totale des nématodes avec 2 taxons (*Ditylenchus* et *Aphelenchoides*). Les phytophages avec le seul groupe de Tylenchidae représentent 18% des nématodes totaux. Les phytoparasites (Pratylenchidae, Paratylenchidae, et Hoplolaimidae) et les omnivores (Dorylaimidae, Qudsianematidae, Aporcelaimidae) ont été présents avec seulement 2% et 1% respectivement de la totalité des nématodes identifiés. Les résultats de l'ANOVA à deux facteurs montrent qu'il n'y a eu qu'une seule interaction statistiquement significative entre les deux facteurs "vers de terre" et "fertilisation" et cela concerne la densité totale des nématodes ($p=0,005$) (Tableau 13).

3.3.1 Effet des vers de terre sur la densité des différents taxons de nématodes

Les vers de terre n'ont pas impacté significativement la densité totale des nématodes ($p=0,057$) (Tableau 13). Cependant, les nématodes sont moins abondants en présence des vers de terre qu'en leur absence dans le traitement témoin et après apport du compost, du fumier de bovin, et d'assemblage de fertilisants si bien qu'avec apport du lombricompost, c'est l'inverse (Figure 16). Ces mêmes tendances s'observent sur la variation d'abondance absolue des bactérivores (Figure 17A). En effet, l'inoculation des vers de terre a diminué significativement jusqu'à -16% leur abondance ($p=0,040$). Cependant, un seul taxon de nématodes bactérivores a été significativement plus faible dans les traitements inoculés en vers de terre : Cephalobidae ($p=0,034$) alors que 3 taxons, *Wilsonema*, Rhabditidae, et *Prismatolaimus*, ont été plus abondants en présence des vers de terre par rapport aux traitements sans inoculation de vers de terre mais ces augmentations n'ont pas été significatives. Pour chacun des taxons des autres groupes trophiques, les différences d'abondance entre les traitements avec et sans inoculation de vers de terre n'ont pas été significatives ($p>0,05$). Néanmoins, l'abondance absolue des phytoparasites tend à être plus faible en présence des vers de terre qu'en leur absence (Figure 17B).

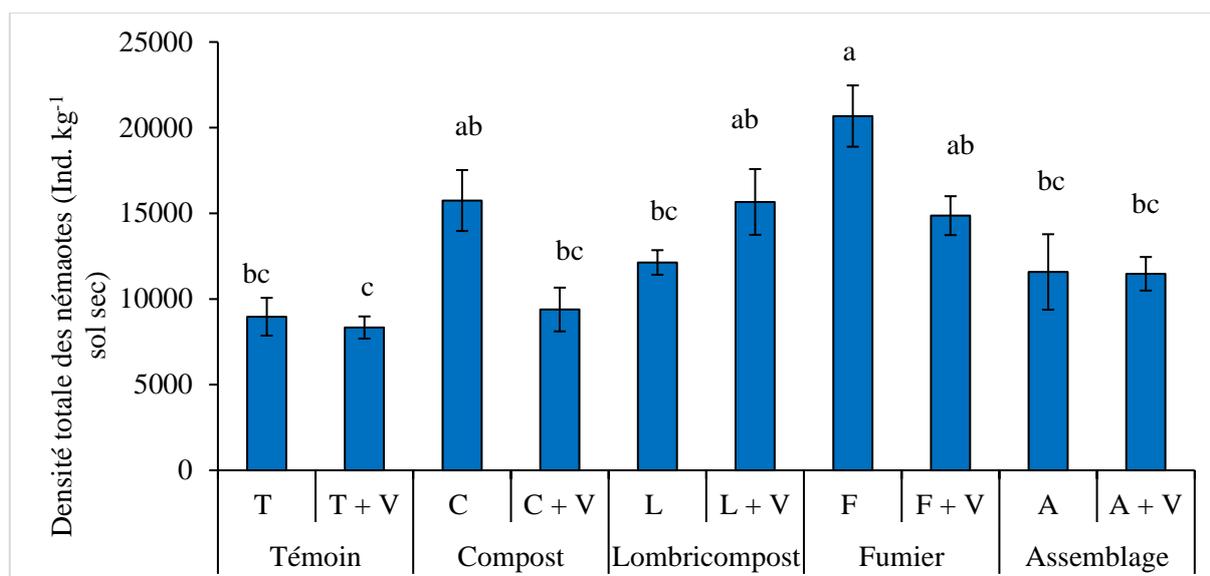


Figure 16 Densité totale des nématodes (individus par kg de sol sec) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.3.2 Effet de la fertilisation sur la densité des différents taxons de nématodes

La fertilisation a impacté significativement la densité totale des nématodes ($p < 0,001$), l'abondance absolue des bactérivores ($p < 0,001$), du groupe de Cephalobidae ($p < 0,001$), et des phytophages représentés par le seul groupe de Tylenchidae ($p = 0,008$) (Tableau 13). En effet, la densité totale des nématodes a été significativement plus faible dans le traitement témoin et plus forte après apport du fumier de bovin (Figure 16). Pour les nématodes bactérivores, leur abondance a été 3 fois plus élevée avec l'apport du fumier de bovin par rapport au traitement témoin (Figure 17A). Pareillement, le groupe de Cephalobidae a été significativement plus abondant pour le traitement avec du fumier de bovin. Quant aux phytophages (Tylenchidae), leur abondance a été significativement plus élevée avec l'apport du lombricompost. Concernant les phytoparasites, malgré l'absence de différence significative entre leur abondance suivant les types de fertilisation, ils sont plus abondants dans le traitement témoin et après apport du fumier de bovin mais moins abondants suite à l'apport du lombricompost et d'assemblage de fertilisants (Figure 17B).

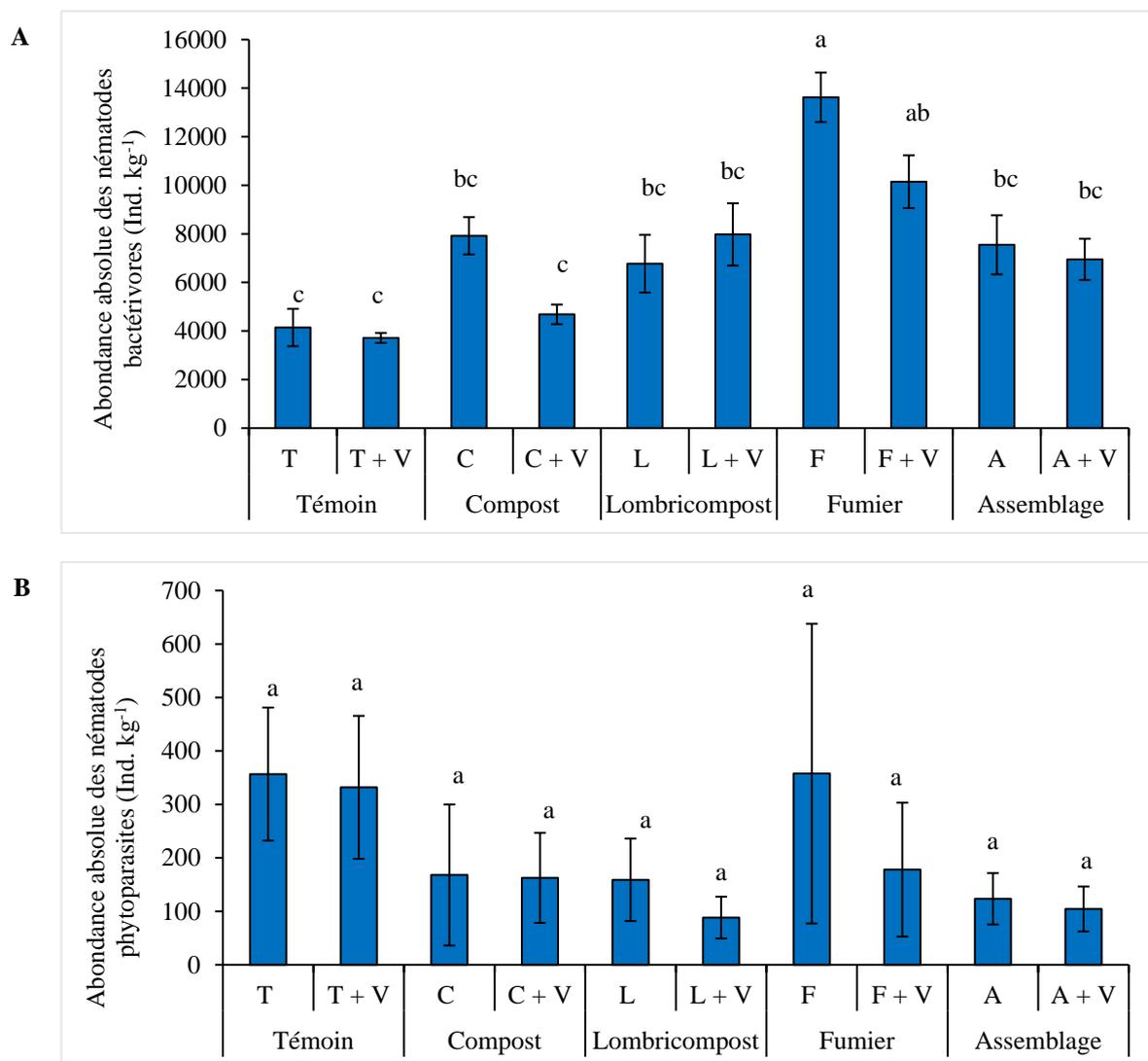


Figure 17 Abondance absolue des nématodes bactérivores (A) et phytoparasites (B) (individus par kg de sol sec) selon l'inoculation des vers de terre et l'apport de fertilisants. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=5). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

Tableau 13 Moyenne (erreur standard) et ANOVA à deux facteurs de l'abondance absolue des nématodes en absence (-V) ou en présence des vers de terre (+V), suivant les types de fertilisation (F), ainsi que les effets de l'interaction de ces deux facteurs (V × F).

	Vers de terre (V)		Fertilisation (F)					ANOVA à deux facteurs		
	-V	+V	Témoin	Fumier	Compost	Lombricompost	Assemblage	V	F	V × F
Bactérivores										
Cephalobidae	7602	6296	3783	11566	6021	7303	7139	0,034 *	<0,001 ***	0,129 ns
<i>Wilsonema</i>	138	174	81	232	160	293	92	0,769 ns	0,578 ns	0,178 ns
Rhabditidae	13	39	7	0	50	58	18	0,237 ns	0,499 ns	0,936 ns
<i>Diploscapter</i>	14	4	0	0	46	0	0	0,515 ns	0,174 ns	0,767 ns
<i>Prismatolaimus</i>	19	40	35	88	25	0	0	0,355 ns	0,111 ns	0,629 ns
Total	7786	6553	3906	11886	6302	7654	7249	0,040 *	<0,001 ***	0,083 ns
Phytophages										
Tylenchidae	2335	2289	1880	2478	2475	2938	1724	0,948 ns	0,008 **	0,055 ns
Phytoparasites										
Pratylenchidae	214	154	334	218	165	75	114	0,348 ns	0,224 ns	0,762 ns
Paratylenchidae	0	21	9	0	0	46	0	0,206 ns	0,522 ns	0,405 ns
Hoplolaimidae	0	19	0	50	0	0	0	0,320 ns	0,383 ns	0,384 ns
Total	214	194	343	268	165	121	114	0,715 ns	0,287 ns	0,901 ns
Fongivores										
<i>Ditylenchus</i>	27	30	34	0	47	23	38	0,870 ns	0,612 ns	0,199 ns
<i>Aphelenchoides</i>	3056	2613	2383	3068	3403	3180	2339	0,309 ns	0,486 ns	0,198 ns
Total	3083	2643	2417	3068	3450	3203	2377	0,262 ns	0,470 ns	0,094 ns
Omnivores										
Dorylaimidae	99	85	60	71	174	129	23	0,830 ns	0,389 ns	0,576 ns
Qudsianematidae	0	5	10	0	0	0	0	0,391 ns	0,491 ns	0,598 ns
Aporcelaimidae	19	5	0	0	0	0	37	0,673 ns	0,123 ns	0,941 ns
Total	118	95	70	71	174	129	60	0,827 ns	0,603 ns	0,551 ns
Densité totale	13536	11774	8616	17771	12566	14045	11524	0,057 ns	<0,001 ***	0,005 **

ns: non significatif au seuil de 5%. *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001

4 Discussion

4.1 Densité finale et activités des vers de terre

Dans cette étude, les vers de terre ont été inoculés à raison de 3 individus par mésocosmes. Ceci correspond à 32 individus par m² qui est la densité de *P. corethrurus* naturellement présent dans les agrosystèmes pluviaux des Hautes Terres de Madagascar, plus exactement dans une rotation annuelle de riz – soja (Rabary, 2011), ou dans une monoculture de riz et d'une rotation de riz – (maïs + dolique) sur 4 années successives (Ratsiatosika et al., 2021a). Le nombre de vers de terre par mésocosme n'a pas augmenté au cours de l'expérience. Au contraire, leur taux de survie a diminué de 73% dans le traitement avec de l'assemblage de fertilisants (fumier de bovin + compost + lombricompost). Cependant, Senapati et al. (1999) ont rapporté qu'au bout de 120 jours, un taux de reproduction élevé de cette même espèce a été obtenu dans de sol fortement enrichi en MO, de la sciure de bois partiellement compostée. Nous supposons que la diminution de la densité des vers de terre dans les mésocosmes avec apport d'assemblage de fertilisants pourrait être expliqué par le fait que les vers de terre se sont échappés des mésocosmes. Quant à l'invariabilité de la densité des vers terre dans les autres mésocosmes, ceci pourrait être dû à la courte durée de l'expérience (56 jours). Par contre, nous avons observé une augmentation de 17 à 23% de la biomasse des vers de terre (résultats non présentés) dans cette étude (sauf dans les mésocosmes avec apport d'assemblage de fertilisants). Par ailleurs, des cocons ont été collectés dans tous les mésocosmes inoculés en vers de terre, ce qui indique que les conditions étaient favorables au développement des vers de terre au cours de l'expérience.

4.2 Propriétés des plantes

4.2.1 Effets des vers de terre

Dans cette étude, les effets globaux des vers de terre sur les plantes varient considérablement avec des effets positifs significatifs sur la teneur en N et la quantité totale en N dans la partie aérienne, des effets neutres ou non significatifs sur la majorité des variables mesurées (hauteur maximal, biomasses aérienne et racinaire, rapport shoot/root, biomasse totale, PRI, NDVI, quantité totale en P dans les plantes), et des effets négatifs significatifs sur la teneur en P dans la partie racinaire et dans les plantes. Les vers de terre sont connus pour leur important rôle dans la minéralisation accrue de la MO (Bernard et al., 2012) contribuant à une augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol, notamment le N (van Groenigen et al., 2014) mais aussi le P (Chapuis-Lardy et al., 2009 ; Ratsiatosika et al., 2021b ; Trap et al., 2021b). Plusieurs auteurs ont rapporté que les vers de terre impactent positivement d'une manière significative la croissance des plantes indiquant une augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol

(Coulis et al., 2014 ; Pashanasi et al., 1996 ; Ratsiatosika et al., 2021a ; 2021b ; van Groenigen et al., 2014). Des résultats similaires ont été obtenus dans cette étude puisque les vers de terre ont augmenté significativement à +10% et +15% respectivement la teneur en N et la quantité totale en N dans la partie aérienne des plantes. Cependant, l'analyse statistique révèle aucun effet significatif des vers de terre sur la croissance des plantes malgré les faibles augmentations de +4%, +7%, et +5% respectivement de la production de biomasses aérienne et racinaire et la biomasse totale en leur présence. Ce qui veut dire que le N supplémentaire en présence des vers de terre n'a pas été converti en biomasse. Quatre principales raisons pourraient expliquer ces effets neutres des vers de terre sur la croissance des plantes :

- (i) Brown et al. (1999) indiquaient qu'au minimum une densité de vers de terre égale à 60 ind. m⁻² est nécessaire pour avoir des effets positifs significatifs des vers de terre sur la croissance et la productivité des plantes. Cela a été confirmé par Ratsiatosika et al. (2021a) en inoculant 75 ind. m⁻² de *P. corethrurus* dans leur dispositif expérimental. Dans notre étude, les vers de terre ont été inoculés à une densité de 32 ind. m⁻², soit la moitié de la densité minimale recommandée ;
- (ii) Selon van Groenigen et al. (2014), l'importance des effets des vers de terre sur les plantes dépend du type et de la quantité de la MO apportée au sol. Ces auteurs ont rapporté que les effets positifs des vers de terre sur les plantes sont d'autant plus forts en présence d'une grande quantité de MO tels que les résidus de culture ($\geq 6000 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). Dans cette expérience, la dose d'apport des fertilisants organiques est typique des agrosystèmes tropicaux à faibles intrants avec 6 t MS. ha⁻¹. Pourtant, cette dose représente le double de la moyenne apportée par les agriculteurs de notre zone d'étude.
- (iii) Des facteurs liés aux plantes ont également été cités. Pour le cas du riz, la capacité des plantes à interagir avec les vers de terre varie suivant les variétés utilisées (Noguera et al., 2011). Ratsiatosika et al. (2021b) ont classé les variétés de riz pluvial couramment utilisés par les agriculteurs des Hautes de terre de Madagascar en 3 catégories : a) des variétés très répondantes aux effets des vers de terre, b) des variétés à réponses intermédiaires, et c) des variétés faiblement répondantes. Chhomrong Dhan, la variété que nous avons utilisée ne figure pas parmi les variétés testées par Ratsiatosika et al. (2021b) mais les résultats obtenus dans cette étude suggère qu'elle pourrait appartenir à la catégorie des variétés de riz qui répondent faiblement aux effets des vers de terre.
- (iv) Il ne faut pas exclure la possibilité d'existence d'un autre facteur limitant. Il pourrait s'agir de la toxicité aluminique qui affecte négativement la croissance des plantes.

Néanmoins, le pH final du sol n'a pas été déterminé pour confirmer cette hypothèse puisque pour une valeur de pH en dessous de 5, la solubilisation de l'aluminium est élevée.

Nous avons également observé que les vers de terre ont diminué significativement à -23% et -9% respectivement la teneur en P dans la partie racinaire et dans les plantes (partie aérienne + partie racinaire). Dulaurent et al. (2020) ont également trouvé une diminution significative de la teneur en P dans la biomasse aérienne de l'orge commune (*Hordeum vulgare*) en présence des vers de terre. Ces auteurs suggèrent que ce résultat est lié, d'abord, à la prolifération des micro-organismes due aux activités des vers de terre, puis à la diminution de la disponibilité en P dans le sol suite à l'immobilisation du P par les micro-organismes (Le Bayon & Binet, 2006).

4.2.2 Effets de la fertilisation organique

Nous avons observé que les propriétés des plantes dans cette étude ont été principalement déterminées par l'apport de fertilisants organiques. Quel que soit le type de fertilisant apporté, la croissance et la nutrition minérale des plantes ont été beaucoup plus élevées suite à la fertilisation par rapport aux résultats obtenus avec le traitement témoin sans fertilisation. Selon Van-Camp et al. (2004), les effets positifs des fertilisants organiques sur les plantes sont les résultats de plusieurs mécanismes contribuant à :

- à l'amélioration des propriétés physiques du sol : porosité, densité apparente, capacité de rétention en eau, stabilité structurale (Liu et al., 2014 ; Tejada et al., 2008 ; Fortun et al., 1989) ;
- à l'augmentation de la fertilité chimique du sol, c'est-à-dire la biodisponibilité des nutriments (Whalen et al., 2000 ; Tittarelli et al., 2007 ; He et al., 2001) ;
- à l'augmentation de la biomasse et des activités microbiennes (Dinesh et al., 2010) ainsi qu'à la diversification de la structure des communautés de ces micro-organismes (Urrea et al., 2019).

Pour le cas des Ferralsols, il a été démontré une efficacité supérieure des apports organiques sur la correction de l'acidité de ces sols (Materechera & Mkhabela, 2002 ; Mokolobate & Haynes, 2002). D'autres études ont rapporté une diminution de la teneur en aluminium échangeable de ces sols (Naramabuye & Haynes, 2006), diminuant ainsi la capacité d'adsorption du P (Hue, 1992) et augmente en conséquence la phytodisponibilité du P (Andriamananjara et al., 2018). Nous n'avons pas mesuré le pH du sol à la fin de l'expérience. Par contre, nous avons trouvé que la teneur et la quantité totale en N et en P des plantes de tous les mésocosmes qui ont subi la fertilisation organique sont plus élevées par rapport à celles des

plantes issues des mésocosmes sans fertilisation. Cependant, l'importance des effets des fertilisants varie d'un type à un autre. Ces différences ont été attribuées à la qualité des fertilisants, i.e. leur composition biochimique qui est un facteur déterminant de leur vitesse de composition. Ainsi, les fertilisants avec un rapport C/N faible se décomposent plus rapidement, augmentent la disponibilité des nutriments dans le sol et peuvent affecter ainsi la nutrition minérale des plantes (Bakht et al., 2009) et ensuite la croissance et la productivité. Dans notre cas, c'est le fumier de bovin qui induit les meilleurs résultats en termes de croissance et de nutrition minérale des plantes. Andriamananjara et al. (2019) ont également obtenu une meilleure efficacité d'utilisation du fumier de bovin sur l'amélioration de la phytodisponibilité du P dans les Ferralsols malgaches et suggèrent une utilisation efficace du P dérivé du fumier par les plantes. D'autres auteurs ont rapporté que les nutriments du fumier sont plus disponibles pour les plantes (Cai et al., 2019 ; Hue, 1992). Pourtant, le fumier que nous avons utilisé a une valeur de C/N approximativement égale à celle du lombricompost avec 13 et 12 respectivement. Cela indique que d'autres composants influencent également la minéralisation des fertilisants tels que la lignine et les polyphénols (Palm & Sanchez, 1991 ; Lashermes et al., 2009).

4.3 Abondance et structure des communautés de nématodes

4.3.1 Effets des vers de terre

Les taxons de nématodes issus des mésocosmes inoculés en vers de terre ont été plus nombreux par rapport à ceux des mésocosmes sans inoculation avec respectivement 14 et 11. Des résultats similaires ont été obtenus par Kokhia et al. (2015) lors du processus de lombricompostage du fumier de bovin. Ces auteurs suggèrent que ceci pourrait être dû au fait que les vers de terre ont probablement ingéré des kystes de nématodes qui éclosent pendant le transit dans leur tube digestif et les larves sont par la suite libérées dans les déjections. Dans notre cas, les trois taxons qui manquent en absence des vers de terre sont les 2 groupes de nématodes phytoparasites, Paratylenchidae et Hoplolaimidae, et un taxon omnivore, Qudsianematidae. Cependant, l'abondance absolue des phytoparasites était beaucoup plus faible en présence des vers de terre qu'en leur absence (-9%) malgré l'absence de différence significative.

Par ailleurs, les vers de terre ont diminué la densité totale des nématodes avec une p-value très proche du seuil de significativité, soit $p=0,057$. En effet, la densité totale des vers de terre a diminué de -13% en présence des vers de terre en comparaison aux traitements sans inoculation. Cette diminution a été principalement causée par la diminution de 16% de la densité totale des bactérivores, notamment le groupe Cephalobidae (-17%). Il pourrait s'agir d'un effet direct ou indirect des vers de terre sur les nématodes :

- L'effet direct est lié à l'ingestion des nématodes avec le sol par les vers de terre (Dash et al., 1980). Curry & Schmidt (2007) stipulent que les nématodes constituent une part importante du régime alimentaire des vers de terre. Ils digèrent les nématodes grâce à l'activité protéolytique des enzymes présentes dans leur intestin (Edwards & Fletcher, 1988), et cela leur permettrait d'assimiler les acides aminés et autres composés des nématodes (Pokarzhevskii et al., 1997),
- L'effet indirect concerne la compétition alimentaire entre les vers de terre et les nématodes pour les bactéries (Domínguez et al., 2003 ; Edwards & Fletcher, 1988 ; Hyvönen et al., 1994) étant donné que Cephalobidae groupant des nématodes bactérivores a été le plus impacté. Cependant, 3 autres taxons de nématodes bactérivores ont été plus abondants en présence des vers de terre (*Wilsonema*, Rhabditidae, *Prismatolaimus*) suggérant des effets dépendants des espèces.

4.3.2 Effets de la fertilisation organique

La fertilisation organique a également impacté la composition taxonomique des nématodes. Certains taxons apparaissent suite à la fertilisation (exemples : *Diploscapter*, Aporcelaimidae) alors que d'autres disparaissent (exemple : Paratylenchidae). Plusieurs auteurs ont rapporté dans la littérature que la fertilisation est l'un des principaux facteurs qui impactent significativement les communautés de nématodes du sol (Bulluck et al., 2002 ; Okada & Harada, 2007 ; Puissant et al., 2021).

Chaque type de fertilisation organique testée a augmenté la densité totale des nématodes et l'abondance absolue des bactérivores et du groupe Cephalobidae, et Tylenchidae. Pour les bactérivores, la plus forte abondance a été observée suite à l'apport du fumier de bovin. D'autres auteurs ont également rapporté que généralement, les nématodes bactérivores répondent positivement aux apports organiques (Puissant et al., 2021 ; Villenave et al., 2010a). Cela concerne particulièrement les fertilisants organiques riches en C puisqu'ils constituent la principale source d'énergie pour les bactéries sur lesquelles les nématodes se nourrissent (Briar et al., 2007 ; Chen et al., 2013). Cette augmentation de l'abondance des Cephalobidae pourrait être l'un des facteurs contribuant à la production élevée de biomasses de riz dans les traitements avec du fumier de bovin puisque nous avons trouvé des corrélations positives très significatives ($p < 0,001$) entre l'abondance absolue des Cephalobidae et les biomasses aérienne, racinaire, et totale des plantes ($R^2 = 0,42$; 0,24 et 0,36 respectivement). Les effets positifs des nématodes bactérivores sur la croissance et la productivité des plantes ont été rapportés à plusieurs reprises dans la littérature (Ingham et al., 1985 ; Trap et al., 2021a).

L'utilisation des fertilisants organiques est considérée comme l'une des solutions les plus prometteuses pour contrôler la prolifération et les effets des nématodes phytoparasites sur les cultures (Thoden et al., 2011). Nous avons également obtenu que quel que soit le type de fertilisant organique apporté, l'abondance absolue des phytoparasites a diminué après la fertilisation par rapport à leur abondance dans le sol non fertilisé mais cette diminution n'a pas été statistiquement significative. Nous supposons que la dose d'apport que nous avons utilisée (6 t MS ha⁻¹) est insuffisante pour avoir des effets significatifs. Thoden et al. (2011) en groupant 43 études portant sur les effets des amendements organiques sur les nématodes phytoparasites rapportait que le taux d'application habituel a été de 10 – 40 t ha⁻¹. En effet, il a été démontré que les amendements organiques libèrent, lors de leur décomposition, des composés qui ont des effets nématocides tels les acides organiques, les composés azotés, ou divers métabolites secondaires (Akhtar & Malik, 2000 ; Rodriguez-Kabana, 1986). Généralement, ce sont les amendements organiques avec un rapport C/N faible qui ont une action nématocide élevée (Thoden et al., 2011). Cela a été confirmé par le cas du lombricompost dans cette étude (rapport C/N égale à 12) avec une diminution à -64% de l'abondance absolue des phytoparasites par rapport au témoin sans fertilisation. Pourtant, l'apport d'assemblage de fertilisants a été la plus efficace avec une diminution jusqu'à -66% mais le rapport C/N n'a malheureusement pas été mesuré.

4.4 Effet de l'interaction entre les vers de terre et la fertilisation organique

L'interaction entre les vers de terre et la fertilisation dans cette étude n'a été perçue que dans l'augmentation de la valeur de l'indice NDVI et la diminution de l'abondance totale des nématodes. Etant donné que les fertilisants organiques sont les seules sources de nourritures potentielles pour les vers de terre dans cette étude, on s'attend à ce que les effets des vers de terre soient amplifiés en leur présence. Le NDVI est un indicateur de la teneur en chlorophylle dans les plantes. L'inoculation des vers de terre associée à l'apport de fertilisants organiques a donc impacté positivement l'activité photosynthétique des plantes. Par contre, la qualité biologique du sol a diminué en raison de la diminution de la densité totale des nématodes. Pourtant, un effet dépendant du type de fertilisant est ressorti puisqu'en présence du lombricompost, les vers de terre ont augmenté la densité totale et l'abondance absolue des nématodes bactérivores.

5 Conclusion

Nous avons mis en évidence que la fertilisation organique est le facteur le plus important qui impacte significativement d'une manière positive la croissance et la nutrition minérale des plantes (N et P) indépendamment de la présence des vers de terre. Pourtant, la grandeur de ces effets varie suivant le type de fertilisant apporté. Généralement, c'est avec le fumier de bovin que les meilleurs résultats ont été observés. Les effets positifs des vers de terre sur les propriétés des plantes sont très faibles. Cela pourrait être dû à la faible densité des vers de terre, aux faibles apports organiques, et à la nature de la variété de riz utilisée qui pourrait être faiblement répondante aux effets des vers de terre. Cependant, l'association des vers de terre avec l'apport de fertilisants organiques a augmenté la valeur de l'indice NDVI.

La fertilisation organique a également augmenté significativement l'abondance absolue des nématodes bénéfiques du sol, principalement les bactérivores dont le groupe Cephalobidae. Ces nématodes sont beaucoup plus abondants suite à l'apport du fumier de bovin. Aucun impact significatif de la fertilisation sur l'abondance des nématodes phytoparasites n'a été observé. Contrairement à la fertilisation, les vers de terre ont diminué l'abondance totale des nématodes, avec un effet très significatif sur les nématodes bactérivores. L'apport de fertilisants organiques a amplifié cette diminution de l'abondance totale des nématodes en présence des vers de terre mais cela dépend du type de fertilisant puisqu'en présence du lombricompost, un effet contradictoire des vers de terre sur les nématodes a été observé.

Résumé du chapitre 3 et transition vers le chapitre 4

L'effet de la fertilisation organique (fumier de bovin, compost, lombricompost, et assemblage de ces 3 types de fertilisants) des Ferralsols sur la croissance et la nutrition minérale du riz d'une part et sur les nématodes du sol d'autre part a été évalué en présence ou en absence des vers de terre. L'expérimentation a été conduite en mésocosmes en conditions climatiques réelles. Les résultats ont montré que l'effet global de la fertilisation, indépendamment de la présence des vers de terre, a augmenté significativement la croissance et la nutrition minérale en N et en P des plantes. Cependant l'importance de ces effets dépend du type de fertilisant et c'est avec le fumier de bovin que les meilleurs résultats ont été observés. L'apport de fertilisant organique a également augmenté significativement l'abondance totale des nématodes, notamment les bactérivores dont les Cephalobidae mais aussi les Tylenchidae. Par rapport aux autres types de fertilisants, l'apport du fumier de bovin a causé l'augmentation la plus élevée de l'abondance des nématodes bactérivores. Aucun des fertilisants testés ne s'est montré efficace pour diminuer l'abondance des nématodes phytoparasites. Cependant, ces nématodes ont tendance à être plus faible après fertilisation par rapport au traitement témoin non fertilisé. L'absence d'effet significatif pourrait être dû à la faible dose que nous avons apportée.

Les vers de terre ont augmenté significativement la nutrition minérale en N des plantes. Pourtant, ce N supplémentaire n'a pas été converti en biomasse puisque les vers de terre n'ont pas impacté significativement la production de biomasse par les plantes. Leur effet sur l'acquisition du P par les plantes est négatif, probablement à cause de la prolifération microbienne induite par leur présence dans le sol puis à l'augmentation de l'immobilisation du P par les micro-organismes (Le Bayon & Binet, 2006). Concernant leurs impacts sur les nématodes, globalement, une diminution significative de l'abondance totale des bactérivores, principalement les Cephalobidae a été observée. Pareillement, les nématodes phytoparasites sont beaucoup moins abondants en leur présence malgré l'absence d'un effet statistiquement significatif. L'effet de l'interaction des 2 facteurs "vers de terre" et "fertilisation organique" a été significatif sur la diminution de la densité totale des nématodes.

L'effet des vers de terre sur les nématodes ne se limite pas sur cette variation d'abondance des nématodes au niveau d'un patch de MO. Les vers de terre pourraient intervenir aussi dans la distribution spatiale des nématodes via leur déplacement entre les patches. Cette deuxième étude en mésocosmes ne nous a permis de mieux comprendre ce mécanisme. Ainsi, le chapitre suivant (chapitre 4) est consacré à l'étude du rôle des vers de terre dans la dispersion horizontale des

nématodes. L'expérience a été conduite en conditions contrôlées au laboratoire. L'effet de deux principaux facteurs a été évalué : la densité des vers de terre et la durée d'interaction entre ces deux groupes d'organismes.

CHAPITRE 4

Capacité des vers de terre à améliorer la dispersion horizontale des nématodes



Photo 6 Dispositifs utilisés pour le test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre
(Salle d'incubation du Laboratoire des RadioIsotopes, 2021)

Résumé

La dispersion est un processus écologique fondamental qui peut influencer le fonctionnement de l'écosystème par les mouvements des espèces « clés ». Les nématodes sont connus par leurs impacts significatifs sur les communautés microbiennes et végétales du sol. Dans les agrosystèmes pluviaux, la compréhension de leurs processus de dispersion est primordiale puisqu'ils déterminent en partie les effets positifs et négatifs des nématodes sur la production végétale. Dans cette étude, nous avons évalué expérimentalement comment les nématodes colonisent un nouvel habitat via l'activité du vers de terre *Pontoscolex corethrurus* qui est une espèce cosmopolite des agrosystèmes pluviaux des Hautes-Terres de Madagascar. Deux facteurs ont été étudiés dont i) la densité de vers de terre et ii) la durée de l'expérience. Les résultats ont montré que les vers de terre ont favorisé, principalement via leurs turricules, la dispersion horizontale des nématodes. L'abondance totale des nématodes dispersés augmente avec l'augmentation de la densité des vers de terre et de la durée de l'expérience. Cependant, la structure trophique et la composition taxonomique des nématodes dispersés sont différentes de celles des populations de départ. Ces résultats indiquent que les vers de terre influencent la distribution spatiale et temporelle, l'abondance, et la structure des communautés de nématodes dans le sol.

Mots-clés : Dispersion horizontale, nématodes du sol, distribution spatiale, *P. corethrurus*, turricules de vers de terre, agrosystèmes pluviaux.

1 Introduction

La dispersion est définie comme les mouvements d'organismes dans l'espace (Nathan, 2001; Ronce, 2007). Deux modes de dispersion ont été identifiés : la dispersion active et la dispersion passive. La dispersion active est un mécanisme par lequel les organismes se déplacent grâce à leurs propres capacités. Par contre, la dispersion passive correspond au déplacement des individus par un élément extérieur tels que le vent, l'eau ou un autre organisme. La dispersion est composée par trois étapes successives : a) l'émigration ou le départ du lieu initial, b) le déplacement vers le lieu d'arrivée, et c) l'installation ou l'immigration dans un nouvel habitat (Ronce, 2007). Elle est sous l'influence, d'une part, de paramètres intrinsèques aux individus tels que l'âge, le statut hormonal, ou la taille corporelle, et d'autre part, de paramètres externes ou environnementaux incluant la qualité de l'habitat, la disponibilité des ressources, et la densité intraspécifique (Bonte et al., 2006; Mathieu et al., 2010; Schtickzelle et al., 2006).

La dispersion est un processus écologique fondamental. Elle permet aux organismes de coloniser de nouveaux habitats et d'exploiter de ressources variables dans l'espace et dans le temps (Ronce, 2007). Elle joue aussi un rôle central dans le maintien de la biodiversité au regard des perturbations écologiques liées aux activités anthropiques et au changement climatique (Cooper & Walters, 2002; Ellstrand, 1992; Haddad et al., 2003; Trakhtenbrot et al., 2005). Elle a une influence directe sur la dynamique et la distribution des populations (Amarasekare, 1998 ; Pulliam et al., 1992), l'abondance (Kean & Barlow, 2000) ainsi que la structure des communautés d'organismes (Bie et al., 2012). De ce fait, l'étude de la dispersion est devenue un domaine majeur de l'écologie depuis près de trois décennies (Nathan et al., 2003).

La plupart de ces études s'est notamment focalisée sur les organismes aériens et aquatiques (oiseaux, insectes, poissons, etc). Les études sur la dispersion des organismes du sol sont rares (Nathan, 2001). Pourtant, ils constituent l'un des groupes d'organismes le plus diversifié et le plus abondant de la planète (Bardgett & Putten, 2014). Leurs activités et les interactions qu'ils manifestent entre eux et avec les composantes physiques et chimiques du sol sont à l'origine de plusieurs services écosystémiques rendus par le sol dont la fertilité, la croissance végétale et la séquestration du carbone (Lavelle et al., 2006). Ainsi, une meilleure compréhension de leurs mécanismes de dispersion est essentielle pour une gestion efficace des services qu'ils génèrent.

Les nématodes forment une composante dominante au sein de la biodiversité du sol (Yeates, 1979; van den Hoogen et al., 2019). Leurs rôles fondamentaux dans le recyclage de nutriments (Bonkowski et al., 2000; Sánchez-Moreno et al., 2006) et dans le contrôle de la structure et des

activités des communautés microbiennes (Chen & Ferris, 1999; Jiang et al., 2013; Mamilov et al., 2000) contribuent directement et indirectement à la croissance des plantes et à la production végétale (Ingham et al., 1985; Trap et al., 2021a). Les nématodes phytoparasites quant à eux constituent un groupe de parasite majeur en agriculture provoquant des pertes économiques considérables (Sasser & Freckman, 1987 in Desrosiers, 2006). Cependant, les effets positifs et négatifs des nématodes sur les fonctions du sol et des plantes sont conditionnés par leur capacité à se déplacer dans le sol (Griffiths & Caul, 1993). Leur déplacement actif s'effectue par mouvements ondulatoires de leur corps dans la solution du sol (Wallace, 1958). Pourtant, une teneur en eau assez proche de la capacité de rétention, c'est-à-dire lorsque l'eau entre les pores n'est plus emportée par la gravité, est nécessaire pour qu'ils se déplacent efficacement (Robinson, 2004). Néanmoins, la capacité de dispersion active des nématodes dans la matrice du sol est généralement limitée (Moyle & Kaya, 1981 ; Prot, 1975). Par conséquent, les nématodes sont souvent dispersés passivement (Liu et al., 2019). L'eau (Chabrier et al., 2009; Faulker & Bolander, 1970a; 1970b) et les racines des plantes (Trap et al., 2015) ont été identifiés parmi les facteurs qui favorisent la dispersion des nématodes. L'interaction des nématodes avec d'autres organismes tels que les vers de terre peut également influencer leur dispersion (Ilieva-Makulec & Makulec 2007; MacMillan et al., 2009; Shapiro et al., 1993; 1995).

Les vers de terre sont des ingénieurs de l'écosystème en référence aux nombreuses fonctions du sol qu'ils influencent (Lavelle, 1988). Outre l'augmentation de la disponibilité des nutriments pour les plantes (Bhadauria & Saxena, 2010 ; Görres et al., 1997 ; Ratsiatosika et al., 2021a) et les effets sur l'abondance et les activités des autres communautés de la faune du sol (Aira et al., 2008; Ilieva-Makulec & Makulec 2002), ils sont également connus pour avoir des impacts significatifs sur les propriétés physiques du sol. De tels impacts incluent par exemple la stabilité des agrégats et l'amélioration de la porosité du sol (Blanchart et al., 2004; Blanchart, 1992, 1997). Cette capacité des vers de terre à modifier la structure du sol indique qu'ils pourraient influencer la distribution spatiale des nématodes. En effet, des recherches ont déjà été menées pour étudier les effets des vers de terre sur la dispersion des nématodes entomopathogènes afin d'augmenter l'efficacité de la lutte biologique contre les insectes nuisibles (MacMillan et al. 2009; Shapiro et al., 1993; 1995). Les résultats obtenus sont prometteurs puisque les vers de terre ont augmenté significativement l'abondance des nématodes dispersés. Une dispersion accrue des nématodes libres du sol a été également rapportée en présence des vers de terre (Ilieva-Makulec & Makulec 2007). Néanmoins, ces études se sont concentrées sur la dispersion verticale des nématodes en utilisant une espèce de

vers de terre épi-anécique, *Lumbricus terrestris*, et les effets densité – dépendants des vers de terre n'ont pas été évalués.

Dans cette étude, nous avons testé les effets du ver de terre tropical endogé *Pontoscolex corethrurus* sur la dispersion horizontale des nématodes dans un sol ferrallitique de Madagascar. Des expérimentations en microcosmes sous conditions contrôlées au laboratoire ont été mis en place. Deux facteurs ont été étudiés : i) la densité de vers de terre et ii) la durée de l'expérience. En parallèle, une étude nous a permis de comparer les communautés de nématodes entre les turricules de vers de terre et le sol non ingéré par les vers de terre. L'objectif était de pouvoir préciser la manière dont les vers de terre affectent la dispersion des nématodes en analysant les nématodes que pourraient contenir les turricules fraîchement déposés par les vers de terre.

2 Matériels et méthodes

2.1 Prélèvement et préparation du sol

Le sol pour l'expérimentation a été prélevé sur les 10 premiers cm de la station expérimentale du Laboratoire des RadioIsotopes d'Antananarivo (LRI) (18°53'57''S ; 47°33'01''E, altitude 1292 m asl) en Mars 2021. Il s'agit d'un Ferralsol sous une végétation herbacée dominée par l'espèce *Desmodium uncinatum* (Fabaceae). Le pH du sol est acide (pH_{eau}=4,7). La teneur en C total est relativement modérée avec 45,96 g kg⁻¹ et les teneurs en N total et en P Olsen sont faibles avec respectivement 5,20 g kg⁻¹ et 6,51 mg kg⁻¹. La texture du sol est dominée par des fines fractions (67% d'argile + limon).

Le sol a été tamisé à 5 mm pour éliminer les débris végétaux et les grosses mottes de terre. Une partie du sol a été traitée pour éliminer les nématodes. La méthode de défaunation choisie dans cette étude consistait à humidifier le sol jusqu'à 80% de sa capacité au champ puis, le sol a été mis dans une étuve à 65°C pendant 48 heures. Cette procédure a été répétée 2 fois séparée de 24 heures. L'absence de nématodes a été vérifiée après des extractions suivant la méthode modifiée de Baermann (Southey, 1986). Le sol défauné a été gardé dans un bac stérilisé et bien refermé.

2.2 Caractérisation des nématodes

L'abondance et la composition taxonomique des nématodes natifs du sol ont été déterminées. Les nématodes ont été extraits avec environ 150 g de sol non défauné suivant la méthode modifiée de Baermann (Southey, 1986) (Photo 7). Les nématodes ont été ensuite conservés

dans une solution de formaldéhyde à 4%. Au microscope, 100 individus choisis au hasard ont été identifiés au niveau du genre ou de la famille. Les individus identifiés ont été assignés aux 5 groupes trophiques : i) bactérivores, ii) fongivores, iii) herbivores, (iv) omnivores, et v) prédateurs (Yeates et al., 1993). L'abondance totale des nématodes était de 21 244 individus par kg sol sec. Les bactérivores étaient les plus abondants avec 45% des nématodes totaux. L'abondance relative des herbivores et des omni-prédateurs était respectivement de 29% et 16% et les fongivores étaient les moins abondants avec seulement 10% du total des nématodes.

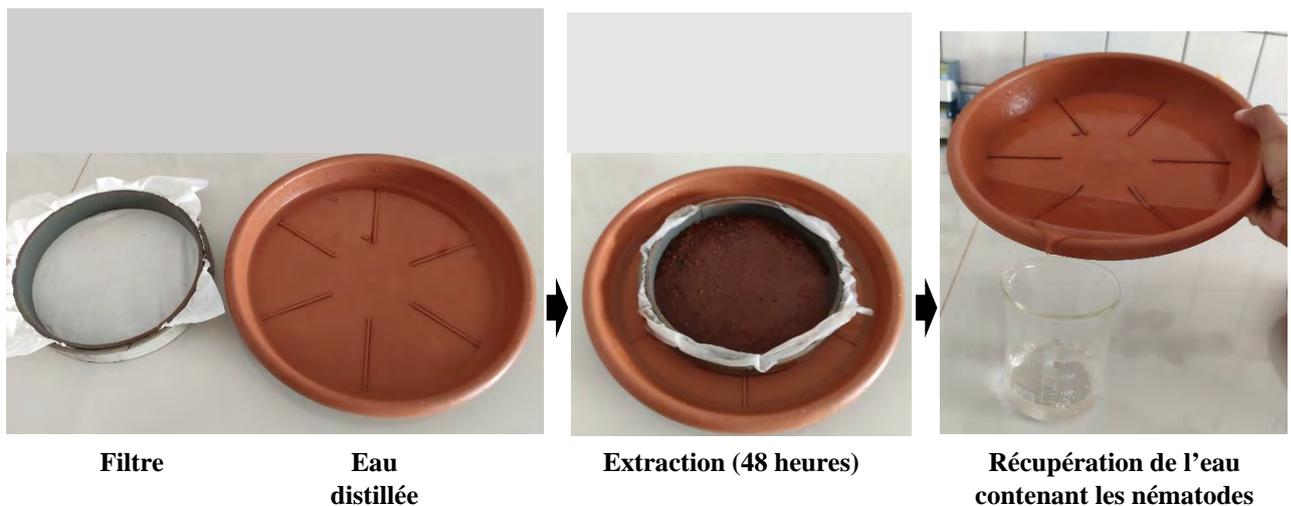


Photo 7 Extraction des nématodes suivant la méthode modifiée de Baermann

2.3 Vers de terre

L'espèce de vers de terre *P. corethrurus* (Rhinodrilidae), connue à Madagascar sous l'appellation de "Kanka-mena", a été utilisée dans cette étude. Cette espèce est couramment rencontrée dans les sols malgaches. Les vers de terre ont été collectés dans la région Itasy, près de la localité d'Imerintsiatosika sur les bas-fonds de vallées (19°05'40''S ; 47°25'65''E, altitude 1482 m asl). Les vers collectés ont été gardés dans un bac rempli de sol humide. Une fois au laboratoire, le bac contenant les vers de terre a été placé dans la salle d'incubation, à l'obscurité et à température ambiante. L'humidité du sol a été contrôlée régulièrement puisque c'est un facteur important qui influence significativement la survie des vers de terre.

2.4 Comparaison des communautés de nématodes dans les turricules à ceux du sol non ingéré par les vers de terre

2.4.1 Mise en place de l'expérimentation

L'expérience a été menée en conditions contrôlées dans la salle d'incubation du LRI sur une période de 3 jours. Dans 4 bassines de 5 litres de contenance, un équivalent de 1 kg de sol sec a été mis. Le sol a été humidifié jusqu'à 50% de sa capacité de rétention. Puis, 30 individus adultes de vers de terre ont été ajoutés dans chaque bassine. Le but était d'avoir le maximum de turricules sur une courte durée. Avant l'inoculation, ces vers ont été placés sur du papier absorbant imbibé d'eau pendant environ une demi-journée pour qu'ils vidant le contenu de leur intestin. Finalement, les bassines ont été recouvertes avec du papier aluminium. Les traitements témoins ont été représentés par 4 bassines contenant du sol sans inoculation de vers de terre.

2.4.2 Collecte de turricules de vers de terre

Les turricules de vers de terre ont été collectées manuellement à l'aide d'une spatule et d'une pince 2 fois par jour, c'est-à-dire le matin entre 8 heures et 9 heures et vers la fin de la journée entre 16 heures et 17 heures pendant 3 jours successifs. Les turricules collectées ont été mis dans 4 boîtes de pétri correspondant respectivement aux 4 bassines avec inoculation de vers. Les boîtes de pétri ont été gardées au réfrigérateur pour garder l'humidité et éviter le dessèchement des turricules.

2.4.3 Analyses des nématodes dans le sol et les turricules de vers de terre

Au bout de 3 jours d'expérimentation, environ 30 g de turricules frais par bassine ont été collectés. Les nématodes des turricules et du sol des traitements témoins ont été extraits. Le comptage des nématodes a été fait sous loupe binoculaire. Puis, les nématodes ont été fixés avec du formol et montés en lames minces. L'identification a été faite au microscope optique. Pour cela, 150 individus choisis au hasard ont été identifiés au niveau de la famille ou du genre. Les individus identifiés ont été assignés aux 5 groupes trophiques : i) bactérivores, ii) fongivores, iii) herbivores, v) omnivores, et vi) prédateurs.

2.5 Test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre

2.5.1 Mise en place des dispositifs expérimentaux

Cette étude a été conduite en microcosmes en conditions contrôlées dans la salle d'incubation du Laboratoire des RadioIsotopes. Les microcosmes étaient constitués de gouttières en PVC en forme de demi-cercle (10 cm de diamètre et 60 cm de longueur). Les 2 extrémités des gouttières étaient fermées par des barrières hermétiques en plastique transparentes. Le design

expérimental était identique que celui proposé par Caro et al. (2012 ; 2013) pour étudier les stratégies de dispersion des vers de terre (Figure 18A). Chaque microcosme était composé de 3 compartiments de 20 cm de longueur chacun : 1) le compartiment C1 ou zone d'inoculation de vers de terre, 2) le compartiment C2 ou zone intermédiaire, et 3) le compartiment C3 ou zone d'arrivée. Le compartiment C1 a été rempli de sol contenant des nématodes. Pour les compartiments C2 et C3, du sol dépourvu de nématodes a été utilisé afin de suivre la dispersion des nématodes provenant du compartiment C1 (Figure 18B). Le compartiment C2 représentait une zone tampon entre les compartiments C1 et C3. Le sol a été humidifié jusqu'à 50% de sa capacité au champ. Pour éviter la dispersion passive des nématodes par l'eau d'arrosage, l'humidification du sol a été faite dans une bassine avec de l'eau distillée avant de mettre le sol dans les gouttières. La densité apparente du sol dans chaque compartiment était égale à 1 g cm^{-3} .

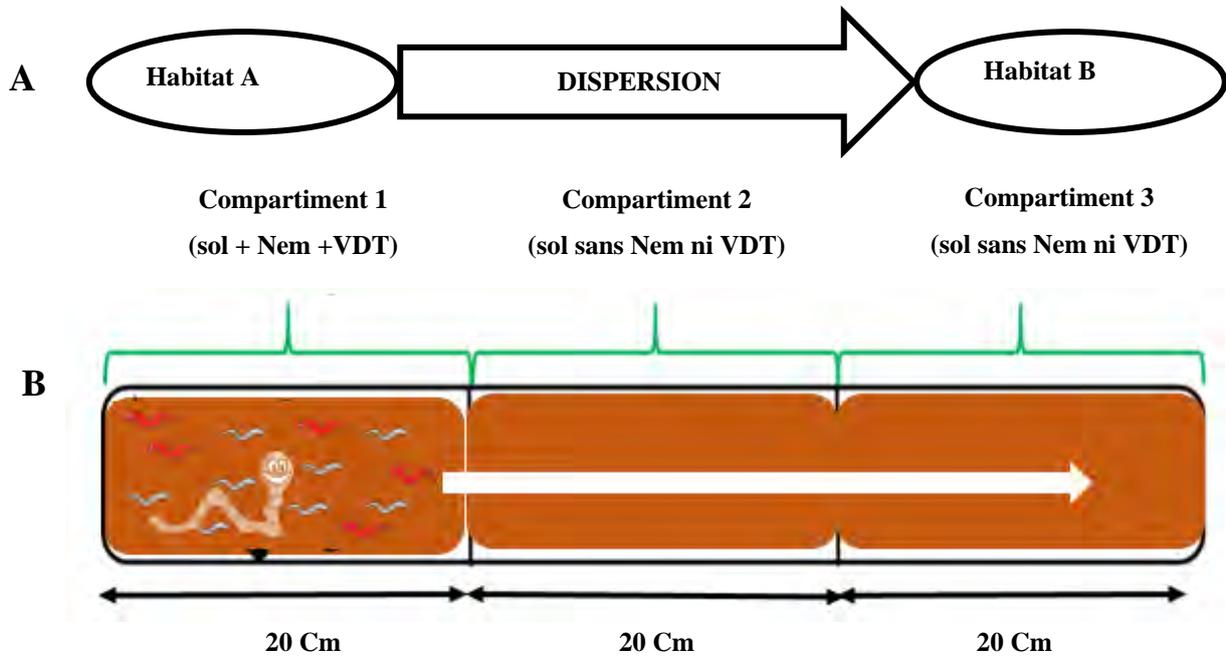


Figure 18 Définition de la dispersion selon Caro et al. (2012 ; 2013) (A) et représentation schématique du microcosme (B).

2.5.2 Facteurs étudiés

Six traitements croisant deux facteurs ont été testés : i) le nombre de vers de terre inoculés dans le compartiment C1 (0, 5, ou 10 vers de terre) et ii) la durée de la dispersion des vers de terre et des nématodes (4 semaines ou 8 semaines). **L'hypothèse est que le nombre de vers de terre et la durée de l'expérience vont augmenter la dispersion des nématodes du compartiment**

C1 vers le compartiment C3. Chaque traitement a été répété 4 fois. Ainsi, un total de 24 microcosmes a été mis en place dont 12 pour une durée de 4 semaines et 12 pour une durée de 8 semaines. Pour les traitements avec vers de terre, l'inoculation a été effectuée au temps $T=0$ de l'expérience dans le compartiment C1. Avant l'inoculation, les vers ont été placés sur du papier absorbant imbibé d'eau pendant environ 2 heures afin que leur intestin se vide. Les vers de terre ont ensuite été rincés avec de l'eau distillée.

2.5.3 *Suivi et analyses finales*

Après l'inoculation des vers de terre, chaque microcosme a été pesé et leur poids respectif a été noté. Puis, les microcosmes ont été recouverts avec du papier aluminium pour éviter la perte trop importante d'eau par évaporation et pour empêcher les vers de s'échapper. Enfin, ils ont été placés soigneusement dans la salle d'incubation (Photo 8). Le contrôle de leur poids a été fait une fois par semaine afin de corriger la teneur en eau en pulvérisant de l'eau distillée à la surface du sol tout le long des microcosmes.

Au terme de l'expérience, les sols des 3 compartiments de chaque microcosme ont été récupérés séparément dans des bassines. Les vers de terre ont été récupérés et comptés et les sols ont été bien mélangés puis un échantillon d'environ 150 g par bassine a été pris pour les analyses nématologiques. Au total, 72 échantillons de sol ont été analysés. Les analyses nématologiques comprenaient l'extraction, le comptage, et l'identification des nématodes.



Photo 8 Disposition des gouttières dans la salle d'incubation

2.6 **Analyses statistiques**

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R 4.0.5 (2021-03-31).

Pour l'expérience sur la comparaison des nématodes des turricules à ceux du sol non ingéré par les vers de terre, l'abondance totale et absolue des groupes trophiques de nématodes du sol non

ingéré par les vers de terre et ceux des turricules ont été exprimées en moyennes. Les moyennes ont été ensuite comparées entre elles à l'aide d'une analyse de variances à un facteur (ANOVA) au seuil α de 5 %. Puis, le test post ANOVA de Tukey HSD a été utilisé pour identifier les différents groupes de moyennes. La normalité des résidus du modèle de l'ANOVA a été vérifiée avec le test de Shapiro-Wilk.

Concernant l'expérience sur le test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre, l'abondance totale et absolue des groupes trophiques de nématodes du sol par compartiment et par densité des vers de terre ont été exprimées en moyennes. Comme précédemment, l'ANOVA à un facteur a été utilisée pour la comparaison des moyennes entre elles au seuil α de 5 %. La normalité des résidus du modèle de l'ANOVA a été vérifiée avec le test de Shapiro-Wilk et les différents groupes de moyennes ont été identifiés via le test de Tukey HSD. L'ANOVA à un facteur a été également utilisé pour évaluer l'évolution de l'abondance totale des nématodes par compartiment après 4 et 8 semaines d'expérience par rapport à l'abondance totale initiale au temps $T = 0$. Les effets du compartiment, du nombre des vers de terre, et de la durée de l'expérience sur les nématodes totaux et l'abondance absolue des différents groupes trophiques ont été déterminés en réalisant une ANOVA à 3 facteurs. Le test « multipatt » a été réalisé en utilisant le package « indicespecies » pour identifier les taxons de nématodes significativement associés aux 3 compartiments C1, C2, et C3 (p -value < 0,05).

3 Résultats

3.1 Comparaison des communautés de nématodes dans les turricules à ceux du sol non ingéré par les vers de terre

La densité totale des nématodes était 2,3 fois plus élevée dans les turricules que dans le sol non ingéré par les vers de terre (Tableau 14). Les groupes trophiques bactérivores, fongivores, et herbivores étaient significativement plus élevés dans les turricules ($p < 0,05$) que dans le sol des traitements témoins. L'abondance absolue des omni-prédateurs dans les turricules et le sol non ingéré n'était pas statistiquement différente ($p > 0,05$) même s'ils ont été plus abondants dans les turricules que dans le sol. Concernant la composition taxonomique des nématodes, trois taxons ont été extraits du sol mais absents dans le sol (*Acrobeles*, *Dolichodoridae*, *Qudsianematidae*) si bien que deux autres taxons ont été extraits des turricules mais absents dans le sol (*Rhabditidae* et *Anguinidae*) (Tableau 15).

Tableau 14 Comparaison de la moyenne de l'abondance absolue des nématodes totaux et des groupes trophiques dans les turricules de vers de terre et du sol non ingéré

	Turricules		Sol non ingéré		p-value
Bactérivores	2553	a	686	b	0,009**
Fongivores	868	a	373	b	0,049*
Herbivores	1560	a	880	b	0,014*
Omni-prédateurs	535	a	330	a	0,283 ns
Densité totale	5026	a	2192	b	0,015*

ns : non significatif au seuil de 5%. *p < 0,05 ; **p < 0,01 ; ***p < 0,001

Tableau 15 Composition taxonomique des nématodes de turricules et du sol. Les signes « × » et « - » indiquent respectivement la présence ou l'absence d'un taxon dans les turricules ou dans le sol.

	Taxons	Turricules	Sol non ingéré
Bactérivores	<i>Acrobeloides</i>	×	×
	<i>Acrobeles</i>	-	×
	Cephalobidae gen. 3	×	×
	Rhabditidae	×	-
	<i>Wilsonema</i>	×	×
	<i>Prismatolaimus</i>	×	×
Fongivores	<i>Aphelenchoides</i>	×	×
Phytoparasites	Pratylenchidae	×	×
	Dolichodoridae	-	×
	Anguinidae	×	-
Phytophages	Tylenchidae	×	×
Omni-prédateurs	Qudsianematidae	-	×
	Aporcelamidae	×	×
	Dorylaimidae	×	×

3.2 Test de dispersion horizontale des nématodes par les vers de terre

3.2.1 Taux de survie des vers de terre

A la fin de l'expérimentation, la densité totale des vers de terre a diminué en moyenne de 5%. Pour les traitements avec 5 vers de terre, le taux de survie est de 120% après 4 semaines et de 90% après 8 semaines. Cet effet de la durée de l'expérience sur le taux de survie des vers de terre dans les microcosmes inoculés avec 5 vers n'a pas été statistiquement significatif ($p=0,0591$) (Figure 19A). Par contre, pour les traitements avec 10 vers de terre, le taux de survie des vers a diminué significativement avec l'augmentation de la durée de l'expérience ($p=0,0498$) de 95% après 4 semaines à 85% après 8 semaines (Figure 19B).

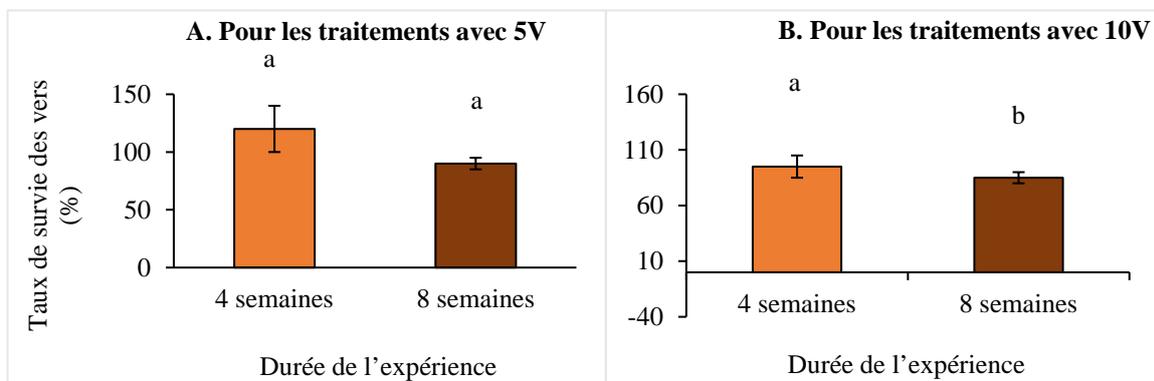


Figure 19 Taux de survie des vers de terre pour les traitements avec 5 vers de terre (5V) (A) et avec 10 vers de terre (10V) (B) après 4 et 8 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards ($n=4$). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.2.2 Abondance totale des nématodes par compartiment en fonction du nombre de vers de terre

Après 4 semaines d'expérimentation, la présence des vers de terre n'a eu aucun impact significatif sur l'abondance totale des nématodes dans le compartiment C1 ($p=0,292$) (Figure 20A). Par contre, dans le compartiment C2, l'abondance totale des nématodes a été significativement différente en fonction du nombre de vers de terre ($p<0,01$). Les nématodes ont été plus abondants en présence de 10 vers de terre (19 571 ind kg^{-1} sol sec) et moins abondants dans les microcosmes non inoculés en vers (7 972 ind kg^{-1} sol sec) (Figure 20B). Dans le compartiment C3, aucun nématode n'a été observé dans les microcosmes sans inoculation de vers de terre. Par contre, en présence de 5 et 10 vers de terre, 355 et 437 ind kg^{-1}

¹ sol sec respectivement ont été comptés mais ces 2 valeurs n'étaient pas significativement différentes entre elles (Figure 20C).

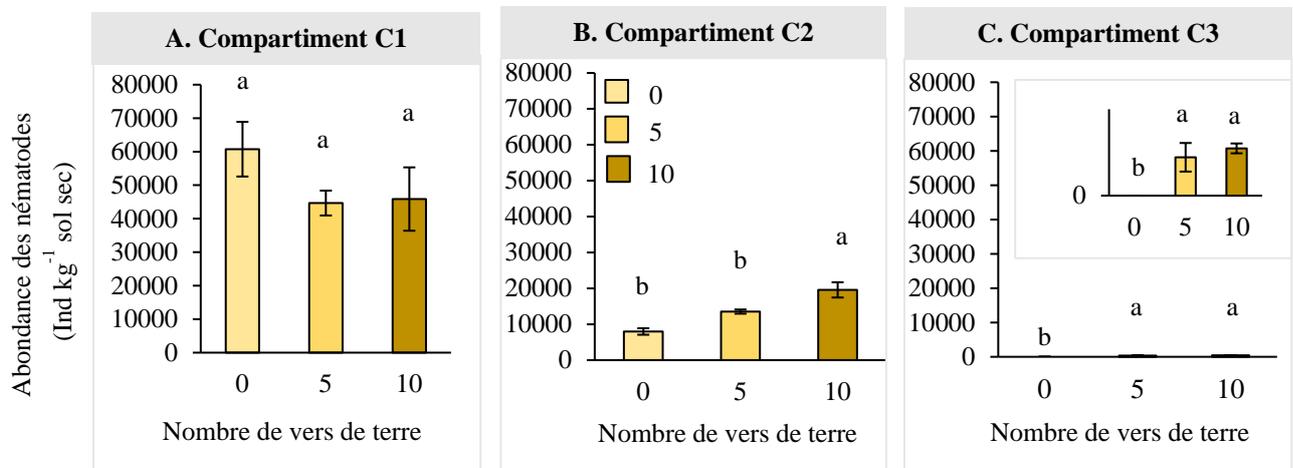


Figure 20 Abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C2 (C) en fonction du nombre des vers de terre après 4 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

Après 8 semaines d'expérimentation, la présence des vers de terre a diminué significativement l'abondance totale des nématodes dans le compartiment C1 ($p=0,001$) (Figure 21A). En absence de vers de terre, les nématodes étaient significativement plus abondants ($63\ 861\ \text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$) et les plus faibles valeurs (sans différence significative entre elles) ont été obtenues en présence de vers de terre ($27\ 091\ \text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$ pour 5V et $35\ 029\ \text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$ pour 10V). Par contre, dans le compartiment C2, les vers de terre ont augmenté significativement l'abondance des nématodes ($p<0,01$) puisqu'en leur absence, l'abondance des nématodes était significativement faible ($3\ 265\ \text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$) alors que la valeur la plus élevée a été obtenue en présence de 10 vers de terre ($8\ 859\ \text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$) (Figure 21B). Dans le compartiment C3, aucun nématode n'a été retrouvé en absence de vers de terre alors qu'en présence de 5 et 10 vers, 441 et 566 $\text{ind kg}^{-1}\ \text{sol sec}$ ont été comptés, respectivement (Figure 21C).

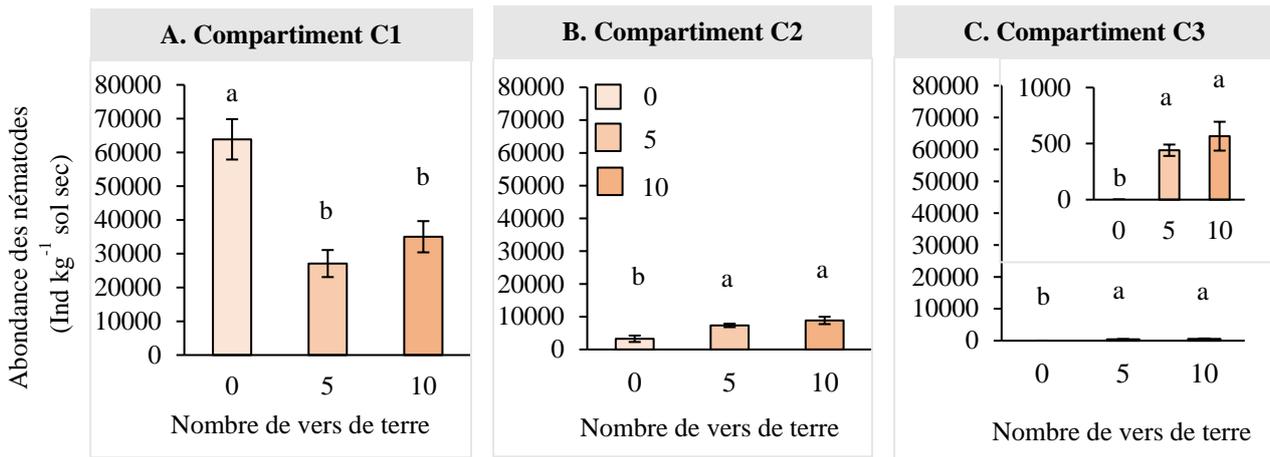


Figure 21 Abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C2 (C) en fonction du nombre des vers de terre après 8 semaines d'expérience. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4). Les différentes lettres indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3.2.3 Abondance totale des nématodes par compartiment au cours de l'expérience

Pour le compartiment C1 des microcosmes non inoculés en vers de terre, l'abondance des nématodes a augmenté significativement avec l'augmentation de la durée de l'expérience ($p < 0,001$) (Figure 22A). Dans les microcosmes inoculés en 5 et 10 vers de terre, l'abondance des nématodes a augmenté significativement après 4 semaines puis une diminution non significative a été observée après 8 semaines ($p < 0,01$) (Figure 22A).

Dans le compartiment C2, l'abondance des nématodes a varié significativement avec le temps dans tous les traitements ($p < 0,001$). Ces variations d'abondance des nématodes ont suivi la même tendance dans les microcosmes sans inoculation de vers de terre et ceux inoculés en 5 et 10 vers. Au temps T=0, aucun nématode n'était présent dans ce compartiment C2. Après 4 semaines, l'abondance des nématodes était significativement élevée puis a diminué significativement au bout de 8 semaines (Figure 22B).

Dans le compartiment C3, aucun nématode n'a été retrouvé dans les microcosmes sans inoculation de vers de terre. Par contre, la présence des vers a favorisé la présence des nématodes dans ce compartiment C3 et l'abondance des nématodes a augmenté significativement avec l'augmentation de la durée de l'expérience ($p < 0,01$) (Figure 22C).

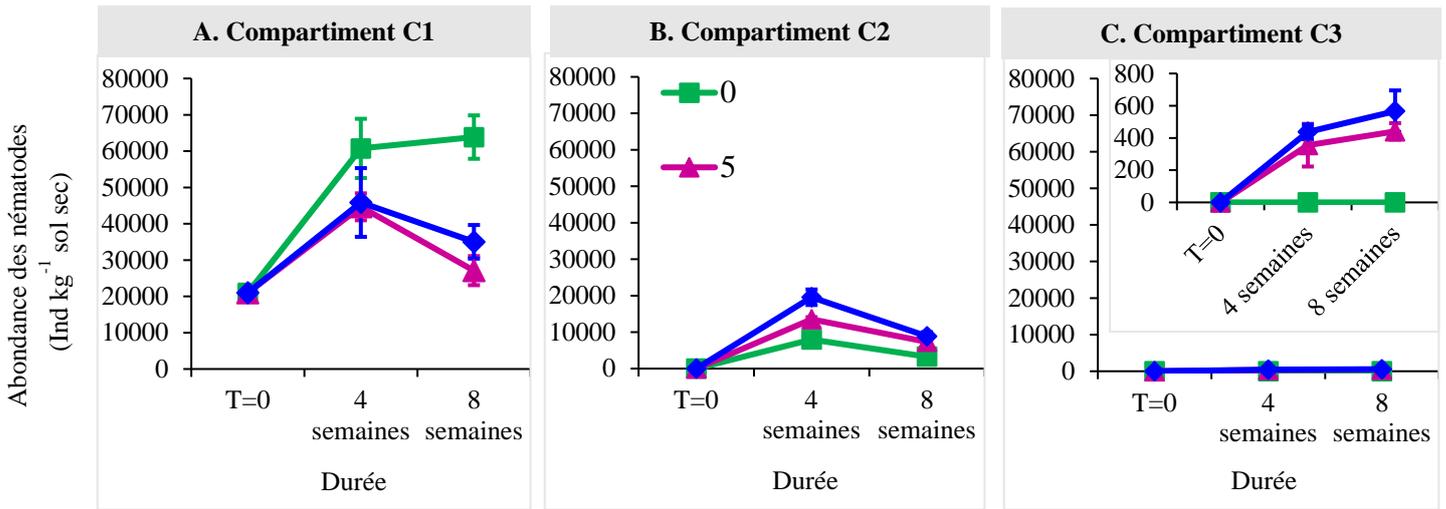


Figure 22 Evolution de l'abondance totale des nématodes dans les compartiments C1 (A), C2 (B), et C3 (C) en fonction de la durée de l'expérience selon le nombre des vers de terre. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards (n=4).

3.2.4 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes

Les analyses de variance ont montré que la présence des vers de terre a impacté significativement l'abondance absolue des fongivores ($p=0,002$) et des omni-prédateurs ($p<0,001$) (Tableau 14). L'abondance des fongivores était significativement plus élevée en absence des vers de terre (4 538 ind kg⁻¹ sol sec) et la valeur la plus faible a été obtenue en présence de 10 vers (1 927 ind kg⁻¹ sol sec) (Figure 23A). Pour les omni-prédateurs, ils étaient plus abondants avec les traitements sans inoculation de vers de terre (1 705 ind kg⁻¹ sol sec) et moins abondants en présence de 5 vers de terre (329 ind kg⁻¹ sol sec) (Figure 23B). La durée de l'expérience a impacté significativement l'abondance absolue des bactériovores, fongivores, et omni-prédateurs ($p=0,007$; $p<0,001$; et $p=0,014$ respectivement) (Tableau 16). L'abondance des bactériovores et fongivores était significativement plus élevée après 4 semaines (12 815 et 4 415 ind kg⁻¹ sol sec respectivement) qu'après 8 semaines (9 076 et 1 849 ind kg⁻¹ sol sec, respectivement) mais c'était l'inverse pour les omni-prédateurs (55 et 1 228 ind kg⁻¹ sol sec après 4 et 8 semaines respectivement) (Figure 23B). L'effet du compartiment était statistiquement significatif sur l'abondance absolue des bactériovores, fongivores, herbivores, et omni-prédateurs ($p<0,001$ pour chaque groupe trophique) (Tableau 16). Chacun de ces groupes trophiques était significativement plus abondant dans le compartiment C1 et moins abondant dans le compartiment C3 (Figure 24).

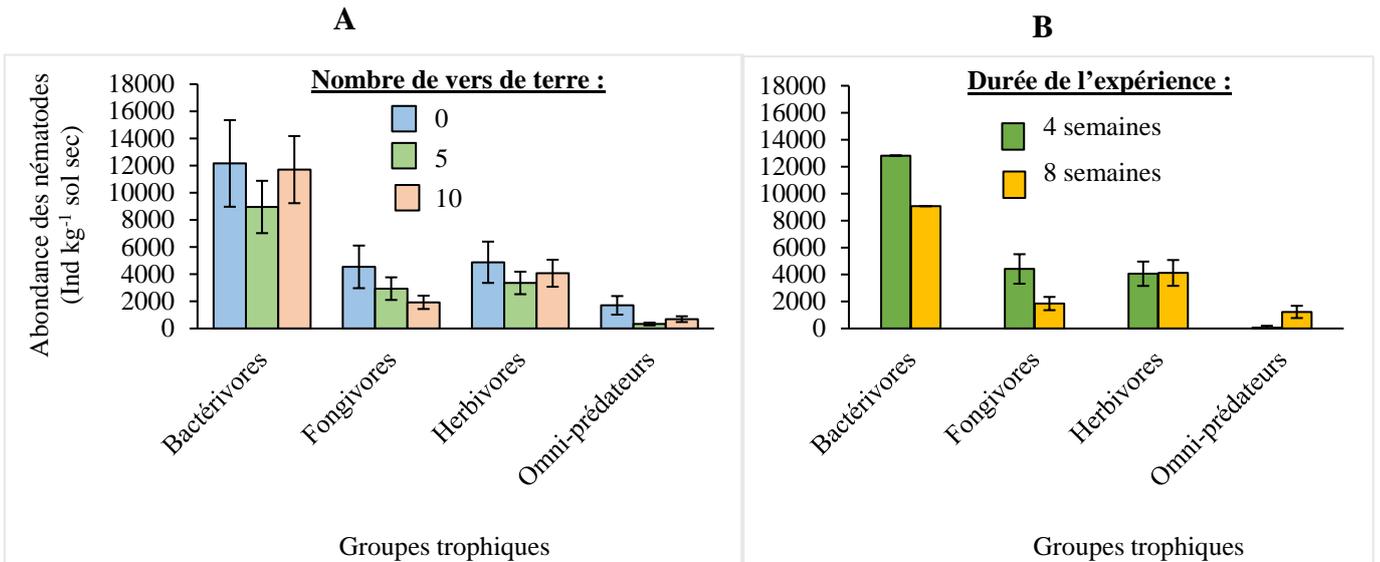


Figure 23 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes en fonction du nombre de vers de terre (A) et de la durée de l'expérience (B). Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards.

De plus, l'abondance des bactérivores, fongivores, et des herbivores a été impacté significativement par l'interaction des deux facteurs "vers de terre × compartiment" ($p=0,001$; $p<0,01$; et $p=0,012$ respectivement) (Tableau 16). L'abondance des fongivores a été aussi impacté significativement par l'interaction des facteurs "durée de l'expérience × compartiment" ($p<0,001$) (Tableau 16). L'abondance des omni-prédateurs quant à celle-ci a été impactée significativement par l'interaction des deux facteurs "vers de terre × durée de l'expérience" ($p=0,03$), "vers de terre × compartiment" ($p<0,001$), "durée de l'expérience × compartiment" ($p<0,001$), ainsi qu'à l'interaction des trois facteurs "vers de terre × durée de l'expérience × compartiment" ($p=0,002$) (Tableau 16).

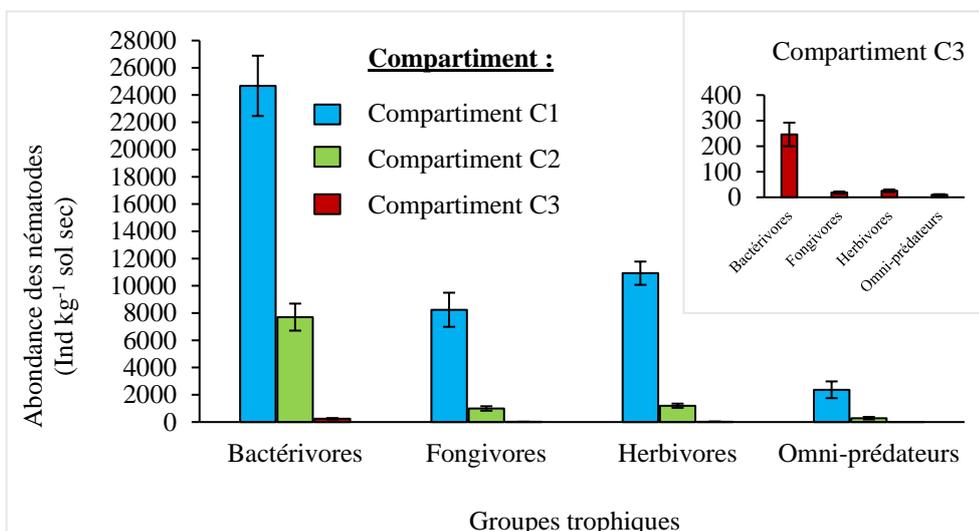


Figure 24 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes par compartiment.

Tableau 16 P-values de l'ANOVA montrant les effets du compartiment, de la durée de l'expérience, du nombre de vers de terre, et de l'interaction de ces 3 facteurs sur l'abondance totale et l'abondance absolue des groupes trophiques de nématodes. Les p-values en gras sont significatifs au seuil de 5%.

Facteurs	Abondance				Omni- prédateurs
	totale	Bactérovores	Fongivores	Herbivores	
Main effects					
Vers de terre (V)	0,005	0,110	0,002	0,146	< 0,001
Durée (D)	0,004	0,007	< 0,001	0,805	0,014
Compartiment (C)	< 0,001				
Interactions					
V : D	0,187	0,066	0,164	0,875	0,003
V : C	< 0,001	0,001	< 0,001	0,012	< 0,001
D : C	0,097	0,111	< 0,001	0,952	< 0,001
V : D : C	0,297	0,106	0,149	0,981	0,002

Dans le compartiment C3 de tous les microcosmes inoculés en vers de terre, les bactérovores étaient les plus abondants (Figure 25A, 25B). Leur abondance a augmenté avec l'augmentation du nombre de vers de terre mais les différences ne sont pas statistiquement significatives ($p=0,638$ et $p=0,344$ pour les traitements de 4 et 8 semaines respectivement). Ils étaient principalement représentés par les groupes Cephalobidae et Rhabditidae pour les traitements de 4 semaines (Figure 26A) et par le seul groupe Cephalobidae pour les traitements de 8 semaines (Figure 26B).

L'abondance des fongivores a également augmenté avec l'augmentation du nombre de vers de terre. Après 4 semaines, le nombre de vers de terre a impacté significativement leur abondance ($p<0,01$) tandis qu'après 8 semaines, la différence d'abondance des fongivores entre les traitements avec 5 et 10 vers n'a pas été statistiquement significative ($p=0,434$) (Figure 25A, 25B). Pour tous les traitements testés, ces fongivores étaient majoritairement des *Aphelenchoides* (Figure 26A, 26B).

Pour les herbivores, leur abondance a diminué avec l'augmentation du nombre de vers de terre à la fois après 4 et 8 semaines mais les différences ne sont pas statistiquement significatives ($p=0,531$ et $p=0,683$ pour les traitements de 4 et 8 semaines respectivement) (Figure 25A, 25B). Parmi les taxons herbivores identifiés, les individus du groupe Tylenchidae qui sont des nématodes non nuisibles pour la culture étaient les plus abondants quel que soit le traitement (Figure 26A, 26B).

Concernant les omni-prédateurs, leur abondance a augmenté avec l'augmentation du nombre de vers de terre après 4 semaines (Figure 25A). Par contre, après 8 semaines, leur abondance a diminué quand le nombre de vers de terre a doublé (Figure 25B). Néanmoins, dans les 2 cas, l'effet de la variation du nombre de vers de terre sur l'abondance des omni-prédateurs n'a pas été statistiquement significatif ($p=0,268$ pour les traitements de 4 semaines et $p=0,0903$ pour les traitements de 8 semaines). Pour les traitements de 4 semaines, Dorylaimidae était le taxon dominant que ce soit en présence de 5 ou de 10 vers de terre si bien qu'aucun taxon omni-prédateur n'était significativement plus abondant pour les traitements de 8 semaines (Figure 26A, 26B).

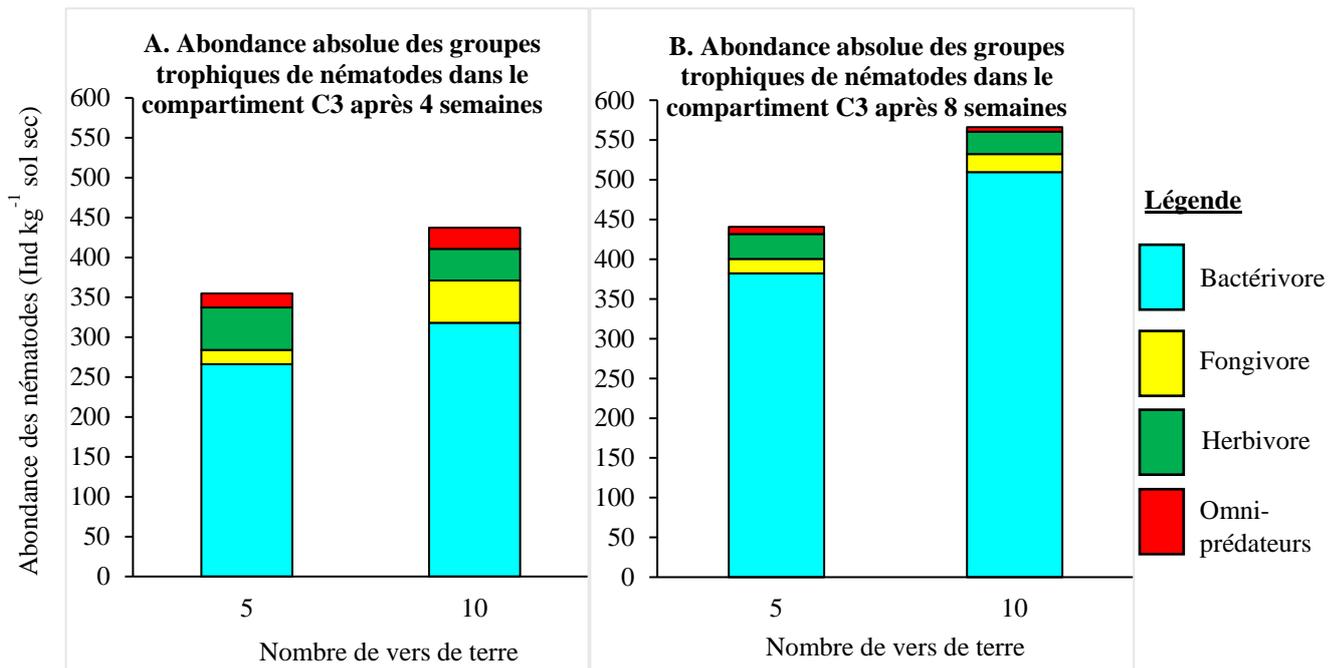


Figure 25 Abondance absolue des groupes trophiques de nématodes dans le compartiment C3 suivant le nombre des vers de terre après 4 (A) et 8 semaines (B) d'expérience.

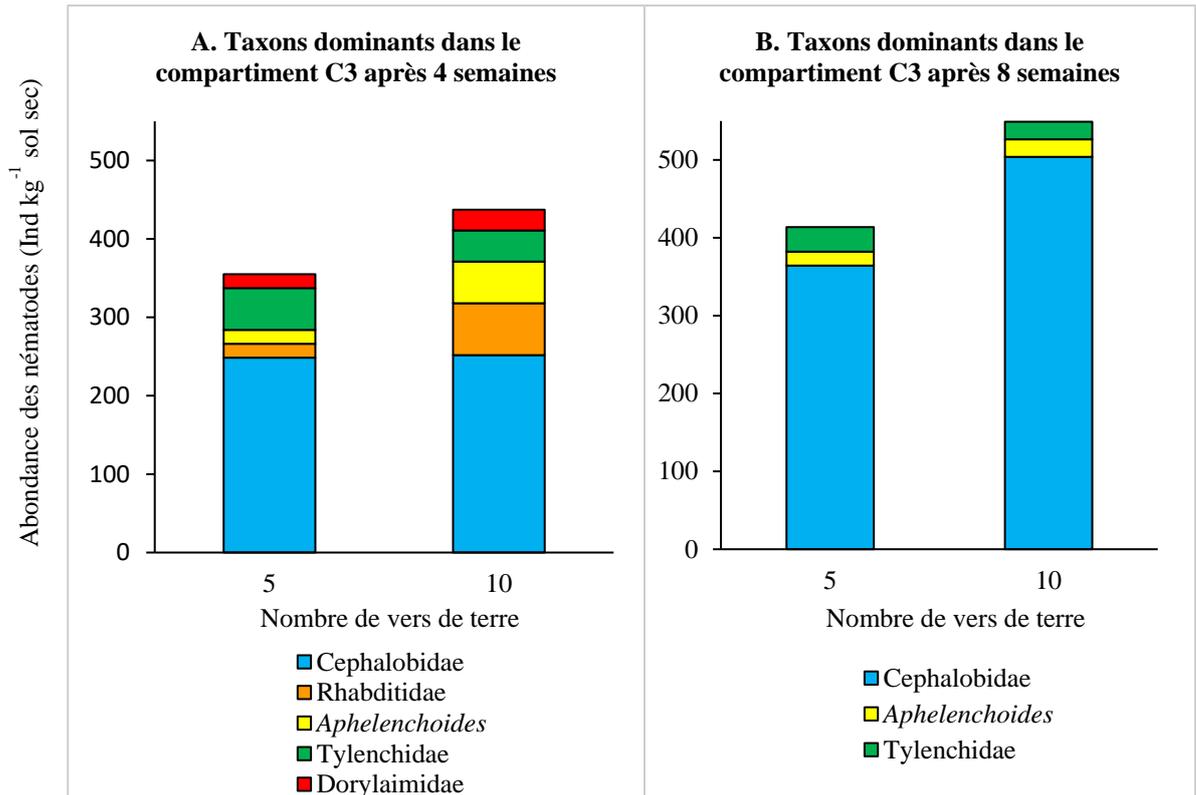


Figure 26 Abondance absolue des taxons de nématodes dominants dans le compartiment C3 suivant le nombre de vers de terre après 4 (A) et 8 semaines (B) d'expérience.

3.2.5 Taxons de nématodes liés à chaque compartiment

Dans cette étude, 22 taxons de nématodes ont été identifiés. Les taxons prédominants ont été : Cephalobidae du groupe des bactérivores, Aphelenchoididae du groupe des fongivores, et Tylenchidae du groupe des herbivores. Parmi ces 22 taxons, 6 ont été significativement associés au compartiment C1 : Pristomatolaimidae, *Pratylenchus*, *Dolichodoros* sp. ($p=0,001$ respectivement), Mononchidae ($p=0,03$), Actinolaimidae ($p=0,001$), et Aphelenchidae ($p=0,028$). Un seul taxon, *Diploscapter* sp., a été identifié comme indicateur du compartiment C2 ($p=0,028$). Aucun nématode n'a été significativement associé au compartiment C3 ($p>0,05$) (Tableau 17).

Tableau 17 Liste des taxons significativement associés à chaque compartiment

Compartiments	Taxons	R ²	P-values
Compartiment C1	<i>Prismatolaimus</i>	0,94	0,001 ***
	Pratylenchidae	0,76	0,001 ***
	<i>Dolichodorus</i> sp.	0,74	0,001 ***
	Mononchidae	0,72	0,003 **
	Actinolaimidae	0,70	0,001 ***
	<i>Aphelenchoides</i>	0,41	0,028 *
Compartiment C2	<i>Diploscapter</i>	0,36	0,028 *
Compartiment C3	-	-	-

4 Discussion

4.1 Effets des vers de terre

4.1.1 Effets sur la dispersion des nématodes

Pour chacune des gouttières inoculées en vers de terre, des nématodes ont été retrouvés dans les compartiments C2 et C3 qui étaient remplis avec du sol défauné. *P. corethrurus* est une espèce de vers de terre endogée qui se déplace dans le sol en creusant des galeries horizontales à subhorizontales. Le déplacement des vers de terre tout le long des gouttières a favorisé la dispersion des nématodes. Shapiro et al. (1993) ont également suggéré que les espèces de vers de terre qui produisent des galeries orientées horizontalement favorisent la dispersion horizontale des nématodes. Cette utilisation d'autres organismes pour se déplacer, principalement sur de longues distances, est fréquente chez les nématodes. Outre les vers de terre, d'autres organismes comme les coléoptères (Lacey et al., 1995), les fourmis (Baur et al., 1998), et les cloportes (Eng et al., 2005) sont aussi des agents de leur dispersion. Les avantages dont ils bénéficient de cette dispersion incluent la colonisation d'habitats plus appropriés, l'exploitation de nouvelles ressources, et la diminution des risques de prédation.

La dispersion des nématodes par les vers de terre peut être expliquée par trois mécanismes :

- D'abord, les galeries des vers de terre pourraient servir de voies de circulation pour les nématodes. Néanmoins, cela requiert une humidité du sol assez proche de la capacité au champ. Dans cette étude, l'humidité du sol a été maintenue à 50% de sa capacité au champ ne

permettant donc pas aux nématodes de se disperser activement à travers les galeries des vers de terre. Pourtant, dans le compartiment C2 des gouttières non inoculées en vers de terre, des nématodes ont été également extraits. Ces nématodes proviennent du sol de la zone de contact entre les compartiments C1 et C2 puisque dans le compartiment C3 de ces mêmes gouttières, aucun nématode n'a été retrouvé.

- Deuxièmement, les nématodes pourraient être aussi dispersés via les déjections que les vers de terre déposent dans ou à la surface du sol. Ce n'est pourtant possible que lorsque les nématodes, les œufs ou les kystes ingérés survivent après le transit dans l'intestin des vers de terre et sont par la suite déféqués. Certains auteurs ont rapporté la présence des nématodes vivants dans le tube digestif (Phillips, non publié in Pearce & Phillips, 1980), et dans les déjections des vers de terre (Kokhia et al, 2015; Shapiro et al., 1993). Dans notre étude, les nématodes du contenu de l'intestin de *P. corethrurus* n'ont pas été extraits. Par contre, nous avons analysé les nématodes des turricules fraîchement déposés par les vers de terre qui sont probablement très proches de ceux de l'intestin en termes d'abondance et de diversité. Les résultats ont révélé que la densité totale des nématodes des turricules était 2,3 fois plus élevée que celle du sol non ingéré. Chaque groupe trophique de nématodes était beaucoup plus abondant dans les turricules que dans le sol. Par ailleurs, des nématodes ont été extraits des turricules mais absents dans le sol non ingéré. Ces résultats confirment la possibilité de dispersion des nématodes via les déjections des vers de terre qu'ils déposent dans différents endroits au cours de leur déplacement.

- Troisièmement, un transport phorétique a été également rapporté. Pour celui-ci, soit les nématodes se fixent directement sur la cuticule des vers de terre, soit ils sont transportés dans des particules de sol adhérentes au corps des vers. Dans la littérature, ce dernier scénario est reconnu comme le plus probable (MacMillan et al. 2009; Shapiro et al. 1995; 1993).

4.1.2 Effets densité – dépendants

Nous avons inoculé les vers de terre à des densités de 5 et 10 individus par gouttière correspondant respectivement à 53 et 106 individus m². Les résultats obtenus ont montré que l'abondance des nématodes dispersés a augmenté avec l'augmentation de la densité des vers de terre. Ces résultats suggèrent des effets densité – dépendants des vers de terre sur la dispersion des nématodes.

Les vers de terre sont connus pour avoir des effets positifs de la densité intra-spécifique sur leur propre mécanisme de dispersion (Caro et al., 2013; Mathieu et al., 2010). Comme chez la

plupart des autres animaux, l'augmentation de la compétition intra-spécifique liée à l'épuisement des ressources en est l'une des principales causes (Murray, 1967; Waser, 1985). Plusieurs études ont rapporté les impacts négatifs de fortes densités intra-spécifiques des vers de terre sur leur taux de croissance et leur maturation (Eriksen-Hamel & Whalen, 2007; Uvarov, 2009). D'autres études ont avancé ces effets densité-dépendants pour expliquer la migration massive de certaines espèces (Reddy, 1980).

Dans les agrosystèmes pluviaux des Hautes Terres de Madagascar, la densité moyenne de *P. corethrurus* est de 32 individus m⁻², plus exactement dans une rotation annuelle de riz – soja (Rabary, 2011), ou dans une monoculture de riz et d'une rotation de riz – (maïs + dolique) sur 4 années successives (Ratsiatosika et al., 2021a). Les densités que nous avons apportées dans cette étude ont été approximativement 2 fois et 3 fois plus élevées par rapport à celle-ci mais sont courantes sous certaines couvertures végétales (Rakotomanga et al., 2016). Au cours de cette expérience, au maximum 196 g et 392 g de sol ont été consommés par 10 vers de terre pendant respectivement 4 et 8 semaines (sachant qu'un ver adulte consomme environ une quantité de sol 1 fois son propre poids). Ces quantités ont été respectivement 4 fois et 2 fois moins que la quantité de sol par compartiment. Ceci permet de dire que l'effet positif de l'augmentation de la densité des vers de terre sur la dispersion des nématodes dans cette étude ne peut pas être attribuée à la compétition intra-spécifique des vers de terre pour l'accès à des ressources alimentaires. Une amélioration de la dispersion des vers de terre grâce aux activités des congénères (par exemple via la réutilisation de leurs galeries) a été reportée (Caro et al., 2012). Pourtant, Capowiez & Belzunces (2001) suggéraient que cela concernerait les vers anéciques mais pas les endogés. Nous supposons que ce mécanisme varie d'une espèce à une autre puisque l'espèce endogée étudiée par ces auteurs a été *Allolobophora nocturna* alors que dans notre étude, c'est *P. corethrurus* qui a été utilisée.

4.2 Effets de la durée de l'expérience sur la capacité des vers de terre à disperser les nématodes

L'abondance totale des nématodes par compartiment au cours de l'expérience a varié considérablement. En absence de vers de terre, l'abondance totale des nématodes dans le compartiment C1 a augmenté de 145% après 4 semaines et de 152% après 8 semaines. Ces augmentations sont liées à la reproduction des nématodes qui étaient originellement composés à 45% par des bactérivores. Les nématodes bactérivores sont connus par leur capacité de reproduction élevée en produisant de nombreux petits œufs. La présence de vers de terre a diminué l'abondance totale des nématodes. Cette diminution a été beaucoup plus importante

après 8 semaines qu'après 4 semaines. Pareillement, dans le compartiment C2, les nématodes extraits en présence de vers de terre après 8 semaines ont été beaucoup moins nombreux qu'après 4 semaines. Dans la littérature, la diminution de la densité des nématodes en présence des vers de terre a été reportée à plusieurs reprises (Curry & Schmidt, 2007; Dash et al., 1980; Domínguez et al., 2003; Hyvönen et al., 1994) mais cela dépend d'un grand nombre de facteurs dont la catégorie écologique ou la densité des vers de terre. Dans cette étude, la durée d'interaction entre ces 2 groupes d'organismes est ressortie. Parallèlement, nous avons observé que dans le compartiment C3 initialement dépourvu de nématodes, l'abondance totale des nématodes a augmenté avec la durée de l'expérience. Ceci indique que plus ces 2 groupes d'organismes cohabitent dans le sol, plus la dispersion spatiale des nématodes augmente. Cela pourrait expliquer aussi la diminution de la densité des nématodes dans les compartiments C1 et C2 en présence des vers de terre puisque certains ont pu être transportés vers le compartiment C3 mais cette expérimentation n'a pas permis de connaître le nombre exact des nématodes transportés.

4.3 Structures trophiques des nématodes dispersés

Au temps $T=0$, les nématodes du compartiment C1 de toutes les gouttières étaient composés de 45% de bactérivores, 29% d'herbivores, 16% d'omni-prédateurs, et 10% de fongivores. Au terme de l'expérimentation, des nématodes appartenant à chacun de ces quatre groupes trophiques ont été retrouvés dans les compartiments C2 et C3 indiquant que la dispersion des nématodes par les vers de terre ne concerne pas un groupe trophique particulier mais affecte tous les groupes. Dans le compartiment C3, l'abondance absolue de chaque groupe trophique varie en fonction de la densité des vers de terre, de la durée de l'expérience, et de l'interaction entre ces deux facteurs. Les bactérivores étaient les plus abondants. Ils étaient les plus susceptibles d'être transportés par les vers de terre puisqu'ils représentaient presque la moitié des populations de départ. En concordance avec ces résultats, nous avons également observé que les nématodes bactérivores, plus particulièrement les individus du groupe Cephalobidae abondaient dans les turricules. Ceci renforce notre hypothèse sur la dispersion des nématodes via les déjections des vers de terre. De plus, le groupe Rhabditidae, un des taxons bactérivores extraits des turricules étaient absents dans le sol non ingéré par les vers de terre (Tableau X). Or, ce groupe était parmi les nématodes les plus abondants du compartiment C3 pour les traitements de 4 semaines, notamment en présence de 10 vers de terre (Figure 27A).

Également, l'abondance des nématodes bactérivores a augmenté avec la durée de l'expérience. Nous avons vu précédemment que la dispersion des nématodes par les vers de terre augmente

avec la durée de l'expérience. Des effets de la capacité de reproduction élevée de ces nématodes bactérivores ont probablement contribué aussi à l'obtention de ces résultats. De plus, il a été rapporté dans la littérature des effets positifs des vers de terre endogés en augmentant l'abondance des nématodes microbivores (bactérivores + fongivores) (Ilieva-Makulec & Makulec 2007; Villenave et al., 2010a). Ceci a été confirmé dans notre étude par l'augmentation de l'abondance des nématodes fongivores avec la densité des vers de terre. L'abondance des herbivores quant à elle, a diminué avec l'augmentation de la densité des vers de terre et de la durée de l'expérience. En présence de *P. corethrus*, une diminution de l'abondance des nématodes herbivores redoutables pour la culture, *Pratylenchus zae* et *Heterodera sacchari*, a été rapportée dans la littérature (Blouin et al., 2005; Boyer et al., 2013). Dans notre étude, l'absence de plantes pourrait être aussi à l'origine de cette diminution de l'abondance des nématodes herbivores. Finalement, les omni-prédateurs ont été les moins abondants. Ils étaient les moins abondants dans les communautés de départ. Pareillement, ils étaient aussi les groupes les moins représentés dans les turricules des vers de terre. Ces nématodes sont particulièrement sensibles aux perturbations physiques ou chimiques du milieu (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001). Dans notre cas, il serait possible que les individus dispersés n'aient pas pu s'installer dans les compartiments C2 et C3 qui étaient remplis avec du sol assez perturbé à cause de la défaunation.

4.4 Dispersion spécifique des nématodes

Un total de 22 taxons de nématodes a été identifié dans cette étude. Les résultats ont montré que ces 22 taxons n'ont pas tous été dispersés par les vers de terre vers les compartiments C2 et C3. En effet, 6 taxons (*Prismatolaimus*, Pratylenchidae, *Dolichodoros* sp., Mononchidae, Actinolaimidae, et *Aphelenchoides*) n'ont pas été transportés spécifiquement par les vers de terre puisqu'ils n'ont pas été retrouvés ni dans le compartiment C2 ni dans le compartiment C3 malgré le fait que deux de ces taxons (*Prismatolaimus* et Pratylenchidae) étaient présents dans les turricules des vers de terre. En revanche, un taxon, *Diploscapter* sp., a disparu du compartiment C1 pour n'apparaître que dans le compartiment C2. Aucun nématode n'est significativement associé au C3, c'est-à-dire qu'aucun nématode n'a été transporté par les vers de terre vers le compartiment C3 tout en disparaissant du compartiment C1 ou C2. Autrement dit, tous les taxons de nématodes du compartiment C3 ont été retrouvés à la fois dans le compartiment C1 et C2. L'expérience complémentaire a révélé que les taxons de nématodes les plus abondants dans ce compartiment C3 ont été tous retrouvés dans les turricules des vers de terre. Les vers de terre ne semblent donc pas être en mesure de contribuer à l'extinction des

populations de nématodes mais peuvent favoriser la dispersion de ces organismes via leurs déjections, à l'exception peut-être des Diplogasteridae. Aucun individu de ce groupe n'a été extrait des turricules des vers de terre. Poinar (1978) a identifié que les nématodes de la famille Diplogasteridae ont été parmi ceux qui maintiennent le plus une relation phorétique avec les vers de terre (Poinar, 1978). Ainsi, la dispersion de *Diploscapter* sp. du compartiment C1 vers le compartiment C2 pourrait être liée au transport direct via la fixation de ces nématodes sur la cuticule des vers de terre, limitant leur développement dans le C1. L'absence de ce taxon dans le compartiment C3 pourrait s'expliquer par le fait que i) ces nématodes se sont installés dans le compartiment C2 lors du passage des vers de terre qui les ont transportés dans ce compartiment ou ii) ce sont les vers de terre eux-mêmes qui y sont restés. D'autres expériences basées sur l'inoculation de *Diploscapter* seraient nécessaires pour valider cette hypothèse.

5 Conclusion

Cette étude a mis en évidence la capacité des vers de terre à disperser les nématodes libres du sol sans nuire à l'extinction des populations dans leur habitat initial. Il s'agit principalement d'un mécanisme de dispersion via les déjections des vers de terre. L'augmentation de la densité des vers de terre ainsi que de la durée d'interaction entre ces 2 groupes d'organismes sont parmi les principaux facteurs qui maximisent l'abondance totale des nématodes dispersés. Ces résultats suggèrent les rôles que pourraient jouer les vers de terre dans la distribution spatiale des nématodes dans le sol. Dans les agrosystèmes pluviaux des Hautes terres de Madagascar où *P. corethrurus* existe naturellement à une densité moyenne de 32 ind. m⁻², ceci est particulièrement intéressant face aux perturbations du régime pluviométrique ne permettant pas la dispersion active continue des nématodes.

Nous avons également démontré que les 5 groupes trophiques de nématodes (bactérovores, fongivores, herbivores, omnivores, et prédateurs) sont tous susceptibles d'être dispersés par les vers de terre. Cependant, ce mécanisme varie d'un taxon à un autre. Chez les nématodes bénéfiques, une amélioration de leur dispersion permet d'étendre et d'optimiser à l'échelle de parcelle les fonctions qu'ils réalisent. Par contre, chez les nématodes herbivores nuisibles pour les cultures, la connaissance de leur mécanisme de dispersion est indispensable à la recherche des pratiques permettant de limiter leur prolifération. Des études similaires en présence de plantes pourraient être nécessaires pour imiter les conditions de terrain tout en tenant compte des propriétés physiques et chimiques du sol puisqu'il a été rapporté que la teneur en carbone

organique et le pH du sol sont les deux principaux facteurs abiotiques qui influencent significativement la distribution spatiale des nématodes dans les agrosystèmes (Liu et al., 2019).

Discussion générale et perspectives

1 Synthèses des principaux résultats

1.1 Effets des vers de terre sur les nématodes du sol

Dans le chapitre 2, l'augmentation de la densité des vers de terre a été identifiée comme étant un indicateur prédictif de l'augmentation de l'abondance des nématodes bactériovores (Table 7). Villenave et al. (2010a) avec un essai au champ réalisé à Madagascar ont également observé une augmentation de l'abondance des nématodes bactériovores liée à la présence des vers de terre. Par contre, notre essai en mésocosmes (chapitre 3) a montré une diminution significative de l'abondance des nématodes bactériovores en présence des vers de terre (Tableau 13). Ces résultats contradictoires pourraient être issus des différences liées aux conditions d'expérimentation au champ et au laboratoire. Selon Demetrio et al. (2019), les conditions limitées des expérimentations au laboratoire favorisent une augmentation des activités des vers de terre dans le sol. Ces activités excessives par rapport à celles en milieu naturel pourraient induire des effets négatifs des vers de terre sur les communautés de nématodes, principalement les bactériovores. Cette hypothèse n'est pourtant pas valable pour tous les taxons de nématodes bactériovores que nous avons identifiés à la fin de l'essai en mésocosmes puisque l'abondance de *Wilsonema*, Rhabditidae, et *Prismatolaimus* a tendance à être plus forte en présence des vers de terre qu'en leur absence (chapitre 3, Tableau 13). Cela suggère des effets des vers de terre dépendants des taxons de nématodes.

L'inoculation des vers de terre au champ dans cette thèse a été associée avec des apports de fertilisants organo-minéraux et l'inoculation de mycorhizes. Or l'essai en mésocosmes a montré un effet interactif significatif de la fertilisation et des vers de terre sur la densité totale des nématodes. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle la qualité de fertilisants apportés est un facteur significatif qui impacte les effets des vers de terre sur les nématodes. Thoden et al. (2011) ont rapporté que les fertilisants organiques à faible valeur du rapport C/N sont ceux qui impactent positivement les nématodes bactériovores en constituant une excellente ressource alimentaire pour les microorganismes. De ce fait, le développement des nématodes bactériovores augmente avec la prolifération de leurs proies.

Concernant les autres groupes trophiques, aucun effet significatif des vers de terre sur l'abondance des nématodes fongivores, des omni-prédateurs ou des phytoparasites n'a été découlé ni de l'étude au champ ni de celle en mésocosmes. Pourtant, le chapitre 3 a montré que les phytoparasites ont tendance à être moins abondants en présence des vers de terre. Lors de l'étude au champ, nous avons étudié les effets de plusieurs facteurs combinés (fertilisations

organiques, minéraux, et biologiques) sans tester les effets séparés des uns des autres et que cela a probablement masqué les effets des vers de terre.

1.2 Effets des vers de terre sur la croissance et la nutrition de la plante

Le design expérimental du chapitre 3 nous a permis d'évaluer les impacts des vers de terre sur la croissance et la nutrition minérale de la plante. Les résultats observés sont très variés suivant les paramètres étudiés : effets positifs faiblement significatifs sur la nutrition minérale en N, effets positifs non significatifs sur la production de biomasse, et effets négatifs significatifs sur la nutrition minérale en P. En confrontant ces résultats par rapport à ceux observés dans la littérature, nous avons pu identifier 4 principaux facteurs limitants :

- La faible densité de vers de terre inoculés (32 ind. m⁻²),
- Le faible apport organique (6 t MS ha⁻¹),
- La variété de riz utilisée (Chhomrong Dhan) qui pourrait être faiblement répondante aux effets des vers de terre,
- La possibilité d'existence de la toxicité aluminique.

1.3 Effets de la fertilisation sur les nématodes

1.3.1 Effets sur les nématodes libres

Les effets de la fertilisation sur les nématodes du sol varient suivant les échelles de l'expérimentation. L'étude au champ en situation paysanne (chapitre 2) a montré que la fertilisation n'a pas impacté significativement l'abondance totale des nématodes ni celle des bactérivores (Table 6). Au contraire, l'étude en mésocosmes en conditions climatiques réelles (chapitre 3) a montré que la densité totale des nématodes et l'abondance des bactérivores sont significativement plus élevées suite à la fertilisation organique du sol (Tableau 13). Il est important de préciser que l'essai en mésocosmes n'a duré que 8 semaines alors que l'essai au champ a été conduit sur 2 années successives et les analyses des communautés de nématodes ont été effectuées avec des échantillons de sol pris cinq mois après la fertilisation de la deuxième année. Nous supposons que les effets de la fertilisation sur les nématodes du sol, notamment les bactérivores, sont significativement élevés durant les premiers mois suivant les apports. Ceci semble évident puisque les nématodes des fertilisants organiques majoritairement représentés par des bactérivores vont booster les populations natives du sol. Ainsi, les résultats observés lors de ces deux études expérimentales au champ et en mésocosmes sont complémentaires. Ces résultats suggèrent que pour augmenter significativement la densité des nématodes bactérivores des Ferralsols malgaches sur le moyen ou le long terme, il faut une quantité de fertilisants

organiques supérieure à 6 t MS ha⁻¹. Cependant, malgré l'absence des effets statistiquement significatifs lors de l'étude au champ, une tendance d'augmentation d'abondance des nématodes bactérivores due aux effets d'apport du fumier de bovin à 6 t MS ha⁻¹ se perçoit.

L'étude au champ a montré que la fertilisation organique associée ou pas à la fertilisation minérale a augmenté significativement l'abondance des nématodes omni-prédateurs (cf chapitre 2, Figure 8D). Par contre, l'étude en mésocosmes n'a révélé aucun impact significatif de la fertilisation organique sur l'abondance des omnivores (aucun nématode prédateur n'a été identifié) (Tableau 13). Pour rappel, ces nématodes sont particulièrement sensibles au stress environnemental et aux perturbations du milieu (cf chapitre 1, Tableau 1). Or les Ferralsols, en raison de la dominance des nématodes cp-2 bactérivores et cp-2 fongivores tels qu'*Acrobeloides* et *Aphelenchoides* (cf chapitre 2 et chapitre 3), ont rempli les conditions d'être des habitats en stress et perturbés pour les organismes du sol. Les résultats de l'essai en mésocosmes indiquent que malgré les apports organiques, la durée de 8 semaines semble très courte pour améliorer les propriétés physico-chimiques et biologiques de ces sols. Au bout de deux ans, les conditions tendent à s'améliorer d'où les nématodes omni-prédateurs commencent à se développer. Des corrélations positives entre l'abondance de ces nématodes omni-prédateurs avec l'humidité et le pH du sol ont été observées indiquant les effets positifs des fertilisants organiques sur ces paramètres (cf chapitre 2).

1.3.2 Effets sur les nématodes herbivores

Lors de l'essai en mésocosmes (chapitre 3) et en microcosmes (chapitre 4), l'abondance relative des nématodes herbivores a été très faible. La faible production de biomasse végétale et l'absence de plantes en est la principale cause. Pourtant, lors de l'essai au champ, ils représentent 45,6% des nématodes totaux des agrosystèmes rizicoles pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches (cf chapitre 2). 37,7% de ces herbivores étant des nématodes non nuisibles pour les cultures (Tylenchidae) alors que 21,4% et 13,4% étaient respectivement des *Pratylenchus* et des *Meloidogyne*. Ces 2 genres ont été identifiés parmi les principaux nématodes phytoparasites qui infectent le riz à Madagascar (Chapuis et al., 2016). Parmi les 11 types de fertilisants organo-minéraux utilisés, le guano (fiente de chauves souris) est ressorti comme étant un indicateur prédicteur de l'augmentation de l'abondance des *Pratylenchus* (Table 7). Le traitement T16 (fumier de bovin + compost + lombricompost à 2 t MS ha⁻¹ chacun + guano à 500 kg ha⁻¹) a été le seul traitement avec lequel le guano était présent. En plus de *Pratylenchus*, d'autres taxons phytoparasites abondent dans le sol dans ce traitement (20,22% de *Meloidogyne*, 16,55% de *Pratylenchus*, 12,67% de *Xiphinema*, 11,57% de Tylenchidae) (cf

Annex 6). Compte tenu de ces observations, nous nous attendions à une diminution de la production végétale avec T16. Or la production de biomasse et le rendement de riz ont été significativement élevés avec cette pratique (résultats non présentés). Nous avons classifié le guano comme un fertilisant minéral selon la norme NF U42 001 étant donné la quantité élevée en nutriments directement assimilables par les plantes qu'il contient. Il provoque ainsi un statut nutritif plus élevé des plantes induisant une bonne croissance et productivité du riz. Il s'ensuit un taux de reproduction plus élevé des nématodes phytoparasites puisque les conditions sont favorables à leur développement. L'absence des effets négatifs sur les plantes suggère que 2 ans ne sont peut-être pas suffisants pour avoir la densité à partir de laquelle les symptômes vont commencer. La poursuite de l'expérience sur une durée plus longue serait nécessaire pour vérifier cette hypothèse.

1.4 Etat et fonctionnement des agrosystèmes des Ferralsols selon les indices nématologiques

Nous avons utilisé les nématodes du sol comme bioindicateurs de l'état et du fonctionnement des Ferralsols en riziculture pluviale. A partir de l'abondance absolue des différents groupes trophiques mesurée, des indices nématologiques ont été calculés. En effet, l'indice de maturité MI n'a pas varié significativement suivant les différentes pratiques d'apports de fertilisants bio-organico-minéraux. Cela est dû à la forte dominance des nématodes colonisateurs cp-2 bactérivores et cp-2 fongivores qui sont des indicateurs de l'état perturbé des conditions environnementales du milieu. La valeur de l'indice NCR (entre 0,1 à 0,3) a indiqué que la voie de décomposition de la MO est fongique (cf chapitre 2) alors qu'en jachère sous « bozaka » (*Aristida* sp.), elle est plutôt bactérienne (Razanamalala et al., 2018). Ainsi, le changement d'utilisation des terres induit un changement du fonctionnement biologique du sol. La valeur de l'indice d'enrichissement EI est faible (<50%) révélant la faible disponibilité des nutriments dans le sol, notamment le N. Nous supposons que les quantités de fertilisants que nous avons apportés (3 ou 6 t MS ha⁻¹ pour les fertilisants organiques et entre 40 et 500 kg ha⁻¹ pour les fertilisants minéraux) ne sont pas suffisantes pour augmenter significativement la proportion des nématodes opportunistes (cp-1 bactérivores). En comparaison avec d'autres études, certains auteurs ont apporté dans leur agrosystème une quantité importante de fertilisants organiques pouvant atteindre les 44,5 t ha⁻¹ an⁻¹ et ont observé des résultats significatifs (Júnior et al., 2021) mais ces quantités sont inimaginables sur les Hautes Terres de Madagascar. Par contre, l'indice de structure SI a augmenté significativement suite à la fertilisation organique. Cette observation est liée à l'augmentation de l'abondance des nématodes omni-prédateurs précédemment

rapportée, indiquant l'amélioration des propriétés physico-chimiques des Ferralsols, notamment l'humidité et le pH après 2 ans de traitement avec des fertilisants organiques.

1.5 Effets des nématodes sur les fonctions de la plante

Nous avons déterminé les relations existantes entre les communautés de nématodes du sol et les propriétés des plantes. Les résultats ont montré que plusieurs taxons de nématodes bactérivores, fongivores ou omni-prédateurs ont été positivement corrélés avec la croissance et la nutrition minérale des plantes (N et P) (cf chapitre 2). Ces observations ont été confirmées par les résultats de l'étude en mésocomes montrant des corrélations positives très significatives ($p < 0,001$) de l'abondance des nématodes bactérivores et la croissance des plantes. D'après la littérature, il s'agit des résultantes des effets positifs des nématodes sur la production végétale via i) la stimulation des activités microbiennes (Bonkowski et al., 2000 ; Ferris et al., 1998 ; Neher, 2001), ii) l'excrétion des nutriments afin de réguler l'équilibre stœchiométrique (Uikman et al., 1991 ; Trap et al., 2016), et iii) la lutte biologique contre les maladies (Mankau & Mankau, 1963) ou les bioagresseurs des plantes (DuPont et al., 2010; Sánchez-Moreno, 2018). Des taxons phytoparasites ont également été positivement corrélés avec la croissance et la nutrition des plantes (cf chapitre 2). Il pourrait s'agir des effets de la fertilisation qui, en améliorant la croissance des plantes stimule le développement des nématodes phytoparasites.

1.6 Les vers de terre, agents de dispersion horizontale des nématodes

Nous avons mis en évidence une amélioration de la dispersion horizontale des nématodes en présence des vers de terre (cf chapitre 4). Ce mécanisme est principalement lié au dépôt de déjections riches en nématodes par les vers de terre dans différents endroits au cours de leur déplacement et probablement au transport phorétique de ces organismes. La densité des nématodes dispersés a augmenté avec l'augmentation de la densité des vers de terre et la durée d'interaction entre ces organismes. Pourtant, cette étude n'a pas permis de déterminer les nombres exacts des nématodes dispersés à cause de leur capacité de reproduction élevée puisqu'ils sont principalement représentés par des bactérivores. Néanmoins, des taxons appartenant à d'autres groupes trophiques étaient également présents (fongivores, herbivores, et omni-prédateurs) et la majorité d'entre eux était susceptible d'être dispersée par les vers de terre.

Nous avons également observé que même si les vers de terre ont dispersé les nématodes, ce mécanisme n'a pas contribué à l'extinction des populations dans leur habitat initial à l'exception de *Diploscapter*. Ces nématodes ont complètement disparu du compartiment C1 pour n'apparaître que dans le compartiment C2. Les études antérieures ont rapporté qu'ils figurent

parmi les nématodes maintenant une relation phorétique élevée avec les vers de terre (Poinar, 1978). Dans les agrosystèmes, la connaissance des mécanismes de dispersion des nématodes est essentielle pour la gestion efficace des activités et du dynamisme de ces organismes ainsi que les services écosystémiques qu'ils procurent.

2 Retombées pratiques de la thèse

Il existe plusieurs indicateurs permettant d'évaluer la qualité du sol. Généralement, les indicateurs physico-chimiques sont prépondérants pour une approche agronomique. Pourtant, les indicateurs biologiques basés sur des organismes « clés » se montrent aussi pertinents pour évaluer l'état et le fonctionnement des agrosystèmes. Cette approche prend de l'ampleur avec de nombreuses études s'attachant à caractériser la santé du sol, principalement liée aux indicateurs biologiques. Au sein de ces organismes, les nématodes offrent une perspective particulièrement intéressante. Dans ce travail de thèse, nous les avons utilisés pour étudier, suivant une approche comparative, les effets de plusieurs modalités de gestion de la fertilité des agrosystèmes à base de riz pluvial sur des Ferralsols des Hautes Terres malgaches. Les résultats observés ont montré qu'avec une seule analyse, plusieurs informations ont été obtenues et elles renseignent sur i) les activités biologiques globales, ii) la disponibilité des nutriments, iii) la stabilité ou le niveau de perturbation du sol, et iv) le risque lié aux nématodes phytoparasites. Ces informations peuvent constituer des indicateurs écologiques transférables aux agronomes et aux autres acteurs de terrain pour participer à l'innovation agronomique de la gestion intégrée de la fertilité des Ferralsols. Concernant la faisabilité des analyses des communautés de nématodes au laboratoire, elles sont réalisables à Madagascar. Les principaux matériels nécessaires tels que la loupe binoculaire et le microscope optique sont des matériels communs de tous les laboratoires d'analyses biologiques.

Malgré la diversité des indicateurs étudiés dans cette thèse, nous soulignons la difficulté de mettre en évidence les relations bénéfiques entre les vers de terre et les nématodes et l'impact de ces relations sur le fonctionnement des agrosystèmes. Notons que toutes les expérimentations ont été réalisées sur de courtes durées de 4 semaines, de 8 semaines, et de 2 ans pour l'essai au champ. Cela indique que la restauration des fonctions écologiques d'un écosystème potentiellement perturbé tels que les agrosystèmes des Ferralsols des Hautes Terres malgaches se fait progressivement. Cependant, quelques résultats positifs ont été déjà observés durant ce travail de thèse et des tendances d'évolution prometteuses ont été repérées. Les

principaux résultats qui pourraient faire l'objet d'une vulgarisation auprès des agriculteurs et des acteurs de terrain sont les suivants :

- ↳ L'inoculation de vers de terre au champ couplée avec l'apport du fumier de bovin seul ou associé avec du compost et du lombricompost favorise le développement des nématodes bactérivores qui sont liés directement et indirectement à la fertilité minérale du sol,
- ↳ Les vers de terre pourraient améliorer la diversité et le fonctionnement biologique des agrosystèmes en favorisant la dispersion horizontale des nématodes notamment les bactérivores et cela pourrait généraliser à l'échelle de parcelle les services écosystémiques relatifs aux activités de ces organismes,
- ↳ Les vers de terre pourraient jouer un rôle important dans la lutte biologique contre les nématodes phytoparasites,
- ↳ La fertilisation organique améliore l'humidité et le pH du sol réputé par son acidité induisant ainsi l'installation d'un réseau trophique complexe et mature liée au développement des nématodes omni-prédateurs,
- ↳ L'apport seul de fertilisants minéraux très riches en éléments nutritifs directement assimilables par les plantes pourrait augmenter le risque de perte de rendement sur le long terme à cause du développement des nématodes phytoparasites,
- ↳ Les agriculteurs ont à leur disposition une large gamme de fertilisants organo-minéraux pour faire face à la faible fertilité minérale des Ferralsols mais la dose d'apport habituellement utilisée devrait être augmentée pour avoir des résultats significatifs sur le moyen terme.

La faisabilité de la biofertilisation à base de vers de terre est validée. Cela a été déjà confirmée par Ratsiatosika et al. (2021a) avec un taux de survie élevé des vers de terre après 4 années successives d'inoculation au champ. De plus, les vers de terre que nous avons utilisés (*P. corethrurus*) sont très connus par les agriculteurs et peuvent être rencontrés dans toutes les régions et tous les écosystèmes malgaches.

3 Perspectives

- **Etude diachronique de longue durée de la bioindication à base des nématodes des agrosystèmes**

L'approche choisie dans le chapitre 2 de cette thèse semble insuffisante pour confirmer l'efficacité d'une telle ou telle modalité de gestion de la fertilité des Ferralsols en vue

d'améliorer la production rizicole sur le long terme. Il en est de même pour la durée d'étude de deux ans qui est relativement courte. Ainsi, nous sommes convaincus qu'il est important de poursuivre cet essai au champ en situation paysanne sur une durée plus longue. Ceci permettra de consolider les premiers résultats observés dans ce travail de thèse avec des résultats qui sortiront d'une approche diachronique au fil du temps.

- **Les nématodes natifs des fertilisants organiques comme indicateurs de leur valeur biostimulante**

Dans le chapitre 3, il semblerait que les effets des vers de terre sur les nématodes et les fonctions de la plante sont masqués par les effets élevés de la fertilisation organique. Nous supposons que ces résultats proviennent en partie de la valeur biostimulante des fertilisants se traduisant par l'abondance et la structure des communautés de nématodes qu'ils abritent. Dans une étude antérieure, nous avons déterminé ces valeurs biostimulantes des fertilisants organo-minéraux qui ont été collectés auprès des agriculteurs et des commerçants en provenance de la région Itasy et Antsirabe des Hautes Terres de Madagascar. L'expérience consistait à incuber pendant 14 jours et 49 jours une quantité équivalente à 10 g de fertilisants mise dans 100 g de sol défauné (Ferralsols) afin de caractériser l'apport des nématodes par chacun des fertilisants. Les résultats ont montré que la densité totale de nématodes varie considérablement d'un fertilisant à un autre et suivant la durée d'incubation (cf Annexe 2). Ce qui a manqué dans cette expérience passée, c'est l'identification des nématodes pour connaître l'abondance relative des différents groupes trophiques. Ainsi, pour une étude se focalisant sur les effets des fertilisants sur les fonctions de la plante, nous suggérons d'inclure leur valeur biostimulante dans l'interprétation des résultats observés.

- **Evaluation du lien de causalité entre l'amélioration de la dispersion des nématodes et la qualité de l'habitat nouvellement colonisé**

Dans le chapitre 4, nous avons mis en évidence que les vers de terre jouent un rôle important dans la distribution spatiale des nématodes. On s'attend ainsi à un changement du fonctionnement biologique et des services écosystémiques délivrés par cet habitat nouvellement colonisé par les nématodes. Pourtant, nous n'avons pas évalué les propriétés physico-chimiques ou biologiques du sol (à part les analyses des communautés de nématodes) au terme de l'expérimentation. C'est ainsi que nous suggérons d'étudier dans les recherches futures l'effet de la dispersion des nématodes sur la disponibilité des nutriments dans le sol et sur les fonctions de la plante (croissance et nutrition minérale).

4 Conclusion générale

La faible productivité rizicole à Madagascar liée à la faible fertilité des Ferralsols et les contraintes financières des agriculteurs nous ont amené à nous interroger sur les pratiques agricoles appropriées qui permettent d'optimiser la production rizicole dans la région des Hautes Terres du pays. Nous nous sommes focalisés sur l'intensification écologique de la production végétale en se basant sur les fonctions et les interactions entre deux groupes d'organismes du sol que sont les vers de terre et les nématodes. L'objectif général de cette thèse consiste à produire des connaissances fondamentales sur les interactions entre ces organismes et l'impact de ces relations sur les fonctions des agrosystèmes rizicoles pluviaux des Ferralsols des Hautes Terres malgaches. Trois hypothèses de recherche ont été avancées :

Hypothèse 1. L'apport d'un seul type ou d'assemblage de fertilisants organiques associé ou pas à la biofertilisation à base de vers de terre et de mycorhizes favorise le développement des nématodes libres bénéfiques (bactérovores, fongivores et omni-prédateurs) tout en limitant la pression parasitaire liée aux nématodes phytoparasites.

Hypothèse 2. L'association des vers de terre avec les fertilisants organiques à faible valeur du rapport C/N impacte positivement la croissance et la nutrition minérale des plantes tout en favorisant les relations bénéfiques entre les vers de terre et les nématodes.

Hypothèse 3. La capacité des nématodes à coloniser un nouvel habitat augmente avec l'augmentation de la densité des vers de terre et la durée d'interaction entre ces deux groupes d'organismes.

Lors de la première étude expérimentale (chapitre 2), nous avons mis en évidence que l'apport d'un seul type ou d'assemblage de fertilisants organiques associé à l'inoculation de vers de terre et de mycorhizes n'a ni augmenté significativement l'abondance des nématodes bactérovores ni diminué le développement des nématodes phytoparasites. Pourtant, une augmentation significative de l'abondance des nématodes omni-prédateurs a été observée. **L'hypothèse 1 n'a été donc vérifiée que partiellement.** Malgré ces résultats, nous avons observé des corrélations positives statistiquement significatives entre la biomasse aérienne et racinaire, la nutrition minérale en N et en P, et la productivité du riz.

Les résultats de la deuxième étude (chapitre 3) ont montré que l'effet positif de la fertilisation organique sur la croissance et la nutrition minérale du riz est maximale avec l'apport du fumier de bovin. Ce type de fertilisant qui se décompose plus rapidement dans le sol vu sa faible valeur du

rapport C/N (égale à 13) a également augmenté significativement l'abondance des nématodes bactérivores. Cependant aucun fertilisant organique n'a diminué significativement l'abondance des nématodes phytoparasites. L'inoculation de vers de terre a amélioré significativement la nutrition minérale en N du riz mais pas la croissance ni la nutrition minérale en P des plantes. Leurs effets sur les nématodes sont négatifs en diminuant significativement l'abondance absolue des bactérivores et l'interaction de la fertilisation avec la présence des vers de terre a diminué significativement la densité totale des nématodes. De ce fait, **l'hypothèse 2 n'est validée que partiellement.**

Avec la troisième et dernière étude (chapitre 4), nous avons démontré que les vers de terre favorisent la dispersion horizontale des nématodes et que plus la densité des vers de terre et la durée d'interaction entre ces organismes augmentent, plus la densité des nématodes dispersés augmente. **Ceci permet de valider l'hypothèse 3.**

Les relations entre les vers de terre et les nématodes sont très peu étudiées et valorisées en agriculture. Grâce à cette thèse, nous en savons un peu plus mais les résultats que nous avons observés ont également soulevé beaucoup de questions auxquelles des études futures devraient répondre.

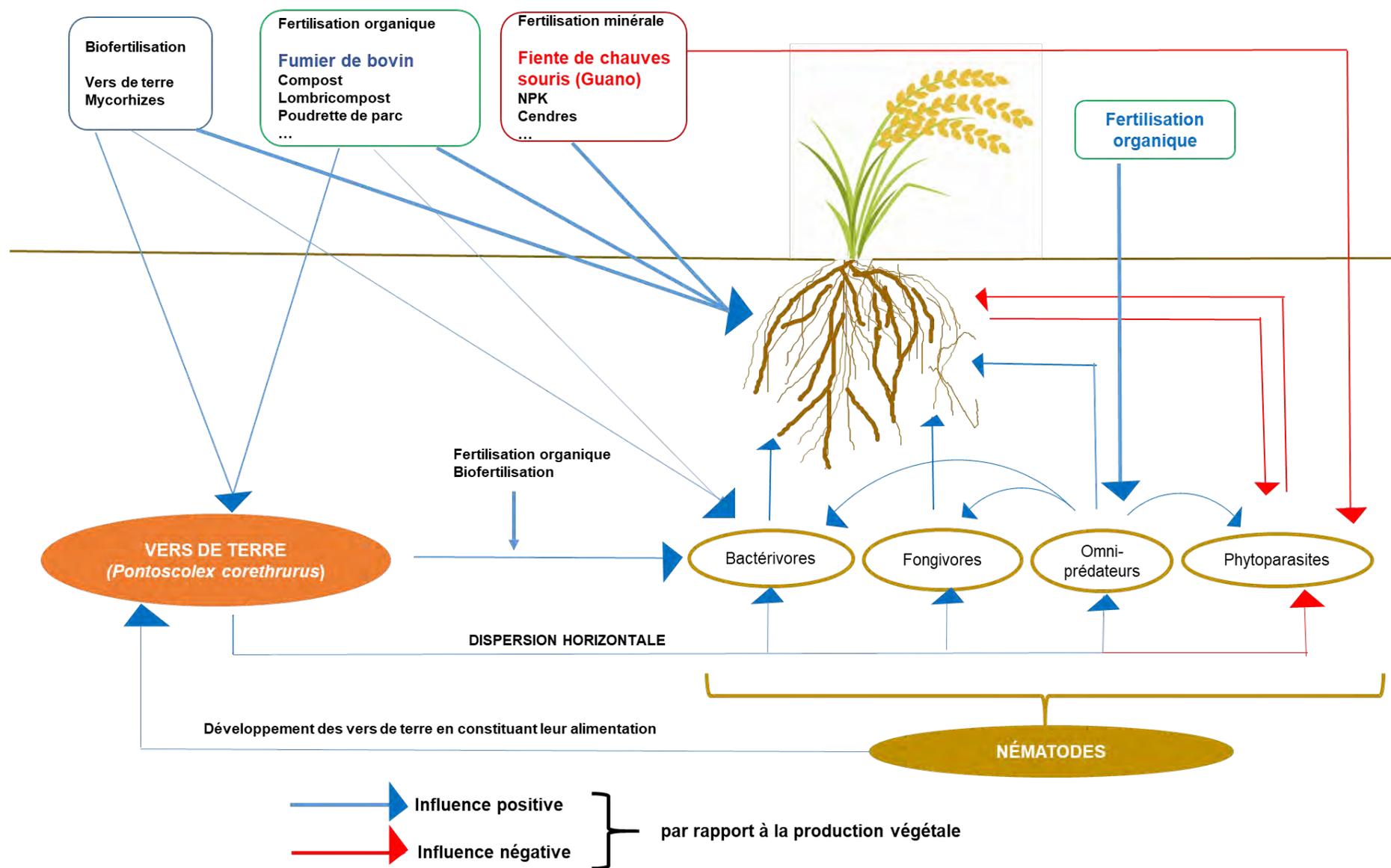


Figure 27 Schéma récapitulatif des interactions entre les vers de terre, les nématodes, et la fertilisation des agrosystèmes pluviaux des Ferralsols malgaches

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adhikari, K. and Hartemink, A.E., 2016. Linking soils to ecosystem services—A global review. *Geoderma*, 262, pp.101-111.
- Aira, M., Sampedro, L., Monroy, F. and Domínguez, J., 2008. Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(10), pp.2511-2516.
- Akhtar, M. and Malik, A., 2000. Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology*, 74(1), pp.35-47.
- Allen-Morley, C.R. and Coleman, D.C., 1989. Resilience of soil biota in various food webs to freezing perturbations. *Ecology*, 70(4), pp.1127-1141.
- Amarasekare, P., 1998. Interactions between local dynamics and dispersal: insights from single species models. *Theoretical Population Biology*, 53(1), pp.44-59.
- Anderson, R.V., Gould, W.D., Woods, L.E., Cambardella, C., Ingham, R.E. and Coleman, D.C., 1983. Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, pp.75-80.
- Andrássy, I., 2005. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), Volume I, Hungarian Natural History Museum & Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences. *Andrássy I.*
- Andriamananjara, A., Rakotoson, T., Razanakoto, O.R., Razafimanantsoa, M.P., Rabeharisoa, L. and Smolders, E., 2018. Farmyard manure application in weathered upland soils of Madagascar sharply increase phosphate fertilizer use efficiency for upland rice. *Field Crops Research*, 222, pp.94-100.
- Andriamananjara, A., Rakotoson, T., Razafimbelo, T., Rabeharisoa, L., Razafimanantsoa, M.P. and Masse, D., 2019. Farmyard manure improves phosphorus use efficiency in weathered P deficient soil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 115(3), pp.407-425.
- Arancon, N. Q., Edwards, C. A., Lee, S. S., & Yardim, E., 1998. Management of plant parasitic nematode populations by use of vermicomposts. BCPC Conference - Pests & Diseases 2002, Vols 1 and 2, 2022(September), 1-6.

- Arancon, N.Q., Edwards, C.A., Lee, S.S. and Yardim, E., 2002, November. Management of plant parasitic nematode populations by use of vermicomposts. In *Brighton crop protection conference pests and diseases* (Vol. 2, pp. 705-710).
- Arancon, N.Q., Galvis, P., Edwards, C. and Yardim, E., 2003. The trophic diversity of nematode communities in soils treated with vermicompost: the 7th international symposium on earthworm ecology· Cardiff· Wales· 2002. *Pedobiologia*, 47(5-6), pp.736-740.
- Arpin, P., Kilbertus, G., Ponge, J.F. and Vannier, G., 1980. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *Actualités d'écologie Forestière: Sol, Flore, Faune*, 87–150. <https://doi.org/10.13140/2.1.4703.2001>.
- Bakht, J., Shafi, M., Jan, M.T. and Shah, Z., 2009. Influence of crop residue management, cropping system and N fertilizer on soil N and C dynamics and sustainable wheat (*Triticum aestivum* L.) production. *Soil and Tillage Research*, 104(2), pp.233-240.
- Bardgett, Richard D, and Wim H Van Der Putten. 2014. “Belowground Biodiversity and Ecosystem Functioning.” *Nature* 515 (7528): 505–11. <https://doi.org/10.1038/nature13855>.
- Baur, M. E., Kaya, H. K. and Strong, D. R. 1998. Foraging Ants as Scavengers on Entomopathogenic Nematode-Killed Insects. *Biological Control* 12 (3): 231–36. <https://doi.org/10.1006/bcon.1998.0635>.
- Bernard, L., Chapuis-Lardy, L., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Pablo, A.L., Legname, E., Poulain, J., Bröls, T., O'donohue, M., Brauman, A. and Chotte, J.L., 2012. Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *The ISME journal*, 6(1), pp.213-222.
- Bhadauria, T. and Saxena, K.G., 2010. Role of earthworms in soil fertility maintenance through the production of biogenic structures. *Applied and environmental soil science*, 2010.
- Bilgrami, A. L. 1997. “Evaluation of the Predation Abilities of the Mite *Hypoaspis Calcuttaensis*, Predaceous on Plant and Soil Nematodes.” *Fundamental and Applied Nematology* 20 (1): 96–98.
- Bilgrami, A.L., 2008. Biological control potentials of predatory nematodes. In *Integrated management and biocontrol of vegetable and grain crops nematodes* (pp. 3-28). Springer, Dordrecht.
- Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P. and Villenave, C., 2006. Nutrition on

- bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology*, 42, pp.S70-S78.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Gilot, C., Pashanasi, B., Lavelle, P. and Brussaard, L., 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *Earthworm management in tropical agroecosystems*, 5, pp.149-171.
- Blanchart, E., Villenave, C., Viallatoux, A., Barthès, B., Girardin, C., Azontonde, A. and Feller, C., 2006. Long-term effect of a legume cover crop (*Mucuna pruriens* var. *utilis*) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in southern Benin. *European Journal of Soil Biology*, 42, pp.S136-S144.
- Blanchart, E., Ratsiatosika, O., Raveloson, H., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Sester, M., Becquer, T., Bernard, L., Trap, J., 2019. Nitrogen supply reduces the earthworm-silicon control on rice blast disease in a Ferralsol. *Applied Soil Ecology*.
- Blanchart, E. and Trap, J., 2020. Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. *Etude Gest Sols*, 27, pp.121-134.
- Blanchart, E., 1992. Restoration by earthworms (Megascolecidae) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12), pp.1587-1594.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonnais, Y. and Valentin, C., 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3-4), pp.431-439.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Brown, G., Decaens, T., Duboisset, A., Lavelle, P., Mariani, L. and Roose, E., 2004. Effects of tropical endogeic earthworms on soil erosion. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(2), pp.303-315.
- Blouin, M., Zuily-Fodil, Y., Pham-Thi, A.T., Laffray, D., Reversat, G., Pando, A., Tondoh, J. and Lavelle, P., 2005. Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology letters*, 8(2), pp.202-208.
- Bongers, T., 1985. Dutch forest nematodes. *Nematologica*, 31(3), pp.356-357.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83(1), pp.14-19.

- Bongers, T. and Bongers, M., 1998. Functional diversity of nematodes. *Applied soil ecology*, 10(3), pp.239-251.
- Bongers, T, Van Der Meulen, H. and Korthals., G. 1997. Inverse Relationship between the Nematode Maturity Index and Plant Parasite Index under Enriched Nutrient Conditions. *Applied Soil Ecology* 6 (2): 195–99. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(96\)00136-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(96)00136-9).
- Bonkowski, M., Griffiths, B. and Scrimgeour, C., 2000. Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic ‘hotspots’ as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology*, 14(1), pp.37-53.
- Bonte, D., Borre, J.V., Lens, L. and Maelfait, J.P., 2006. Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal behaviour*, 72(3), pp.655-662.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et systématique* (Vol. 72, No. HS, pp. 671-p). INRA Editions.
- Bouché, M.B., 1977. Strategies lombriciennes. In ‘Soil organisms as Components of Ecosystems’.(Eds U Lohm, T Persson) pp122-132. *Ecological Bulletins*, 25.
- Boyer, J., Michellon, R., Chabanne, A., Reversat, G. and Tibere, R., 1999. Effects of trefoil cover crop and earthworm inoculation on maize crop and soil organisms in Reunion Island. *Biology and fertility of soils*, 28(4), pp.364-370.
- Boyer, J., Reversat, G., Lavelle, P. and Chabanne, A., 2013. Interactions between earthworms and plant-parasitic nematodes. *European Journal of Soil Biology*, 59, pp.43-47.
- Briar, S.S., Grewal, P.S., Somasekhar, N., Stinner, D. and Miller, S.A., 2007. Soil nematode community, organic matter, microbial biomass and nitrogen dynamics in field plots transitioning from conventional to organic management. *Applied Soil Ecology*, 37(3), pp.256-266.
- Briar, S.S., Miller, S.A., Stinner, D., Kleinhenz, M.D. and Grewal, P.S., 2011. Effects of organic transition strategies for peri-urban vegetable production on soil properties, nematode community, and tomato yield. *Applied Soil Ecology*, 47(2), pp.84-91.
- Brown, G.G., Barois, I. and Lavelle, P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology*, 36(3-4), pp.177-198.

- Brown, G.G., Edwards, C.A. and Brussaard, L., 2004. How earthworms affect plant growth: burrowing into the mechanisms. *Earthworm ecology*, 2, pp.13-49.
- Bulluck Iii, L.R., Barker, K.R. and Ristaino, J.B., 2002. Influences of organic and synthetic soil fertility amendments on nematode trophic groups and community dynamics under tomatoes. *Applied soil ecology*, 21(3), pp.233-250.
- Cai, A., Xu, M., Wang, B., Zhang, W., Liang, G., Hou, E., Luo, Y., 2019. Manure acts as a better fertilizer for increasing crop yields than synthetic fertilizer does by improving soil fertility. *Soil and Tillage Research* 189, 168–175.
- Campos-Herrera, R., Trigo, D. and Gutiérrez, C., 2006. Phoresy of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* by the earthworm *Eisenia fetida*. *Journal of invertebrate pathology*, 92(1), pp.50-54.
- Capowiez, Y., and L. Belzunces. 2001. “Dynamic Study of the Burrowing Behaviour of *Aporrectodea Nocturna* and *Allolobophora Chlorotica*: Interactions between Earthworms and Spatial Avoidance of Burrows.” *Biology and Fertility of Soils* 33 (4): 310–16. <https://doi.org/10.1007/s003740000327>.
- Caro-Casimiro, G., 2012. *Stratégie de dispersion & ingénierie écologique: quelles relations chez les vers de terre?* (Doctoral dissertation, Paris 6).
- Caro, G., Abourachid, A., Decaens, T., Buono, L. and Mathieu, J., 2012. Is earthworms' dispersal facilitated by the ecosystem engineering activities of conspecifics?. *Biology and Fertility of Soils*, 48(8), pp.961-965.
- Caro, G., Decaëns, T., Lecarpentier, C. and Mathieu, J., 2013. Are dispersal behaviours of earthworms related to their functional group?. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, pp.181-187.
- Chabrier, C., Carles, C., Desrosiers, C., Quénéhervé, P. and Cabidoche, Y.M., 2009. Nematode dispersion by runoff water: Case study of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on nitisol under humid tropical conditions. *Applied Soil Ecology*, 41(2), pp.148-156.
- Chapuis-Lardy, L., Ramiandrisoa, R.S., Randriamanantsoa, L., Morel, C., Rabeharisoa, L. and Blanchart, E., 2009. Modification of P availability by endogeic earthworms (Glossoscolecidae) in Ferralsols of the Malagasy Highlands. *Biology and Fertility of Soils*, 45(4), pp.415-422.

- Chapuis, E., Besnard, G., Andrianasetra, S., Rakotomalala, M., Nguyen, H.T. and Bellafiore, S., 2016. First report of the root-knot nematode (*Meloidogyne graminicola*) in Madagascar rice fields. *Australasian Plant Disease Notes*, 11(1), pp.1-4.
- Cardoso, I.M., Kuyper, T.W., 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agric Ecosyst Environ* 116: 72-84. doi: 10.1016/j.agee.2006.03.011
- Chauhan, R.P., 2014. Role of earthworms in soil fertility and factors affecting their population dynamics: a review. *International Journal of Research*, 1(6), pp.642-649.
- Chelkha, M., Blanco-Pérez, R., Vicente-Díez, I., Bueno-Pallero, F.Á., Amghar, S., El Harti, A. and Campos-Herrera, R., 2021. Earthworms and their cutaneous excreta can modify the virulence and reproductive capability of entomopathogenic nematodes and fungi. *Journal of Invertebrate Pathology*, 184, p.107620.
- Chen, D., Zheng, S., Shan, Y., Taube, F. and Bai, Y., 2013. Vertebrate herbivore-induced changes in plants and soils: linkages to ecosystem functioning in a semi-arid steppe. *Functional Ecology*, 27(1), pp.273-281.
- Chen, J. and Ferris, H., 1999. The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(9), pp.1265-1279.
- Chen, J.H., 2006, October. The combined use of chemical and organic fertilizers and/or biofertilizer for crop growth and soil fertility. In *International workshop on sustained management of the soil-rhizosphere system for efficient crop production and fertilizer use* (Vol. 16, No. 20, pp. 1-11). Land Development Department Bangkok Thailand.
- Clarholm, M., 1985. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry*, 17(2), pp.181-187.
- Cluzeau, D., Lebouvier, M., Trehen, P., Bouché, M.B., Badour, C. and Perraud, A., 1987. Relations between earthworms and agricultural practices in the vineyards of Champagne. *Preliminary results. In 'On earthworms'* (Eds. Omodeo P.) *Selected Symposia and Monographs UZI, Modena (Italie)*, pp.465-484.
- Coll, P., Le Cadre, E. and Villenave, C., 2012. How are nematode communities affected during a conversion from conventional to organic farming in southern French vineyards?. *Nematology*, 14(6), pp.665-676.

- Coll, P., Le Cadre, E., Merot, A. and Villenave, C., 2013, November. La caractérisation du fonctionnement biologique du sol en viticulture biologique peut être réalisée par l'analyse de la nématofaune. In *Dinabio 2013: Colloque national visant à diffuser et mettre en débat les acquis récents des recherches en agriculture biologique* (Vol. 32, pp. 524-p).
- Coleman, D.C. and Wall, D.H., 2015. Soil fauna: Occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function. *Soil microbiology, ecology and biochemistry*, 4, pp.111-149.
- Cooper, C.B. and Walters, J.R., 2002. Experimental evidence of disrupted dispersal causing decline of an Australian passerine in fragmented habitat. *Conservation Biology*, 16(2), pp.471-478.
- Coq, S., Barthès, B.G., Oliver, R., Rabary, B. and Blanchart, E., 2007. Earthworm activity affects soil aggregation and organic matter dynamics according to the quality and localization of crop residues—an experimental study (Madagascar). *Soil Biology and Biochemistry*, 39(8), pp.2119-2128.
- Coulis, M., Bernard, L., Gerard, F., Hinsinger, P., Plassard, C., Villeneuve, M. and Blanchart, E., 2014. Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume–cereal intercrop. *Plant and soil*, 379(1), pp.149-160.
- Coyne, D.L., Sahrawat, K.L. and Plowright, R.A., 2004. The influence of mineral fertilizer application and plant nutrition on plant-parasitic nematodes in upland and lowland rice in Cote d'Ivoire and its implications in long term agricultural research trials. *Experimental Agriculture*, 40(2), pp.245-256.
- Curry, J.P. and Schmidt, O., 2007. The feeding ecology of earthworms—a review. *Pedobiologia*, 50(6), pp.463-477.
- Curry, J. P., 1998. Factors affecting earthworm abundance in soils. In: Edwards, C. A. (eds), *Earthworm Ecology*. Boca Raton, St. Lucie Press, pp. 389.
- d'Alexis, S., Loranger-Merciris, G., Mahieu, M. and Boval, M., 2009. Influence of earthworms on development of the free-living stages of gastrointestinal nematodes in goat faeces. *Veterinary Parasitology*, 163(1-2), pp.171-174.
- Das, T.K., Sakhuja, P.K. and Zelleke, H., 2010. Herbicide efficacy and non-target toxicity in highland rainfed maize of Eastern Ethiopia. *International Journal of Pest Management*, 56(4), pp.315-325.

- Dash, M.C., Senapati, B.K. and Mishra, C.C., 1980. Nematode feeding by tropical earthworms. *Oikos*, pp.322-325.
- Datta, S., Singh, J., Singh, S. and Singh, J., 2016. Earthworms, pesticides and sustainable agriculture: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(9), pp.8227-8243.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K. and Van Wichelen, J., 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, 15(7), pp.740-747.
- Demetrio, W.C., Dionísio, J.A. and Maceda, A., 2017. Earthworms and root-knot nematodes: effect on soil biological activity and tomato growth. *Semina: Ciências Agrárias*, 38(4), pp.2449-2462.
- Demetrio, W.C., Dionisio, J.A. and Maceda, A., 2019. Negative effects of earthworms on soil nematodes are dependent on earthworm density, ecological category and experimental conditions. *Pedobiologia*, 76, p.150568.
- Desrosiers, C., 2006. *Evaluation de la dispersion du nématode Radopholus similis (Cobb) Thorne par les eaux de pluie. Cas d'un sol brun rouille à halloysite* (Doctoral dissertation, UAG).
- Dinesh, R., Srinivasan, V., Hamza, S., Manjusha, A., 2010. Short-term incorporation of organic manures and biofertilizers influences biochemical and microbial characteristics of soils under an annual crop [Turmeric (*Curcuma longa* L.)]. *Bioresource Technology* 101, 4697–4702.
- Dionísio, J.A., de Fátima Lunardi, M., Maceda, A. and Kusdra, J.F., 2014. Como reduzir o número de galhas de *Meloidogyne paranaensis* em raízes de tomateiro usando minhocas?. *Semina: Ciências Agrárias*, 35(2), pp.781-786.
- Djigal, D., Brauman, A., Diop, T.A., Chotte, J.L. and Villenave, C., 2004. Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(2), pp.323-331.
- Djigal, D., Saj, S., Rabary, B., Blanchart, E. and Villenave, C., 2012. Mulch type affects soil biological functioning and crop yield of conservation agriculture systems in a long-term experiment in Madagascar. *Soil and Tillage Research*, 118, pp.11-21.

- Domínguez, J., Parmelee, R.W. and Edwards, C.A., 2003. Interactions between *Eisenia andrei* (Oligochaeta) and nematode populations during vermicomposting. *Pedobiologia*, 47(1), pp.53-60.
- Dubois, O., 2011. *The state of the world's land and water resources for food and agriculture: managing systems at risk*. Earthscan.
- Dulaurent, A.M., Daoulas, G., Faucon, M.P. and Houben, D., 2020. Earthworms (*Lumbricus terrestris* L.) mediate the fertilizing effect of frass. *Agronomy*, 10(6), p.783.
- DuPont, S.T., Culman, S.W., Ferris, H., Buckley, D.H. and Glover, J.D., 2010. No-tillage conversion of harvested perennial grassland to annual cropland reduces root biomass, decreases active carbon stocks, and impacts soil biota. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137(1-2), pp.25-32.
- Dutta, S., Pal, R., Chakraborty, A. and Chakrabarti, K., 2003. Influence of integrated plant nutrient supply system on soil quality restoration in a red and laterite soil: Einfluss integrierter pflanzennährstoff versorgung auf die wiederherstellung der bodenqualität von rotem und laterit boden. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 49(6), pp.631-637.
- Edwards, C.A., Arancon, N.Q., Emerson, E. and Pulliam, R., 2007. Suppressing plant parasitic nematodes and arthropod pests with vermicompost teas. *Biocycle*, 48(12), pp.38-39.
- Edwards, C.A. and Fletcher, K.E., 1988. Interactions between earthworms and microorganisms in organic-matter breakdown. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1-3), pp.235-247.
- Edwards, C.A., 2004. *Earthworms Ecology*, second ed. CRC Press, London, UK
- Eisenhauer, N., 2010. The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia*, 53(6), pp.343-352.
- Eisenhauer, N., Partsch, S., Parkinson, D. and Scheu, S., 2007. Invasion of a deciduous forest by earthworms: changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(5), pp.1099-1110.
- Ellenby, C., 1944. Influence of earthworms on larval emergence in the potato-root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Annals of Applied Biology*, 31(4), pp.332-339.

- Ellstrand, N.C., 1992. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos*, pp.77-86.
- Eng, M.S., Preisser, E.L. and Strong, D.R., 2005. Phoresy of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis marelatus* by a non-host organism, the isopod *Porcellio scaber*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 88(2), pp.173-176.
- Eriksen-Hamel, N.S. and Whalen, J.K., 2007. Competitive interactions affect the growth of *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) in single-and mixed-species laboratory cultures. *European Journal of Soil Biology*, 43(3), pp.142-150.
- FAO, 2014. World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.
- FAO/PAM, 2018. Mission FAO/PAM d'évaluation des récoltes et de la sécurité alimentaire à madagascar, p.78
- Faulkner, L.R. and Bolander, W.J., 1970a. Acquisition and distribution of nematodes in irrigation waterways of the Columbia Basin in Eastern Washington. *Journal of nematology*, 2(4), p.362.
- Faulkner, L.R. and Bolander, W.J., 1970b. Agriculturally-polluted irrigation water as a source of plant-parasitic nematode infestation. *Journal of nematology*, 2(4), p.368.
- Ferris, H., Bongers, T. and de Goede, R.G., 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied soil ecology*, 18(1), pp.13-29.
- Ferris, H., Venette, R.C., Van Der Meulen, H.R. and Lau, S.S., 1998. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, 203(2), pp.159-171.
- Ferris, H., Venette, R.C. and Scow, K.M., 2004. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology*, 25(1), pp.19-35.
- Ferris, H., 2010. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *Journal of nematology*, 42(1), p.63.
- Ferris, H., Griffiths, B.S., Porazinska, D.L., Powers, T.O., Wang, K.H. and Tenuta, M., 2012. Reflections on plant and soil nematode ecology: past, present and future. *Journal of*

- Nematology*, 44(2), p.115.
- Flor-Peregrín, E., Azcón, R., Martos, V., Verdejo-Lucas, S. and Talavera, M., 2014. Effects of dual inoculation of mycorrhiza and endophytic, rhizospheric or parasitic bacteria on the root-knot nematode disease of tomato. *Biocontrol science and technology*, 24(10), pp.1122-1136.
- Fortun, A., Fortun, C., Ortega, C., 1989, Effect of farmyard manure and its humic fractions on the aggregate stability of a sandy-loam soil. *J. Soil Sci.* 40, 293-298.
- Freckman, D.W., 1988. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1-3), pp.195-217.
- Gabour, E.I., Marahatta, S.P. and Lau, J.W., 2015. Vermicomposting: A potential management approach for the reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis*. *Nematropica*, 45(2), pp.285-287.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Kunin, W.E. and Benton, T.G., 2013. Food production vs. biodiversity: comparing organic and conventional agriculture. *Journal of applied ecology*, 50(2), pp.355-364.
- Gaugler, R., McGuire, T. and Campbell, J., 1989. Genetic variability among strains of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae*. *Journal of Nematology*, 21(2), p.247.
- Görres, J.H., Savin, M.C., Amador, J.A., 1997. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization, microbial biomass, and nematode abundance within and outside the burrow walls of anecic earthworms (*Lumbricus terrestris*). *Soil Science* 162, 666–671
- Griffiths, B.S. and Caul, S., 1993. Migration of bacterial-feeding nematodes, but not protozoa, to decomposing grass residues. *Biology and Fertility of Soils*, 15(3), pp.201-207.
- Gusti, M., Forsell, N., Havlik, P., Khabarov, N., Kraxner, F. and Obersteiner, M., 2019. The sensitivity of the costs of reducing emissions from deforestation and degradation (REDD) to future socioeconomic drivers and its implications for mitigation policy design. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 24(6), pp.1123-1141.
- Haddad, N.M., Bowne, D.R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D.J., Sargent, S. and Spira, T., 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, 84(3), pp.609-615.
- He Z., Yang X., Kahn B.A., Stoffella P.J., Calvert D.V., 2001. Plant nutrition benefits of

- phosphorus, potassium, calcium, magnesium, and micronutrients from compost utilization, in: Stoffella, P.J., Kahn, B.A. (Eds.), *Compost utilization in horticultural cropping systems*. CRC Press LLC, pp. 307–317.
- Herrero, M., Havlik, P., McIntire, J., Palazzo, A. and Valin, H., 2014. *African Livestock Futures: Realizing the potential of livestock for food security, poverty reduction and the environment in Sub-Saharan Africa*.
- Hill, M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432.
- Hu, J., Chen, G., Hassan, W.M., Chen, H., Li, J. and Du, G., 2017. Fertilization influences the nematode community through changing the plant community in the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 78, pp.7-16.
- Hu, J., Chen, G., Hassan, W.M., Lan, J., Si, W., Wang, W., Li, G. and Du, G., 2022. The impact of fertilization intensity on soil nematode communities in a Tibetan Plateau grassland ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 170, p.104258.
- Hue, N.V., 1992. Correcting soil acidity of a highly weathered Ultisol with chicken manure and sewage sludge. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 23, 241–264.
- Husein Malkawi, A. I., Alawneh, A. S., & Abu-Safaqah, O. T., 1999. Effects of organic matter on the physical and the physicochemical properties of an illitic soil. *Applied Clay Science*, 14(5–6), 257–278. [https://doi.org/10.1016/S0169-1317\(99\)00003-4](https://doi.org/10.1016/S0169-1317(99)00003-4)
- Hyvönen, R., Andersson, S., Clarholm, M. and Persson, T., 1994. Effects of lumbricids and enchytraeids on nematodes in limed and unlimed coniferous mor humus. *Biology and Fertility of Soils*, 17(3), pp.201-205.
- Ilieva-Makulec, K. and Makulec, G., 2002. Effect of the earthworm *Lumbricus rubellus* on the nematode community in a peat meadow soil. *European Journal of Soil Biology*, 38(1), pp.59-62.
- Ilieva-Makulec, K. and Makulec, G., 2007. Does the activity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* modify the plant diversity effect on soil nematodes?. *European journal of soil biology*, 43, pp.S157-S164.
- Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R. and Coleman, D.C., 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological*

- monographs*, 55(1), pp.119-140.
- Irshad, U., Villenave, C., Brauman, A. and Plassard, C., 2011. Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), pp.2121-2126.
- James, S.W., 1991. Soil, nitrogen, phosphorus, and organic matter processing by earthworms in tallgrass prairie. *Ecology*, 72(6), pp.2101-2109.
- Jian-Feng, H.U.A., Xian-Gui, L.I.N., HH, B.A.I., Yu-Fang, S.H.A.O., Rui, Y.I.N. and Jiang, Q., 2010. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and earthworm on nematode communities and arsenic uptake by maize in arsenic-contaminated soils. *Pedosphere*, 20(2), pp.163-173.
- Jiang, Y., Sun, B., Jin, C. and Wang, F., 2013. Soil aggregate stratification of nematodes and microbial communities affects the metabolic quotient in an acid soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, pp.1-9.
- Jónsson, J.Ö.G. and Davíðsdóttir, B., 2016. Classification and valuation of soil ecosystem services. *Agricultural Systems*, 145, pp.24-38.
- Júnior, J.V., Pereira, R.C., Soto, R.L., Cardoso, I.M., Mondino, E.A., Berbara, R.L.L. and Mendonça, E.S., 2021. Organic fertilization influences nematode diversity and maturity index in coffee tree plantations using an agroforestry system. *Journal of nematology*, 53(1), pp.1-13.
- Juan, L.I., Zhao, B.Q., Li, X.Y., Jiang, R.B. and Bing, S.H., 2008. Effects of long-term combined application of organic and mineral fertilizers on microbial biomass, soil enzyme activities and soil fertility. *Agricultural Sciences in China*, 7(3), pp.336-343.
- Kean, J.M. and Barlow, N.D., 2000. Effects of dispersal on local population increase. *Ecology letters*, 3(6), pp.479-482.
- Kibblewhite, M. G., K. Ritz, and M. J. Swift. 2008. "Soil Health in Agricultural Systems." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1492): 685–701. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2178>.
- Kokhia, M., Tskitishvili, E. and Gigolashvili, M., 2015. Biodiversity of Nematofauna of earthworm casts. *International Journal of Agricultural Innovations and Research*, 4(1), pp.191-196.

- Kögel-Knabner, I. and Amelung, W., 2014. Dynamics, chemistry, and preservation of organic matter in soils.
- Lacey, L.A., Kaya, H.K. and Bettencourt, R., 1995. Dispersal of *Steinernema glaseri* (Nematoda: Steinernematidae) in adult Japanese beetles, *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biocontrol Science and Technology*, 5(1), pp.121-130.
- Lamshead, P.J.D., 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research.
- Lafont, A., Risède, J.M., Loranger-Merciris, G., Clermont-Dauphin, C., Dorel, M., Rhino, B. and Lavelle, P., 2007. Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on banana plants infected or not with the plant-parasitic nematode *Radopholus similis*. *Pedobiologia*, 51(4), pp.311-318.
- Lashermes, G., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Thuriès, L., Chaussod, R., Guillotin, M.L., Linères, M., Mary, B., Metzger, L., Morvan, T., 2009. Typology of exogenous organic matters based on chemical and biochemical composition to predict potential nitrogen mineralization. *Bioresource Technology*.
- Lavelle, P., 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biology and fertility of soils*, 6(3), pp.237-251.
- Lavelle, P., 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. In *Advances in ecological research* (Vol. 27, pp. 93-132). Academic Press.
- Lavelle, P. and Spain, A.V., 2001. *Soil ecology*. (Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands).
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P. and Rossi, J.P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European journal of soil biology*, 42, pp.S3-S15.
- Lavelle, P., Barros, E., Blanchart, E., Brown, G., Desjardins, T., Mariani, L. and Rossi, J.P., 2001. SOM management in the tropics: Why feeding the soil macrofauna?. In *Managing Organic Matter in Tropical Soils: Scope and Limitations* (pp. 53-61). Springer, Dordrecht.
- Lavelle, P., Barois, I., Blanchart, E., Brown, G., Brussaard, L., Decaëns, T., Fragoso, C., Jimenez, J.J., Kajondo, K.K., de los Ángeles Martínez, M. and Moreno, A., 1998. Les vers de terre,

- une ressource dans les agrosystèmes tropicaux. *Nature et Ressources*, 1(34), pp.26-41.
- Lavelle, P., Barot, S., Blouin, M., Decaëns, T., Jimenez, J.J., Jouquet, P. 2007. Earthworms as key actors in self-organized soil systems. *Ecosystem Engineers: Plants to Protists* 405.
- Lee, K. E., 1985. Earthworms: their ecology and relationship with soils and land use. New York, 411 pp.
- Le Bayon, R.C. and Binet, F., 2006. Earthworms change the distribution and availability of phosphorous in organic substrates. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(2), pp.235-246.
- Le Bayon, R-C., Milleret, R. 2009. Effects of earthworms on phosphorus dynamics—a review. *Dynamic Soil, Dynamic Plant* 3: 21-27.
- Li, Q., Bai, H., Liang, W., Xia, J., Wan, S. and van der Putten, W.H., 2013. Nitrogen addition and warming independently influence the belowground micro-food web in a temperate steppe. *PloS one*, 8(3), p.e60441.
- Li, Q., Jiang, Y., Liang, W., Lou, Y., Zhang, E. and Liang, C., 2010. Long-term effect of fertility management on the soil nematode community in vegetable production under greenhouse conditions. *Applied Soil Ecology*, 46(1), pp.111-118.
- Liu, T., Chen, X., Hu, F., Ran, W., Shen, Q., Li, H. and Whalen, J.K., 2016a. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, ecosystems & environment*, 232, pp.199-207.
- Liu, T., Whalen, J.K., Shen, Q. and Li, H., 2016b. Increase in soil nematode abundance due to fertilization was consistent across moisture regimes in a paddy rice–upland wheat system. *European Journal of Soil Biology*, 72, pp.21-26.
- Liu, Ting, and Huixin Li. 2019. “Spatial Ecology of Soil Nematodes : Perspectives from Global to Micro Scales.” *Soil Biology and Biochemistry* 137 (1): 107565. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107565>.
- Liu, T., Hu, F. and Li, H., 2019. Spatial ecology of soil nematodes: Perspectives from global to micro scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 137, p.107565.
- Loranger-Merciris, G., Cabidoche, Y.M., Deloné, B., Quénehervé, P. and Ozier-Lafontaine, H., 2012. How earthworm activities affect banana plant response to nematodes parasitism. *Applied Soil Ecology*, 52, pp.1-8.

- Malkawi, A.I.H., Alawneh, A.S. and Abu-Safaqah, O.T., 1999. Effects of organic matter on the physical and the physicochemical properties of an illitic soil. *Applied Clay Science*, 14(5-6), pp.257-278.
- MacMillan, K., Haukeland, S., Rae, R., Young, I., Crawford, J., Hapca, S. and Wilson, M., 2009. Dispersal patterns and behaviour of the nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* in mineral soils and organic media. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), pp.1483-1490.
- MAEP. 2015. "Programme Sectoriel Agriculture Elevage Peche Plan National D ' Investissement Agricole Psaep / Pniaep 2016-2020," 37.
- Mamilov, A.S., Byzov, B.A., Pokarzhevskii, A.D. and Zvyagintsev, D.G., 2000. Regulation of the biomass and activity of soil microorganisms by microfauna. *Microbiology*, 69(5), pp.612-621.
- Mankau, R. and Mankau, S.K., 1963. The role of mycophagous nematodes in the soil. I. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. *Soil organisms*, pp.271-280.
- Materechera, S.A., Mkhabela, T.S., 2002. The effectiveness of lime, chicken manure and leaf litter ash in ameliorating acidity in a soil previously under black wattle (*Acacia mearnsii*) plantation. *Bioresource Technology* 85, 9–16.
- Mathieu, J., Barot, S., Blouin, M., Caro, G., Decaëns, T., Dubs, F., Dupont, L., Jouquet, P. and Nai, P., 2010. Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), pp.203-209.
- McLean, M.A., Migge-Kleian, S. and Parkinson, D., 2006. Earthworm invasions of ecosystems devoid of earthworms: effects on soil microbes. *Biological invasions*, 8(6), pp.1257-1273.
- Migge-Kleian, S., McLean, M.A., Maerz, J.C. and Heneghan, L., 2006. The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms. *Biological Invasions*, 8(6), pp.1275-1285.
- Mokolobate, M., Haynes, R., 2002. Comparative liming effect of four organic residues applied to an acid soil. *Biology and Fertility of Soils* 35, 79–85.
- Monroy, F., Aira, M. and Domínguez, J., 2008. Changes in density of nematodes, protozoa and total coliforms after transit through the gut of four epigeic earthworms

- (Oligochaeta). *Applied Soil Ecology*, 39(2), pp.127-132.
- Moyle, P.L. and Kaya, H.K., 1981. Dispersal and infectivity of the entomogenous nematode, *Neoplectana carpocapsae* Weiser (Rhabditida: Steinernematidae), in sand. *Journal of Nematology*, 13(3), p.295.
- Murray Jr, B.G., 1967. Dispersal in vertebrates. *Ecology*, 48(6), pp.975-978.
- Mwangi, W.M., 1996. Low use of fertilizers and low productivity in sub-Saharan Africa. *Nutrient cycling in Agroecosystems*, 47(2), pp.135-147.
- Nathan, R., 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(9), pp.481-483.
- Nathan, R., 2003. Seeking the secrets of dispersal. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 18(6), pp.275-276.
- Neher, D.A., Weicht, T.R. and Barbercheck, M.E., 2012. Linking invertebrate communities to decomposition rate and nitrogen availability in pine forest soils. *Applied Soil Ecology*, 54, pp.14-23.
- Neher, D.A., 1999. Nematode communities in organically and conventionally managed agricultural soils. *Journal of Nematology*, 31(2), p.142.
- Neher, D.A., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of nematology*, 33(4), p.161.
- Neher, D.A., 2010. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annual review of phytopathology*, 48(1), pp.371-394.
- Nicholas, W.L., 1975. *The biology of free-living nematodes*. Clarendon.
- Noguera, D., Rondón, M., Laossi, K.R., Hoyos, V., Lavelle, P., de Carvalho, M.H.C. and Barot, S., 2010. Contrasted effect of biochar and earthworms on rice growth and resource allocation in different soils. *Soil biology and Biochemistry*, 42(7), pp.1017-1027.
- Nuutinen, V., 1992. Earthworm community response to tillage and residue management on different soil types in southern Finland. *Soil and Tillage Research*, 23(3), pp.221-239.
- Ohno T., Zibilske L.M., 1991. Determination of low concentrations of phosphorus in soil extracts using malachite green. *Soil Sci Soc Am J* 55:892–895

- Oka, Y. 2010. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments-A 800 review. *Applied Soil Ecology* 44: 101-115. doi: 10.1016/j.apsoil.2009.11.003.
- Okada, H. and Harada, H., 2007. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology*, 35(3), pp.582-598.
- Palm, C.A. and Sanchez, P.A., 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 83–88.
- Parkin, T.B. and Berry, E.C., 1999. Microbial nitrogen transformations in earthworm burrows. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(13), pp.1765-1771.
- Pashanasi, B., Lavelle, P., Alegre, J. and Charpentier, F., 1996. Effect of the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* on soil chemical characteristics and plant growth in a low-input tropical agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(6), pp.801-810.
- Pelosi, C., 2008. *Modélisation de la dynamique d'une population de vers de terre Lumbricus terrestris au champ. Contribution à l'étude de l'impact des systèmes de culture sur les communautés lombriciennes* (Doctoral dissertation, AgroParisTech).
- Pereira, L., 2017. Climate change impacts on agriculture across Africa. *Oxford research encyclopedia of environmental science*.
- Pearce, T.G. and Phillips, M.J., 1980. Fate of ciliates in the earthworm gut: An in vitro study. *Microbial ecology*, 5(4), pp.313-319.
- Poinar, G.O., 1978. Associations between nematodes (Nematoda) and oligochaetes (Annelida). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 45(2), pp.202-210.
- Pokarzhevskii, A.D., Zaboyev, D.P., Ganin, G.N. and Gordienko, S.A., 1997. Amino acids in earthworms: Are earthworms ecosystemivorous?. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3-4), pp.559-567.
- Postma-Blaauw, M.B., de Vries, F.T., De Goede, R.G.M., Bloem, J., Faber, J.H. and Brussaard, L., 2005. Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 142(3), pp.428-439.
- Prot, J. 1975. Recherches concernant le déplacement des juveniles de *Meloidogyne* spp. vers

- les raciness. Cahiers Orstom serie biologie: 3, pp 251-262.
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E. and Trap, J., 2021. Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, p.108383.
- Pulliam, H.R., Dunning Jr, J.B. and Liu, J., 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecological applications*, 2(2), pp.165-177.
- Rabary B., 2011. Impact du semis direct sous couverture végétale sur la macrofaune et la microflore des sols ferrallitiques d'Andranomanelatra, Antsirabe, Hautes Terres malgaches. Thèse pour l'obtention du diplôme de Doctorat en Sciences de la Vie ; Spécialité : Biologie Végétale. 211 pages.
- Rabeharisoa L., 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar, Thèse de Doctorat d'Etat ES Sciences Naturelles. Université d'Antananarivo
- Rabeharisoa, L., Razanakoto, O.R., Razafimanantsoa, M.P., Rakotoson, T., Amery, F. and Smolders, E., 2012. Larger bioavailability of soil phosphorus for irrigated rice compared with rainfed rice in Madagascar: results from a soil and plant survey. *Soil Use and Management*, 28(4), pp.448-456.
- Raboin, L.-M., Ramanantsoanirina, A., Dzido, J.-L., Frouin, J., Radanielina, T., Tharreau, D., Dusserre, J., Ahmadi, N., 2013. Upland rice varieties for the highlands of Madagascar: Review of a 25-year-long breeding program. *Cahiers Agricultures* 450–458.
- Raboin, L.-M., Randriambololona, T., Radanielina, T., Ramanantsoanirina, A., Ahmadi, N., Dusserre, J., 2014. Upland rice varieties for smallholder farming in the cold conditions in Madagascar's tropical highlands. *Field Crops Research* 169, 11–20.
- Rakotomanga, D., Blanchart, E., Baraby, B., Randriamanantsoa, R., Razafindrakoto, M., Autfray, P., 2016. Diversité de la macrofaune des sols cultivés sur les Hautes-Terres de Madagascar. *Biotechn. Agron. Soc.* 20, 495–507.
- Raminoarison, M., Razafimbelo, T., Rakotoson, T., Becquer, T., Blanchart, E. and Trap, J., 2020. Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in ferralsols: A greenhouse nutrient-omission trial. *Journal of Plant Nutrition*, 43(2), pp.270-284.
- Raminoarison, M., Blanchart, E., Razafimbelo, T., Thuriès, L., & Trap, J. 2022. Chemical and

- biochemical quality of organic and/or mineral fertilization resources-A dataset from the Highlands of Madagascar. *Data in Brief*, 43, 108458.
- Randriamanantsoa, L., Morel, C., Rabeharisoa, L., Douzet, J.M., Jansa, J. and Frossard, E., 2013. Can the isotopic exchange kinetic method be used in soils with a very low water extractable phosphate content and a high sorbing capacity for phosphate ions?. *Geoderma*, 200, pp.120-129.
- Räty, M. and Huhta, V., 2003. Earthworms and pH affect communities of nematodes and enchytraeids in forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, 38(1), pp.52-58.
- Ratsiatosika, O. H. 2018. *Vers de terre et services écosystémiques en riziculture pluviale à Madagascar. Connaissances des processus et propositions d'innovations agricoles* (Doctoral dissertation, Université d'Antananarivo).
- Ratsiatosika, O., Bernard, L., Rabary, B., Rainihanjarimanana, I., Randriamanantsoa, R., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Trap, J., Blanchart, E. 2019. Earthworm functional groups, residue quality and management impact on upland rice growth and yield—an experimental study in the Madagascar highlands. *Journal of Experimental Agriculture International* 30: 1-14
- Ratsiatosika, O., Razafindrakoto, M., Razafimbelo, T., Rabenarivo, M., Becquer, T., Bernard, L., Trap, J. and Blanchart, E., 2021a. Earthworm inoculation improves upland rice crop yield and other agrosystem services in Madagascar. *Agriculture*, 11(1), p.60.
- Ratsiatosika, O., Blanchart, E., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Vom Brocke, K., Cao-Hamadou, T.V., Andriamarosata, J.M.R., Ramanantsoanirina, A. and Trap, J., 2021b. Does rice breeding affect the ability of plants to interact with earthworms in nutrient-depleted Ferralsols?. *Applied Soil Ecology*, 163, p.103958.
- Raunet, M., 1989. Les terroirs rizicoles des Hautes Terres de Madagascar: environnements physiques et aménagements. *L'Agronomie tropicale*, 44(2), pp.69-86.
- Raveloson, H., Ratsimiala Ramonta, I., Tharreau, D., Sester, M. 2018. Long-term survival of blast pathogen in infected rice residues as major source of primary inoculum in high altitude upland ecology. *Plant Pathology* 67: 610-618.
- Razafindrakoto, M., 2012. Etude des Oligochètes de Madagascar : Taxonomies, écologies et distributions Thèse de Doctorat, Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences,

spécialité : Biologie Animale 151p

- Razafimahatratra, H.M., 2011. Sols malgaches et spectroscopie dans le moyen infrarouge: classification, caractérisation et sensibilité au climat. *Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, University of Antananarivo*, p.214.
- Razanamalala, K., Fanomezana, R.A., Razafimbelo, T., Chevallier, T., Trap, J., Blanchart, E. and Bernard, L., 2018. The priming effect generated by stoichiometric decomposition and nutrient mining in cultivated tropical soils: Actors and drivers. *Applied soil ecology*, 126, pp.21-33.
- Reddy, M.V., 1980. Mass migration and mortality of *Amyntas* ($\frac{1}{4}$ *Pheritima*) *alexandri* (beddard) (Megascolecidae: oligochaeta). *Current Science* 49, 606.
- Renčo, M. and Kováčik, P., 2012. Response of plant parasitic and free living soil nematodes to composted animal manure soil amendments. *Journal of Nematology*, 44(4), p.329.
- Robinson, A.F., 2004. Nematode behavior and migrations through soil and host tissue. *Nematology—Advances and Perspectives*. ZX Chen, SY Chen, and DW Dickson, eds. *Tsinghua University Press, Beijing*, pp.380-405.
- Rodriguez-Kabana, R., 1986. Organic and inorganic nitrogen amendments to soil as nematode suppressants. *Journal of Nematology*, 18(2), p.129.
- Ronce, O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, pp.231-253.
- Sackett, T.E., Classen, A.T. and Sanders, N.J., 2010. Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: a meta-analysis. *Oikos*, 119(12), pp.1984-1992.
- Sánchez-Moreno, S. 2018. “Biodiversity and Soil Health: The Role of the Soil Food Web in Soil Fertility and Suppressiveness to Soil-Borne Diseases.” *Acta Horticulturae* 1196: 95–104. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1196.11>.
- Sánchez-Moreno, S., Minoshima, H., Ferris, H. and Jackson, L.E., 2006. Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology*, 8(5), pp.703-715.
- Sarthou. 2018. “L’agriculture Écologiquement Intensive Nature et Défis.” *Cahiers Agricultures* 20 (6): 451–62. <https://doi.org/10.1684/agr.2011.0526>.

- Satchell, J. E., 1967. Lumbricidae. *In*: Burges, A. et Raw, F. (eds), *Soil Biology*. Academic Press, London, pp. 259-322.
- Scheu, S., 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives: The 7th international symposium on earthworm ecology. Cardiff. Wales. 2002. *Pedobiologia*, 47(5-6), pp.846-856.
- Schtickzelle, N., Mennechez, G. and Baguette, M., 2006. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*, 87(4), pp.1057-1065.
- Seinhorst, J., 1962. Extraction methods for nematodes inhabiting soil, in: Murphy, P.W. (Ed.), *Progress in Soil Zoology*. Butterworths, London, pp. 243-256.
- Senapati, B.K., 1992. Biotic interactions between soil nematodes and earthworms. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12), pp.1441-1444.
- Senapati, B.K., Lavelle, P., Giri, S., Pashanasi, B., Alegre, J., Decaëns, T., Jiménez, J.J., Albrecht, A., Blanchart, E., Mahieux, M. and Rousseaux, L., 1999. In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. *Earthworm management in tropical agroecosystems*, pp.199-237.
- Séronie, J.M. and Jacquemot, P., 2020. Agricultural Land Available In Sub-Saharan Africa. *International Journal of Agriculture*, 4(2), pp.17-32.
- Sester, M., Raveloson, H., Tharreau, D., Becquer, T. 2019. Difference in blast development in upland rice grown on an Andosol vs a Ferralsol. *Crop Protection* 115: 40-46
- Shapiro, D.I., Tylka, G.L., Berry, E.C. and Lewis, L.C., 1995. Effects of Earthworms on the Dispersal of *Steinernema* spp. *Journal of Nematology*, 27(1), p.21.
- Shapiro, D.I., Berry, E.C. and Lewis, L.C., 1993. Interactions between nematodes and earthworms: enhanced dispersal of *Steinernema carpocapsae*. *Journal of Nematology*, 25(2), p.189.
- Siddiqui, Z.A. and Mahmood, I., 1999. Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource technology*, 69(2), pp.167-179.
- Siddiqui, M.R., 1986. Tylenchida: parasites of plants and insects. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Slough SL2 3BN
- Sourisseau, J.M., Rasolofo, P., Bélières, J.F., Guengant, J.P., Ramanitriniony, H.K., Bourgeois,

- R., Razafimiarantsoa, T.T., Andrianantoandro, V.T., Ramarijaona, M., Burnod, P. and Rabeandriamaro, H., 2016. Diagnostic territorial de la région du Vakinankaratra à Madagascar.
- Southey, J.F., 1986. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Reference Book 402, London.
- Steven, R., Garrity, Lee A., Vierling, Keith, B., 2010. A simple filtered photodiode instrument for continuous measurement of narrow band NDVI and PRI over vegetated canopies, *Agricultural and Forest Meteorology* 150 (2010) 489–496
- Tabutin, D., Schoumaker, B., Coleman, H., Dutreuilh, C., Reeve, P., Tovey, J. and van Hoorn Alkema, B., 2020. The demography of Sub-Saharan Africa in the 21st century. *Population*, 75(2), pp.165-286.
- Talwana, H., Sibanda, Z., Wanjohi, W., Kimenju, W., Luambano-Nyoni, N., Massawe, C., Manzanilla-López, R.H., Davies, K.G., Hunt, D.J., Sikora, R.A. and Coyne, D.L., 2016. Agricultural nematology in East and Southern Africa: problems, management strategies and stakeholder linkages. *Pest Management Science*, 72(2), pp.226-245.
- Tao, J., Chen, X., Liu, M., Hu, F., Griffiths, B. and Li, H., 2009. Earthworms change the abundance and community structure of nematodes and protozoa in a maize residue amended rice–wheat rotation agro-ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(5), pp.898-904.
- Tenenhaus, M. and La Régression, P.L.S., 1998. théorie et pratique. *Technip, Paris*.
- Thoden, T.C., Korthals, G.W. and Termorshuizen, A.J., 2011. Organic amendments and their influences on plant-parasitic and free-living nematodes: a promising method for nematode management?. *Nematology*, 13(2), pp.133-153.
- Tiunov, A.V., Bonkowski, M., Tiunov, J.A. and Scheu, S., 2001. Microflora, Protozoa and Nematoda in *Lumbricus terrestris* burrow walls: a laboratory experiment. *Pedobiologia*, 45(1), pp.46-60.
- Torrini, G., Roversi, P.F., Cesaroni, C.F. and Marianelli, L., 2020. Pest risk analysis of rice root-knot nematode (*Meloidogyne graminicola*) for the Italian territory. *EPPO Bulletin*, 50(2), pp.330-339.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. and Richardson, D.M., 2005. The importance of long-

- distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), pp.173-181.
- Trap, J., Bernard, L., Brauman, A., Pablo, A.L., Plassard, C., Ranoarisoa, M.P. and Blanchart, E., 2015. Plant roots increase bacterivorous nematode dispersion through nonuniform glass-bead media. *Journal of Nematology*, 47(4), p.296.
- Trap, J., Ranoarisoa, M.P., Raharijaona, S., Rabeharisoa, L., Plassard, C., Mayad, E.H., Bernard, L., Becquer, T. and Blanchart, E., 2021a. Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability*, 13(13), p.7181.
- Trap, J., Blanchart, E., Ratsiatosika, O., Razafindrakoto, M., Becquer, T., Andriamananjara, A. and Morel, C., 2021b. Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on rice P nutrition and plant-available soil P in a tropical Ferralsol. *Applied Soil Ecology*, 160, p.103867.
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C. and Blanchart, E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398(1), pp.1-24.
- Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8: 127-150
- Uikman, P.J.K., Jansen, A.G. and Van Veen, J.A., 1991. 15N-nitrogen mineralization from bacteria by protozoan grazing at different soil moisture regimes. *Soil Biology and Biochemistry*, 23(2), pp.193-200.
- Urrea, J., Alkorta, I. and Garbisu, C., 2019. Potential benefits and risks for soil health derived from the use of organic amendments in agriculture. *Agronomy*, 9(9), p.542.
- Uvarov, A.V., 2009. Inter-and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia*, 53(1), pp.1-27.
- Van-Camp, L., Bujarrabal, B., Gentile, A.R., Jones, R.J., Montanarella, L., Olazabal, C. and Selvaradjou, S.K., 2004. Technical working groups established under the thematic strategy for soil protection.
- van Capelle, C., Schrader, S. and Brunotte, J., 2012. Tillage-induced changes in the functional diversity of soil biota—A review with a focus on German data. *European Journal of Soil Biology*, 50, pp.165-181.

- Van Den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., De Goede, R.G., Adams, B.J., Ahmad, W., Andriuzzi, W.S. and Bardgett, R.D., 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), pp.194-198.
- Van Groenigen, J.W., Van Groenigen, K.J., Koopmans, G.F., Stokkermans, L., Vos, H.M. and Lubbers, I.M., 2019. How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma*, 338, pp.525-535.
- Van Soest, P.J., 1963, Use of detergents in the analysis of fibrous feeds I: preparation of fiber residues of low nitrogen content. *J. Assoc. Off. Anal. Chem.*, 46, 825-835
- Villenave, C., Bongers, T., Ekschmitt, K., Fernandes, P. and Oliver, R., 2003. Changes in nematode communities after manuring in millet fields in Senegal. *Nematology*, 5(3), pp.351-358.
- Villenave, C., Rabary, B., Kichenin, E., Djigal, D. and Blanchart, E., 2010a. Earthworms and plant residues modify nematodes in tropical cropping soils (Madagascar): a mesocosm experiment. *Applied and Environmental Soil Science*, 2010.
- Villenave, C., Saj, S., Pablo, A.L., Sall, S., Djigal, D., Chotte, J.L. and Bonzi, M., 2010b. Influence of long-term organic and mineral fertilization on soil nematofauna when growing *Sorghum bicolor* in Burkina Faso. *Biology and Fertility of Soils*, 46(7), pp.659-670.
- Villenave, C., Rabary, B., Chotte, J.L., Blanchart, E. and Djigal, D., 2009. Impact of direct seeding mulch-based cropping systems on soil nematodes in a long-term experiment in Madagascar. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 44, pp.949-953.
- Vitousek, P.M., 1997. Human domination of earth ecosystems (vol 277, Pg 494, 1997). *Science*, 278(5335), pp.21-21.
- Wall, D.H., Adams, G. and Parsons, A.N., 2001. Soil biodiversity. In *Global biodiversity in a changing environment* (pp. 47-82). Springer, New York, NY.
- Wallace, H.R., 1958. Movement of eelworms: I. The influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Annals of applied Biology*, 46(1), pp.74-85.
- Wang, K.H., McSorley, R., Marshall, A. and Gallaher, R.N., 2006. Influence of organic *Crotalaria juncea* hay and ammonium nitrate fertilizers on soil nematode

- communities. *Applied Soil Ecology*, 31(3), pp.186-198.
- Wardle, D.A. and Yeates, G.W., 1993. The dual importance of competition and predation as regulatory forces in terrestrial ecosystems: evidence from decomposer food-webs. *Oecologia*, 93(2), pp.303-306.
- Waser, P.M., 1985. Does competition drive dispersal?. *Ecology*, 66(4), pp.1170-1175.
- WFP, (World Food Program). 2019. “La Filière Riz à Madagascar Face à La Fortification.” *Rapport Du Bureau Pays Du Programme Alimentaire Mondial à Madagascar*, 1–36.
- Whalen, J.K., Chang, C., Clayton, G.W. and Carefoot, J.P., 2000. Cattle manure amendments can increase the pH of acid soils. *Soil Science Society of America Journal*, 64(3), pp.962-966.
- Wilschut, R.A. and Geisen, S., 2021. Nematodes as drivers of plant performance in natural systems. *Trends in plant science*, 26(3), pp.237-247.
- Woods, L.E., Cole, C.V., Elliott, E.T., Anderson, R.V. and Coleman, D.C., 1982. Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(2), pp.93-98.
- Wu, F., Wan, J.H.C., Wu, S. and Wong, M., 2012. Effects of earthworms and plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on availability of nitrogen, phosphorus, and potassium in soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 175(3), pp.423-433.
- Wyss, E. and Glasstetter, M., 1992. Tillage treatments and earthworm distribution in a Swiss experimental corn field. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12), pp.1635-1639.
- Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G., Freckman, D.W. and Georgieva, S., 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera—an outline for soil ecologists. *Journal of nematology*, 25(3), p.315.
- Yeates, G.W. and Bongers, T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. In *Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes* (pp. 113-135). Elsevier.
- Yeates, G.W., 1979. Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Journal of Nematology*, 11(3), p.213.
- Yeates, G.W., 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37(4), pp.199-210.

- Zhang, Z., Zhang, X., Mahamood, M., Zhang, S., Huang, S. and Liang, W., 2016. Effect of long-term combined application of organic and inorganic fertilizers on soil nematode communities within aggregates. *Scientific reports*, 6(1), pp.1-12.
- Zhao, J., Wang, F., Li, J., Zou, B., Wang, X., Li, Z. and Fu, S., 2014. Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, pp.1-10.

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 Description de l'espèce de vers de terre <i>Pontoscolex corethrurus</i>	ii
Annexe 2 Comparaison d'abondance des nématodes de différents types de fertilisants organo-minéraux.....	iv
Annex 3 Aerial view of the study site (A) and experimental design (B). Numbers in brackets indicate the numbers of subplots. The subplots are separated from each other by a distance of 1 m. T1 to T16 were the sixteen treatments tested.....	v
Annex 4 Physico-chemical characteristics of OMF (CFM: conventional farmyard manure, COM: compost, IFM: improved farmyard manure, KM: kraal manure, VCT: vermicompost).	vi
Annex 5 List of variables considered for performing the PLS-R models	vii
Annex 6 Relative abundance of nematodes per practice (OF: organic fertilizer, MF: mineral fertilizer, OFM: organic fertilizers mixtures).....	ix

Annexe 1 Description de l'espèce de vers de terre *Pontoscolex corethrurus*

↳ **Classification**

- Phylum : Annelida
- Classe : Clitellata
- Sous-classe : Oligochaeta
- Ordre : Haplotaxida
- Sous-ordre : Lumbricina
- Superfamille : Lumbricoidea
- Famille : Rhinodrilidae
- Genre : *Pontoscolex*

- ↳ - Espèce : *corethrurus*

↳ **Anatomie (d'après Razafindrakoto, 2012)**

Description : La longueur du corps varie de 60 mm à 80 mm, mais selon Blakemore, (2002), elle peut atteindre jusqu'à 142 mm et même 360 mm selon Stephenson (1931). Le diamètre est de 4 à 6 mm et le nombre de segments varie entre 166 et 210 et peut présenter des annulations secondaires. Sans pigmentation, les glandes calcifères sont visibles à travers le tégument car elles sont entourées de capillaires sanguins de couleur jaunâtre ou orangé. Le clitellum en forme de selle présente une coloration jaune orangé qui s'étale du segment 15 jusqu'au segment 22. Le vaisseau dorsal est très bien visible.

Diagnose : Soie de type lombricienne, alternée sur la partie postérieure. Système digestif avec gésier sphérique et musculaire sur le segment 6 ; intestin débute sur le segment 16, présence de typhosole. Pore mâle sur l'inter-segment 19/20 mais selon Gates (1972) celui-ci s'observe sur 20/21. Petit pore de spermathèque sur les inter-segments 6/7, 7/8 et 8/9. Dernier cœur sur le segment 12. Néphridies holoïques. Trois paires de spermathèques sur le segment 7 - 9, clitellum en forme de selle sur le segment 15-22, 23.

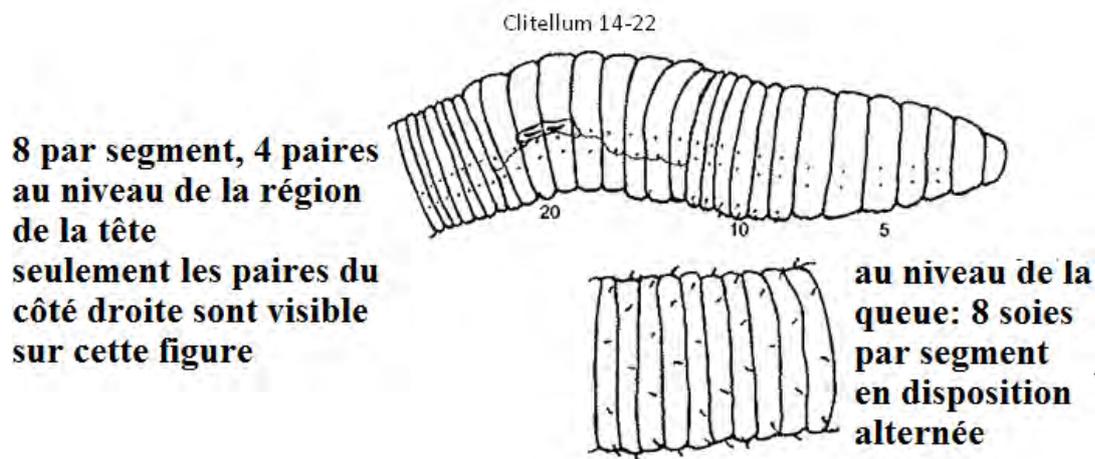


Figure 1. Disposition soies chez *Pontoscolex corethrurus*

Caractère interne : Le gésier est musculaire et sphérique ; il s'observe sur le segment 6. Trois paires de glandes calcifères sur les segments 7-9 en position latérale au niveau de l'oesophage. Les dissépinements commencent sur les inter-segments 3/4 jusqu'à 8/9, ceux de 9/10 et 10/11 sont absents. Des bulbes pharyngiens s'observent entre les épais dissépinements 4/5 et 5/6 et 4/5 qui contiennent aussi une touffe de néphridies. Le gésier débute sur celui de 6/7. L'intestin commence sur le segment 16. Le testicule et le canal déférent s'observent sur le segment 11, présence de vésicule séminale en forme de sac sur le segment 12. Prostate absente. Trois paires de glandes calcifères sur les segments 7-9, en forme de disques aplatis qui s'aplatissent sur un tube transparent sans diverticule.

↪ **Habitat :**

C'est une espèce introduite à Madagascar mais elle est originaire d'Amérique du Sud. Elle est cosmopolite en colonisant tous les types de milieux. Elle s'adapte à divers types de végétation : différentes espèces de graminées, forêt primaire, sous *Eucalyptus*, des goyaviers, ou sol dénudé. Elle n'a pas de préférence sur la qualité du sol mais se rencontre préférentiellement dans les 15 premiers cm de sol. Elle produit beaucoup de turricules à la surface du sol.

Annexe 2 Comparaison d'abondance des nématodes de différents types de fertilisants organo-minéraux

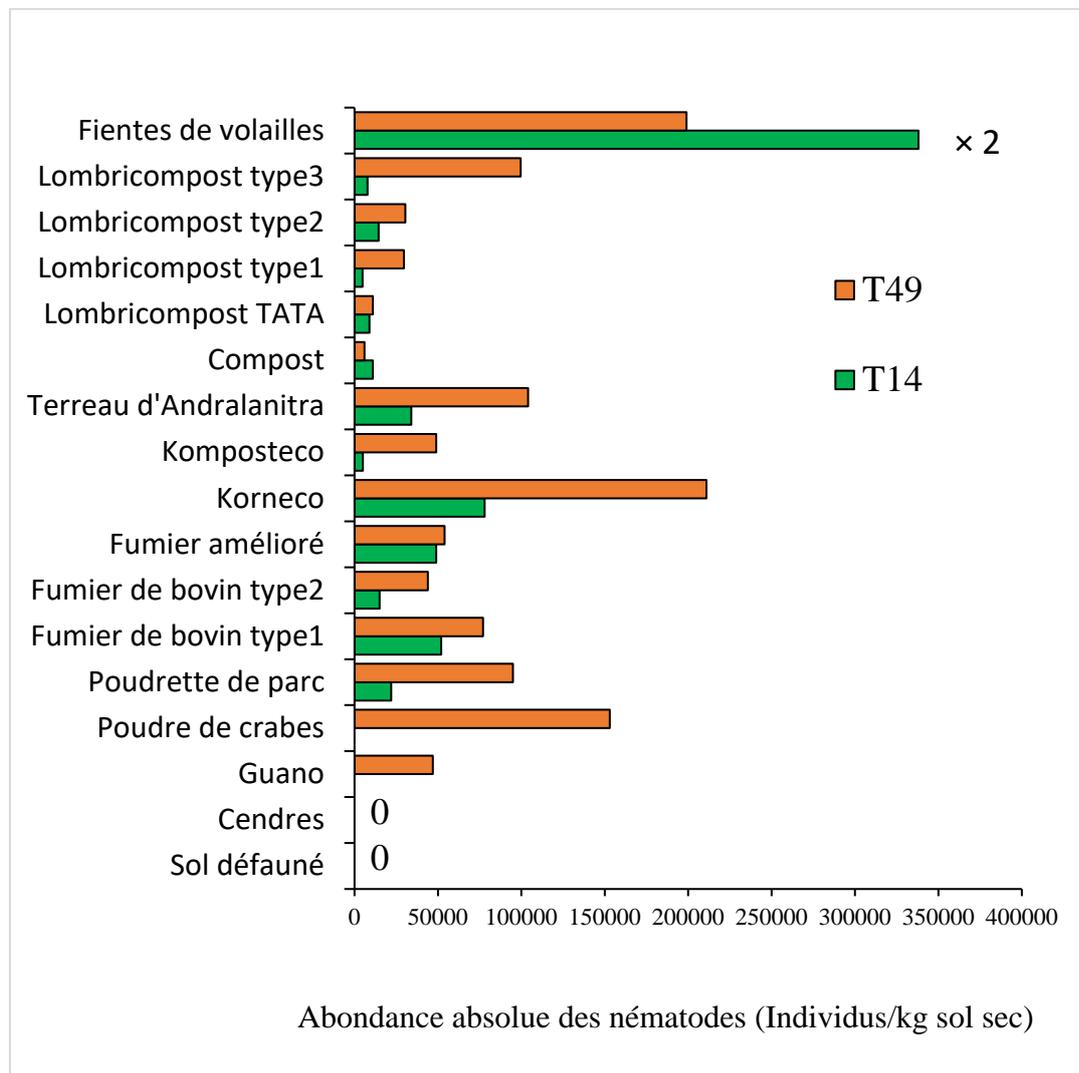
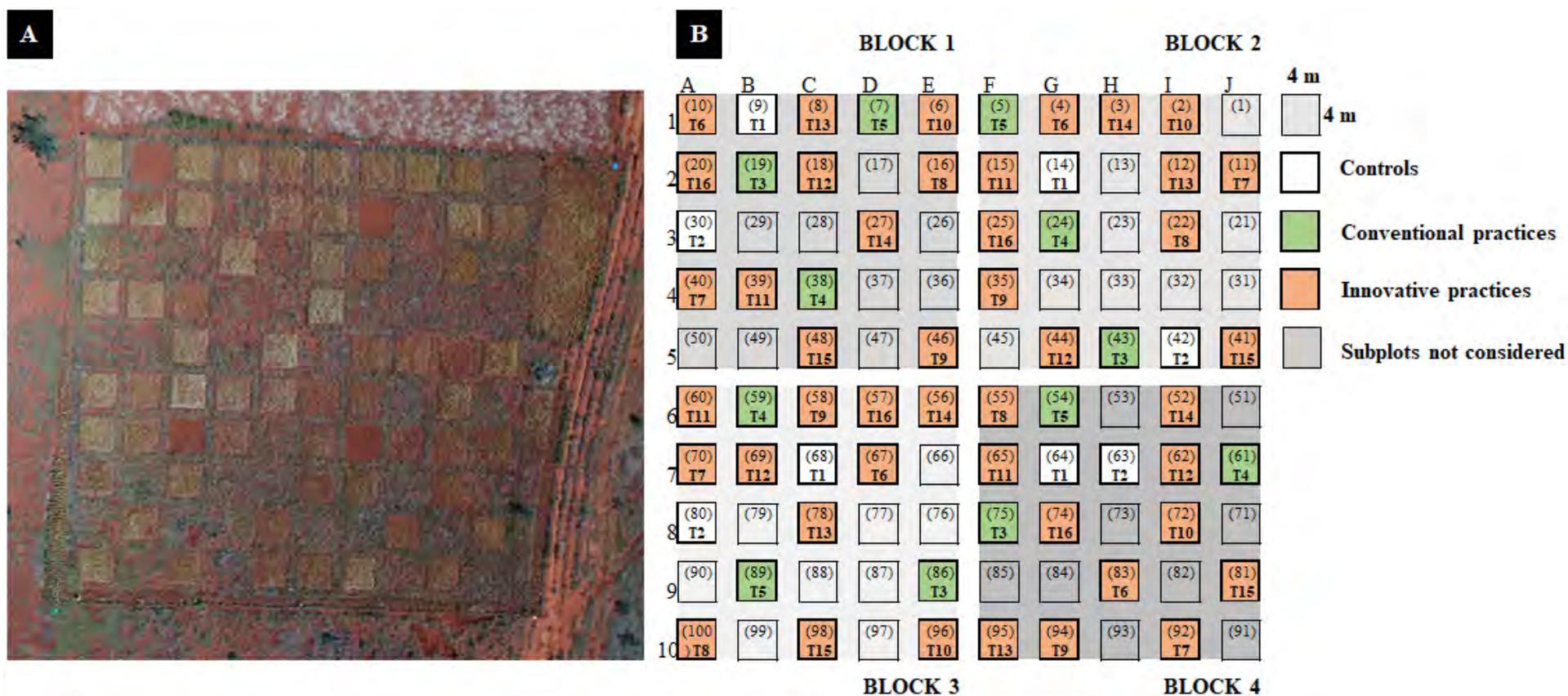


Figure 2. Différences d'abondance des nématodes des fertilisants organo-minéraux après 14 et 49 jours d'incubation

Annex 3 Aerial view of the study site (A) and experimental design (B). Numbers in brackets indicate the numbers of subplots. The subplots are separated from each other by a distance of 1 m. T1 to T16 were the sixteen treatments tested.



Annex 4 Physico-chemical characteristics of OMF (CFM: conventional farmyard manure, COM: compost, IFM: improved farmyard manure, KM: kraal manure, VCT: vermicompost).

Variables	Units	CFM	COM	IFM	KM	VCT	Dolomite	Ash	Guano	Hyperfos	NPK	Urea
Moisture	%	6	7	23	10	37	1	2	24	12	n.d.	n.d.
Total C content	%	28.78	11.29	21.41	14.05	23.13	10.2	3.17	4.46	0.34	0.00	0.00
Total N content	%	2.16	0.598	1.87	1.03	2.00	0.00	0.19	1.26	0.04	11	46
Total P content	%	0.10	0.37	0.30	0.16	0.38	0.00	0.12	6.85	8.29	22	0.00
Total S content	%	0.3	0.204	0.25	0.15	0.30	0.00	0.09	4.59	0.021	0.00	0.00
Total K content	%	0.45	0.26	2.21	0.69	1.71	0.005	0.69	0.22	0.03	16	0.00
Total Ca content	%	0.15	0.90	0.76	0.36	0.76	19.125	0.16	6.17	7.919	0.00	0.00
Total Mg content	%	0.11	0.19	0.45	0.26	0.38	7.341	0.08	0.44	0.17	0.00	0.00
C:N ratio		13	19	12	14	12	51	17	4	9	0.00	0.00
pH		8	8	9	9	8	9	8	6	8	n.d.	n.d.
C content in a biochemical fraction												
Soluble fraction	%	19	29	31	14	25	n.d.	8	82	18	n.d.	n.d.
Hemicellulose	%	18	1	1	11	6	n.d.	1	10	45	n.d.	n.d.
Cellulose	%	48	59	53	56	46	n.d.	86	8	35	n.d.	n.d.
Lignin	%	15	10	16	19	23	n.d.	5	0	2	n.d.	n.d.
Ash	%	70	80	60	66	51	90	91	78	96	n.d.	n.d.

*n.d. not determined

Annex 5 List of variables considered for performing the PLS-R models

Models	Response variables	Explanatory variables			
	Nematode abundances and indices	Agronomic variables	Soil variables	Plant variables	OMF
Soil and agronomic variables explaining nematodes abundances and indices	Bacterivores	Total C input	Moisture	Root biomass	NPK
	Fongivores	Total N input			Kraal manure
	Microbivores	Total P input	pH water		Conventional farmyard manure
	Omni-predators	Total S input	Total C content		Rice husk ash
	<i>Meloidogyne</i>	Total K input	Total N content		Improved farmyard manure
	<i>Pratylenchus</i>	Total Ca input	Available P		Compost
	PPI	Total Mg input	Microbial biomass P		Vermicompost
		Total hemicellulose input	Earthworm abundance		Dolomite
		Total cellulose input			Prochimad

Trophic groups and nematode indices as predictors of yield and plant growth and nutrition	Shoot biomass	Bacterivores	EI	q ₀ all taxa	Total biomass
	Root biomass	Fungivores	SI	q ₁ all taxa	Total production
	Total biomass	Omni-predators	MI	q ₂ all taxa	Total respiration
	Rice yield	Endoparasites	PPI	q ₀ free-living nematodes	Mean carbon use efficiency (CUE)
	Ratio shoot:root	Migratory endoparasites	Ratio PPI:MI	q ₁ free-living nematodes	
	Grain N content		NCR	q ₂ free-living nematodes	
	Shoot N content			q ₀ herbivores	
	Grain P content			q ₁ herbivores	
	Shoot P content			q ₂ herbivores	

Annex 6 Relative abundance of nematodes per practice (OF: organic fertilizer, MF: mineral fertilizer, OFM: organic fertilizers mixtures)

		Fertilization types																	
		NPK +				Low OF +				High OF				High OF + MF		High OFM		High OFM + MF	
Taxa	cp value	Absent	Urea	Low OF		NPK	High OF				P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16		
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9									
Bacterivores																			
<i>Acrobeles</i>	2	1.44	1.74	2.20	1.99	1.77	3.32	1.59	1.17	2.44	1.82	1.80	3.50	4.20	1.83	1.28	2.56		
<i>Acrobelloides</i>	2	2.14	2.33	4.09	5.53	5.50	3.41	2.23	2.28	3.72	5.26	6.61	3.99	4.22	3.25	2.42	2.21		
<i>Alaimus</i>	4	0.00	0.00	0.24	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	0.14	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
<i>Cephalobus</i>	2	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.32	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
<i>Cervidellus</i>	2	0.56	0.00	0.12	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.00	0.23	0.15	0.20	0.14		
<i>Eucephalobus</i>	2	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.42	0.14	0.00	0.00	0.00	0.37	0.00		
<i>Heterocephalobus</i>	2	1.29	0.49	0.37	0.32	0.55	0.00	0.34	0.68	0.00	1.46	1.17	1.51	0.16	0.28	0.80	0.32		
<i>Panagrolaimus</i>	1	0.00	0.00	0.98	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.14	0.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
<i>Prismatolaimus</i>	3	0.00	0.12	0.00	0.00	1.84	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
<i>Pseudacrobeles</i>	2	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
<i>Rhabditis</i>	1	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.00		
Rhabditidae	1	0.00	0.00	0.00	0.32	0.00	1.04	0.48	0.00	0.27	8.84	0.89	0.00	0.54	0.00	0.19	0.00		
<i>Rhabdolaimus</i>	3	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.66	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.70	0.00	0.41	0.00		
<i>Wilsonema</i>	2	1.15	0.32	0.53	1.58	0.28	2.18	1.15	0.68	1.37	1.14	0.43	0.42	1.16	0.84	0.18	0.49		
<i>Zeldia</i>	2	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.36	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41		

Fungivores

<i>Aphelenchoides</i>	2	33.64	27.13	18.71	20.26	12.08	15.64	14.32	13.13	13.00	11.83	7.55	12.96	16.03	26.07	10.38	10.49	
<i>Ditylenchus</i>	2	23.90	22.54	18.10	31.23	12.67	11.95	12.34	11.05	16.44	23.23	8.17	19.30	13.64	14.34	24.80	9.96	
<i>Diphtherophora</i>	3	0.00	0.32	0.30	0.32	0.19	0.00	1.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.21	0.56	0.00	0.00	
<i>Dorylaimoides</i>	4	0.80	0.12	0.00	0.00	1.03	0.71	0.14	0.95	0.41	0.45	0.19	0.22	0.23	0.70	1.17	0.00	
<i>Leptonchus</i>	4	1.09	0.00	7.79	0.37	0.19	0.00	0.14	0.72	0.00	0.00	0.98	0.88	1.85	0.00	1.51	0.00	
<i>Tylencholaimus</i>	4	3.67	0.54	2.79	1.90	1.21	1.06	1.17	2.16	1.79	2.74	3.36	0.54	3.46	3.12	3.80	0.00	
Herbivores																		
Belonidiridae	5	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.53	0.00	0.00	0.00	0.19	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Criconemoides</i>	3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.18	0.14	
<i>Helicotylenchus</i>	3	0.21	0.00	0.12	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	
<i>Longidorus</i>	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Meloidogyne</i>	3	1.95	15.44	0.00	0.00	6.52	13.22	26.59	32.25	1.10	0.96	20.79	0.00	0.00	1.98	0.00	20.22	
<i>Pratylenchus</i>	3	3.61	2.52	6.01	6.67	15.29	4.97	7.57	6.57	12.09	8.87	5.17	14.91	11.28	11.33	13.03	16.55	
<i>Scutellonema</i>	3	0.00	0.00	0.49	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Trichodorus</i>	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.70	0.00	0.00	0.00	
Tylenchidae	2	17.20	14.49	15.45	8.92	18.31	12.39	11.74	14.49	15.76	18.63	15.52	16.04	21.22	23.52	10.15	11.52	
<i>Tylenchorhynchus</i>	3	0.24	3.73	1.22	1.53	1.36	2.83	0.14	0.00	0.14	0.29	1.11	2.29	1.55	1.16	3.11	0.40	
<i>Xiphinema</i>	5	3.65	5.25	9.00	12.56	12.28	15.05	11.69	6.23	19.66	3.98	16.78	14.61	8.73	2.40	15.62	12.67	
Omnivores																		
<i>Aporcelaimus</i>	5	0.21	0.22	1.30	0.19	1.17	0.00	0.14	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	1.31	0.00	0.00	
<i>Aporcelaimellus</i>	5	0.00	0.22	3.10	1.34	1.81	4.95	1.38	3.53	2.44	1.40	2.85	2.25	1.68	3.77	3.96	4.53	
<i>Ecumenicus</i>	4	0.29	0.32	0.30	0.62	0.00	2.98	0.21	0.13	0.00	1.82	0.15	0.20	2.45	0.00	0.19	1.06	
<i>Eudorylaimus</i>	4	0.00	0.00	0.80	0.00	1.81	0.34	0.34	0.00	0.14	0.93	0.98	1.55	0.00	0.56	0.58	0.83	
<i>Paraxonchium</i>	5	0.21	0.32	0.00	0.00	0.00	0.34	0.21	0.32	3.75	0.45	0.19	1.56	0.00	0.57	0.39	1.23	
<i>Prodorylaimus</i>	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.32	

Qudsianematidae	4	0.63	1.61	1.63	1.21	1.91	2.45	1.91	0.64	2.21	0.99	1.75	0.39	1.96	0.15	1.84	2.51	
<i>Thonus</i>	4	1.57	0.12	2.99	1.99	2.09	0.50	1.32	2.04	1.36	2.19	2.47	1.81	1.30	2.12	2.53	0.87	
Predators																		
<i>Nygolaimus</i>	5	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.32	0.41	0.72	0.00	0.44	1.20	0.00	0.61	0.23	
