

Année Universitaire  
2022-2023

# REPUBLIQUE DE COTE D'IVOIRE

*Union-Discipline-Travail*

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



UFR Sciences de la Nature (UFR-SN)

Laboratoire d'Ecologie et de Développement Durable (LEDD)

## THESE

Pour l'obtention du grade de Docteur en sciences biologiques de

l'Université NANGUI ABROGOUA

Spécialité : Biodiversité et Gestion Durable des Ecosystèmes

Option : Ecologie du sol et Biodiversité

THEME :

Numéro d'ordre  
852

Effet de la gestion des résidus d'abattage sur la biodiversité du sol et ses fonctions associées dans les replantations d'hévéas (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg., 1865) en Côte d'Ivoire

Présentée par

**KOUAKOU KOUAKOU AYMARD**

Soutenu publiquement le 22 juillet 2023, devant le Jury composé de :

M. KONE Mongomaké, Professeur Titulaire, Université NANGUI ABROGOUA,	<b>Président</b>
M. YEO Kolo, Professeur Titulaire, Université NANGUI ABROGOUA,	<b>Co-Directeur</b>
M. BRAUMAN Alain, Directeur de Recherche, Institut de Recherche pour le Développement,	<b>Co-Directeur</b>
M. KONE N'Golo Abdoulaye, Maître de Conférences, Université NANGUI ABROGOUA,	<b>Rapporteur</b>
M. TONDOH Ebagnerin Jérôme, Maître de Conférences, Université NANGUI ABROGOUA,	<b>Examineur</b>
M. KOUA Kouakou Hervé, Professeur Titulaire, Université FELIX HOUPHOUET-BOIGNY,	<b>Examineur</b>

## TABLE DES MATIERES

<b>AVANT-PROPOS</b> .....	<b>vii</b>
<b>RESUME</b> .....	<b>viii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>ix</b>
<b>SIGLES ET ACRONYMES</b> .....	<b>x</b>
<b>LISTE DE FIGURES</b> .....	<b>xi</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b> .....	<b>xiv</b>
<b>DEDICACE</b> .....	<b>xvi</b>
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	<b>xvii</b>
<b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....	<b>1</b>
<b>PREMIERE PARTIE : REVUE DE LITTERATURE</b> .....	
<b>CHAPITRE I : GENERALITE SUR HEVEACULTURE</b> .....	<b>6</b>
1.1- Expansion de l'hévéaculture .....	6
1.2- Impact environnemental des plantations d'hévéas.....	10
1.2.1- Hévéaculture et fonctionnement biologique du sol .....	11
1.2.2- Séquestration du carbone et hévéaculture : une opportunité ? .....	12
1.2.3- Importance économique de l'hévéaculture.....	12
<b>CHAPITRE II : BIODIVERSITE DU SOL</b> .....	<b>15</b>
2.1- Dimension taxonomique de la biodiversité.....	15
2.2- Dimension fonctionnelle de la biodiversité.....	16
2.3- Biodiversité et variabilité temporelle des systèmes écologiques .....	17
2.4- Fonctions des organismes du sol.....	17
2.5- Classification fonctionnelle de la biodiversité du sol.....	20
2.5.1- Ingénieurs physiques .....	20
2.5.2- Ingénieurs biologiques ou régulateurs biologiques .....	21
2.5.3- Ingénieurs chimiques.....	21
<b>CHAPITRE III : NOTIONS DE RESISTANCE, RESILIENCE, RESTAURATION ET DURABILITE</b> .....	<b>23</b>
3.1- Résistance.....	23
3.2- Résilience .....	23
3.3- Restauration.....	25
3.4- Différence entre résilience et durabilité .....	26
3.5- Mesure de résistance et de résilience d'un système .....	26
3.6- Plantes de couverture et restauration du sol .....	27

3.7- Matières organiques comme vecteurs de restauration du sol .....	27
3.8- Résidus de culture et restauration du sol .....	28
<b>CHAPITRE IV : MILIEU D'ETUDE .....</b>	<b>30</b>
4.1- Situation géographique.....	30
4.2- Localisation des zones visitées.....	30
4.3- Climat.....	31
4.4- Végétation .....	33
4.5- Relief et Sols .....	33
<b>DEUXIEME PARTIE : MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>.....</b>
<b>CHAPITRE V : MATERIELS.....</b>	<b>35</b>
5.1- Matériels biologiques .....	35
5.1.1- Matériel biologique végétal .....	35
5.1.2- Matériel biologique animal.....	35
<b>CHAPITRE VI : METHODES .....</b>	<b>36</b>
6.1- Dispositif expérimental .....	36
6.2- Méthode d'échantillonnage .....	38
6.2.1- Echantillonnage de la macrofaune du sol .....	41
6.2.2- Extraction des nématodes du sol .....	42
6.2.3- Méthode d'analyse des communautés microbiennes.....	44
6.2.3.1- Analyse moléculaire.....	44
6.2.3.2- Analyse du profil métabolique par la méthode Microresp™ .....	46
6.3- Mesure des propriétés fonctionnelles du sol .....	46
6.4- Identification des organismes du sol .....	48
6.4.1- Cas de la macrofaune.....	48
6.4.2- Cas des collemboles.....	48
6.4.3- Cas des nématodes.....	49
6.5- Détermination de la biomasse microbienne .....	50
6.5.1- Respiration induite par le substrat (SIR) .....	50
6.5.2- Séquençage .....	50
6.6- Mesure de traits fonctionnels .....	51
6.6.1- Cas des fourmis .....	51
6.6.2- Cas des collemboles.....	54
6.7- Mesure de la résistance et de la résilience de la biodiversité du sol aux perturbations	55
6.8- Caractérisation des communautés des groupes d'organismes étudiés .....	56

6.8.1- Indices de diversité .....	56
6.8.1.1- Richesse spécifique (S) .....	56
6.8.1.2- Diversité alpha .....	56
6.8.1.3- Diversité bêta .....	57
6.8.2- Diversité fonctionnelle .....	58
6.8.2.1- Richesse fonctionnelle (FRic).....	58
6.8.2.2- Equitabilité fonctionnelle (FEve).....	59
6.8.2.3- Divergence fonctionnelle (FDiv) .....	59
6.8.2.4- Dispersion fonctionnelle (FDis).....	59
6.8.3- Indices écologiques de fonctionnement du sol chez les nématodes .....	59
6.8.4- Interactions microbiennes : les réseaux de co-occurrence.....	64
6.9- Calcul des indices de santé du sol .....	65
6.10- Analyses statistiques des données .....	65
6.10.1- Méthode d'analyses univariées.....	65
6.10.1.1- Analyse de la variance (ANOVA) à un facteur .....	65
6.10.1.2- ANOVA à mesures répétées avec les modèles mixtes .....	66
6.10.2- Méthode d'analyses multivariées .....	66
6.10.2.1- Analyse en composante principale.....	66
6.10.2.2- Analyse en coordonnées principales .....	66
6.10.2.3- Analyse multidimensionnelle non métrique .....	67
6.10.2.4- Analyse multivariée des variances par permutations.....	67
6.10.2.5- Régression linéaire.....	67
6.10.2.6- Co-inertie .....	68
6.10.3- Traitement des données .....	68
6.10.3.1- Cas de la macrofaune .....	68
6.10.3.2- Cas des collemboles .....	69
6.10.3.3- Cas des nématodes .....	70
6.10.3.4- Cas des micro-organismes .....	71

**TROISIEME PARTIE : RESULTATS ET DISCUSSION.....**

**CHAPITRE VII : REPONSE DES CARACTERISTIQUES DES COMMUNAUTES DE LA MACROFAUNE, DE NEMATODES ET MICROBIENNES DU SOL A LA PERTURBATION ET A L'APPORT DE MATIERES ORGANIQUES..... 78**

7.1- Introduction partielle .....	78
7.2- Caractérisation des communautés de la macrofaune du sol .....	78

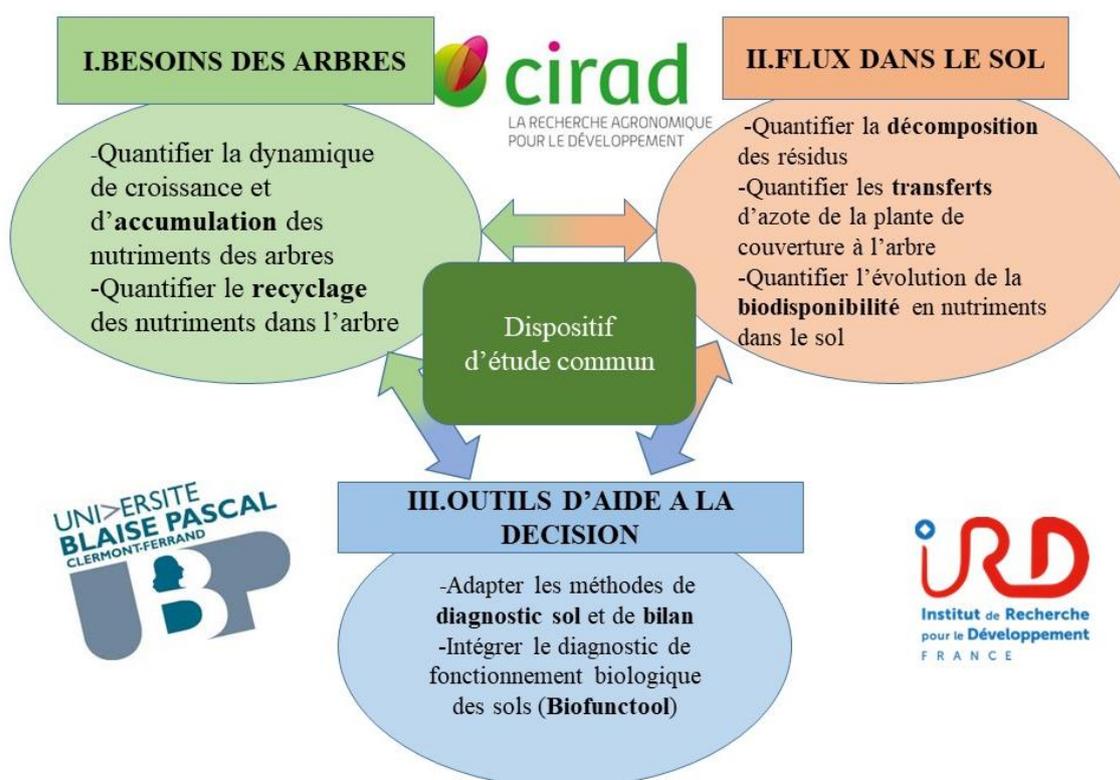
7.2.1- Influence de la zone d'étude sur les caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol.....	81
7.2.2- Effet de la perturbation sur les caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol.....	81
7.2.3- Restauration des caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol après apport des résidus d'abattage et de légumineuse .....	81
7.2.4- Changements dans la composition taxonomique de la macrofaune du sol .....	84
7.3- Caractérisation des communautés de nématodes du sol.....	88
7.3.1- Effet de la zone d'étude sur les caractéristiques des communautés de nématodes du sol.....	88
7.3.2- Détermination de la réponse de la structure des communautés de nématodes à la l'abattage des hévéas et à l'apport de résidus .....	90
7.3.3- Détermination de la réponse des groupes trophiques de nématodes à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuses .....	93
7.3.4- Détermination de la réponse des indices écologiques à la perturbation et à l'apport de résidus d'abattage.....	99
7.3.5- Détermination de la réponse de la composition des communautés de nématodes à l'abattage des hévéas et à l'apport de résidus .....	99
7.4- Caractérisation des communautés microbiennes du sol.....	105
7.4.1- Détermination de la réponse des profils métaboliques microbiens à la perturbation mécanique du sol.....	105
7.4.2- Détermination de la réponse de la biomasse microbienne à la perturbation mécanique du sol et à l'apport de résidus .....	105
7.4.3- Détermination de la réponse de la composition des communautés microbiennes à la perturbation et l'apport de résidus d'abattage.....	108
7.4.4- Détermination de la réponse de la structure des communautés microbiennes à la perturbation et l'apport de résidus .....	112
7.4.5- Détermination de la réponse des réseaux de co-occurrence microbiens à la perturbation et l'apport de résidus .....	115
7.4.6- Effet de la zone d'étude, des traitements et de la date d'échantillonnage sur les fonctions des procaryotes.....	120
7.5- Discussion .....	124
7.5.1- Niveau de résistance de la macrofaune du sol à la perturbation engendrée lors du processus de replantation .....	124

7.5.2- Contribution de l'apport de résidus d'abattage à la résilience des communautés de la macrofaune du sol suite à la perturbation .....	124
7.5.3- Influence des conditions physiques du sol sur les caractéristiques des communautés de nématodes.....	126
7.5.4- Réponse des communautés de nématodes du sol à l'abattage des hévéas et la préparation du terrain.....	126
7.5.5- Résilience des caractéristiques des nématodes du sol à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse.....	127
7.5.6- Réponse de la structure des communautés microbiennes à l'abattage des hévéas	130
7.5.7- Résilience des communautés microbiennes à l'apport de résidus d'abattage et légumineuse .....	132
7.5.8- Réponse des réseaux de co-occurrence microbiens à la perturbation et de l'apport de résidus d'abattage.....	133
7.6- Conclusion partielle.....	134
<b>CHAPITRE VIII : CARACTERISATION PAR APPROCHE TRAIT FONCTIONNEL DES COMMUNAUTES DE COLLEMBOLS ET DE FOURMIS .....</b>	<b>135</b>
8.1- Introduction partielle .....	135
8.2.- Caractérisation fonctionnelle des communautés de collembolés .....	135
8.2.1- Abondance totale des collembolés selon la quantité de matières organiques .....	135
8.2.2- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur les traits fonctionnels mesurés chez les collembolés .....	136
8.2.3- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur les indices de diversité fonctionnelle des collembolés.....	137
8.2.4- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur la composition fonctionnelle des collembolés.....	138
8.3- Caractérisation fonctionnelle des communautés de fourmis.....	139
8.4- Discussion .....	142
8.4.1- Réponse de la structure fonctionnelle des communautés de collembolés à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse .....	142
8.4.2- Réponse de la composition fonctionnelle des communautés de collembolés à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse .....	143
8.4.3- Variation des traits fonctionnels des fourmis selon la quantité de matières organiques .....	144
8.5- Conclusion partielle.....	145

<b>CHAPITRE IX : RELATION ENTRE LA BIODIVERSITE DU SOL ET SES FONCTIONS ASSOCIEES.....</b>	<b>146</b>
9.1- Introduction partielle .....	146
9.2- Relations entre la diversité de la macrofaune et les fonctions du sol.....	146
9.3- Relations entre la densité totale de nématodes et les fonctions du sol .....	146
9.4- Relations entre la biomasse microbienne et les fonctions du sol .....	148
9.5- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les groupes trophiques de la macrofaune à la SAPH.....	149
9.6- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les groupes trophiques de la macrofaune à la SOGB .....	149
9.7- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indicateurs de nématodes à la SAPH .....	152
9.8- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indicateurs de nématode à la SOGB .....	152
9.9- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indices écologiques des communautés microbiennes à la SAPH .....	155
9.10- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indices écologiques des communautés microbiennes à la SOGB.....	155
9.11- Discussion .....	158
9.11.1- Rôle déterminant de la diversité de la macrofaune dans le fonctionnement du sol .....	158
9.11.2- Rôle des nématodes libres dans le maintien des fonctions du sol .....	159
9.11.3- Importance des communautés microbiennes dans le maintien des fonctions du sol .....	160
9.12- Conclusion partielle.....	162
<b>CONCLUSION GENERALE .....</b>	<b>163</b>
<b>PERSPECTIVES.....</b>	<b>163</b>
<b>RECOMMANDATIONS.....</b>	<b>165</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>166</b>
<b>ANNEXES</b>	
<b>PUBLICATIONS</b>	

## AVANT-PROPOS

Ce travail s'inscrit dans un projet sur l'hévéaculture en Côte d'Ivoire, dénommé FERTilisation des plantations IMMatures d'hévéas (FERTIM). Le but du projet FERTIM est de développer des outils d'aide à la décision pour une gestion durable des pratiques de fertilisation au travers d'une meilleure compréhension du déterminisme des besoins nutritionnels des arbres et de l'évolution de la fertilité des sols dans les plantations d'hévéas immatures. Ce projet est mis en œuvre dans le cadre d'une convention multipartite entre trois instituts de recherche, l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), l'Université Clermont Auvergne (UCA) (**Figure 1**) et trois sociétés de plantations Institut Français du Caoutchouc (IFC), la Société Africaine des Plantations d'hévéas (SAPH) et la Société des caoutchoucs de Grand Béréby (SOGB). L'IRD et l'Université NANGUI ABROGOUA, à travers l'axe de recherche « fonctionnement biologique du sol », s'engagent à apporter des réponses durables au processus de restauration de la biodiversité et du fonctionnement du sol.



**Figure 1** : Instituts impliqués dans le projet FERTIM en Côte d'Ivoire

## RESUME

La restauration de la santé des sols après la fin de vie d'une plantation constitue un enjeu majeur pour lutter contre la pression foncière et la déforestation. L'objectif de cette thèse était d'évaluer les effets de la restitution de matières organiques sur le fonctionnement biologique du sol lors du processus de replantation des hévéas. Cette étude avait pour ambition de tester quatre hypothèses principales : (i) la résistance des organismes du sol à la perturbation varie en fonction de leur affiliation taxonomique ; (ii) l'apport de matières organiques favorise la résilience de la biodiversité du sol après l'abattage des hévéas ; (iii) les approches basées sur les caractéristiques fonctionnelles sont pertinentes pour caractériser le rôle fonctionnel des organismes du sol ; (iv) il existe des liens étroits entre les différents organismes étudiés et le fonctionnement du sol dans le contexte de l'hévéaculture. Pour tester ces hypothèses, nous avons mis en place une expérience sur 5 hectares dans deux plantations industrielles d'hévéas en Côte d'Ivoire, caractérisées par des propriétés édaphiques différentes. Nous avons mis en place différents niveaux de matières organiques sous forme de résidus d'abattage et de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) dans chaque site. La réponse des communautés d'organismes du sol, comprenant les micro-organismes, les nématodes, les collemboles et la macrofaune, a été évaluée à intervalles de six mois pendant une période de 24 mois dans chaque traitement. La macrofaune du sol a été échantillonnée à l'aide de la méthode des monolithes, tandis que les collemboles ont été capturés à l'aide de pièges fosses. Des échantillons de sol ont été prélevés dans les interlignes, dans la couche supérieure du sol (0-10 cm), pour extraire les nématodes libres selon la méthode modifiée de Sheinhort, et pour analyser les communautés microbiennes grâce à des analyses moléculaires (ADNr 16S et 18S). En parallèle, nous avons mesuré *in situ* les fonctions du sol, telles que la transformation du carbone, le cycle des nutriments et le maintien de la structure du sol, à l'aide de la méthode biofunctool. Les résultats de l'étude ont révélé une diminution importante de l'abondance, de la biomasse et des modifications de la composition taxonomique et fonctionnelle des différents groupes d'organismes du sol après l'abattage des hévéas, quel que soit le site. Toutefois, l'application de résidus d'abattage combinée à la légumineuse a eu un effet positif sur les caractéristiques des communautés de certains organismes du sol dans les deux sites. De plus, nous avons constaté que la diversité fonctionnelle des collemboles augmentait en fonction de la quantité de matières organiques restituée au sol. Des corrélations positives significatives ont été observées entre la densité des nématodes, la diversité de la macrofaune, la biomasse microbienne et certaines fonctions du sol. Cette étude confirme que l'apport de matières organiques joue un rôle central dans la résilience du fonctionnement biologique du sol lors des replantations d'hévéas. Cependant, cette résilience dépend à la fois des propriétés édaphiques du sol et de la quantité de matières organiques appliquée. Il est possible que la période de suivi de 24 mois ne soit pas suffisante pour permettre une restauration complète de la structure initiale des communautés. Des études complémentaires seront nécessaires pour évaluer les effets à long terme de l'apport de matières organiques, couvrant ainsi les 6 années de la phase immature de plantation d'hévéas.

**Mots clés :** Biodiversité, Sol, Matières organiques, Hévéa, Replantation, Résilience, Côte d'Ivoire.

## ABSTRACT

Restoring soil health after a planting's life cycle is an important challenge in the response to land pressure and deforestation. The objective of this thesis was to assess the effects of organic matter restoration on the biological functioning of the soil during the rubber tree replantation process. This study aimed to test four main hypotheses: firstly, that the resistance of soil organisms to disturbance varies according to their taxonomic classification; secondly, that the addition of organic matter promotes the resilience of soil biodiversity after rubber tree felling; thirdly, that approaches based on functional traits are relevant for characterizing the functional role of soil organisms; and finally, that there are close relationships between the different organisms studied and soil functioning in the context of rubber tree cultivation. To test these hypotheses, we conducted an experiment on 5 hectares within two industrial rubber tree plantations in Côte d'Ivoire, each characterized by different soil properties. We implemented varying levels of organic matter in the form of logging residues and legumes (*Pueraria phaseoloides*) in each site. The response of soil organism communities, including microorganisms, nematodes, collembolans, and macrofauna, was evaluated at six-month intervals over a period of 24 months in each treatment. Soil macrofauna was sampled using monoliths, while springtails were captured using pitfall traps. Soil samples were taken from the interrows in the upper soil layer (0-10 cm), where free-living nematodes were extracted using a modified Sheinhort method, and microbial communities were analyzed through molecular techniques (16S and 18S rRNA). Additionally, we measured *in situ* soil functions, such as carbon transformation, nutrient cycling, and soil structure maintenance, using the biofunctool method. The study's results revealed a significant decrease in abundance, biomass, and alterations in the taxonomic and functional composition of various soil organism groups after rubber tree felling, regardless of the site. However, the application of felling residues combined with leguminous plants had a positive effect on the characteristics of some soil organism communities in both sites. Furthermore, we observed that the functional diversity of collembolans increased with the quantity of organic matter returned to the soil. Significant positive correlations were also observed between nematode density, macrofauna diversity, microbial biomass, and certain soil functions. This study confirms that the addition of organic matter plays a central role in the resilience of soil biological functioning during rubber tree replantation. However, this resilience depends on both soil edaphic properties and the quantity of organic matter applied. It is possible that the 24-month monitoring period may not be sufficient to fully restore the initial structure of soil communities. Additional studies will be required to assess the long-term effects of organic matter application, covering the 6-year immature phase of rubber tree plantation.

**Key words :** Biodiversity, Soil, Organic matter, Hevea, Replanting, Resilience, Côte d'Ivoire.

## **SIGLES ET ACRONYMES**

**ADN** : Acide DésoxyriboNucléique

**ANOVA** : Analyse de la Variance

**ARN** : Acide RiboNucléique

**ARTS** : Allocation de Recherche pour une Thèse au Sud

**BR** : Respiration Basale

**CIRAD** : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

**CN** : Caoutchouc Naturel

**CO<sub>2</sub>** : Dioxyde de carbone

**Eco&Sols** : Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols et Agro-Ecosystèmes

**FAO** : Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture ou Food and Agriculture Organization

**FDis** : Fonctionnal dispersion / Dispersion fonctionnelle

**FDiv** : Fonctionnal divergence / Divergence fonctionnelle

**FERTIM** : FERTilisation des plantations IMmatures d'hévéas

**FEve** : Functional evenness / Equitabilité fonctionnelle

**FFS** : Fédération Française de Spéléologie

**FRic** : Functional richness / Richesse fonctionnelle

**IFC** : Institut Français du Caoutchouc

**IRD** : Institut de Recherche pour le Développement

**NMDS** : Non-metric Multidimensional Scaling

**PCoA** : Principal Coordinate Analysis/ Analyse en coordonnées principales

**PCR** : Polymerase Chain Reaction/ réaction de polymérase en chaîne

**PERMANOVA** : Permutational Multivariate Analysis of Variance/ analyse multivariée de la variance par permutations

**SAPH** : Société Africaine des Plantations d'Hévéas

**SIR** : Substrate-induced Respiration/ Respiration Induite par le Substrat

**SOC** : Soil Organic Carbon/ Carbone Organique du Sol

**SOCFIN** : Société financière des Caoutchoucs

**SOGB** : Société des caoutchoucs de Grand-Béréby

**UCA** : Université Clermont Auvergne

**USD** : United States Dollar/ dollar américain

## LISTE DE FIGURES

<b>Figure 1</b> : Instituts impliqués dans le projet FERTIM en Côte d’Ivoire .....	vii
<b>Figure 2</b> : Superficies de terres occupées par l’hévéaculture dans différents pays .....	7
<b>Figure 3</b> : Courbe d’évolution du prix bord-champ du caoutchouc naturel de 1994 à 2011 en Côte d’Ivoire .....	9
<b>Figure 4</b> : Classification des principaux groupes d’organismes du sol selon leur taille .....	18
<b>Figure 5</b> : Fonctionnement de l’écosystème face à la perturbation de la biodiversité du sol..	24
<b>Figure 6</b> : Situation géographique de la SAPH et SOGB.....	30
<b>Figure 7</b> : Diagramme ombrothermique de la SAPH de Bongo de 2017 à 2019 .....	32
<b>Figure 8</b> : Diagramme ombrothermique de la SOGB de 2017 à 2019.....	32
<b>Figure 9</b> : Matériel végétal objet de l’étude .....	35
<b>Figure 10</b> : Traitements mis en place à la SAPH et SOGB.....	37
<b>Figure 11</b> : Chronogramme d’échantillonnage effectué à la SAPH et SOGB .....	39
<b>Figure 12</b> : Dispositif d’échantillonnage de sol pour l’estimation de la diversité des nématodes et des communautés microbiennes dans un traitement .....	39
<b>Figure 13</b> : Dispositif d’échantillonnage de la macrofaune du sol et des collemboles dans un traitement.....	40
<b>Figure 14</b> : Echantillonnage de la macrofaune épigée du sol à l’aide d’un piège fosse.....	41
<b>Figure 15</b> : Echantillonnage de la macrofaune endogée.....	42
<b>Figure 16</b> : Dispositif de Seinhorst permettant l’extraction des nématodes du sol .....	43
<b>Figure 17</b> : Kit FastDNA Spin ayant servi à l’isolement de l’ADN génomique des micro-organismes.....	45
<b>Figure 18</b> : Appareil de broyage et de lyse FastPrep-24™ 5G à battement de billes.....	45
<b>Figure 19</b> : Loupe binoculaire (ZEISS Motic SMZ-171) utilisée pour l’identification de la macrofaune du sol .....	48
<b>Figure 20</b> : Microscope modulaire (Axio Scope A1 ZEISS) utilisé pour l’identification des collemboles.....	49
<b>Figure 21</b> : Schéma de la mesure de l’alitrunk d’une fourmi .....	53
<b>Figure 22</b> : Schéma de la mesure de la mandibule d’une fourmi .....	53
<b>Figure 23</b> : Schéma de la mesure de la largeur de la tête selon l’espèce de fourmi.....	53
<b>Figure 24</b> : Diagnostic du micro-réseau trophique du sol .....	63
<b>Figure 25</b> : Variation temporelle des caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol à la SAPH et SOGB.....	83

<b>Figure 26</b> : Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition des communautés de macrofaune selon le temps entre les différents traitements à la SAPH et SOGB .....	86
<b>Figure 27</b> : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de la macrofaune du sol à la SAPH et SOGB.....	87
<b>Figure 28</b> : Variation temporelle de la structure des communautés de nématodes du sol à la SAPH et SOGB .....	91
<b>Figure 29</b> : Profils de diversité des nématodes du sol basés sur les nombres de Hill à la SAPH et SOGB .....	92
<b>Figure 30</b> : Variation temporelle de l'abondance relative des groupes trophiques de nématodes à la SAPH et SOGB .....	94
<b>Figure 31</b> : Variation temporelle des indices écologiques des nématodes dans les différents traitements à la SAPH et SOGB.....	100
<b>Figure 32</b> : Diagnostic du micro-réseau trophique du sol à la SAPH et SOGB.....	101
<b>Figure 33</b> : Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition taxonomique des communautés de nématodes à la SAPH et SOGB .....	102
<b>Figure 34</b> : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de nématodes du sol à la SAPH et SOGB.....	104
<b>Figure 35</b> : Profil métabolique des substrats en fonction de la date.....	106
<b>Figure 36</b> : Variation temporelle de la biomasse microbienne en fonction des traitements à la SAPH et SOGB .....	107
<b>Figure 37</b> : Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition des communautés de procaryotes et microeucaryotes.....	109
<b>Figure 38</b> : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de procaryotes et de microeucaryotes à la SAPH et SOGB .....	111
<b>Figure 39</b> : Profils de diversité de la structure des communautés microbiennes du sol.....	113
<b>Figure 40</b> : Dynamique temporelle de la connectivité du réseau de co-occurrence à la SAPH et SOGB .....	117
<b>Figure 41</b> : Dynamique temporelle de la topologie générale du réseau de co-occurrence à la SAPH et SOGB .....	117
<b>Figure 42</b> : Fréquence de distribution de l'interconnectivité (A), de la proximité (B) et de la transitivité (C) des réseaux de co-occurrence à la SAPH et SOGB en fonction du temps ....	118
<b>Figure 43</b> : Analyse en Coordonnées Principales montrant les modèles des fonctions portées par les procaryotes à la SAPH et SOGB .....	121

<b>Figure 44</b> : Dissimilarité fonctionnelle des procaryotes par rapport à T0 (avant abattage) pour chaque pas de temps à la SAPH et SOGB .....	123
<b>Figure 45</b> : Variation de l'abondance totale des collemboles entre les traitements .....	136
<b>Figure 46</b> : Moyenne des traits fonctionnels mesurés chez les collemboles selon gradient les traitements à la SAPH .....	137
<b>Figure 47</b> : Valeurs moyennes des indices fonctionnels calculés sur les communautés de collemboles à la SAPH dans l'ensemble des traitements .....	138
<b>Figure 48</b> : Analyse en Coordonnées Principales montrant la composition fonctionnelle des communautés de collemboles en fonction des traitements .....	139
<b>Figure 49</b> : Variation de la longueur du corps des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées.....	140
<b>Figure 50</b> : Variation de la longueur moyenne de la mandibule des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées .....	140
<b>Figure 51</b> : Variation de la largeur moyenne de la tête des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées.....	141
<b>Figure 52</b> : Relations entre la diversité de la macrofaune du sol et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 48) .....	147
<b>Figure 53</b> : Relations entre la densité totale de nématodes et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 64) .....	147
<b>Figure 54</b> : Relations entre la biomasse microbienne et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 64).....	148
<b>Figure 55</b> : Analyse de co-inertie entre les groupes trophiques de la macrofaune et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH.....	150
<b>Figure 56</b> : Analyse de co-inertie entre les groupes trophiques de la macrofaune et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB .....	151
<b>Figure 57</b> : Analyse de co-inertie entre les indices de nématodes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH .....	153
<b>Figure 58</b> : Analyse de co-inertie entre les indices de nématodes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB.....	154
<b>Figure 59</b> : Analyse de co-inertie entre les indices écologiques des communautés microbiennes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH .....	156
<b>Figure 60</b> : Analyse de co-inertie entre les indices écologiques des communautés microbiennes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB .....	157

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau I</b> : Traits fonctionnels observés et mesurés sur les collemboles .....	54
<b>Tableau II</b> : Les indices nématofauniques calculés à partir de la composition des communautés de nématodes .....	61
<b>Tableau III</b> : Nombre d'individus par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents traitements à la SAPH.....	79
<b>Tableau IV</b> : Nombre d'individus par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents traitements à la SOGB .....	80
<b>Tableau V</b> : P-value des modèles linéaires à effets mixtes illustrant les facteurs qui influencent la structure des communautés de la macrofaune du sol .....	81
<b>Tableau VI</b> : Proportion de perte de la densité et la diversité de la macrofaune du sol suite à la perturbation à la SAPH et SOGB.....	82
<b>Tableau VII</b> : Taux de résilience de la densité et diversité de la macrofaune du sol 24 mois après apport de résidus d'abattage et de légumineuses à la SAPH et SOGB.....	83
<b>Tableau VIII</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage, de la Zone et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol sur les deux sites.....	85
<b>Tableau IX</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol à la SAPH .....	85
<b>Tableau X</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol à la SOGB .....	86
<b>Tableau XI</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent la composition taxonomique des communautés de la macrofaune du sol .....	88
<b>Tableau XII</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent des les caractéristiques des nématodes du sol.....	89
<b>Tableau XIII</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les effets des traitements sur les profils de diversité des nématodes du sol entre 6 et 24 mois à la SAPH et SOGB .....	95
<b>Tableau XIV</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les effets des traitements sur les proportions des groupes trophiques de nématodes à la SAPH et SOGB .....	96
<b>Tableau XV</b> : Changements temporels dans l'abondance totale des nématodes du sol (ind. 100 g <sup>-1</sup> de sol sec) à la SAPH.....	97
<b>Tableau XVI</b> : Changements temporels dans l'abondance totale des nématodes du sol (ind. 100 g <sup>-1</sup> de sol sec) à la SOGB .....	98

<b>Tableau XVII</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage, de la zone d'étude et des traitements sur la composition des nématodes du sol.....	101
<b>Tableau XVIII</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition des nématodes du sol à la SAPH.....	102
<b>Tableau XIX</b> : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition des nématodes du sol à la SOGB .....	103
<b>Tableau XX</b> : Analyse PERMANOVA montrant les facteurs qui affectent la composition des communautés microbiennes du sol à la SAPH et SOGB .....	110
<b>Tableau XXI</b> : Modèle linéaire à effets mixtes montrant les facteurs qui affectent le renouvellement des communautés microbiennes du sol .....	111
<b>Tableau XXII</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent les profils de diversité des communautés microbiennes à la SAPH et SOGB.....	114
<b>Tableau XXIII</b> : Métriques du réseau de co-occurrence selon le temps et les traitements dans chacun des sites .....	119
<b>Tableau XXIV</b> : Analyse PERMANOVA montrant les facteurs qui affectent la composition fonctionnelle des procaryotes à la SAPH et SOGB .....	121
<b>Tableau XXV</b> : Analyse PERMANOVA montrant les fonctions des procaryotes dans la structuration de la composition de leur communauté.....	122
<b>Tableau XXVI</b> : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent la dissimilarité fonctionnelle des procaryotes par rapport à T0 .....	123
<b>Tableau XXVII</b> : Comparaisons des traits mesurés entre 0 et 12 mois dans les différents traitements à la SAPH selon le test-t de Student apparié .....	141
<b>Tableau XXVIII</b> : Comparaisons des traits mesurés entre 0 et 12 mois dans les différents traitements à la SOGB selon le test-t de Student apparié.....	141

## **DEDICACE**

Je dédie cette thèse

A mes géniteurs **KOUAKOU Koffi** et **YAO Affoué**, source de vie, d'amour et d'affection.

*A la mémoire de mon grand frère **Kouakou Yao Fernand** disparu trop tôt.*

## REMERCIEMENTS

Durant ces années de thèse, plusieurs personnes sont intervenues, de près ou de loin, directement ou indirectement, de façon brève ou de plus longue durée et je tiens à les remercier sincèrement. Toutefois, faire une liste exhaustive me serait difficile car j'ai eu l'occasion de côtoyer de très nombreuses personnes durant plus de 3 ans.

J'exprime toute ma gratitude au Professeur TANO Yao, Président de l'Université NANGUI ABROGOUA, pour m'avoir permis d'effectuer des études doctorales dans l'Université dont il assure les plus hautes responsabilités.

Je remercie le Professeur TIHO Seydou, ex-Directeur de l'Unité de Formation et de Recherche (UFR) Sciences de la Nature et le Professeur BAKAYOKO Adama, Vice-Directeur de ladite UFR, pour leur disponibilité chaque fois que j'ai eu à les solliciter pour des questions administratives.

Merci à l'Institut Français du Caoutchouc (IFC), la SOCFIN, MICHELIN et les planteurs (SAPH et SOGB) qui ont apporté leur appui financier pour la réalisation du projet FERTIM dans lequel a eu lieu cette thèse.

J'exprime toute ma reconnaissance à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), qui a accordé son appui financier (Bourse ARTS) pour la réalisation de ce travail. La bourse a permis de réaliser cette thèse dans de bonnes conditions, et en alternance entre Abidjan et Montpellier. J'adresse toute ma gratitude au Docteur COURNAC Laurent, Directeur de Recherche à l'IRD et Directeur de l'Unité Mixte de Recherche Eco&Sols (Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols et Agro-Ecosystèmes) pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire à Montpellier.

J'adresse mes remerciements au Professeur KONE Mongomaké enseignant-chercheur à l'Université NANGUI ABROGOUA, pour avoir accepté de présider le jury de la soutenance de cette thèse.

Je remercie les rapporteurs de cette thèse, Professeur ACAPOVI-YAO Génévière Lydie de l'Université Félix Houphouët-Boigny de Cocody, Docteur KONE N'Golo Abdoulaye, Maître de Conférences de l'Université NANGUI ABROGOUA et le Docteur YEBOUE N'Guessan Lucie, Maître de Conférences de l'Université Jean Lorougnon GUEDE dont les critiques ont permis d'améliorer la qualité de ce travail.

Je tiens à remercier également les examinateurs, Professeur KOUA Hervé de l'Université FELIX HOUPHOUËT-BOIGNY et Docteur TONDOH Ebagnerin Jérôme, Maître de Conférences, de l'Université NANGUI ABROGOUA.

Ma thèse m'a permis d'aborder des thématiques variées, je suis heureux que ce jury en soit le reflet.

Mes sincères remerciements au Professeur YEO Kolo, Co-Directeur de ma thèse pour la qualité de votre encadrement scientifique et humain. Votre dynamisme, disponibilité, détermination, confiance, soutien, vos encouragements et votre patience ont largement contribué à la réalisation et à l'aboutissement de cette thèse.

Je tiens également à remercier mon Co-Directeur de thèse, BRAUMAN Alain. Je vous remercie pour l'investissement dont vous avez fait preuve durant ces années de thèse, et ce, malgré votre emploi du temps très chargé et les nombreuses tâches qui vous incombent. Vous avez toujours su être disponible lorsque j'en avais besoin. Malgré vos nombreuses responsabilités, vous avez toujours suivi mon travail de près. Je vous remercie particulièrement pour le temps consacré pour les corrections du manuscrit, des articles et des présentations. De plus, je tiens à vous remercier pour la confiance que vous m'avez accordée durant ces années. Avec un sujet de thèse abordant des approches innovantes, mêlant différentes disciplines, je vous remercie d'avoir toujours pris en compte mes idées et d'avoir débattu avec intérêt autour de cela.

Un très grand merci au Professeur KONATE Souleymane mon « grand-père scientifique ». Merci pour votre aide précieuse dans la mise en place du laboratoire pour les identifications de la macrofaune. Merci pour tous vos conseils qui m'ont toujours remonté le moral. Merci pour l'attention et la considération que vous portez à mon égard en me présentant à tous les chercheurs et étudiants qui ont foulé la porte du Musée de la Biodiversité du Pôle Scientifique et d'Innovation de Bingerville. J'ai été très honoré le jour où vous avez conduit Son Excellence Moniseur l'Ambassadeur de la République Fédérale d'Allemagne en Côte d'Ivoire au laboratoire pour prendre connaissance des mes travaux. Votre bonté est infinie. Que le Seigneur se souvienne toujours de vous.

Je remercie les membres de mon comité de thèse d'avoir enrichi ce travail de thèse de par leurs remarques : MASSE Dominique, DECAËNS Thibaud, HEDDE Mickael, CORTET Jérôme.

Je souhaite également remercier le Docteur DIAKHATE Sidy et TRAP Jean pour leur encadrement total sur l'analyse des nématodes. J'ai été très ravis d'apprendre à vos côtés à Dakar comme à Montpellier.

Je remercie également le Docteur KOUAKOU Lombart pour son assistance et son aide lors de la phase d'identification des fourmis. Bonne chance et beaucoup de bonheur dans ta carrière.

Je remercie les Docteurs OUATTARA Kaly, SORO Angèle, ANOUGBA Danielle et YODE Christine épouse KOUAKOU pour leur soutien moral tout le long de cette thèse.

Je suis très reconnaissant envers DELPORTE Philippe pour avoir guidé mes pas en analyse statistique des données.

Grand merci à PERRON Thibaut. Cher collègue, les mots me manquent pour exprimer ma reconnaissance à ton égard tout le long de cette thèse. Dieu seul sait ce que tu as fait et tu continues de faire pour moi. Plusieurs de mes missions de terrain n'auraient pas été possible sans toi. J'ai beaucoup appris à tes côtés. Je salue notre duo dans le cadre du projet FERTIM. Merci aux planteurs de la SAPH et SOGB d'avoir rendu possible toutes mes missions de terrain. Un grand merci à l'équipe de femmes et hommes tant à la SAPH qu'à la SOGB, qui m'a énormément aidé sur le terrain. Vous vous êtes rendus disponibles pour toutes les missions de terrain au cours de cette thèse et je vous en remercie beaucoup.

Je dois la majeure partie de mes remerciements à mes proches, mes amis, ma famille d'accueil (monsieur et madame YAO Raphaël), principalement pour leur immense soutien. Merci pour votre présence et vos conseils, merci pour tous vos messages d'encouragements, vos épaules ont été un appui précieux au cours de cette thèse.

A toi ma bien aimée, aujourd'hui Docteur KOUAKOU Dorcas, saches que je te suis infiniment reconnaissant pour ton soutien et ta présence dans ma vie. Malgré tes travaux de thèse qui t'occupaient tant, tu as été toujours à mes côtés pour m'épauler. Que le ciel se souvienne de toi.

# **INTRODUCTION GENERALE**

## INTRODUCTION GENERALE

Le sol représente l'un des réservoirs les plus importants de biodiversité avec  $\frac{1}{4}$  des espèces animales et végétales (Eglin *et al.*, 2010). Il reflète le métabolisme de l'écosystème puisque tous les processus biogéochimiques des différents composants de l'écosystème sont combinés en son sein (Menta, 2012 ; Gregory *et al.*, 2015). C'est une ressource non renouvelable à l'échelle humaine et sa vulnérabilité à la dégradation dépend des interactions complexes entre les processus, les facteurs et les causes qui se produisent à diverses échelles spatiales et temporelles (Schoonover et Crim, 2015). Un sol est dégradé lorsqu'une ou plusieurs combinaisons de processus d'origine humaine agissant sur lui affectent sa valeur biophysique (Eni, 2012). La dégradation des sols, en ce 21<sup>e</sup> siècle, est devenue un problème planétaire au cœur des grandes discussions politiques (Lal, 2015). La dégradation des sols est la diminution ou le ralentissement temporaire ou permanent du potentiel productif du sol d'une zone pour assurer les fonctions de l'écosystème (Lal, 2009). Parmi les principales causes de dégradation des sols figurent l'érosion accélérée, l'appauvrissement de la réserve de carbone organique du sol, la perte de la biodiversité, la perte de la fertilité du sol, l'acidification et la salinisation. Par ailleurs, la dégradation des sols est accélérée par la déforestation et les pratiques agricoles intensives. Aujourd'hui, la dégradation accélérée des sols concerne 33 % de la surface terrestre de la planète (IPBES, 2018).

Le problème de la dégradation des sols lié aux modes d'utilisation des terres demeure une préoccupation universelle (Teuscher *et al.*, 2016). Parmi les différents modes d'utilisation des terres, la conversion des forêts primaires ou secondaires en agrosystèmes est probablement l'un des plus importants en termes d'impact négatifs sur les communautés biotiques (Sharp *et al.*, 2019 ; Uribe *et al.*, 2021). Dans la plupart des cas, cette conversion implique la disparition de la végétation existante, et de nombreux organismes sont déplacés ou tués lors des opérations de coupe ou de brûlage (Escobar *et al.*, 2015 ; Owen *et al.*, 2019). De plus, les changements des variables environnementales telles que la luminosité, la température, la disponibilité de l'eau et de la nourriture (Brauman *et al.*, 2015 ; Andrews *et al.*, 2017 ; Zhu *et al.*, 2018), accélèrent la migration de nombreux animaux, et réduisent le *fitness* (valeur adaptative) des organismes les moins mobiles (Stefani *et al.*, 2017). Par ailleurs, les nouvelles conditions environnementales du milieu offrent la possibilité de survie aux espèces plus compétitives ou mieux tolérantes (Boscutti *et al.*, 2018).

Les plantations pérennes tropicales telles que les caféiers, palmiers à huile, eucalyptus, cacaoyers et hévéas, représentent une cause potentielle de dégradation des sols, car les coupes

répétées et les replantations successives entraînent l'épuisement des nutriments du sol et une perte de la biodiversité (Chu *et al.*, 2018 ; Zhu *et al.*, 2019 ; Panklang *et al.*, 2022a, 2022b).

L'hévéaculture, d'où provient le caoutchouc naturel (CN) constitue un bon exemple de ce problème. Face à la forte demande de CN liée à l'industrie du pneumatique, la superficie mondiale des plantations d'hévéas a été multipliée par 1,9 au cours des trois dernières décennies pour atteindre 12,3 millions d'hectares en 2018 (FAO, 2021). En Côte d'Ivoire, au cours de cette même période, la superficie des plantations d'hévéas a été multipliée par 9,9 (FAO, 2021), faisant d'elle le premier producteur d'hévéas en Afrique et le quatrième au niveau mondial (APROMAC, 2021).

L'expansion actuelle et rapide des plantations d'hévéas pour répondre à la demande mondiale de CN est un facteur potentiel de réduction de la biodiversité du sol (Ahrends *et al.*, 2015). De nombreuses études ont montré que le remplacement des forêts par des plantations d'hévéas entraîne une perte globale et un remplacement important de la biodiversité aérienne (oiseaux, chauves-souris, Aratrakorn *et al.*, 2006 ; Warren-Thomas *et al.*, 2015) et du sol (Ahrends *et al.*, 2015 ; Banerjee *et al.*, 2019). Après 25 à 40 ans d'exploitation (Oku *et al.*, 2012), les plantations d'hévéas nécessitent un renouvellement et le processus d'abattage et de replantation entraîne une perturbation du sol. En hévéaculture, le plus important risque de dégradation du sol se situe au moment de la replantation (Perron *et al.*, 2022). Cette période s'étend de l'abattage d'une plantation mature à la nouvelle plantation. Pendant ce temps, le sol subit de nombreuses perturbations principalement liées (1) à l'ouverture du milieu suite à l'abattage, (2) aux retraits des arbres et (3) à la pratique du sous solage par les engins lourds. D'une part, l'intensification de ces perturbations est souvent accompagnée d'une modification et une fragmentation des habitats, suivie d'une réduction importante de la richesse spécifique animale et végétale (Fischer et Lindenmayer, 2007 ; Newbold *et al.*, 2015). D'autre part, la suppression du couvert végétal au sol, déstabilise les cycles biogéochimiques et entraîne une perte de fertilité du sol et sa vulnérabilité à l'érosion (Laclau *et al.*, 2010 ; Tilman *et al.*, 2014). Par conséquent, après de telles perturbations, la capacité des sols à retrouver leur état initial est fortement liée à la présence d'espèces capables de recoloniser les habitats modifiés (Symstad *et al.*, 2003).

Dans un contexte de dégradation des sols et de pressions foncières grandissantes, la remédiation et la restauration des sols agricoles est un enjeu de plus en plus prédominant. Malgré l'importance qu'occupe la Côte d'Ivoire dans le monde hévéicole africain, la question de la restauration du fonctionnement biologique des sols via les pratiques de gestion de la

matière organique reste une question entière et constitue la problématique générale de cette thèse.

Les causes de dégradation des sols peuvent être réduites via l'adoption de pratique de gestion plus soutenable (Hytönen *et al.*, 2019 ; Perron *et al.*, 2021). Cette pratique consiste à réduire l'érosion du sol, à dynamiser l'activité et accroître la diversité des espèces du biote du sol (micro, méso et macrofaune) afin d'améliorer la stabilité structurelle du sol.

Pour atténuer l'impact négatif des cycles de plantation sur le sol, les légumineuses sont couramment cultivées (Broughton, 1976 ; Liu *et al.*, 2018) dans les plantations industrielles pour fixer l'azote atmosphérique, contrôler les mauvaises herbes et limiter l'érosion du sol, en particulier pendant la phase immature (Vrignon-Brenas *et al.*, 2019).

De plus, une autre alternative pour restaurer le fonctionnement biologique du sol est de laisser les résidus d'abattage (c'est-à-dire le tronc, les branches, les feuilles et les racines de la plantation précédente) sur la parcelle, étant donné la grande quantité de carbone et de nutriments accumulés dans l'arbre au stade de la coupe (Hytönen *et al.*, 2019 ; Perron *et al.*, 2021). La restitution des résidus d'abattage au sol pourrait constituer une méthode pertinente d'apport de matières organiques et améliorer potentiellement le fonctionnement biologique du sol. En effet, les résidus d'abattage atténuent les pertes à long terme de la biodiversité du sol (Mayer *et al.*, 2020), augmentent de manière significative à la fois le stock de carbone du sol et la disponibilité des nutriments (Mayer *et al.*, 2020) et stabilisent le pH, l'humidité et la température du sol (Kranabetter et Chapman, 1999). L'impact positif de l'apport des résidus d'abattage, a également été démontré sur la résilience de la faune du sol dans les forêts et les plantations de palmiers à huile (Carron *et al.*, 2015 ; Mayer *et al.*, 2020), sur les communautés microbiennes (Lu *et al.*, 2023) et sur le carbone organique du sol dans les plantations de conifères (Huang *et al.*, 2013). Une restitution rapide de carbone après l'abattage des pieds d'hévéa est susceptible de favoriser la résilience de la biodiversité du sol et d'accroître le fonctionnement général du sol au cours des premières années suivant la replantation.

La biodiversité du sol regroupe des organismes très diversifiés qui jouent des rôles fondamentaux dans le fonctionnement des écosystèmes (Erktan *et al.*, 2022). La complexité des interactions entre la biodiversité du sol et les fonctions écologiques (Bünemann *et al.*, 2018 ; Lehmann *et al.*, 2020 ; Janzen *et al.*, 2021) qui sous-tendent le concept de santé du sol, nécessite une approche ciblée sur des organismes ayant un rôle fonctionnel clé (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2020). Les rôles fonctionnels des organismes du sol montrent que ceux-ci peuvent être regroupés en 4 groupes fonctionnels : (1) les décomposeurs, (2) les transformateurs de nutriments, (3) les ingénieurs de l'écosystème et (4) les régulateurs biologiques (Hedde *et al.*,

2022). Selon Kibblewhite *et al.* (2008), ces organismes contribuent aux quatre fonctions clés de l'écosystème, à savoir la transformation du carbone, le cycle des nutriments, le maintien de la structure du sol et la régulation des populations de ravageurs. Ils génèrent et maintiennent la santé du sol, par le biais de nombreux processus du sol comme la décomposition de la matière organique, le cycle des nutriments et la régulation de l'activité de la microflore (Menta et Remelli, 2020 ; Sofu *et al.*, 2020). La santé des sols est définie comme "la capacité des sols à fournir de multiples caractéristiques fonctionnelles nécessaires au maintien de la stabilité de l'écosystème" (Pawlett *et al.*, 2021).

La biodiversité du sol a jusqu'à présent été principalement étudiée sous l'angle de la conversion des forêts primaires ou secondaires en plantations d'hévéas. Cette conversion réduit la diversité de la macrofaune du sol (Gilot *et al.*, 1995 ; Lavelle *et al.*, 2014), des nématodes du sol (Xiao *et al.*, 2014) ainsi que l'activité microbienne du sol (Abraham et Chudek, 2008). De plus, cette conversion modifie la biomasse et la structure des communautés microbiennes du sol (Krashevskaya *et al.*, 2015 ; Schneider *et al.*, 2015).

En Côte d'Ivoire, les études récentes ont montré que la densité de la mésofaune (N'Dri *et al.*, 2018), et de la macrofaune (N'Dri et N'Guessan, 2018 ; Tondoh *et al.*, 2019) augmentent avec le vieillissement des plantations d'hévéas, démontrant une amélioration de la qualité écologique du sol et des conditions environnementales. Par ailleurs, en Thaïlande après trois cycles successifs de plantations d'hévéas on observe un basculement (*tipping point*) de la santé du sol et de la biodiversité (Panklang *et al.*, 2022a, 2022b). Cependant, la déforestation ne constitue plus le modèle dominant de l'hévéaculture. La tendance actuelle est de remplacer des cultures annuelles (manioc, canne à sucre, etc...) par de l'hévéaculture (Chambon *et al.*, 2016 ; Peerawat *et al.*, 2018) et de répéter les plantations d'hévéas sur les mêmes sols après une coupe à blanc (Perron *et al.*, 2022).

La majorité des études sur les modes d'utilisation des terres (déforestation et successions de plantations) utilise une approche synchronique ou chronoséquence (Phillips *et al.*, 2017 ; Tondoh *et al.*, 2019 ; Galindo *et al.*, 2022 ; Panklang *et al.*, 2022a, 2022b). Cependant, cette approche présente des limites pour déduire la dynamique de succession des sites lorsqu'ils ne sont pas liés temporellement de manière linéaire ou lorsqu'ils ont des historiques différents en raison de facteurs climatiques ou paysagers (Walker *et al.*, 2010). L'approche diachronique, bien qu'étant la voie la plus appropriée pour étudier clairement le processus de restauration des sols après une perturbation, a été peu utilisée dans les expériences de terrain. Par conséquent, il existe un manque de connaissances considérables concernant la restauration de la biodiversité du sol après un cycle de plantation dans les cultures pérennes tropicales. La capacité des résidus

d'abattage à restaurer le fonctionnement du sol via sa biodiversité est nécessaire pour les acteurs du monde hévéicole, pour déterminer des politiques de gestion raisonnées et durables du sol en phase immature de plantations d'hévéas (Perron *et al.*, 2022).

Cette étude vise à restaurer la biodiversité du sol (macrofaune, mésofaune, microfaune et micro-organismes) lors du processus de replantation d'hévéas en Côte d'Ivoire. Cet objectif général se subdivise en quatre objectifs spécifiques :

- 1) Déterminer l'effet de l'abattage des hévéas sur les caractéristiques des communautés de la macrofaune, des nématodes et des micro-organismes du sol,
- 2) Déterminer l'effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuses sur la capacité de résilience de quelques organismes du sol face à la perturbation,
- 3) Elaborer par une approche fonctionnelle la réponse des collemboles et des fourmis à un gradient de matières organiques et
- 4) Identifier et évaluer les corrélations entre la biodiversité et les fonctions du sol à travers un suivi diachronique.

Ce travail s'articule autour des quatre hypothèses suivantes :

1. Le niveau de résistance à la perturbation des organismes du sol varie en fonction de leurs affiliations taxonomiques,
2. L'apport de matières organiques permet d'instaurer une résilience de la biodiversité du sol après abattage,
3. Les approches basées sur les traits fonctionnels sont pertinentes pour caractériser le rôle fonctionnel de la biodiversité du sol,
4. Il existe des liens entre les différents organismes étudiés et le fonctionnement du sol dans le contexte hévéicole.

Ce tapuscrit est structuré en trois grandes parties. Après une introduction générale, la première partie replace l'étude dans le contexte scientifique général. La seconde partie traite du matériel et des méthodes employés dans ce travail. La troisième partie porte sur les résultats et leurs interprétations. Ce tapuscrit présente à sa fin une conclusion générale, des perspectives et des recommandations.

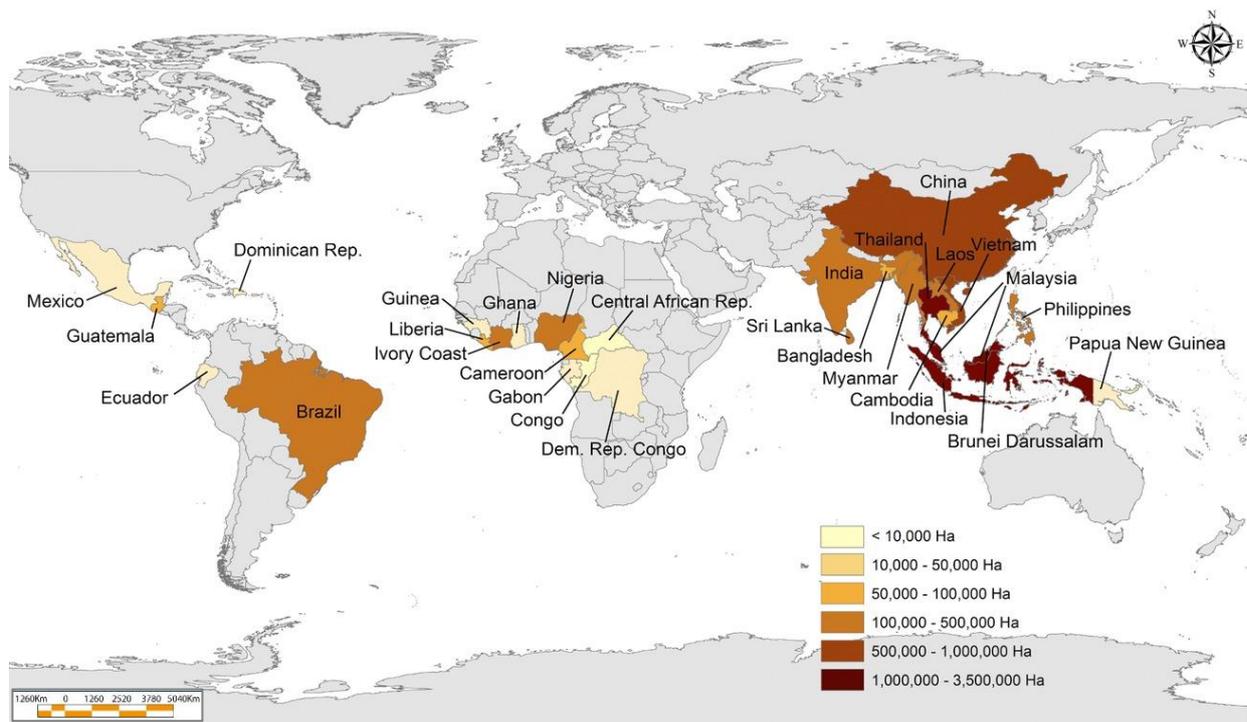
**PREMIERE PARTIE : REVUE DE  
LITTERATURE**

## CHAPITRE I : GENERALITE SUR HEVEACULTURE

### 1.1- Expansion de l'hévéaculture

L'hévéaculture est en forte expansion, depuis la moitié du 20<sup>e</sup> siècle, à cause de l'industrie du pneumatique. Les plantations d'hévéas ont connu une expansion rapide à partir de 2005, coïncidant avec le cycle des prix des produits de base qui incluait le caoutchouc naturel (CN). La demande mondiale de CN a augmenté rapidement au cours de la dernière décennie, sous l'impulsion du développement économique, notamment en Chine, alors que l'économie mondiale se remettait de la crise financière de 2007-2008. Les superficies consacrées à l'hévéaculture ont connu une croissance rapide au cours des deux dernières décennies, avec une expansion plus forte surtout au cours de la dernière décennie (FAO, 2021). Entre 2008 et 2018, plus de 2,5 millions d'hectares (ha) ont été ajoutés à la superficie totale de plantations d'hévéas, ce qui a entraîné son expansion de 24 %.

L'hévéa (*Hevea brasiliensis*, Müll.Arg., 1865) est cultivé pour son latex à partir duquel est fabriqué le CN commercialisé dans le monde. Cette plante a été découverte au monde occidental au 15<sup>e</sup> siècle et, est originaire du bassin amazonien (Nandris, 1987). Elle est aujourd'hui cultivée dans des zones tropicales telles que l'Asie du sud-est, et aussi dans les pays d'Afrique subsaharienne et certaines régions d'Amérique latine (**Figure 2**). Le latex de l'hévéa est utilisé pour la fabrication des pneumatiques ou de pièces antivibratoires dans l'industrie automobile (Vaysse *et al.*, 2012). Il a été importé pour la première fois en Europe au 18<sup>e</sup> siècle et est l'objet de l'essor de l'industrie du pneumatique au 19<sup>e</sup> siècle au cours de la révolution industrielle. Sa production n'a cessé d'augmenter avec l'exploitation des arbres dans leur milieu naturel en Amazonie puis, au début du 20<sup>e</sup> siècle, dans les premières plantations d'hévéas en Asie du Sud-est (Nandris, 1987). Cette industrie en pleine expansion entraîne la transformation des forêts en plantations d'hévéas en Asie du Sud-Est, où 97 % du CN mondial est produit (Ahrends *et al.*, 2015). Les superficies converties en d'autres types d'utilisation des terres en hévéas entre 2000 et 2010 en Asie du Sud-Est dépassent les 2 millions d'hectares (Li et Fox, 2012). Les dernières estimations (Fox, 2014; Ahrends *et al.*, 2015) montrent que les plantations d'hévéas les plus récentes s'étendent principalement dans des environnements potentiellement sous-optimaux. En 1988, 6,3 millions d'hectares de terre dévoués à la culture de l'hévéa étaient recensés au niveau mondial. En l'espace de 30 ans, cette surface a presque doublé, pour atteindre en 2018 environ 12 millions d'hectares (FAO, 2021). La plus grande partie de cette surface soit 77 %, est retrouvée dans le bassin de l'Asie du Sud-Est dont les plus grands pays producteurs de CN sont la Thaïlande, l'Indonésie et la Malaisie (FAO, 2021).

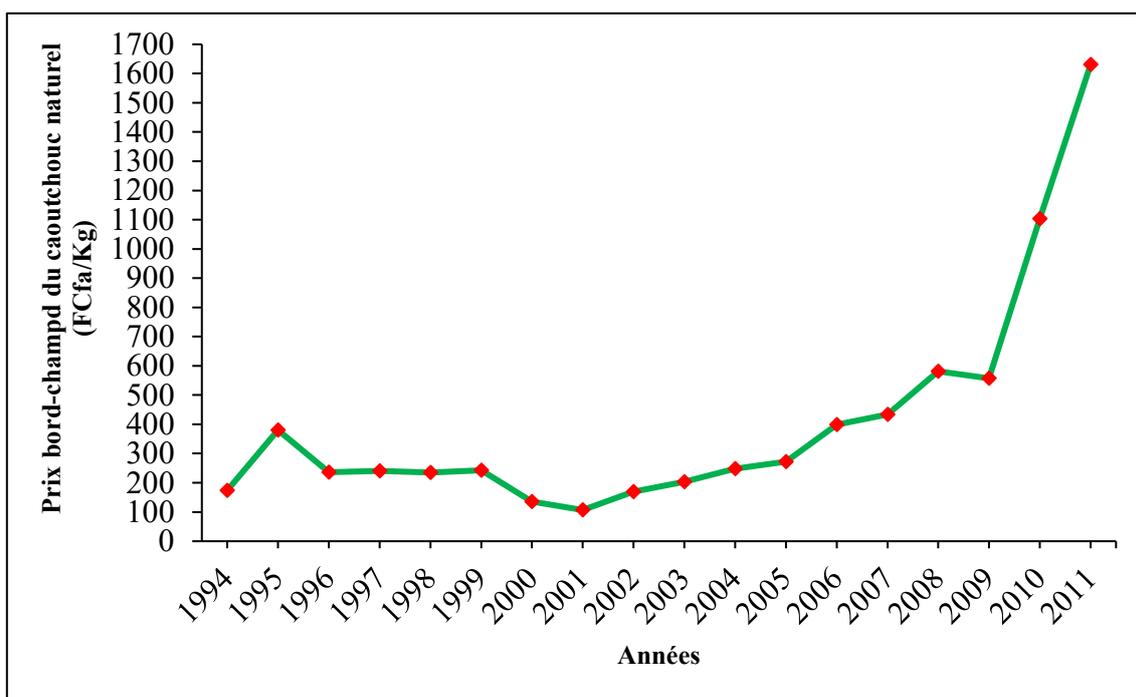


**Figure 2** : Superficies de terres occupées par l'hévéaculture dans différents pays  
Sources : Warren-Thomas *et al.* (2015)

Cette augmentation importante des surfaces cultivées peut s'expliquer par l'accroissement de la demande en caoutchouc naturel (CN) depuis la fin du 20<sup>e</sup> siècle. L'émergence de l'économie chinoise est également le facteur principal impactant cette hausse de demande (Warren-Thomas *et al.*, 2015). Par ailleurs, la hausse de la demande de CN, due en partie à l'augmentation du coût du pétrole brut utilisé pour les alternatives synthétiques, a entraîné une volatilité des prix, avec un pic en 2011 à 6,26 dollars US kg<sup>-1</sup> sur la bourse des marchandises de Singapour et avec une augmentation à long terme de 1,1 dollar US kg<sup>-1</sup> en 2003 à 2,8 dollars US kg<sup>-1</sup> en 2013 (FAO, 2013).

Le développement de l'hévéaculture a pris de l'ampleur dans les pays tropicaux notamment en Afrique, pour répondre à la demande mondiale sans cesse croissante de CN. En plus des exportations primaires, l'hévéa fait partie des principaux produits de base exportés par les États membres de l'Union Economique et Monétaire Ouest Africaine (UEMOA). Ces exportations proviennent essentiellement de la Côte d'Ivoire, avec 60 % de la production du continent. Le secteur du caoutchouc est une filière porteuse du développement économique du pays. Le succès de l'hévéaculture ivoirien est le résultat de la politique de diversification des produits agricoles du pays à travers de vastes programmes de plantations villageoises dont les superficies dépassent aujourd'hui les complexes agro-industriels (Ruf, 2012). A l'origine, l'hévéaculture était pratiquée dans le Sud du pays. Aujourd'hui, les plantations d'hévéas s'étendent désormais de plus en plus dans les zones Centre et Est et cela au détriment d'autres cultures pérennes comme le café et le cacao (Colin, 2018). Son adoption massive est à la base de nombreuses mutations dans le milieu rural (Kouamé, 2014). L'exploitation des grandes superficies aussi bien par les agro-industries que par les planteurs villageois ont considérablement réduit les espaces disponibles pour les autres cultures. En effet, la superficie dédiée à la culture de l'hévéa est passée de 13 000 hectares à 634 000 hectares en l'espace de 40 ans (FAO, 2021). Cette expansion concerne principalement les petites exploitations. Cet engouement s'explique par la forte valeur ajoutée que représente le CN vis-à-vis des principales cultures en Côte d'Ivoire (Brindoumi, 2015). La question des prix d'achat de la production aux planteurs constitue un facteur fondamental dans la réussite d'une politique agricole. La flambée des prix d'achats de la production de 1994 à 2011, attire de plus en plus la population à s'investir dans l'hévéaculture (Brindoumi, 2015).

Par ailleurs, cette flambée du prix d'achats du caoutchouc entre 2009 et 2011 et la régularité des revenus valorisent davantage l'hévéa par rapport au café et au cacao (**Figure 3**).



**Figure 3** : Courbe d'évolution du prix bord-champ du caoutchouc naturel de 1994 à 2011 en Côte d'Ivoire

Source : FAO (2021)

L'optimisme des paysans tient du fait que, contrairement au cacao et café, l'hévéa procure des gains mensuels qui permettent de subvenir beaucoup plus à leurs besoins essentiels (Brindoumi, 2015). Cette régularité des gains constitue l'un des motifs réels de la hausse des superficies d'hévéas en Côte d'Ivoire. En effet, l'expansion des superficies d'hévéas, en dépit de la pénurie de terres agricoles, permet aux paysans de sortir de la précarité économique bien que le cacao demeure encore largement la base de leur source de revenus.

Une conséquence de l'augmentation exponentielle des surfaces hévéicoles a permis à la Côte d'Ivoire de devenir le premier pays africain en terme de production de caoutchouc naturel (CN), et d'être classée au 4<sup>e</sup> rang au niveau mondial (APROMAC, 2021). En 2020, la production de CN s'est chiffrée à 950 000 tonnes, soit une hausse de 21 % par rapport au stock de l'année 2019 (783 000 tonnes). La filière représente une part importante dans l'économie du pays et procure un emploi, direct ou indirect, à 800 000 personnes. De plus, le pays tient à développer ce secteur et compte produire à l'horizon 2023, 2 millions de tonnes de CN (APROMAC, 2021).

## **1.2- Impact environnemental des plantations d'hévéas**

La conversion des écosystèmes naturels en plantations d'hévéas a entraîné des problèmes agroécologiques et environnementaux dans les régions du monde où cette culture existe. Bien que l'hévéaculture contribue à l'amélioration des conditions sociales dans de nombreuses régions pauvres (Qiu, 2009), les préoccupations environnementales et socio-économiques en découlent (Panda et Sarkar, 2020). Ces problèmes comprennent la perte de biodiversité (He et Konrad, 2015), la détérioration de la qualité des sols et la réduction du stock de carbone organique du sol (Oku *et al.*, 2012 ; de Blécourt *et al.*, 2013). La transformation des écosystèmes naturels entraîne également l'érosion aiguë des sols, la perturbation des cours d'eau et le risque de glissement de terrain (Fox, 2014).

Les plantations d'hévéas, qui se développent rapidement, sont un sujet de préoccupations car non seulement elles réduisent des terres aux peuples indigènes, mais perturbent également la qualité du sol et les réserves d'eau souterraine (Ochigbo *et al.*, 2011). Par ailleurs, il y a une différence fondamentale du point de vue de la biodiversité entre les plantations d'hévéas et les autres écosystèmes indigènes (Ochigbo *et al.*, 2011). Cette différence de biodiversité (animale et végétale) s'explique par la monoculture (c'est-à-dire la culture d'une seule espèce végétale sur la même parcelle au cours des années successives dans une zone donnée). Ainsi, des études scientifiques ont montré que la monoculture d'hévéas réduit les réserves d'eau, la productivité du sol et la biodiversité (Joseph et Tessy, 2010).

### 1.2.1- Hévéaculture et fonctionnement biologique du sol

La perte de biodiversité du sol est le résultat de la transformation de la plupart des forêts primaires et secondaires en monoculture d'hévéas. A cet effet, Meng *et al.* (2012) et Warren-Thomas *et al.* (2015), ont montré que la conversion de forêts primaires ou secondaires en monoculture d'hévéas entraînait une réduction de la richesse spécifique des oiseaux, de chauves-souris et de carabes de 19 à 76 %. Cette conversion entraîne la baisse de la diversité et de la densité de la macrofaune du sol (Gilot *et al.*, 1995 ; Tondoh *et al.*, 2019), des nématodes du sol (Xiao *et al.*, 2014) et de l'activité microbienne du sol (Abraham et Chudek, 2008). Elle modifie également la biomasse et la structure des communautés microbiennes du sol (Krashevskaya *et al.*, 2015) et entraîne une augmentation de la richesse spécifique des procaryotes du sol (Schneider *et al.*, 2015). Cette perte de biodiversité est probablement un danger potentiel lié à l'expansion des surfaces cultivées d'hévéas face à la forte demande de CN (Li *et al.*, 2007). Il a été constaté en Thaïlande qu'au moins 60 % de la biodiversité a été réduite par les plantations d'hévéas, les insectivores et les frugivores subissant des pertes plus importantes (Phommexay *et al.*, 2011). L'expansion des plantations d'hévéas constitue dès lors une menace majeure pour les forêts naturelles restantes (He et Konrad, 2015).

La monoculture successive d'hévéas, en tant que pratiques sylvicoles courantes, est largement appliquée dans le monde, notamment dans le Sud de la Thaïlande. Ces cycles successifs d'hévéas ont entraîné une perte considérable de biodiversité du sol au bout de 75 ans de plantations (Panklang *et al.*, 2022a). De plus, le vieillissement des plantations d'hévéas réduit l'abondance et la richesse taxonomique des nématodes du sol. Gilot *et al.* (1995) ont rapporté la même tendance à partir de l'étude comparative faite sur la macrofaune du sol dans une chronoséquence d'hévéas en Côte d'Ivoire, où la biomasse totale et la densité de la macrofaune du sol ont diminué le long de la chronoséquence de la plantation d'hévéas (5-30 ans). Contrairement à l'impact négatif de ces plantations, il a été démontré que leur vieillissement avait des effets plutôt positifs sur la diversité bactérienne, fongique et sur la macrofaune du sol (Peerawat *et al.*, 2018 ; Tondoh *et al.*, 2019). Par ailleurs, l'impact de ces plantations sur la qualité du sol dépend du précédent cultural. Les plantations d'hévéas entraînent un impact négatif sur le sol dans le cas d'une transition forêt-hévéaculture (Warren-Thomas *et al.*, 2015). En revanche, l'effet de la plantation sur le sol est positif lorsque cette dernière succède à une plantation annuelle comme du manioc ou de la canne à sucre (Peerawat *et al.*, 2018). Les nouvelles plantations d'hévéas sont de plus en plus implantées dans des régions marginales et écologiquement sensibles. Ce processus inclut fréquemment le défrichage de terres à forte

biodiversité (Ahrends *et al.*, 2015) et menace des zones importantes de forêt, y compris les zones protégées (Warren-Thomas *et al.*, 2015).

### **1.2.2- Séquestration du carbone et hévéaculture : une opportunité ?**

Bien qu'entraînant des pertes d'habitats et de biodiversité, le potentiel écologique de l'hévéaculture reste à souligner. Le potentiel de séquestration du carbone des plantations d'hévéas (de 7 à 9 tonnes de carbone par hectare et par an) est bien plus important que celui de la plupart des espèces d'arbres couramment utilisées dans les programmes de boisement/reboisement (Panda et Sarkar, 2020). La capacité d'assimilation ou de séquestration du carbone des plantations d'hévéas est beaucoup plus élevée que celle de la plupart des autres écosystèmes terrestres similaires (Maggiotto *et al.*, 2014). Elle est même supérieure à celle de la plupart des forêts sempervirentes, principalement en raison du fait qu'une croissance végétative considérable a lieu dans le cas de l'hévéaculture par rapport aux forêts primaires qui ont plusieurs décennies, voire plusieurs siècles, et qui ne croissent pas à un rythme rapide car ayant atteint un stade climacique (Orjuela-Chaves *et al.*, 2014). Des études menées par l'Institut Indien de Recherche sur le Caoutchouc montrent qu'une superficie totale d'environ 0,5 million d'hectares d'hévéas en Inde produira environ 3,5 à 4 millions de tonnes de carbone à vendre sur le marché de Kyoto chaque année. Ce qui représente 7 à 8 % de la demande combinée de crédits carbone du Japon et de l'Union Européenne (50 millions de tonnes par an) (Panda et Sarkar, 2020). Si l'on considère que le coût de la séquestration du carbone dans les pays en développement est d'environ 15 USD (*United States Dollar*) par tonne de carbone (ce qui variera en fonction de la demande sur le marché du carbone), les plantations d'hévéas en Inde ont à elles seules une valeur marchande potentielle de 105 à 120 USD par ha et par an sur le marché du carbone de Kyoto. Mais ce marché ne peut être exploité que si les plantations d'hévéas sont explicitement incluses dans le crédit carbone du protocole de Kyoto (Panda et Sarkar, 2020).

### **1.2.3- Importance économique de l'hévéaculture**

L'hévéaculture est une source et un moyen de subsistance des communautés rurales et contribue également au développement des zones rurales. En effet, les plantations d'hévéas contribuent à l'amélioration du niveau de vie des populations locales et se sont révélées très rentables (Qiu, 2009). Les prix du caoutchouc qui ont triplé au cours de la dernière décennie, incitent directement les populations locales à convertir les zones forestières en hévéaculture (Qiu, 2009). Compte tenu de ces réalités financières, ni les agriculteurs locaux, ni les entrepreneurs extérieurs ne sont susceptibles de revenir à des formes d'agriculture de subsistance.

Ainsi, de nombreux agriculteurs sont passés de l'agriculture traditionnelle à l'hévéaculture en raison de ses avantages économiques (Thongyou, 2014).

Par ailleurs, lorsque les hévéas sont abattus à cause d'un cyclone ou sont coupés pour cause d'âge de l'arbre, la replantation est utile pour la conservation de l'environnement (Priyadarshan, 2003). L'hévéaculture s'est avérée utile pour la restauration des zones forestières dégradées et constitue une source possible de revenus (Zeng *et al.*, 2021). Dans le Nord-Est de l'Inde par exemple, l'hévéaculture est un succès pour la réhabilitation des terres pour les populations qui étaient impliquées dans la culture itinérante.

Aussi, le bois d'hévéas, en particulier les branches et les troncs endommagés, sont souvent utilisés comme combustible dans les séchoirs à bois et les fumoirs. Un hectare de plantation défrichée fournira environ 300 m<sup>3</sup> de bois provenant des jeunes arbres abattus et environ 150 m<sup>3</sup> provenant des arbres greffés en bourgeon abattus (FAO, 2013). Pour une plantation d'hévéas de 100 ha produisant 100 tonnes de caoutchouc par an, les besoins en bois de chauffage pour la fabrication des feuilles de caoutchouc coagulées traitées à partir de latex frais seraient de 150 à 200 m<sup>3</sup> par an. Lorsque la replantation est progressive et continue, il devrait être possible de satisfaire les besoins en bois de chauffage à partir des arbres abattus. Le bois d'hévéas est également utilisé pour la production de meubles.

A ce sujet, la Malaisie a encouragé le développement de son industrie du bois d'hévéas en aval, et possède l'industrie du bois d'hévéas la plus diversifiée, avec différents types d'usines de panneaux à base de bois et d'usines de meubles (Vongkhamheng *et al.*, 2016). En Thaïlande, l'hévéa est exploité depuis les années 1990 comme source de bois d'œuvre et de bois de chauffage. La disponibilité potentielle de grumes de sciage et de bois scié a augmenté de 2,8 millions·m<sup>3</sup> à 4,18 millions·m<sup>3</sup> et de 0,84 million·m<sup>3</sup> à 1,25 million·m<sup>3</sup> entre 1997 et 2012, respectivement (Thongyou, 2014). En Inde par exemple, un hévéa issu de petites exploitations a 0,57 m<sup>3</sup> de bois et le rendement par hectare est d'environ 150 m<sup>3</sup>. La disponibilité totale de bois d'hévéas était estimée à 0,94 million·m<sup>3</sup>/an et est actuellement estimée à 1,5 m<sup>3</sup>/an (FAO, 2013). Ainsi, le bois d'hévéas contribue à réduire la pression exercée sur les forêts pour le bois d'œuvre et le bois de chauffage, ce qui entraîne une séquestration indirecte du carbone (Vongkhamor *et al.*, 2007).

Dans les plantations d'hévéas immatures (0-6 ans), les cultures intercalaires, comme la banane et l'ananas, sont cultivées par les agriculteurs. Ce qui leur permet d'obtenir des revenus supplémentaires. Dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire, les paysans cultivent du manioc, de la banane et du riz pluvial dans les jeunes plantations d'hévéas pour pallier à l'insécurité alimentaire (Gbodje, 2021). Les plantations d'hévéas favorisent la croissance des plantes

adaptées à l'ombre (comme les orchidées, les plantes médicinales, etc...), mais de nombreuses plantes ne peuvent pousser dans une plantation d'hévéa mature en raison du manque de lumière (Berekaa *et al.*, 2005).

La culture et l'établissement de plantations d'hévéas constituent une activité génératrice de revenus et sont bénéfiques au développement des communautés rurales. Néanmoins, l'extension des plantations d'hévéas pour répondre à une demande mondiale en pleine expansion déstabilise les moyens de subsistance des populations rurales, renforce le lien avec la pauvreté, endommage et détruit les écosystèmes des forêts tropicales. Le bilan de l'hévéaculture doit comprendre l'ensemble des externalités qu'elles soient économiques mais aussi environnementales et en particulier la biodiversité du sol qui reste globalement peu étudié.

## CHAPITRE II : BIODIVERSITE DU SOL

En 1988, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) définit la biodiversité comme « la variété et la variabilité de tous les organismes vivants ». Ceci inclut la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de leurs populations, variabilité des espèces et de leurs formes de vie, diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et diversité des processus écologiques qu'ils influencent ou dont ils sont les acteurs. La Convention pour la Diversité Biologique en son article 2, lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement en 1992 a défini la biodiversité comme : "la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie. Elle inclut la diversité à l'intérieur des espèces et entre celles-ci ainsi que la diversité des écosystèmes". La biodiversité du sol désigne les différents organismes qui passent au moins l'un de leur stade de vie complet ou actif à la surface et/ou dans le sol (Gobat *et al.*, 2010). Partant du principe que toutes les espèces ne sont pas équivalentes d'un point de vue fonctionnel, trois dimensions de la biodiversité ont été proposées (Noss, 1990) :

- 1- La **dimension taxonomique** de la biodiversité tient compte de la composition et de l'abondance des espèces (Magurran, 1988).
- 2- La **dimension phylogénétique** de la biodiversité reflète les différences évolutives entre les espèces en fonction du temps écoulé depuis la divergence à partir d'un ancêtre commun (Faith, 1992) et représente une estimation complète des différences écologiques et phénotypiques phylogénétiquement conservées entre les espèces (Cavender-Bares *et al.*, 2009).
- 3- La **dimension fonctionnelle** de la biodiversité reflète la variabilité des traits écologiques entre les espèces et fournit un lien mécaniste avec la résistance, la résilience et le fonctionnement des écosystèmes (Petchey et Gaston, 2006).

Dans la suite de ce travail, seules les dimensions taxonomiques et fonctionnelles de la biodiversité seront développées. Le terme biodiversité du sol sera abordé en termes de diversité des organismes vivant dans le sol, particulièrement les micro-organismes (bactéries et champignons) et les invertébrés (nématodes, collemboles et macrofaune).

### 2.1- Dimension taxonomique de la biodiversité

La biodiversité taxonomique d'une communauté se définit comme les entités systématiques qui la composent. Les deux composantes de la diversité taxonomique d'une communauté sont : la richesse spécifique, qui est le nombre d'espèces recensées, et l'équitabilité, la répartition des

individus au sein des espèces. La diversité taxonomique, considère toutes les espèces de la même façon quelles que soient leurs caractéristiques biologiques. Ces caractéristiques peuvent cependant facilement intégrer les mesures de diversité au même titre que la richesse et l'équitabilité, en passant par la similarité entre espèces. Une communauté sera d'autant plus diverse que les espèces qui la constituent sont différentes. L'estimation de la diversité taxonomique d'une communauté ne revient donc pas à une mesure unique mais à un ensemble de mesures combinant différemment les composantes de la diversité (Marcon, 2015).

## **2.2- Dimension fonctionnelle de la biodiversité**

La diversité fonctionnelle est définie comme la valeur et la gamme de valeurs des traits fonctionnels des organismes qui influencent des processus écosystémiques (Petchey et Gaston, 2006). Les traits sont l'ensemble des caractéristiques mesurables qui décrivent la morphologie, la physiologie, le comportement ou les préférences écologiques d'une espèce donnée (Cadotte *et al.*, 2011). La notion de trait fonctionnel fait référence aux caractéristiques d'une espèce susceptible d'influencer les performances d'un individu, autrement dit sa croissance, sa reproduction ou sa survie (Violle *et al.*, 2007). Ces traits gouvernent les réponses des individus aux perturbations de leur environnement (Violle *et al.*, 2007 ; Pey *et al.*, 2014).

La prise en compte de traits fonctionnels chez les organismes du sol peut être un meilleur bioindicateur des effets de la pollution que la densité ou la diversité des communautés (Hedde *et al.*, 2012). Les approches basées sur l'utilisation de traits peuvent améliorer la compréhension des réponses des invertébrés du sol aux perturbations environnementales et donner les informations complémentaires à celles délivrées par les approches taxonomiques (Pey *et al.*, 2014 ; Santorufo *et al.*, 2014). Les traits fonctionnels constituent ainsi de véritables indicateurs de perturbations environnementales (Vandewalle *et al.*, 2010 ; Hedde *et al.*, 2012). Le principal avantage des approches basées sur l'utilisation de traits est d'améliorer la prédiction et la compréhension des relations existantes entre les organismes du sol et les changements environnementaux en se basant sur les facteurs spatio-temporels (Pey *et al.*, 2014 ; Hedde *et al.*, 2023). Récemment, les études écologiques sur les communautés d'invertébrés du sol se sont basées non seulement sur l'identification des espèces, mais plus spécifiquement sur les traits fonctionnels (Sanabria *et al.*, 2022). Les traits fonctionnelles nous permettent de mieux comprendre comment les facteurs abiotiques déterminent l'assemblage d'espèces d'une communauté du sol et de prédire comment elle se développera en fonction des modifications dans l'habitat (Santorufu *et al.*, 2014 ; Auclerc *et al.*, 2022 ; Sanabria *et al.*, 2022).

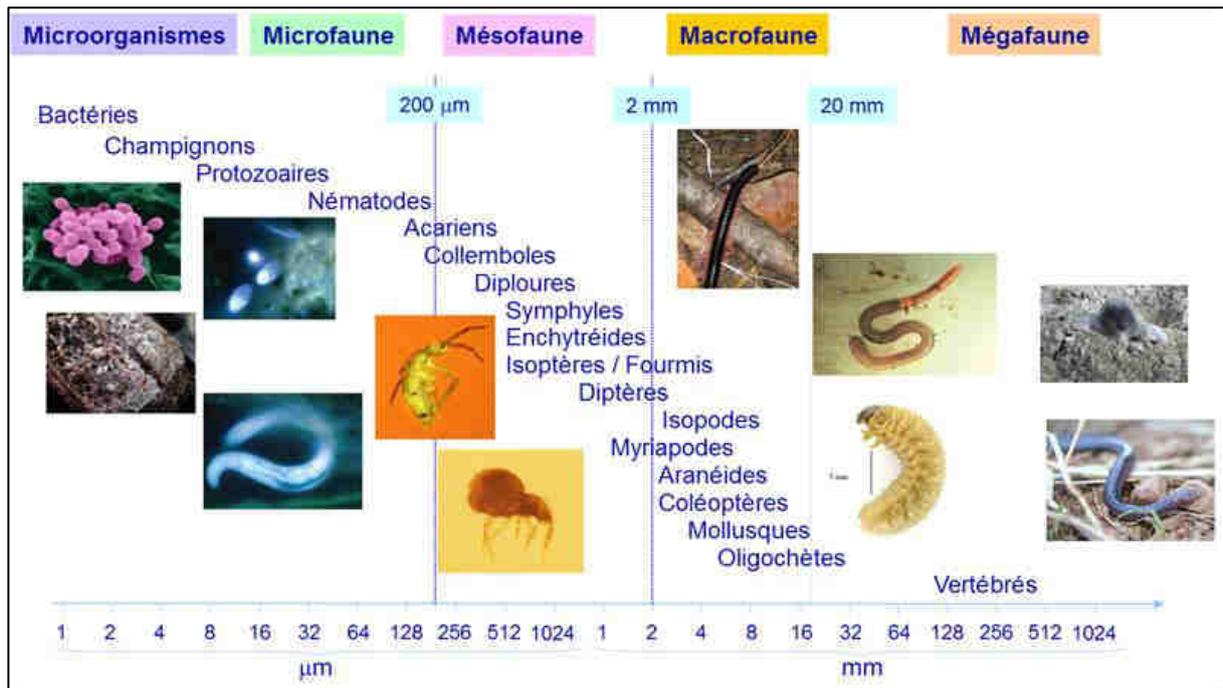
### **2.3- Biodiversité et variabilité temporelle des systèmes écologiques**

La biodiversité et les fonctions des écosystèmes augmentent et diminuent au fil du temps en fonction des variations saisonnières, des changements climatiques d'une année à l'autre et de la régulation par des processus internes tels que les relations proies-prédateurs (Ives *et al.*, 2005). Ces mécanismes, que nous appelons variabilité temporelle, peuvent également être influencés par les activités humaines (Patrick *et al.*, 2021). La variabilité temporelle est l'une des propriétés fondamentales des systèmes écologiques. Les populations et les communautés fluctuent au fil du temps, et les écologues ont consacré une attention considérable à la compréhension des causes qui sous-tendent la variabilité temporelle (Holt *et al.*, 2022). Une meilleure compréhension des facteurs qui régulent la variabilité temporelle permettrait d'améliorer la surveillance et la gestion des espèces en danger, des ressources naturelles et des services écosystémiques. La biodiversité, en particulier la richesse des espèces, a longtemps été considérée comme un facteur d'influence de la variabilité temporelle. En conséquence, un certain nombre d'écologues en sont venus à croire que la richesse des espèces influe sur les processus des écosystèmes, y compris sur la variabilité temporelle (Patrick *et al.*, 2021).

En fait, le sens de variation des réponses des espèces aux variations environnementales semble influencer fortement les relations proies-prédateurs (Ives *et al.*, 2005). Lorsque les espèces réagissent de manière similaire aux variations environnementales, les covariances positives qui en résultent affaiblissent le degré de réponse de ces dernières. La covariance négative qui en résulte sert de tampon et regroupe les propriétés de la communauté contre le changement (Ives *et al.*, 2005).

### **2.4- Fonctions des organismes du sol**

Les organismes du sol jouent des rôles fondamentaux dans le fonctionnement des écosystèmes, rendant de ce fait un grand nombre de services écosystémiques (Lavelle *et al.*, 2014). Le biofonctionnement des sols se définit par l'ensemble des fonctions assurées par la biodiversité du sol qui, en interaction avec les composantes physico-chimiques du sol, permettent la dynamique de la matière organique, le recyclage des nutriments et la dynamique de l'eau. Ces fonctions sont assurées par des organismes de taille variable comprenant les micro-organismes (bactéries, champignons, protozoaires) et les invertébrés (**Figure 4**).



**Figure 4** : Classification des principaux groupes d'organismes du sol selon leur taille

Source : Swift *et al.* (1979)

La structure des réseaux trophiques du sol a un impact direct sur son fonctionnement (Bardgett et Wardle, 2010). Les organismes du sol contribuent aux processus fonctionnels au travers de mécanismes directs et indirects. Les mécanismes directs sont la conséquence du métabolisme des premiers niveaux du réseau trophique (producteurs primaires). Les mécanismes indirects comprennent de nombreux processus rétroactifs, essentiellement sous l'action de la macrofaune du sol (Lavelle *et al.*, 2006). Les modèles de flux d'énergie, de carbone et de nutriments sont dominés par les liens trophiques entre les consommateurs primaires et secondaires : principalement (pour leurs effets directs), les bactéries, les champignons et les nématodes (Ferris *et al.*, 2012).

L'un des défis les plus importants aujourd'hui est de comprendre et de prévoir la relation entre la biodiversité et les fonctions des écosystèmes. Dès lors, les études en écologie s'intensifient sur les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Loreau et de Mazancourt, 2013 ; Tilman *et al.*, 2014). De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer les différences fonctionnelles des espèces dans un écosystème. Ces hypothèses se regroupent en trois différentes catégories.

### **Catégorie 1 : Relations non-prédictibles, l'effet des espèces est contexte dépendant**

*L'hypothèse idiosyncratique* (Lawton et Brown, 1994) suppose qu'il n'existe pas de relations particulières entre la composition en espèce et les processus au sein de l'écosystème. Elle suggère en effet que les processus sont modifiés lorsque la diversité change, mais que le sens et la magnitude de ces changements sont imprévisibles car les rôles joués par les espèces dans l'écosystème sont complexes et variés.

### **Catégorie 2 : Une ou plusieurs espèces jouent le même rôle au sein de l'écosystème pour maintenir une résilience et une stabilité dynamique**

*L'hypothèse nulle* (Vitousek et Hooper, 1994) considère un processus donné au sein de l'écosystème comme insensible aux pertes ou ajouts d'espèces. Toutes les espèces sont redondantes, il suffit d'une seule espèce pour maintenir le processus et l'ajout d'espèces nouvelles n'a pas d'impact sur le processus.

*L'hypothèse de la redondance fonctionnelle* (Walker, 1992) suggère que certaines espèces peuvent disparaître sans affecter considérablement le fonctionnement de l'écosystème tant que d'autres espèces assurent la compensation. Cette hypothèse suppose que la meilleure façon de conserver toutes les espèces d'un écosystème est d'assurer le fonctionnement continu de cet écosystème. De plus, il faut que cette stratégie, à son tour, demande qu'une attention

particulière soit accordée aux groupes fonctionnels qui ne sont représentés que par une ou deux espèces, c'est-à-dire les groupes fonctionnels dans lesquels il y a peu ou pas de redondance.

*L'hypothèse des rivets* (Peterson *et al.*, 1998) suggère que la résistance de l'écosystème peut décroître avec le nombre d'espèces sans que les performances du système n'en soient apparemment affectées. Ces auteurs comparent les espèces d'un écosystème aux rivets d'un avion. La suppression progressive des rivets n'a pas de conséquences jusqu'à un certain seuil au-delà duquel la suppression d'un seul rivet entraîne l'effondrement de l'ensemble de l'écosystème.

### **Catégorie 3 : L'effet des espèces est globalement singulier, la contribution de chaque espèce à un processus donné est particulière**

*L'hypothèse de l'espèce clef de voûte* (Loreau *et al.*, 2002) suggère que le fonctionnement d'un écosystème donné est fortement dépendant de la présence d'une seule espèce. La disparition de cette espèce compromet la structure et le fonctionnement de l'écosystème et pourrait précipiter des extinctions massives d'autres espèces. L'importance fonctionnelle des espèces clés de voûte dans les écosystèmes en fait des cibles privilégiées pour la conservation de la biodiversité.

*L'hypothèse additive* postule que l'effet d'un niveau de diversité est égal à la somme de ses parties. La perte d'une espèce entraîne la perte de sa contribution au maintien du processus car aucune compensation n'est possible.

## **2.5- Classification fonctionnelle de la biodiversité du sol**

Le rôle écologique du sol est intimement lié à la diversité des organismes qui y vivent. Les organismes vivant dans le sol établissent d'innombrables interactions entre eux, formant un réseau complexe d'activités biologiques. En s'engageant dans des échanges mutuels de substances chimiques et de signaux avec d'autres composants de l'écosystème, la biodiversité fournit de nombreux services au sol. La biodiversité du sol participe activement aux interactions qui se développent dans le sol entre les processus physiques, chimiques et biologiques. De ce fait, elle peut être classée en trois grandes catégories (Lavelle *et al.*, 2006).

### **2.5.1- Ingénieurs physiques**

Les organismes appelés ingénieurs de l'écosystème (macrofaune) comprennent les vers de terre, les fourmis et les termites, qui déplacent ou ingèrent de grandes quantités de sol, incorporent de la matière organique dans la matrice minérale du sol et construisent activement des réseaux de pores, des nids et/ou des agrégats de sol sous forme d'excrétions organo-

minérales (Barrios, 2007 ; Culliney, 2013 ; Lehman *et al.*, 2015a). Ce faisant, ils créent ou modifient l'habitat et l'activité d'autres organismes du sol (Lavelle *et al.*, 1997 ; Erktan *et al.*, 2022). L'activité des vers de terre a un effet important, non seulement sur la structure, mais aussi sur la composition chimique du sol, car une grande partie de la matière organique ingérée par les vers de terre est restituée au sol sous une forme facilement utilisable par les plantes (Menta, 2012). La stimulation de la faune du sol, notamment des termites, dans les zones semi-arides et arides est une option pour améliorer la structure du sol (Mando *et al.*, 1996). Les termites peuvent affecter le sol par leurs fouilles et excavations à la recherche de nourriture, ou par la construction de leurs habitats ou de chambres de stockage dans le sol ou au-dessus du sol. Le transport actif des particules du sol et leur dépôt à la surface du sol peuvent affecter de manière significative la structure du sol (Lee et Foster, 1991). La gestion indirecte des termites par l'application de pailles organiques a par exemple permis la restauration de sols imperméabilisés en surface au Burkina Faso (Mando et Miedema, 1997). Ces espèces sont sensibles aux perturbations physiques et chimiques du sol. Elles constituent de précieux indicateurs biologiques de la santé du sol.

### **2.5.2- Ingénieurs biologiques ou régulateurs biologiques**

Les régulateurs biologiques (micro ou mésofaune) comprennent des organismes ayant la capacité de réguler la dynamique des populations d'autres organismes du sol. Certains sont des consommateurs ou des prédateurs de microbes (les protozoaires, les nématodes, les collemboles et les acariens) (Meyer-Wolfarth *et al.*, 2017), tandis que d'autres agissent par le biais de mécanismes chimiques (les enzymes extracellulaires, les antibiotiques, les phytohormones), ou en tant qu'antagonistes, parasites ou concurrents. Les régulateurs biologiques sont importants pour lutter contre les ravageurs et les maladies du sol. Les nématodes par exemple peuvent indiquer l'état des communautés de micro-organismes et des flux d'énergie, y compris le cycle des nutriments et la séquestration du carbone.

### **2.5.3- Ingénieurs chimiques**

Les ingénieurs chimiques sont principalement représentés par des archées, des bactéries et des champignons. Ils sont responsables de l'humification et de la minéralisation de la matière organique, de la transformation des nutriments, comme l'oxydation de l'ammonium en nitrate, et de la biorestauration des sols pollués (Ngilangil et Vilar, 2020). En outre, les décomposeurs sont responsables de la plupart des transferts d'énergie en transformant les résidus végétaux et la matière organique du sol en biomasse microbienne et en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>).

Ces organismes libèrent des nutriments tels que l'azote, le phosphore et le soufre et les mettent à la disposition des plantes.

Certains organismes peuvent être qualifiés, à la fois d'ingénieurs chimiques et biologiques en fonction de leurs effets éventuellement disproportionnés sur la condition physique d'autres organismes par l'émission de composés chimiques spécifiques ou la sélection d'espèces dans les communautés. C'est le cas de la sélection de communautés microbiennes dans les structures biogéniques des termites ou des vers de terre (Lavelle *et al.*, 2005 ; Diouf *et al.*, 2006).

La biodiversité du sol, renseigne sur la vie dans le sol et la manière de l'appréhender ainsi que son rôle dans le fonctionnement du sol obligent les scientifiques à trouver des voies et moyens de sa restauration et de sa préservation.

## **CHAPITRE III : NOTIONS DE RESISTANCE, RESILIENCE, RESTAURATION ET DURABILITE**

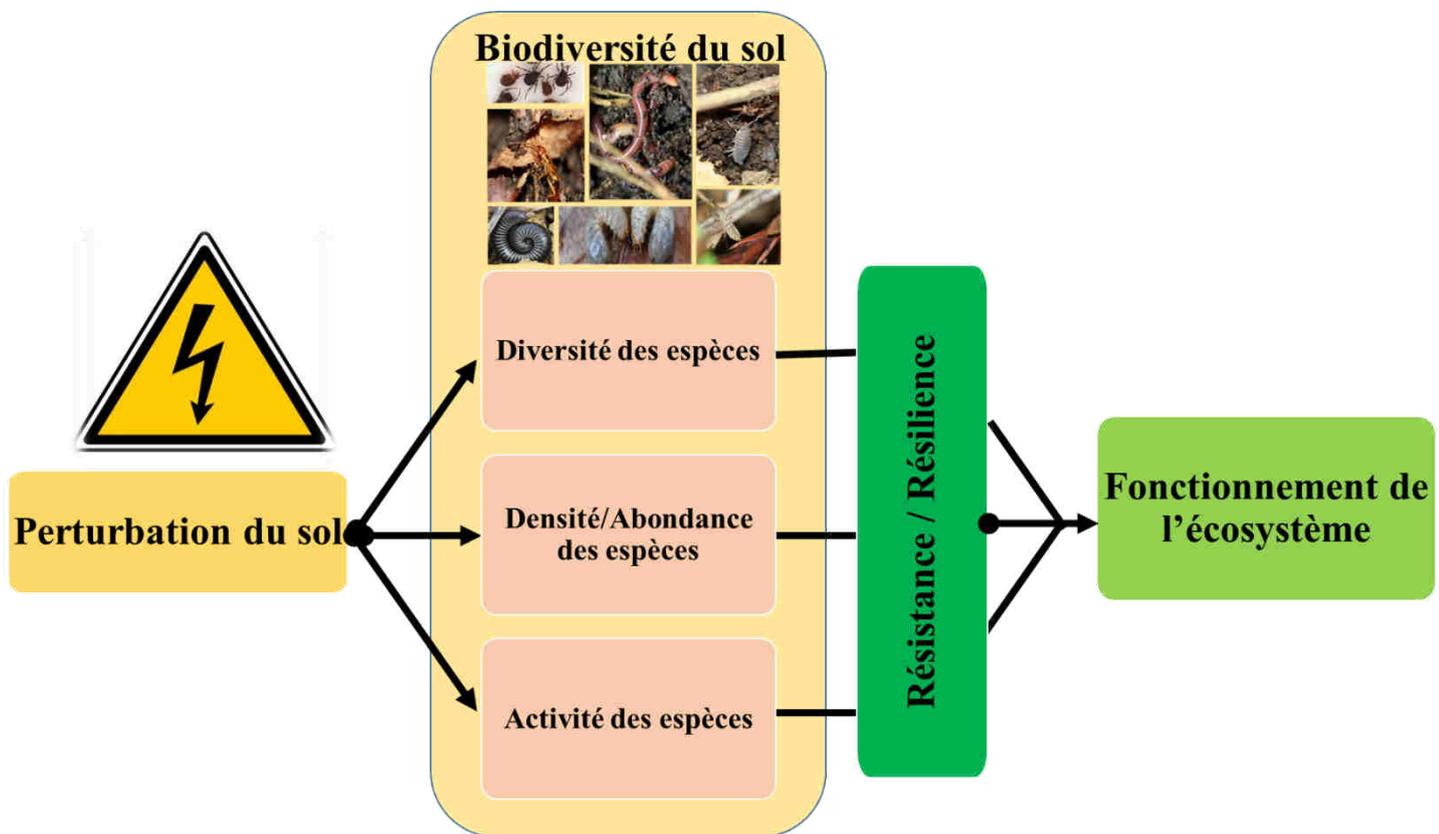
Les perturbations anthropiques et les pressions environnementales (Loreau et de Mazancourt, 2013 ; Awasthi *et al.*, 2014), entraînent une perte de biodiversité et altèrent le bon fonctionnement des écosystèmes terrestres. Comprendre comment les communautés naturelles réagissent aux changements environnementaux et, en fin de compte, comment leurs réponses influencent le fonctionnement des écosystèmes (**Figure 5**), représente l'un des défis majeurs de notre société actuelle (Descy et Sarmiento, 2008). La résistance et la résilience sont toutes deux des éléments qui déterminent la stabilité des écosystèmes.

### **3.1- Résistance**

La résistance est la capacité d'un écosystème à résister ou à tolérer une perturbation. Selon Lake (2013), elle se définit comme la capacité d'un système (écologique) à surmonter une perturbation sans perte d'intégrité et de fonction. Certains écosystèmes résistent mieux aux changements que d'autres, et ont donc une résistance élevée. Les concepts de résistance et de capacité d'adaptation ont été considérés par Scheffer *et al.*(2012) dans le contexte des seuils critiques d'un système complexe adaptatif. Dans son analyse, un système doté d'une capacité d'adaptation est décrit comme s'ajustant progressivement au changement, le long d'un gradient de perturbation (ou de stress) croissant. Cette situation est contrastée avec un système qui, au départ, présente une résistance au changement, puis subissant une transition critique menant à un effondrement soudain. Cette réponse suggérée implique que la perte de résistance est liée à des changements soudains dans les états de l'écosystème.

### **3.2- Résilience**

La résilience est intuitivement comprise comme la capacité et la vitesse de recouvrement d'un écosystème après une perturbation et son retour à l'état antérieur à la perturbation. Certains écosystèmes peuvent s'écarter considérablement de leur état précédent et revenir malgré tout aux conditions antérieures à la perturbation. Cependant, la définition précise de la résilience dans un contexte écologique fait l'objet de plusieurs débats scientifiques (Newton et Cantarello, 2015). Deux définitions conceptuelles de la résilience sont largement utilisées, notamment la *résilience ingénierique* et la *résilience écologique* (Dakos et Kéfi, 2022).



**Figure 5** : Fonctionnement de l'écosystème face à la perturbation de la biodiversité du sol

Griffiths et Philippot, 2013 modifié

La *résilience écologique* a été définie comme la quantité de perturbations qu'une communauté ou un écosystème peut absorber sans changer d'état. Elle est donc importante pour maintenir les fonctions souhaitées de l'écosystème (Holling, 1973). En revanche, la *résilience ingénierique* est définie comme le temps nécessaire pour qu'un système revienne à son "état" stable, avant la perturbation (Pimm, 1984). Ainsi, la *résilience ingénierique* est une mesure de la dynamique du système dans la région d'un équilibre stable. La principale différence entre ces deux notions réside dans le fait que les écosystèmes présentent un seul état d'équilibre, comme dans le cas de la *résilience ingénierique*, ou plusieurs états stables, dans le cas de la *résilience écologique*. Les concepts de *résilience écologique* se concentrent donc sur le comportement d'un système proche de la limite d'un état particulier, qui représente un équilibre instable (Folke, 2006). Bien que le concept d'états stables alternatifs représente une simplification de la complexité qui se produit dans les écosystèmes (Folke *et al.*, 2010), des transitions rapides ou "changements de régime" peuvent se présenter dans différents types d'écosystèmes (Scheffer *et al.*, 2001). Ces notions ont clairement des implications importantes notamment dans un contexte de restauration.

### **3.3- Restauration**

La gestion durable des sols implique les pratiques d'utilisation, d'amélioration et de restauration de la capacité de production et des processus du sol (Montanarella, 2016). La restauration fait référence à toute action ou processus utilisé pour réparer, renouveler ou rétablir un actif matériel ou immatériel. La restauration intervient généralement après une certaine forme de dégradation ou de dommage et vise à remettre un bien dans son état antérieur. Dans le cadre de cette étude nous feront référence à la restauration écologique. Elle est intimement liée à la gestion des sols, pour améliorer les ressources dégradées et perturbées, inverser les tendances de la dégradation des sols, et améliorer les propriétés du sol pour retrouver la santé de l'écosystème (Pouyat *et al.*, 2020). En effet, la restauration écologique est l'une des nombreuses actions qui peuvent améliorer les sols dégradés et perturbés, définie comme "le processus d'assistance à la récupération d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit" (Pouyat *et al.*, 2020). L'objectif majeur de la restauration est de restaurer à la fois la résistance et la résilience de sorte que l'entité restaurée s'auto-perpétue et ne nécessite pas d'interventions continues pour sa durabilité (Palmer *et al.*, 2005 ; Suding et Gross, 2006). Dans de nombreuses situations, les interventions de restauration sont mises en œuvre dans l'espoir qu'au fur et à mesure que les effets du régime de perturbation dégradant sont atténués ou supprimés, d'autres changements bénéfiques peuvent être produits par le recouvrement naturel. Ainsi, un projet de restauration

met en évidence la résilience résiduelle d'un écosystème pour reconstruire une résilience et une résistance supplémentaire (McDonald, 2000).

### **3.4- Différence entre résilience et durabilité**

La durabilité et la résilience sont toutes deux utilisées pour décrire un système (Carpenter *et al.*, 2001). La durabilité est basée sur l'augmentation de la qualité de vie en ce qui concerne les considérations environnementales, sociales et économiques, tant dans le présent que pour les générations futures (Collier *et al.*, 2013). La résilience, quant à elle, se concentre sur la réponse des systèmes (y compris les systèmes environnementaux, sociaux et économiques) à la fois aux perturbations extrêmes (Council, 2012) et au stress persistant (Folke, 2016). Cependant, l'application de ces concepts exige que la durabilité et la résilience soient des descripteurs de quelque chose d'autre, plutôt que d'être elles-mêmes des entités distinctes. Il existe de nombreuses similitudes entre les concepts de durabilité et de résilience, et ils sont souvent utilisés sans distinction claire de sens et d'objectif pour une variété d'applications. La similitude première entre ces deux termes réside dans le fait que la durabilité et la résilience font toutes deux références à l'état d'un système ou d'une caractéristique dans le temps. Ces deux termes se concentrent également sur la persistance de l'état d'un système dans des conditions de fonctionnement normales et en réponse à des perturbations (Fiksel *et al.*, 2014).

### **3.5- Mesure de résistance et de résilience d'un système**

Les écologues se sont longtemps demandés comment quantifier la résistance et la résilience des communautés du sol et de leurs fonctions. Pour Turner *et al.* (2003), la résilience d'un système peut être évaluée en fonction de la quantité de perturbations que ce système peut subir tout en restant dans le même état de configuration, plutôt que dans un seul état. Il existe de nombreuses autres techniques qui quantifient la variabilité temporelle afin d'évaluer l'impact des perturbations et de mesurer la résilience (Fraterrigo et Rusak, 2008). Parmi celles-ci, les approches bayésiennes telles que les modèles linéaires dynamiques tiennent compte de l'autocorrélation des données de séries chronologiques et estiment la sensibilité des données aux perturbations (Carpenter et Brock, 2006). Ces techniques font également des projections sur le comportement futur d'une variable de réponse en se basant sur la distribution des données avant la perturbation (parfois appelée intervention). Par ailleurs, Orwin et Wardle (2004) proposent par exemple deux indicateurs consensus pour la résistance et la résilience des organismes du sol à des perturbations extérieures. L'indice exprimant la résistance dépend de la valeur de la variable de réponse étudiée pour un sol non perturbé et de l'ampleur du changement de cette valeur entre le sol témoin, au temps 0 et un sol perturbé correspondant à

la fin de la perturbation. L'indice de résilience dépend lui des amplitudes de changement dans la valeur de réponse entre les sols témoins et perturbés, à l'instant  $t_0$ , et à n'importe quel temps  $t_x$  suivant  $t_0$  (la valeur de l'indice de résilience est donc dépendante de  $x$ ).

### **3.6- Plantes de couverture et restauration du sol**

Les plantes de couverture sont définies comme des plantes cultivées dans l'objectif d'améliorer les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol (FAO, 2015). Les légumineuses font partie des plantes de couverture les plus couramment utilisées dans les agrosystèmes. L'introduction de légumineuses dans les parcelles forestières est considérée comme une pratique de gestion forestière durable permettant une restauration efficace du fonctionnement du sol (Gao *et al.*, 2017). En raison de leur capacité à fixer l'azote (N), les légumineuses sont cultivées pour améliorer la fertilité des sols et sont couramment utilisées pour augmenter la productivité primaire nette (Wang *et al.*, 2010). En plus de leur capacité de fixation de l'azote atmosphérique, elles sont utilisées dans la lutte contre les mauvaises herbes et aussi pour limiter l'érosion des sols lors de la phase immature de plantation (Vrignon-Brenas *et al.*, 2019). Il a également été rapporté que la présence de légumineuses augmente la capacité de séquestration du carbone du sol (Wu *et al.*, 2017) tout en améliorant sa résistance suite à une perturbation (Gao *et al.*, 2017). En outre, la litière riche en azote des légumineuses est plus facilement décomposée par les micro-organismes du sol et cet effet peut atteindre les niveaux trophiques élevés par le biais du contrôle ascendant (Zhao *et al.*, 2015). Les légumineuses jouent également un rôle dans la structure du sol. En effet, leurs racines modifient les propriétés structurelles du sol par le biais de formation de pores et d'agrégats (Kaspar et Singer, 2011). La litière de légumineuses accumulée à la surface du sol est rapidement minéralisée grâce à un faible rapport C : N, augmentant ainsi la disponibilité des nutriments pour les hêvées avant le début de la période de production du latex (Broughton, 1976). La plupart du carbone et des nutriments des résidus de légumineuses (70 % de carbone et d'azote, 60 % de phosphore et 99 % de potassium) sont libérés dans le sol 75 jours après que le couvert ait été fauché et paillé (Clermont-Dauphin *et al.*, 2016).

### **3.7- Matières organiques comme vecteurs de restauration du sol**

La matière organique du sol (SOM) peut être définie comme la fraction organique du sol, à l'exception des résidus animaux et végétaux non décomposés (CANADA, 1976). Elle est le centre de presque toutes les activités de vie dans le sol, y compris celles de la microflore, de la faune et des systèmes racinaires des plantes supérieures (Sofa *et al.*, 2020). C'est par le biais de transformations chimiques essentiellement oxydatives (processus de minéralisation),

réalisées par les micro-organismes, qu'est produite la SOM. Cette dernière influence positivement la qualité du sol (propriétés physiques, chimiques et biologiques) et le cycle des nutriments (Fageria, 2012). La SOM exerce des fonctions essentielles pour la santé du sol comme la fourniture de l'énergie alimentant les processus biologiques du sol, l'apport de macro et micronutriments, et enfin, le stockage et la libération d'énergie et des nutriments dans les cycles de transformation énergétique (Adiaha, 2017). Sur le plan microbiologique, la teneur en matières organiques joue un rôle positif majeur sur la biomasse et l'activité microbienne totale, sur les communautés fonctionnelles comme les bactéries du cycle de l'azote ainsi que sur les champignons mycorhiziens (Fageria, 2012). Les apports de matières organiques dans le sol sont indispensables pour favoriser la diversité et l'activité des organismes du sol, responsables de la décomposition des résidus, du renouvellement du carbone, du cycle des nutriments et d'autres fonctions, telles que la suppression des maladies et des parasites (Negassa et Sileshi, 2018). Souvent reconnue dans les pratiques agricoles, la gestion de la SOM permet de réduire la dégradation du sol. En effet, la SOM permet l'amélioration des propriétés physiques du sol telles que la structure, la masse volumique et la capacité de rétention de l'eau (Fageria, 2012).

### **3.8- Résidus de culture et restauration du sol**

La gestion des résidus de culture est une pratique essentiellement répandue dans l'agriculture céréalière. En effet, l'incorporation de résidus (paille) dans les sols promeut les processus de transformation de la SOM et la disponibilité en azote pour la prochaine culture (Lemtiri *et al.*, 2016). Le paillage est d'une importance écologique pour le maintien de la fertilité des terres agricoles et la réduction de l'utilisation d'intrants chimiques. Il permet également l'amélioration de la capacité de puits de carbone du sol, la promotion du cycle de l'azote du sol (Arcand *et al.*, 2014) et la réduction ou l'évitement de la pollution environnementale causée par les feux de brousse (Ibrahim *et al.*, 2015). Les pratiques de gestion des sols qui augmentent la teneur en matières organiques et améliorent la santé des sols créent des habitats élargis et une plus grande diversité de niches pour les communautés biologiques du sol (Lehman *et al.*, 2015). Ce sont les apports de matières organiques provenant des résidus végétaux et des exsudats qui fournissent des sources de carbone et d'énergie aux organismes du sol. Le retour au sol des résidus de culture permet d'éviter les émissions de gaz à effet de serre causées par leur brûlage (Li *et al.*, 2018) tout en améliorant la teneur en matières organiques du sol, ses propriétés physiques (Kumaraswamy *et al.*, 2014), l'efficacité de l'utilisation de l'eau, la stabilité structurelle du sol ainsi que la densité apparente du sol (Li *et al.*, 2019). En revanche, en Afrique, le marché autour du bois (principalement de l'hévéa) est peu répandu et les résidus

d'abattage sont plus considérés comme déchets et sont donc exportés des plantations. La crainte d'une contamination racinaire par le champignon *Rigidiporus lignosus*, pousse d'autant plus les exploitants à exporter ou brûler les résidus d'abattage (Simorangkir, 2007). Néanmoins, selon (Magdoff, 2001), la stratégie la moins onéreuse pour restaurer et promouvoir la santé des sols serait un apport de matières organiques par le biais de la gestion de résidus organiques, tels que les résidus d'abattage. En effet, la rétention des résidus d'abattage augmente les stocks de carbone et la disponibilité des nutriments dans le sol (Achat *et al.*, 2015 ; Mayer *et al.*, 2020). Dès lors, la restitution des résidus de culture devient une question de plus en plus importante pour la gestion des plantations à l'avenir, tant d'un point de vue opérationnel que pour le maintien de la fertilité du sol. Par conséquent, la gestion de la matière organique et des nutriments après des rotations successives de plantations est essentielle pour assurer la durabilité et la productivité des cultures ultérieures (Mendham *et al.*, 2004). Récemment, il a été démontré que les résidus d'abattage (feuilles, troncs, branches et souches de la précédente plantation) permettent une amélioration des fonctions du sol (transformation du carbone, structure du sol et cycle des nutriments) après un cycle de plantations d'hévéas (Perron *et al.*, 2022). La rétention des débris ligneux après l'abattage des arbres est une pratique de gestion qui présente de multiples avantages (Gustafsson *et al.*, 2012), dont potentiellement l'atténuation des changements à long terme dans les communautés du sol.

La restauration est une activité de gestion qui se développe rapidement et une restauration efficace prend du temps. Les actions de restauration de la biodiversité du sol dans un contexte de pressions anthropiques peuvent révéler une compréhension de la résistance et de la résilience tant négatives que positives et peuvent être utilisées pour guider des interventions réparatrices. Ainsi, différentes approches méthodologiques peuvent permettre d'évaluer la biodiversité présente en hévéaculture lors du processus de replantation.

## CHAPITRE IV : MILIEU D'ETUDE

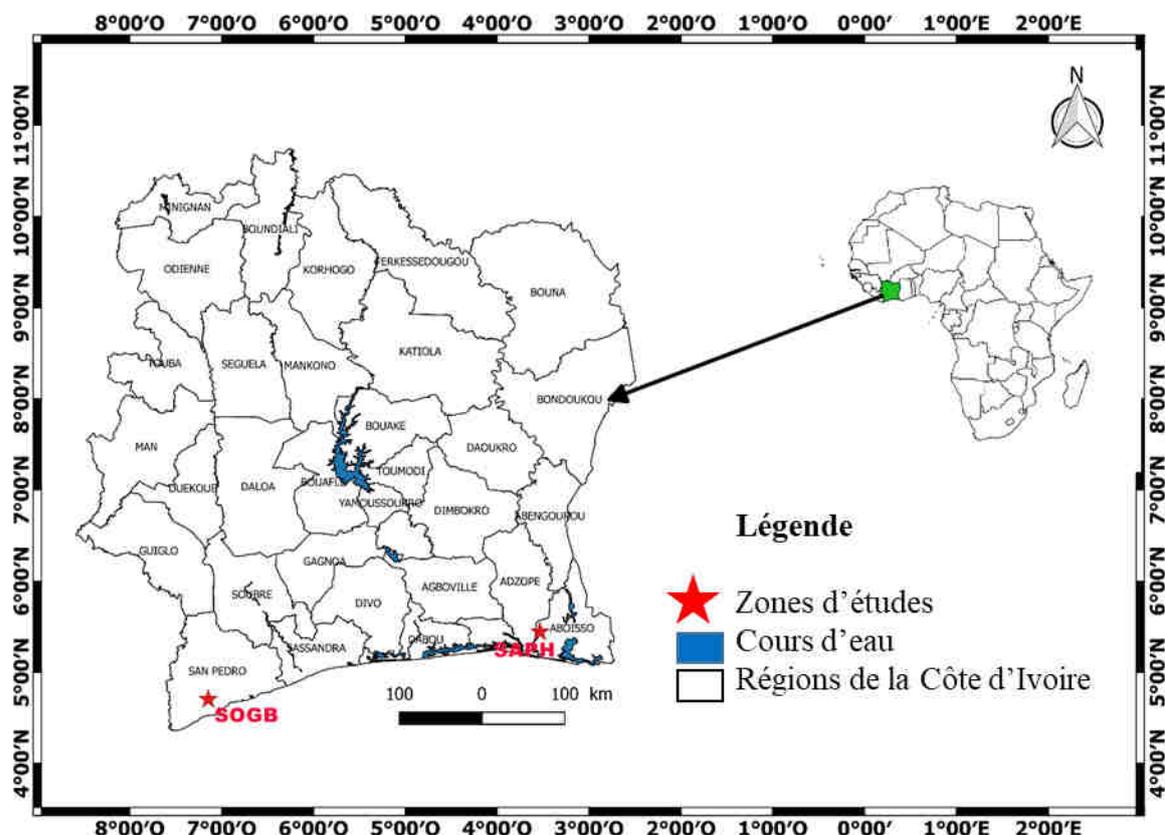
### 4.1- Situation géographique

Cette étude s'est déroulée dans le Sud de la Côte d'Ivoire dans deux agrosystèmes industriels. Ces agrosystèmes sont, la Société Africaine de Plantation d'Hévéas de Bongo (SAPH) située au Sud-Est et la Société des Caoutchoucs de Grand-Béréby (SOGB) au Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire (**Figure 6**).

### 4.2- Localisation des zones visitées

La SAPH de Bongo est située sur le littoral au Sud-Est de la Côte d'Ivoire entre 5° 29' de latitude Nord et 3° 35' longitude Ouest dans le département de Grand-Bassam, à 68,2 km d'Abidjan (Perron *et al.*, 2022).

Le domaine d'exploitation de la SOGB s'étend entre 4°40' et 4°45' de latitude Nord et entre 7°05' et 7°10' de longitude Ouest. La SOGB est limitée au nord par la ville de Grabo et le Parc National de TAÏ, au Sud par l'Océan Atlantique, à l'est par les villes de Grand-Béréby et San-Pedro et à l'ouest par la forêt classée de la Haute Dodo et la ville de Tabou (Perron *et al.*, 2021).



**Figure 6** : Situation géographique de la SAPH et SOGB

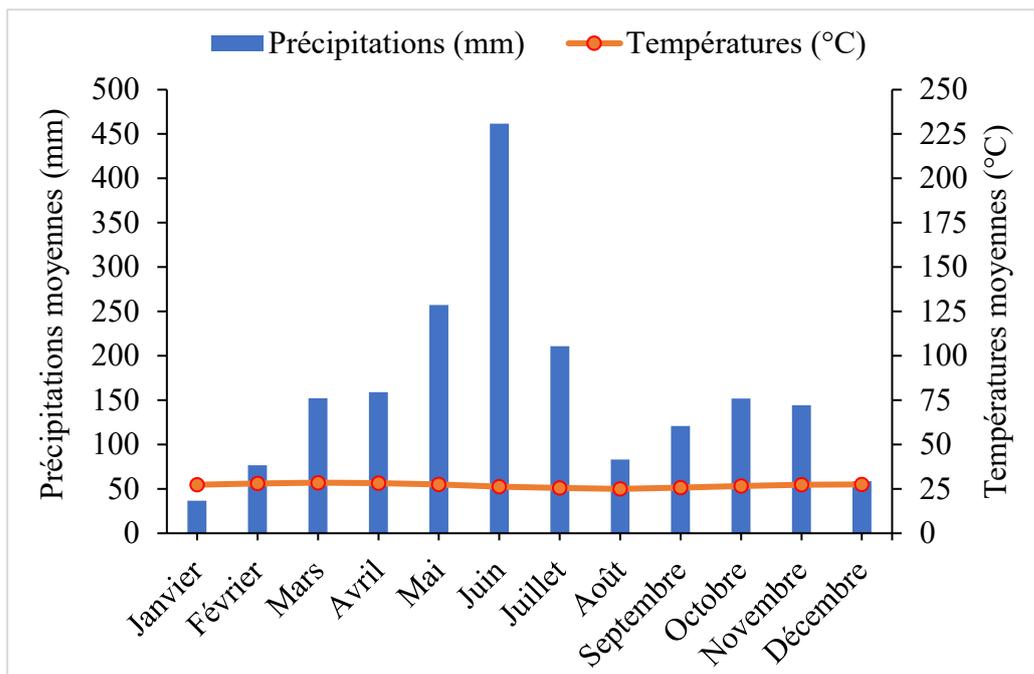
Source : <http://www.diva-gis.org/> (2022)

### 4.3- Climat

Au plan climatique, la SAPH de Bongo est soumise à un climat chaud et humide de type subéquatorial à quatre saisons (une grande saison de pluies d'avril à juin, une petite saison sèche de juillet à août, une petite saison des pluies de septembre à octobre et une grande saison sèche de novembre à mars). L'analyse du diagramme ombrothermique sur la période couvrant cette étude (2017-2019), montre que les précipitations s'étendent sur toute l'année (**Figure 7**). Le mois le plus sec était celui de janvier avec seulement 39 mm de pluies en moyenne. Les précipitations records ont été enregistrées en juin (462 mm). Avec une température moyenne de 28,5 °C, le mois de mars était le plus chaud de l'année. Le mois le plus froid de l'année était celui d'août avec une température moyenne de 25 °C (<https://www.infoclimat.fr/>).

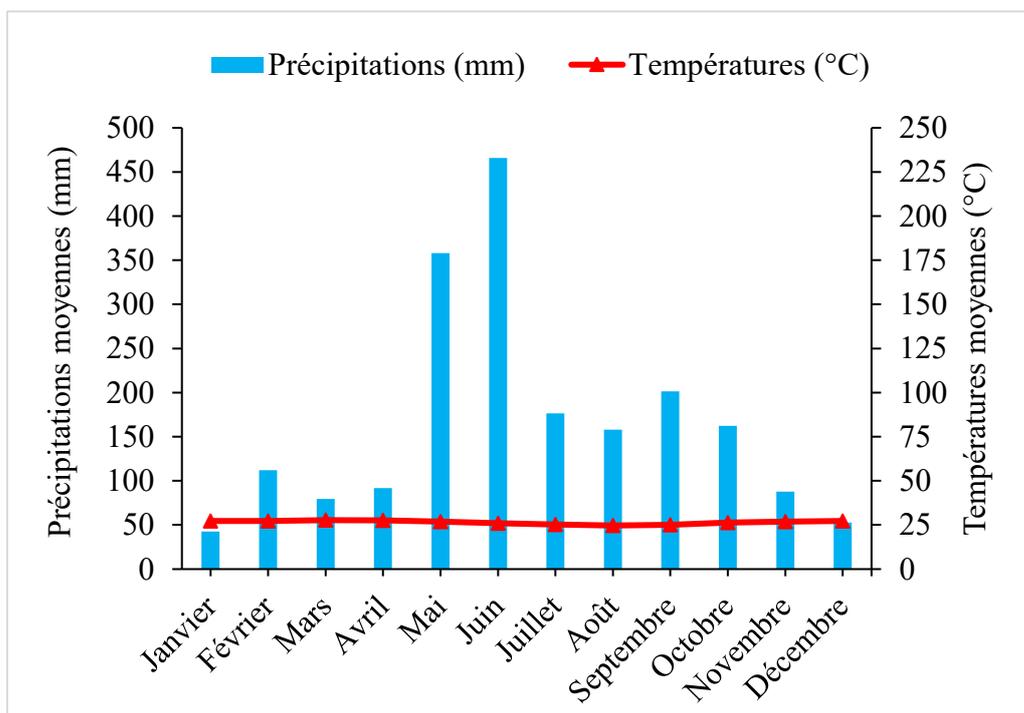
La SOGB bénéficie d'un climat chaud et humide avec quatre saisons (une grande saison pluvieuse d'avril à mi-juillet, une petite saison sèche de mi-juillet à août, une petite saison des pluies de septembre à novembre et une grande saison- sèche de décembre à mars).

A la SOGB, les précipitations étaient enregistrées tout le long des trois années couvrant l'étude (**Figure 8**). Les mois les plus arrosés étaient ceux de mai (358 mm) et juin (466 mm). Par contre, les mois les plus secs ont été ceux de janvier (43 mm) et décembre (53 mm). Les températures les plus élevées ont été recensées dans le mois de mars (28 °C), qui était le plus chaud, tandis que le mois d'août était le plus froid avec une température moyenne de 24,7 °C (<https://www.infoclimat.fr/>).



**Figure 7** : Diagramme ombrothermique de la SAPH de Bongo de 2017 à 2019

Source : SAPH DOA, infoclimat.fr



**Figure 8** : Diagramme ombrothermique de la SOGB de 2017 à 2019

Source : SOGB DTA-AO, infoclimat.fr

#### 4.4- Végétation

La SAPH s'étend sur une superficie de 5503 hectares (<https://siph.groupesifca.com/fr/>). La végétation de la SAPH est essentiellement composée de plants d'hévéas (*Hevea brasiliensis*) et de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*).

La SOGB est implantée dans une concession dont 16 629 ha sont plantés en hévéas et 7 471 ha en palmier à huile et bénéficie de 2 211 ha d'aires protégées (<https://www.sogbci.com/>). De nombreuses reliques forestières non propices aux cultures hévéicoles et oléicoles sont disséminées dans les plantations agro-industrielles de la SOGB. Dans ce domaine, les plantations sont parsemées de nombreux fragments de forêts dont quatre bénéficient de mesure de protection (Bohoussou *et al.*, 2018). Il s'agit de Koto (1450 ha), Dolé (75 ha), Baco (38 ha) et Héké (48 ha). Dans ces quatre reliques forestières, se trouvent par endroits et souvent de façon contiguë, des forêts denses, des forêts marécageuses, des forêts secondaires et des jachères. Il existe dans ces forêts, trois strates bien distinctes. La strate supérieure moins dense est constituée d'espèces de grands diamètres comme *Entandrophragma* spp, *Parinari excelsa*, *Berlinia confusa*, *Cynometra ananta*, *Piptadeniastrum africanum*, *Zanthoxylon gillettii*. La strate secondaire, dense, est composée principalement d'espèces végétales telles que *Scaphopetalum amoenum*, *Desplatsia chrysochlamys*, *Funtumia africana*, *Ituridendron baequaertii*, *Diospyros* spp. et *Cola* spp. Dans le sous-bois, se rencontrent des espèces comme *Microdesmis keayana*, *Androsiphonia denostegia*, *Drypetes* spp., *Albertisia cordifolia*, *Delpidora gracilis*, *Ouratea* spp. et *Dracaena* spp..

#### 4.5- Relief et Sols

Le relief de la SAPH est très peu accidenté avec de faibles pentes (< 5 %). Les sols rencontrés à la SAPH, sont des acrisols jaunes ferralitiques selon la base de référence mondiale pour les ressources en sols (WRB, 2015). Ces sols sont caractérisés par une faible CEC et sont profonds. Les éléments grossiers (diamètre > 2 mm) représentent moins de 0,1 % de la masse du sol brut et sont quasiment absents à 0-30 cm de profondeur.

La topographie de la SOGB est très hétérogène avec des pentes allant de 10 à 25 %. Les sols rencontrés sont des acrisols rouges selon la base de référence mondiale pour les ressources en sols (WRB, 2015). Ces sols regorgent énormément d'éléments grossiers correspondant à des concrétions ferralitiques inférieures à 1 cm de diamètre. Ces éléments grossiers représentent 11,3 % de la masse du sol brut à 0-30 cm de profondeur.

La texture du sol est sablo-limoneuse à la SAPH (10 % d'argile dans la couche arable) et est limono-sableuse à SOGB (23 % d'argile dans la couche arable). Sur les deux sites, les

proportions d'argile augmentent avec la profondeur, de 10 % à 22,7 % à la SAPH et de 23 % à 41,3 % à la SOGB pour les horizons 0-10 et 100-200 cm respectivement. Les concentrations en carbone et azote totaux sont comparables entre les sites. Le carbone total dans le profil varie de 1,07 % en surface à 0,29 % dans la couche 100-200 cm à la SAPH et de 1,35 % à 0,37 % à la SOGB. Les concentrations en P assimilable (Bray II) sont en revanche très différentes entre les sites, avec une concentration au moins trois fois plus élevées à la SAPH qu'à la SOGB dans les horizons 0-10 et 10-30 cm. La faible concentration en P assimilable à la SOGB (5,05 mg kg<sup>-1</sup> dans l'horizon 0-10 cm) s'explique par la sorption d'ions orthophosphates sur les oxydes et hydroxydes métalliques ainsi que sur la kaolinite. Les sols des deux sites sont acides, avec un pH<sub>(H2O)</sub> compris entre 4,2 et 4,9 dans les horizons de surface (**Annexe 1**).

**DEUXIEME PARTIE : MATERIELS ET  
METHODES**

## CHAPITRE V : MATERIELS

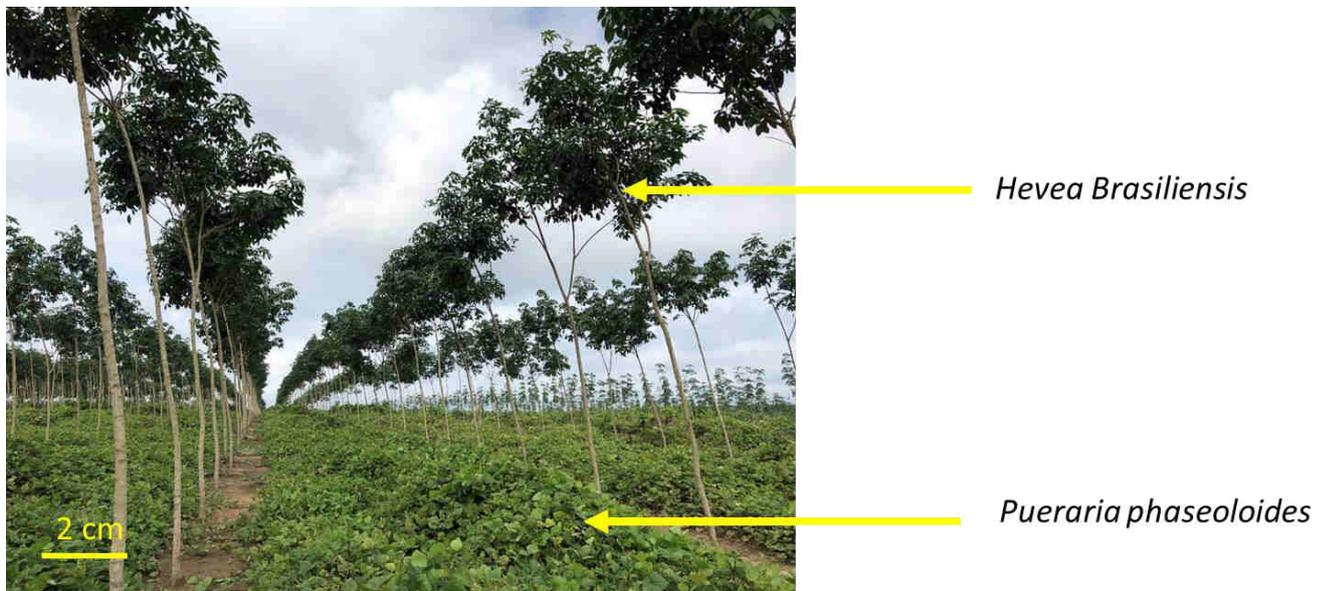
### 5.1- Matériels biologiques

#### 5.1.1- Matériel biologique végétal

Le matériel végétal qui a fait l'objet de l'étude est constitué (i) d'hévéas (*Hevea Brasiliensis*) et (ii) de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) (Figure 9).

#### 5.1.2- Matériel biologique animal

Les microorganismes (procaryotes et microeucaryotes) et les invertébrés (nématodes, collemboles et macrofaune) du sol ont constitué le matériel biologique animal dans la présente étude. Le choix de ces organismes s'explique par le fait qu'ils jouent des rôles différents dans le sol et n'ont pas les mêmes réponses face à une contrainte environnementale.



**Figure 9** : Matériel végétal objet de l'étude

Crédit photo : Thibaut Perron (2020)

## CHAPITRE VI : METHODES

### 6.1- Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental a été mis en place après l'abattage d'une plantation d'hévéas mature (38-40 ans), à l'aide de bulldozers, en novembre 2017. Sur les deux sites, les arbres exploités étaient constitués du premier cycle de vie de l'hévéa. Le même dispositif expérimental a été mis en place de décembre 2017 à janvier 2018 dans les deux zones d'étude. Le dispositif expérimental était composé de 4 traitements répétés dans 4 blocs randomisés, donnant 16 traitements par zone (**Figure 10**) comme suit :

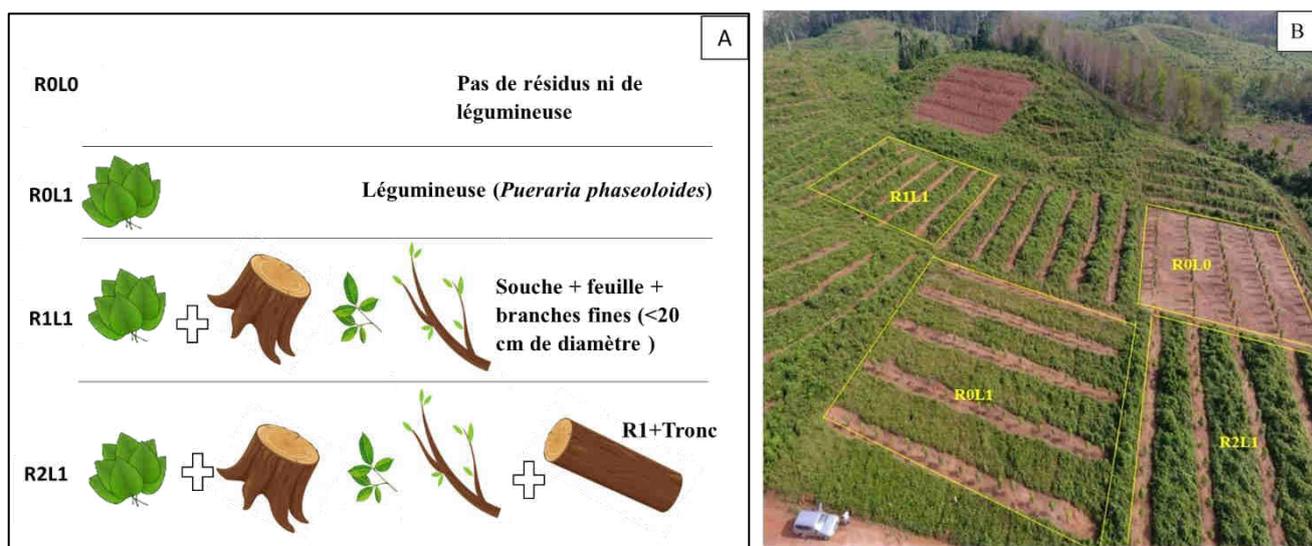
- R0L0 : tous les résidus d'hévéas (R) sont retirés de la parcelle, pas de légumineuse (L) ;
- R0L1 : tous les résidus d'hévéas sont retirés de la parcelle, présence de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) ;
- R1L1 : souches, branches fines (diamètre inférieur à 20 cm) et feuilles de la plantation précédente laissées dans l'andain en plus de la présence de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) ;
- R2L1 : tous les résidus sont laissés dans la parcelle (feuilles, troncs, branches fines et souches) et présence de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*).

Le traitement R0L0 a été maintenu nu tout au long de la période d'étude par désherbage mécanique (sarclage hebdomadaire) afin d'éviter toute présence d'adventices sur la parcelle.

Les 4 blocs au sein des sites étaient représentés en fonction de la topographie du milieu. A la SOGB, la topographie vallonnée du site et son morcellement n'ont pas permis de placer les blocs l'un à côté de l'autre. La topographie a été prise en compte dans le dispositif expérimental en couvrant la diversité de pentes : deux blocs ont été choisis sur pente moyenne (10-25 %, bloc 1 et 4) et deux blocs sur pente faible (< 10 %, bloc 2 et 3). Concernant la SAPH, les 4 blocs n'ont pu être placés les uns à côté des autres, faute de surface. Les blocs 1 et 2 ont été positionnés sur le carré Nord-Ouest du site et le bloc 3 et 4 sur le carré Nord-Est.

La surface de chaque traitement était égale à 1540 m<sup>2</sup> à la SAPH et 1600 m<sup>2</sup> à la SOGB. Un aspect important dans la mise en place des traitements élémentaires a été de contrôler la quantité de résidus. Pour cela, les arbres vivants dans les blocs ont été dénombrés avant l'abattage. Le nombre d'arbres dans les traitements R1L1 et R2L1 a été ajusté en fonction des résultats de l'inventaire, de telle manière que le nombre d'arbres utilisés dans chaque traitement soit quasiment identique pour tous les traitements, garantissant l'homogénéité du dispositif expérimental. Après l'abattage des arbres, les branches et troncs sont découpés en morceaux de 1 ou 2 m de long à l'aide d'une tronçonneuse et le bulldozer avec une lame en V procède à la mise en place des andains tout en créant la ligne de plantation. Les résidus d'hévéas ont été

placés dans les andains. La légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) a été semée à la volée (10 kg. ha<sup>-1</sup> de graines humidifiées) en février 2018. L'entretien des inter-lignes a été réalisé deux fois par mois à partir d'août 2018 pour permettre à la légumineuse de prendre le dessus sur les adventices. Elle a ensuite colonisé les andains, recouvrant complètement les andains. Le stock de carbone dans les résidus d'hévéas s'élevait à 36 et 51 t. ha<sup>-1</sup> dans le traitement R1L1 à la SAPH et à la SOGB respectivement et de 97 à 245 t. ha<sup>-1</sup> dans le traitement R2L1 à la SAPH et SOGB respectivement.



**Figure 10** : Traitements mis en place à la SAPH et SOGB

A : Schéma décrivant le dispositif expérimental mis en place

B : Vue aérienne d'un bloc du dispositif expérimental à la SOGB (crédit photo : A. Masson, 2018)

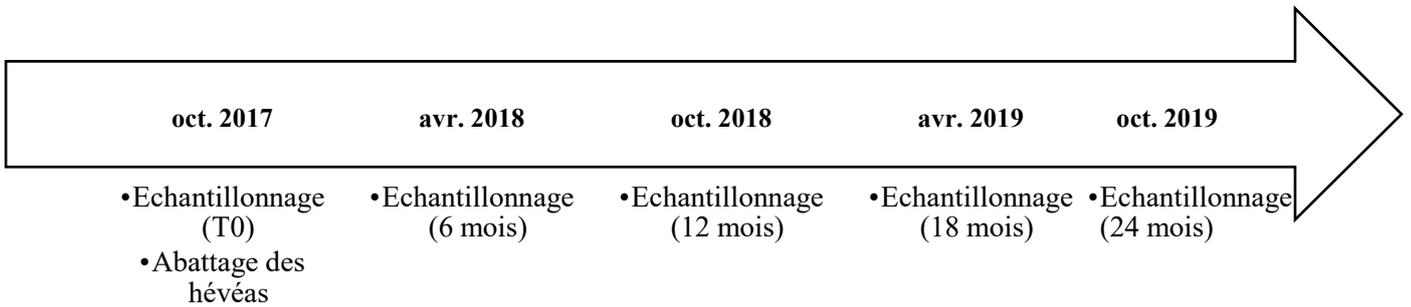
## 6.2- Méthode d'échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé sur deux sites (SAPH de Bongo et SOGB) en octobre et avril de 2017 à 2019, périodes correspondant respectivement à la fin de la saison sèche et au début de la saison des pluies. Ces périodes d'échantillonnage ont été choisies pour éviter que la variation saisonnière influence les résultats. Cinq campagnes d'échantillonnage ont été réalisées d'octobre 2017 à octobre 2019 dont la première réalisée avant l'abattage de la plantation mature dans les deux zones, a permis d'évaluer l'état initial du sol. Des prélèvements ont ensuite été effectués tous les 6 mois (avril 2018, octobre 2018, avril 2019 et octobre 2019) afin de suivre la dynamique temporelle de la biodiversité du sol en fonction de l'apport des résidus d'abattage et de la légumineuse (**Figure 11**).

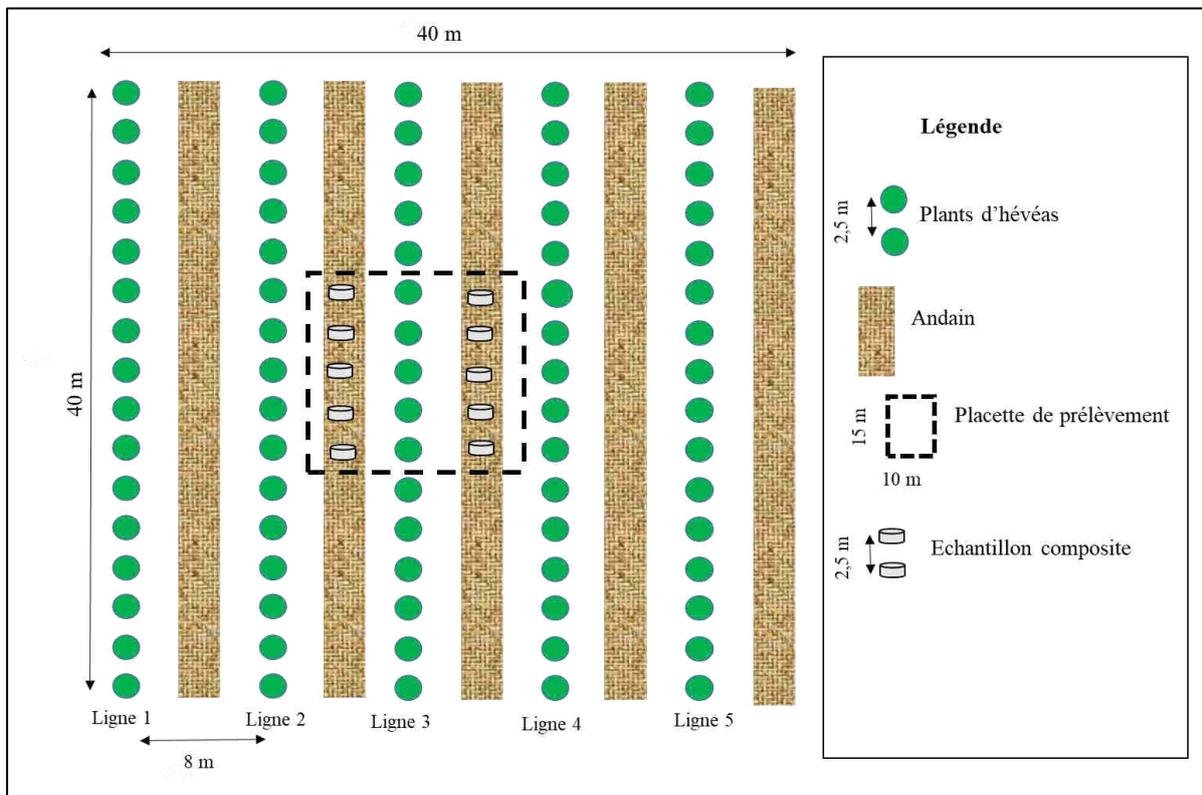
Tous les échantillonnages se sont effectués à 10 cm de profondeur dans le cadre de cette étude. En effet, la couche arable (0-10 cm) semble particulièrement adaptée pour aborder les effets de la gestion des terres, car elle illustre l'interface entre les apports de surface et les caractéristiques des couches plus profondes du sol (Matteodo *et al.*, 2018). La couche arable abrite également la majeure partie du biote du sol, qui est à l'origine des processus pédologiques, et se trouve au cœur des évaluations de la qualité des sols (Bünemann *et al.*, 2018).

Pour les nématodes et les micro-organismes, des carottes de sol ont été prélevées dans l'inter-rang à une profondeur de 0-10 cm en 10 endroits de chaque parcelle élémentaire (**Figure 12**). Les carottes de sol de chaque parcelle élémentaire ont été regroupées pour former un échantillon composite de 250 g pour l'analyse des nématodes et de 10 g pour les communautés microbiennes.

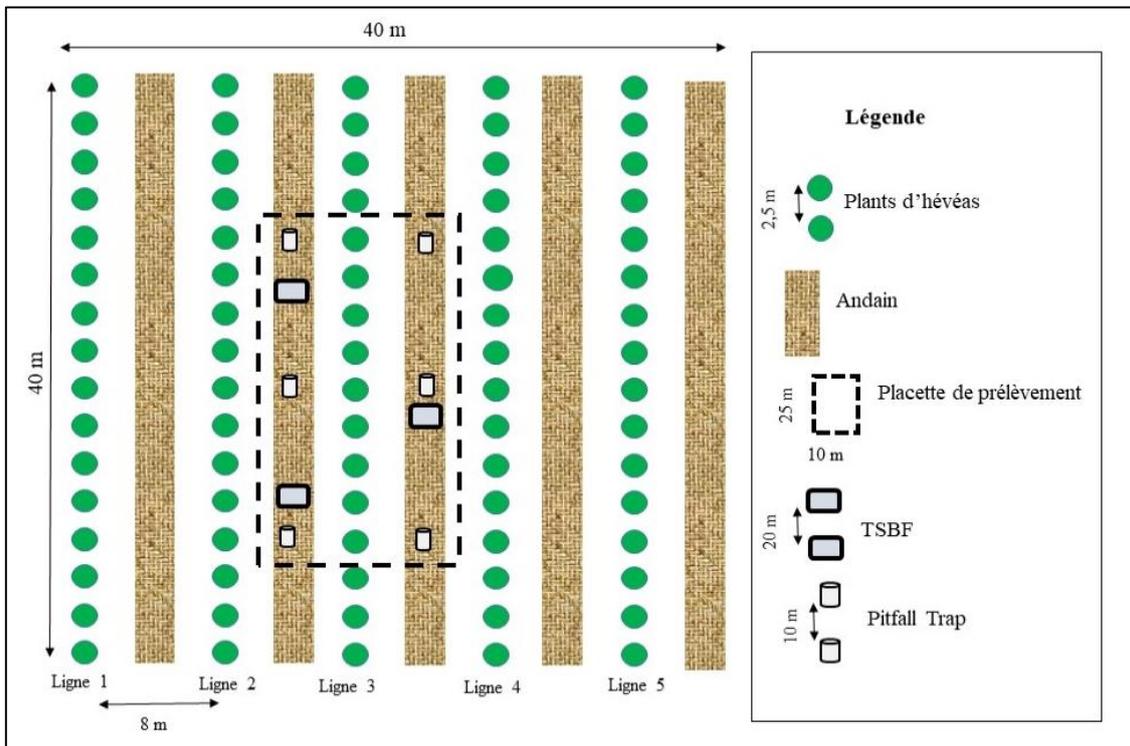
Dans chaque traitement, 3 monolithes et 6 pièges fosses ont été installés uniquement dans les andains pour l'échantillonnage de la macrofaune et des collemboles (**Figure 13**). Dans les traitements sans résidus le même schéma a été établi. Une placette de prélèvement de 250 m<sup>2</sup> a été définie afin de limiter les effets de bordure dans chaque traitement.



**Figure 11** : Chronogramme d'échantillonnage effectué à la SAPH et SOGB



**Figure 12** : Dispositif d'échantillonnage de sol pour l'estimation de la diversité des nématodes et des communautés microbiennes dans un traitement



**Figure 13 :** Dispositif d'échantillonnage de la macrofaune du sol et des collemboles dans un traitement

### 6.2.1- Echantillonnage de la macrofaune du sol

L'échantillonnage de la macrofaune a nécessité deux méthodes : les pièges fosses et les monolithes.

#### ○ Pièges fosses

Les pièges fosses ou *pitfall trap* (Martin, 1983) sont des gobelets en plastique (diamètre : 7 cm, profondeur : 14 cm) enfouis dans le sol, dont le bord supérieur affleure la surface de la litière ou du sol (**Figure 14**). Le piège ainsi placé est rempli au quart de son volume avec un mélange d'éthanol dilué à 70 % pour tuer et conserver les organismes et de la glycérine pour éviter l'évaporation de l'alcool. Chaque piège est couvert avec une feuille ou l'écorce d'un arbre pour éviter leur contamination par les débris végétaux et les eaux de pluies. Cependant, cette protection de l'ouverture du piège ne doit pas obstruer la circulation des organismes. Les pièges restent en activité pendant 48 heures. Cette méthode a servi pour la collecte des fourmis épigées et de la mésofaune (collembole).



Piège fosse

**Figure 14** : Echantillonnage de la macrofaune épigée du sol à l'aide d'un piège fosse

### ○ Méthode de monolithe

La macrofaune du sol a été extraite à l'aide de monolithes ou TSBF (*Tropical Soil Biology and Fertility*) modifiée qui est une méthode adaptée pour l'échantillonnage de la macrofaune du sol (Anderson & Ingram, 1994). Un quadrat de côté 25 cm x 25 cm sur 10 cm de profondeur a été défini et isolé (**Figure 15**). La litière présente est d'abord collectée et triée, ensuite le monolithe est trié à son tour. Tous les invertébrés sont collectés à l'aide de pince entomologique souple et sont conservés dans des flacons contenant de l'éthanol 96 % (pour la conservation durable des tissus) en attendant les identifications au laboratoire.



**Figure 15** : Echantillonnage de la macrofaune endogée

- 1 : délimitation et isolement du monolithe
- 2 : transfert rapide de la litière et du sol dans un seau
- 3 : tri manuel de la faune

### 6.2.2- Extraction des nématodes du sol

Après prélèvements des échantillons de sol au cylindre de 10 cm sur le terrain en Côte d'Ivoire, ils sont conditionnés dans des sachets et conservés dans une glacière avec des blocs de glaces et acheminés au Sénégal pour la phase de laboratoire. La méthode modifiée de Seinhorst (Seinhorst, 1962) a été utilisée pour extraire les nématodes à partir de 250 g de sol frais par élutriation (**Annexe 2**). La méthode utilise les différences de taille, de forme et de vitesse de sédimentation entre les nématodes et les particules du sol par application d'un courant d'eau ascendant (**Figure 16**).



**Figure 16** : Dispositif de Seinhorst permettant l'extraction des nématodes du sol

## 6.2.3- Méthode d'analyse des communautés microbiennes

### 6.2.3.1- Analyse moléculaire

#### ○ Extraction de l'Acide Désoxyribonucléique (ADN)

L'extraction des acides nucléiques est réalisée à l'aide du kit d'extraction commercial « *FastDNA™ SPIN kit for soil* » (**Figure 17**) de MP Biomedicals™ (Dineen *et al.*, 2010). La méthode utilisée repose sur la forte affinité de l'ADN pour la matrice de silice (*binding DNA matrice*). Le sol est placé dans un premier temps dans un tube matrice, contenant des sphères de silice de différentes tailles, permettant de broyer les échantillons. Les tubes sont passés au broyeur FastPrep®-24 (**Figure 18**). Les protéines sont ensuite éluées à l'aide d'une solution de précipitation des protéines. La binding DNA matrice est ensuite ajoutée et la préparation est transférée sur un filtre (*Spin filter*) pour la suite des étapes. Ce filtre va alors permettre de réaliser différents lavages, à la guanidine thiocyanate et la solution « SEWS-M », de la matrice d'ADN mais aussi d'éluier l'ADN à la fin de l'extraction. La guanidine thiocyanate est employé ici comme agent dénaturant des protéines. En effet, la guanidine va interagir avec les protéines et modifier leur structure tridimensionnelle. La solution de lavage « SEWS-M », à base d'éthanol va permettre d'éliminer les dernières impuretés une fois que l'ADN est lié à sa matrice. L'éluion finale de l'ADN est réalisée grâce au tampon d'éluion « DES » qui va baisser l'affinité de l'ADN pour la matrice, et par centrifugation va pouvoir être récupéré dans le sous-nageant. Les différents ADN extraits sont enfin transférés dans des tubes « *low DNA-binding* » et sont stockés à 4°C. La pureté des ADN extraits a été vérifié sur gel d'agarose 1 %. Les quantifications d'ADN sont réalisées par la technique fluorimétrique PicoGreen. Cette technique repose sur la capacité de liaison entre le réactif PicoGreen à l'ADN. Les échantillons sont ensuite excités à une longueur d'onde de 480 nm et la fluorescence émise est ensuite mesurée à l'aide d'un spectrofluoromètre.



**Figure 17** : Kit FastDNA Spin ayant servi à l'isolement de l'ADN génomique des micro-organismes

Source : <https://www.fishersci.fr/shop/products/fastdna-spin-kit-soil/11492400>



**Figure 18** : Appareil de broyage et de lyse FastPrep-24™ 5G à battement de billes

Source : <https://www.mpbio.com/eu/fastprep-24-5g-instrument>

### ○ **Amplification et Séquençage**

Les ADN extraits sont envoyés au laboratoire ADNid de Montpellier (France) qui prend en charge la réalisation des PCR et du séquençage des échantillons. Les amplicons pour le séquençage seront générés par PCR à partir des amorces spécifiques du gène codant pour l'ARN 16S : 338F (ACTCCTACGGGAGGCAGCA), 806R (GGACTACHVGGGTWTCTAAT) ciblant la région V3V4 du gène 16S bactérien (Li *et al.*, 2015). Pour l'analyse de la diversité fongique, le choix s'est porté sur des amorces spécifiques du gène codant pour l'ARN 18S : FF390 (CGA TAA CGA ACG AGA CCT), FR-1 (AIC CAT TCA ATC GGT AIT), ciblant une région d'environ 350 paires de bases sur le gène codant pour l'ARN 18S (Banos *et al.*, 2018).

#### **6.2.3.2- Analyse du profil métabolique par la méthode Microresp™**

La respiration basale (BR) et la mesure des profils métaboliques sur 12 substrats ont été mesurées par la technique de Microresp™ (Campbell *et al.*, 2003). Cette méthode permet la mesure de la production de CO<sub>2</sub> issue de la respiration des microorganismes grâce à un indicateur de pH. Cette technique repose sur une microplaque 96 puits remplies avec les échantillons de sols. Ensuite de l'eau est ajoutée, dans le cas de la mesure de la BR et une source de carbone pour la mesure de la respiration induite par le substrat (SIR). La minéralisation de 11 substrats est testée : glucose, xylose, cellobiose, glucosamine, glycine, glutamine, urée, acide malique, acide caféique, acide syringique et acide vanillique. Pour que la quantité de carbone apportée soit la même pour chaque substrat ces derniers sont préparés à une concentration de 30 mgC/mL. Tout d'abord, 0,5g de chaque échantillon de sol est ajouté dans les puits. Les sols sont ensuite humidifiés pour atteindre 70 % de la capacité au champ. Les plaques sont incubées pendant une semaine à 20°C et les substrats sont ajoutés par la suite. Pour chaque substrat, 4 répétitions sont réalisées.

La microplaque est scellée hermétiquement avec une seconde plaque 96 puits qui contient un gel coloré pour détecter le CO<sub>2</sub> et est incubée 6h à 28°C. La mesure de l'absorbance du gel après 6 heures d'incubation, par spectrophotométrie à 570 nm permet de déterminer la SIR et de calculer la masse de CO<sub>2</sub> dégagé par gramme de sol.

#### **6.3- Mesure des propriétés fonctionnelles du sol**

Les indicateurs Biofunctool® (Thoumazeau *et al.*, 2019a , 2019b ; Brauman et Thoumazeau, 2020) ont été utilisés pour analyser les propriétés fonctionnelles du sol. Nous avons utilisé les indicateurs biofunctool car ils sont le résultat d'interactions entre le biote du sol et les propriétés physico-chimiques (Perron *et al.*, 2022). Biofunctool est un ensemble de dix indicateurs

fonctionnels, évaluant trois fonctions principales du sol : la transformation du carbone, le cycle des nutriments et le maintien de la structure du sol.

Pour la fonction de cycle des nutriments, l'azote minéral disponible du sol ( $N_{minSoil}$ ) a été déterminé à partir de l'extraction de sol frais dans une solution de KCl à 1 M, quantifiant le  $NO_3^-$  et le  $NH_4^+$  disponibles dans le sol en une seule fois. La dynamique du nitrate dans le sol a été évaluée par la quantification du  $NO_3^-$  adsorbé sur une membrane échangeuse d'anions de  $6 \times 2$  cm insérée à 8 cm de profondeur dans le sol pendant 15 jours (Qian et Schoenau, 2002; Cadre *et al.*, 2018).

Pour la fonction de transformation du carbone du sol, le pool de carbone du sol a été évalué directement sur le terrain avec la méthode du carbone oxydable au permanganate (POXC) (Weil *et al.*, 2003). Le POXC est une fraction transformée du carbone organique labile du sol (Culman *et al.*, 2012). L'activité des organismes du sol a été évaluée avec le test des Lamina (Törne, 1990). La méthode des bait lamina permet de mesurer le degré d'activité de consommation d'un substrat organique par la mésofaune du sol. Les bait lamina sont des languettes en PVC composées de seize trous remplis avec un substrat organique et inséré dans le sol pendant environ 15 jours. La libération de  $CO_2$  par les microorganismes a été évaluée par la méthode SituResp® (Thoumazeau *et al.*, 2017). Cette méthode évalue la respiration basale du sol sur le terrain et se base sur les changements de couleur d'un gel sensible au pH pendant 24 heures d'incubation.

Quatre indicateurs ont été utilisés pour évaluer la structure du sol : la stabilité des agrégats de surface (0-2 cm, AggSurf) et de sol (2-10 cm, AggSoil) a été mesurée après une période d'immersion ou de désagrégation dans l'eau (Herrick *et al.*, 2001). La capacité d'infiltration de l'eau dans le sol a été mesurée avec le test Beerkan adapté (Lassabatère *et al.*, 2006), en versant un volume fixe de 310 ml d'eau dans un anneau de 20 cm de diamètre à la surface du sol, et la structure des horizons du sol a été évaluée par la méthode d'évaluation visuelle de la structure du sol (VESS, Guimarães *et al.*, 2011).

Les échantillons de sol pour la mesure des propriétés fonctionnelles ont été prélevés à proximité des échantillons de sol collectés pour l'analyse des nématodes et des microorganismes, à la même période. Tous les échantillons de sol ont été prélevés à 0-10 cm de profondeur, sauf pour le VESS, effectué à une profondeur de 0-25 cm.

## 6.4- Identification des organismes du sol

### 6.4.1- Cas de la macrofaune

L'identification de la macrofaune a été faite sous une loupe binoculaire (ZEISS Motic SMZ-171, **Figure 19**). Le contenu du tube Eppendorf est renversé dans une boîte de Pétri. Ensuite, les clés de détermination générales de Choate (2003), de FFS (2005) et de Nowak (2010) ont été utilisées pour la classification des individus en groupe taxonomique.



**Figure 19** : Loupe binoculaire (ZEISS Motic SMZ-171) utilisée pour l'identification de la macrofaune du sol

### 6.4.2- Cas des collemboles

L'identification des collemboles s'est basée sur des mesures de traits morphologiques des individus collectés en trois étapes. La première, consiste à trier par morphotypes les différents spécimens. Pour la seconde étape, un comptage a été réalisé pour déterminer le nombre total d'individus de collemboles, pour chaque morpho-espèce présent dans un échantillon. Les individus sont montés sur une lame, étape ultérieure nécessaire aux mesures de traits morphologiques. Si la distinction par morphotypes est difficile à la loupe binoculaire, tous les individus devront être montés sur lame pour observation au microscope. La troisième étape consiste en un montage permanent des collemboles sur lame. A ce niveau deux autres étapes sont nécessaires. La première étape consiste à imprégner les individus pendant 1 heure dans une solution de Marc André I en vue d'une décoloration (débarassé de l'alcool). A la seconde étape, les individus sont montés entre lame et lamelle dans une solution de Marc André II.

Cette solution permet de densifier et de conserver la coloration des collemboles. Les mesures de traits morphologiques sont ensuite effectuées sur tous les individus montés à l'aide d'un microscope (microscope modulaire Axio Scope A1 ZEISS) équipé d'un objectif à contraste de phase (**Figure 20**).



**Figure 20** : Microscope modulaire (Axio Scope A1 ZEISS) utilisé pour l'identification des collemboles

#### 6.4.3- Cas des nématodes

L'identification des nématodes nécessite un montage entre lame et lamelle des individus. Les caractères d'identification morphologiques importants chez les nématodes comprennent la forme de la tête, le nombre d'anneaux, la longueur du corps, la longueur du stylet, la forme du bouton du stylet, la structure des champs latéraux, la présence/absence et la forme de la spermathèque, la forme de l'extrémité de la queue chez la femelle, la forme et la longueur du spicule et du gubernaculum. Les identifications des nématodes se réalisent au niveau de la famille ou du genre lorsque cela est possible. Chaque nématode est alloué à un des cinq groupes trophiques selon la clé de détermination de Yeates *et al.* (1993) et assigné à l'une des cinq classes c-p définies par (Bongers, 1990), décrivant la classification écologiques des nématodes selon des stratégies d'histoire de vie (c-p1 étant les plus colonisateurs, c-p5 étant les plus persistants). Ces deux paramètres permettent de construire les guildes fonctionnelles proposées par (Bongers et Bongers, 1998).

## 6.5- Détermination de la biomasse microbienne

### 6.5.1- Respiration induite par le substrat (SIR)

La mesure de la SIR se fait d'abord par la détermination de la masse de CO<sub>2</sub> dégagé par gramme de sol selon l'équation :  $m_{CO_2}/m_{sol}$

Où  $m_{CO_2} = n \times V \times \% CO_2$ , avec  $V = 1,2$  mL et  $\% CO_2 = 0,00848 \times EXP(6,81 \times AbsT0 - AbsT6h)$ ,  $m_{sol}$  correspond à la masse de sol ajoutée dans chaque puit (Campbell *et al.*, 2003).

A partir de ces masses de CO<sub>2</sub>, il est alors possible de calculer la respiration induite par le substrat (SIR). Pour ce faire, le volume qu'occupe 1 mole de C à 28°C est calculé à partir de la loi des gaz parfaits :  $V_C = nRT/P$

Où  $n$  = quantité de matière,  $R$  = constante universelle des gaz parfaits = 8,314 J/K/mol,  $T$  = la température exprimée en Kelvin (28°C = 301 Kelvin) et  $P$  = la pression exprimée en Pascal.

La SIR est ensuite calculée à l'aide de l'équation suivante :  $SIR = V_C \times m_{CO_2}/t$

Où la SIR est exprimée en  $\mu CO_2/gsol/h$ ,  $V_C$  = volume qu'occupe 1  $\mu gC$ ,  $m_{CO_2}$  = masse de CO<sub>2</sub> dégagé par un gramme de sol et  $t$  = temps d'incubation à 28°C.

La biomasse microbienne peut être déterminée à partir des valeurs de SIR pour le glucose. Pour ce faire, Anderson et Domsch (1978) ont établi l'équation suivante :  $(SIR_{glucose} \times 40,4) + 0,37$

Pour analyser les profils métaboliques un regroupement des 12 substrats en groupe fonctionnel a été effectué. Trois groupes ont été formés sur la base de leur caractéristique biochimique. Un premier groupe nommé carbohydrates comprend les substrats glucose, xylose et cellobiose. Le second, dit composés azotés comprend la glutamine, la glycine, la glucosamine et l'urée. Le dernier groupe appelé composés aromatiques contient les substrats suivants : acide caféique, acide syringique et l'acide vanillique.

### 6.5.2- Séquençage

Les séquences brutes ont été traitées à l'aide d'un script personnalisé du pipeline DADA2 (Callahan *et al.*, 2016) qui est conçu pour résoudre les variantes de séquence d'amplicon (ASV) à partir des données de séquence Illumina sans regroupement (Callahan *et al.*, 2017). Les séquences brutes ont d'abord été démultiplexées en comparant les lectures d'index et les séquences appariées ont été coupées à des longueurs uniformes. Les séquences ont été dérépliquées et les paires de séquences uniques ont été épurées à l'aide de la fonction *dada*. Les amorces et les adaptateurs ont été triés et supprimés à l'aide du package *cutadapt* (Martin, 2011). Les séquences en paires ont été fusionnées et les chimères éliminées. Les assignations taxonomiques ont été déterminées avec la fonction *IDtaxa* du package *Decipher* (Murali *et al.*, 2018) par rapport à la base de données taxonomiques SILVA (Quast *et al.*, 2013) pour les

bactéries et Unite pour les champignons (Nilsson *et al.*, 2019). Pour tenir compte des différences de profondeur de séquençage, les échantillons ont été raréfiés à 5130 lectures et 13500 pour 18S et 16S, respectivement. Le package *decontam* a été utilisé pour identifier les séquences contaminantes provenant des réactifs ou introduites lors de la manipulation des échantillons (Davis *et al.*, 2018). Au total, 9 phylotypes de procaryotes et 12 phylotypes de microeucaryotes ont été identifiés comme des contaminants et retirés des ensembles de données. Après avoir filtré les taxons en fonction de leur prévalence (observés dans plus de 5 % des échantillons), un algorithme NCBI BLASn (Zhang *et al.*, 2000) a été utilisé pour affiner la taxonomie de l'ASV 16S. La base de données FAPROTAX (Sansupa *et al.*, 2021) a été utilisée pour attribuer une fonction bactérienne aux données 16S du filtre, et 51 % des taxons (représentant 36 % de l'abondance bactérienne totale) ont été attribués à au moins un groupe. Les séquences chloroplastiques et mitochondriales ont été supprimées de l'ensemble de données 16S. Tous les phylotypes qui n'ont pas été vus plus de deux fois dans au moins deux échantillons ont été filtrés pour des analyses ultérieures.

## **6.6- Mesure de traits fonctionnels**

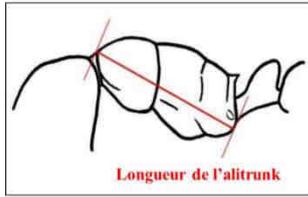
### **6.6.1- Cas des fourmis**

Les communautés de fourmis ont été identifiées jusqu'à l'espèce avant d'effectuer les mesures de traits fonctionnels. Il est d'abord procédé à un montage des spécimens pour faciliter l'identification. Le montage consiste à coller le spécimen sur une paillette triangulaire en papier de type « canson », à l'aide d'une colle spéciale de type Titebon qui est hydrosoluble. La paillette est ensuite épinglée sur une pointe entomologique pour observation. A ce stade, l'identification s'effectue à l'aide de clés d'identification de Fisher et Bolton (2016) jusqu'au genre. L'identification au niveau spécifique se fait également à partir de clés disponibles pour chaque genre et aussi par comparaison des spécimens à une collection de référence. Les spécimens identifiés sont rangés dans des boites entomologiques selon leur appartenance taxonomique et serviront de collection de références pour de futures identifications. Quelques traits morphologiques liés à la capacité de suivie et la préférence d'habitat chez les fourmis ont été sélectionnés. Le nombre d'individus mesuré par espèce varie de 1 à 6 spécimens, selon l'abondance de l'espèce dans les échantillons. Les moyennes des traits selon les différentes parcelles pour chaque espèce sont utilisées pour les analyses. Les mesures n'ont été prises que sur les ouvrières et, pour les espèces polymorphes, seules les petites ouvrières ont été mesurées, pour éviter les biais de mesures. Les mesures ont consisté à déterminer :

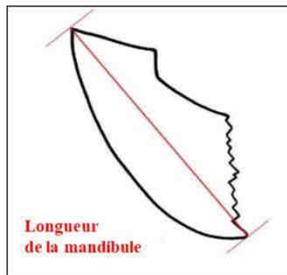
**Longueur de l'alitrunk** ou Weber (**Figure 21**) : Elle a été mesurée de la marge antérodorsale du pronotum à la marge postéro-ventrale du propodeum. Cette mesure est un indicateur de la taille totale du corps, qui est lié à de nombreux traits écologiques du cycle de vie tel que l'utilisation des ressources (Weiser et Kaspari, 2006).

**Longueur de la mandibule** : En vue de face, elle a été mesurée au point d'insertion du clypeus à l'apex de la mandibule (**Figure 22**). La taille de la mandibule est liée au régime alimentaire et à la spécialisation prédatrice des fourmis (Schofield *et al.*, 2016). Une mandibule plus grande permet d'accéder à différentes formes et tailles de proies (Weiser et Kaspari, 2006).

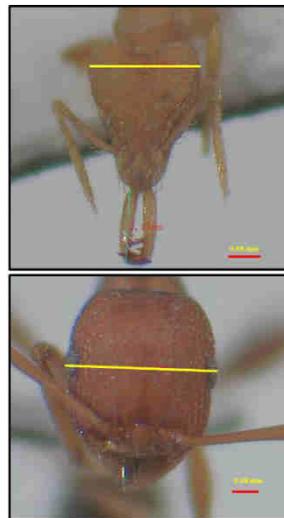
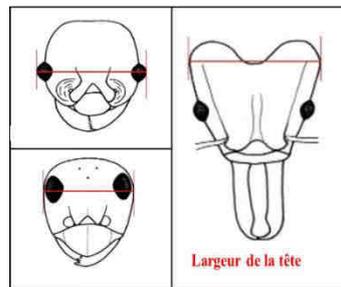
**Largeur de la tête** : En vue frontale, la mesure a été faite à la largeur maximale de la tête, sans tenir compte des yeux pour certaines espèces (**Figure 23**). La largeur de la tête est liée à la stratégie de recherche de nourriture des fourmis, de sorte que les grosses têtes peuvent supporter des mandibules plus grandes et donc s'attaquer à des proies plus grosses (Kaspari, 1993).



**Figure 21** : Schéma de la mesure de l'alitrunk d'une fourmi



**Figure 22** : Schéma de la mesure de la mandibule d'une fourmi



**Figure 23** : Schéma de la mesure de la largeur de la tête selon l'espèce de fourmi

### 6.6.2- Cas des collemboles

Pour une insuffisance de donnée relative à la systématique des collemboles en Côte d'Ivoire (Thibaud, 2013 ; Zon *et al.*, 2013), nous nous sommes basés sur les morphotypes au lieu des espèces pour les mesures de traits fonctionnels. Les traits fonctionnels des collemboles ont été mesurés directement sur des individus collectés sur le terrain. Des traits liés à la capacité de dispersion, à la forme de vie et à la préférence d'habitat des collemboles (Salmon et Ponge, 2012 ; Widenfalk *et al.*, 2015 ; Joimel *et al.*, 2021) ont été sélectionnés. Au total 11 traits fonctionnels selon différents attributs ont été retenus (**Tableau I**).

**Tableau I** : Traits fonctionnels observés et mesurés sur les collemboles

Traits fonctionnels	Attributs
Longueur du corps	µm
Modification du corps	non modifié sphérique abdomen IV allongé
Longueur de la furca	µm
Dens de la furca	court en forme de fouet long cylindrique
Mucro de la furca	bidenté tridenté très petit et droit lame droite
Longueur de l'antenne	µm
Ocelle (organe visuelle)	4 or 5 paires d'ocelle 8 paires d'ocelle
Organe Post Antennaire	absent présent
Pigmentation	absent diffuse intense motif
Ecailles	absent présent
Appendice empodial (griffe)	absent présent

## 6.7- Mesure de la résistance et de la résilience de la biodiversité du sol aux perturbations

Les indices de résistance et de résilience aux perturbations présentés dans la littérature se basent sur un milieu témoin n'ayant subi de perturbations et suivi dans le temps (Orwin et Wardle, 2004). Ces études sont effectuées généralement en microcosme au laboratoire. Dans notre cas de figure, ce type de dispositif expérimental ne pouvait être mis en place car les plantations matures, prises comme référence ont été abattues pour mettre en place les traitements. Néanmoins ce type de dispositif permet de mesurer :

- le degré de résistance par l'évaluation de l'intensité de la perturbation (P). Cette intensité correspond à la différence entre la valeur moyenne avant perturbation et la valeur minimale après perturbation atteinte au temps  $t = t_{\min}$  (Hérault et Piponiot, 2018). La résistance a ainsi pu être calculée entre les traitements avant et après perturbation sur les valeurs moyennes de la densité et de la diversité selon l'équation suivante :

$$\text{Intensité de la perturbation (P)} = \frac{(T0 - T1)}{T0}$$

T0 : valeur de densité ou diversité avant abattage ;

T1 : valeur de densité ou diversité 6 mois après la perturbation engendrée par l'abattage et la mise en place des traitements.

D'après cette équation, plus la perturbation est importante, moins le système sol est résistant. La perturbation peut prendre une valeur négative quand la valeur  $t_{\min}$  est supérieure à celle de T0.

- le degré de résilience de la densité ou la diversité a été estimé à travers le taux de recouvrement (Rr). Ce dernier consiste à comparer une valeur à une valeur de référence. Bien que la résilience n'implique pas nécessairement un retour à un état stable, semblable à l'état initial avant perturbation, s'intéresser à la résilience offre des possibilités de mesure empirique, comme c'est le cas dans cette étude (Jacquet et Prodon, 2009). Dans cette étude le système de référence défini est le T0 (plantation mature). Le taux de recouvrement a été calculé par le ratio des mesures moyennes de densité ou de diversité après abattage (T4), sur ces mêmes valeurs avant abattage (T0) selon l'équation suivante :

$$\text{Taux de recouvrement (Rr)} = \frac{T4}{T0}$$

T4 : valeur moyenne 24 mois après abattage.

D'après cette équation, un système est proche de la référence quand  $R_r$  est proche de 1. Selon cette approche, la résilience est présentée comme le temps de recouvrement, c'est-à-dire le temps nécessaire au système sol de se rapprocher de son état initial.

## **6.8- Caractérisation des communautés des groupes d'organismes étudiés**

### **6.8.1- Indices de diversité**

La caractérisation des différents organismes a été réalisée par l'évaluation de la diversité biologique des différents traitements et des indices classiques de diversité spécifique des communautés, à savoir la richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon, l'indice d'équitabilité de Pielou.

#### **6.8.1.1- Richesse spécifique (S)**

La richesse spécifique ou nombre total d'espèces représenté est un critère déterminant pour les études écologiques des communautés ainsi qu'en biologie de la conservation (Longino *et al.*, 2002).

#### **6.8.1.2- Diversité alpha**

La diversité alpha est la diversité locale, mesurée à l'intérieur d'un système délimité. Plus précisément, il s'agit de la diversité dans un habitat uniforme de taille fixe (Marcon, 2015).

##### **○ Indice de diversité de Shannon (H')**

L'indice de diversité de Shannon ( $H'$ ) est une mesure de diversité spécifique, en relation avec les fréquences relatives des différentes espèces de l'échantillon.  $H' = 0$  quand l'échantillon ne contient qu'une seule espèce (ou une espèce dominante) et augmente à mesure que s'accroît le nombre d'espèces. Pour un nombre donné d'espèces,  $H'$  est maximum quand toutes les espèces sont également représentées dans l'échantillon. Il est sensible aux variations d'importance des espèces les plus rares. Cet indice est basé sur la théorie de l'information.  $H'$  a été calculé selon l'équation :

$$H' = \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{N}{n_i}$$

$n_i$  = nombre d'individus de l'espèce  $i$  dans l'échantillon,

$N$  = nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon,

$S$  = nombre total d'espèces.

### ○ **Équitabilité de Pielou**

L'indice d'équitabilité de Pielou ( $J'$ ) permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces, indépendamment de la richesse spécifique. Compris entre 0 et 1, les individus sont équirépartis dans les espèces lorsque sa valeur est égale à 1. L'équitabilité est déterminée par le rapport de l'indice de diversité de Shannon ( $H'$ ) à sa valeur maximale ( $H'max$ ).

$$J' = \frac{H'}{H'max}$$

$H'max = \log S$  (S= nombre total d'espèces)

### ○ **Nombres de Hill**

A travers une approche unifiée, les nombres de Hill  ${}^qD$  ou le "nombre effectif de taxons" (Gotelli et Chao, 2013) ont été utilisés pour caractériser le profil de diversité taxonomique des communautés de nématodes et microbiennes du sol (Chao *et al.*, 2014). Ces nombres décrivent de multiples aspects de la structure de la communauté, fournissant un cadre robuste pour l'analyse de la diversité basée sur l'ADN (Alberdi et Gilbert, 2019). Les nombres de Hill ou l'ordre  $q$  ont intégré la richesse taxonomique et l'indice de Shannon-Wiener et les valeurs de l'indice de Simpson ont été convertis dans des classes de mesures de diversité. Les nombres de Hill sont continus et peuvent être représentés sur un seul graphique en fonction de  $q$ , ce qui conduit à un profil de diversité de la richesse taxonomique effective. Lorsque  $q = 0$ , les abondances des taxons ne sont pas prises en compte et on obtient  ${}^0D$  égale à la richesse taxonomique. Lorsque  $q = 1$ ,  ${}^1D$  est la forme exponentielle de l'indice de Shannon-Wiener et peut être interprété comme le nombre effectif de taxons communs ou typiques dans l'assemblage. Lorsque  $q = 2$ , les taxons abondants sont favorisés et les taxons rares sont écartés ; la mesure  ${}^2D$  devient l'inverse de l'indice de Simpson. La mesure  ${}^2D$  peut être interprétée comme le nombre effectif de taxons dominants ou très abondants dans la communauté.

### **6.8.1.3- Diversité bêta**

La bêta diversité décrit les changements dans la composition des espèces entre les sites d'une région. Elle est particulièrement pertinente pour expliquer les modèles écologiques dans les habitats fragmentés et perturbés. Afin d'expliquer pertinemment les changements possibles dans la composition des communautés de la macrofaune, de nématodes et microbiennes entre les traitements au cours du temps et dans chaque zone, la diversité bêta a été divisée en deux composantes distinctes : le renouvellement (turnover) des espèces et les dissimilarités résultant de l'imbrication (Baselga, 2010). Plus précisément, cette méthode partitionne la dissimilarité de Sorensen ( $\beta_{sor}$ ) entre deux communautés en deux composantes additives tenant compte du

renouvellement spatial des espèces ( $\beta_{sim}$ ) et des dissimilarités résultant de l'imbrication ( $\beta_{sne}$ ). L'indice de dissimilarité de Simpson ( $\beta_{sim}$ ) décrit le renouvellement des espèces sans l'influence des gradients de richesse (Koleff *et al.*, 2003 ; Mouillot *et al.*, 2013). En absence d'imbrication  $\beta_{sor}$  et  $\beta_{sim}$  sont égaux. La composante de la diversité bêta résultant de l'imbrication se calcule de la manière suivante :  $\beta_{sne} = \beta_{sor} - \beta_{sim}$ .

Ces différents indices de dissimilarité sont formulés selon l'équation qui suit :

$$\beta_{sor} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

$$\beta_{sim} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

$$\beta_{sne} = \beta_{sor} - \beta_{sim} = \frac{|-c|}{2a + b + c} \times \frac{a}{a + \min(b, c)}$$

a = nombre d'espèces communes aux deux habitats,

b = nombre d'espèces spécifiques au premier habitat,

c = nombre d'espèces spécifiques au second habitat.

## 6.8.2- Diversité fonctionnelle

Les données sur les traits observés ont été utilisées pour calculer les indices de diversité fonctionnels (DF) proposés par Villéger *et al.* (2008). La DF se définit comme étant la distribution des valeurs des traits dans une communauté (Díaz et Cabido, 2001). Elle se présente d'une part, comme indicateur de la pression environnementale (Villéger *et al.*, 2008) et d'autre part, comme indicateur du fonctionnement des écosystèmes (Petchey et Gaston, 2002). La diversité fonctionnelle est généralement considérée comme un meilleur prédicteur du fonctionnement des écosystèmes que la diversité des espèces (Gagic *et al.*, 2015), étant donné que les interactions compétitives et le filtrage des espèces par les perturbations sont, au moins en partie, déterminés par les traits fonctionnels des espèces (Mouillot *et al.*, 2013).

### 6.8.2.1- Richesse fonctionnelle (FRic)

La FRic est le volume d'espace fonctionnel rempli par la communauté, un analogue de la gamme de traits dans un espace multidimensionnel (Villéger *et al.*, 2008). La richesse fonctionnelle est influencée par les espèces ayant les valeurs de traits les plus extrêmes qui définissent le volume occupé par la communauté.

### 6.8.2.2- Equitabilité fonctionnelle (FEve)

La FEve est la régularité de la distribution de l'abondance dans un espace de traits fonctionnels (Villéger *et al.*, 2008). L'équitabilité fonctionnelle a été calculée comme suit :

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

### 6.8.2.3- Divergence fonctionnelle (FDiv)

La FDiv se définit comme étant la distribution des abondances des espèces en fonction de l'étendue des niches spatiales maximisant la variation des caractères fonctionnels au sein de la communauté (Villéger *et al.*, 2008).

### 6.8.2.4- Dispersion fonctionnelle (FDis)

La FDis mesure la dispersion des espèces dans l'espace formé par les traits étudiés (Laliberté et Legendre, 2010). Cet indice n'est pas affecté par la richesse spécifique et peut remplacer la FRic si l'on veut éviter que des espèces rares présentant des valeurs extrêmes de traits augmentent exagérément l'indice. Elle peut tenir compte de l'abondance des espèces en déplaçant la position du centroïde vers les espèces les plus abondantes et en pondérant les distances des espèces individuelles par leur abondance relative.

## 6.8.3- Indices écologiques de fonctionnement du sol chez les nématodes

L'étude des conséquences des actions anthropiques sur un milieu nécessite la classification des nématodes en fonction des groupes trophiques (bactérovores, fongivores, herbivores, omnivores et prédateurs), de leurs traits d'histoire de vie (catégories colonisateurs-persistants), et des guildes fonctionnelles (nématofaune basale, nématofaune d'enrichissement, nématofaune de structure) (Bongers, 1990; Ferris *et al.*, 2001; Yeates, 2003). Ainsi, les indices nématofauniques suivants ont été calculés pour caractériser les communautés de nématodes : IM = Indice de Maturité, PPI = Indice des nématodes Parasites des Plantes, IS = Indice de Structure et IE = Indice d'Enrichissement.

Ces indices sont calculés en se basant sur l'abondance relative des individus des différentes stratégies démographiques (échelle c-p) ou des guildes fonctionnelles au sein des communautés de nématodes (**Tableau II**). L'indice de maturité caractérise les nématodes libres du sol tandis que l'indice PPI s'applique aux nématodes phytoparasites. Une faible valeur de ces indices indique une dominance relative des nématodes colonisateurs.

L'indice de maturité est un indicateur des conditions du sol basé sur la composition spécifique de nématodes (Ferris *et al.*, 2001). L'indice de maturité peut être considéré comme

une mesure de la perturbation, les plus petites valeurs indiquant un environnement plus perturbé et les plus grandes valeurs un environnement moins perturbé. L'indice de maturité diminue avec l'augmentation de l'activité microbienne et du stress induit par la perturbation. La valeur de IM varie de 1 à 5 et diminue dans les milieux perturbés (Ferris *et al.*, 2001). La valeur du PPI varie entre 2 et 5 et est faible dans les milieux agricoles riches en nutriments (Bongers *et al.*, 1997). Les indices IE et IS renseignent sur la complexité de la microchaîne trophique ainsi que sur la disponibilité des nutriments (Ferris *et al.*, 2001). L'indice IE est uniquement calculé à partir des abondances relatives de nématodes bactérivores et fongivores appartenant aux niveaux trophiques les plus bas du réseau (Ferris *et al.*, 2001). Cet indice fournit une information sur la réponse du réseau à la disponibilité des ressources. Les valeurs de l'indice IE varient de 0 à 100. Un IE élevé (>50) indique une disponibilité en éléments nutritifs dans la chaîne trophique. L'indice de structure (IS) est basé sur l'abondance relative des nématodes appartenant aux niveaux trophiques supérieurs et aux classes c-p supérieures. L'indice de structure augmente avec la stabilité environnementale et la complexité trophique du milieu. Les valeurs de IS sont comprises entre 0 et 100 (Ferris *et al.*, 2001).

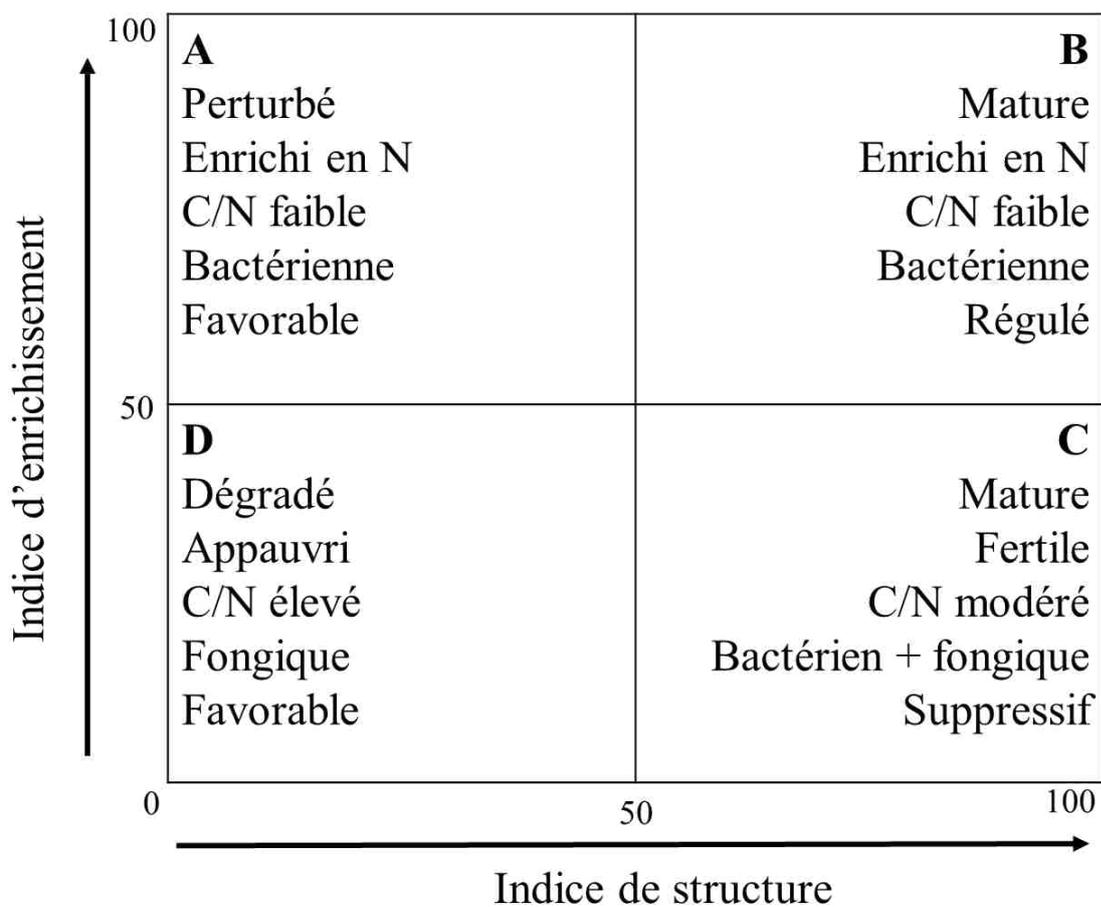
Par ailleurs, la répartition des nématodes en groupes trophiques (Yeates *et al.*, 1993) permet de calculer l'indice des voies de décomposition (NCR, *Nematode Channel Ratio*, en anglais) en faisant le rapport de l'abondance des bactérivores sur la somme des abondances des bactérivores et des fongivores (Yeates, 2003). Les valeurs de NCR sont comprises entre 0 et 1, correspondant respectivement à une chaîne de décomposition dominée par la composante fongique ou par la composante bactérienne.

**Tableau II** : Les indices nématofauniques calculés à partir de la composition des communautés de nématodes

Indices	Formule	Descriptions et interprétation
Indice de Maturité (IM)	$IM = \sum v_i \times p_i$	<p><math>v_i</math> : valeur c-p (colonisateur-persistant : valeur de 1 à 5 prédéterminée au niveau de la famille) du taxon <math>i</math> dans la communauté de nématodes non phytophages</p> <p><math>p_i</math> : abondance relative du taxon <math>i</math> dans l'assemblage des nématodes non phytophages.</p>
Indice de maturité des nématodes Phytoparasites (PPI)	$PPI = \sum v_j \times p_j$	<p><math>v_j</math> : valeur c-p du taxon <math>j</math> dans la communauté de nématodes phytophages</p> <p><math>p_j</math> : abondance relative du taxon <math>j</math> dans l'assemblage des nématodes phytophages</p>
Indice d'enrichissement (IE)	$IE = 100 \times \frac{e}{e+b}$	<p><math>e = \sum p_{ei} \times k_{ei}</math> avec  <math>p_{ei}</math> : abondance de la guildes <math>i</math> de la composante d'enrichissement  <math>k_{ei}</math> : coefficient assigné à la guildes <math>i</math> de la composante d'enrichissement</p> <p><math>e</math> : abondance pondérée des individus dans les guildes Ba1 et Fu2 (bactérovores c-p 1 et fongivores c-p 2)</p> <p><math>b = \sum p_{bj} \times k_{bj}</math> avec  <math>p_{bj}</math> : abondance de la guildes <math>j</math> de la composante basale  <math>k_{bj}</math> : poids assigné à la guildes <math>j</math> de la composante basale</p> <p><math>b</math> : abondance pondérée des individus dans les guildes Ba2 et Fu2 (bactérovores c-p 2 et fongivores c-p 2)</p>
Indice de structure (IS)	$IS = 100 \times \frac{s}{s+b}$	<p><math>s = \sum p_{si} \times k_{si}</math>  <math>p_{si}</math> : abondance de la guildes <math>i</math> de la composante de structure  <math>k_{si}</math> : coefficient assigné à la guildes <math>i</math> de la composante de structure</p> <p><math>s</math> = abondance pondérée des individus appartenant aux guildes : Ba3, Ba4, Ba5 (bactérovores c-p 3, 4 et 5), Fu3, Fu4, Fu5 (fongivores c-p 3, 4 et 5), Pr3, Pr4, Pr5 (prédateurs c-p 3, 4 et 5), Om4, Om5 (Omnivores de classe c-p 4 et 5).</p> <p><math>b = \sum p_{bj} \times k_{bj}</math>  <math>p_{bj}</math> : abondance de la guildes <math>j</math> de la composante basale  <math>k_{bj}</math> : coefficient assigné à la guildes <math>j</math> de la composante basale  <math>b</math> = abondance pondérée des individus dans les guildes Ba2 et Fu2 (bactérovores c-p 2 et fongivores c-p 2)</p>
NCR (Nematode Channel Ratio)	$NCR = B/(B+F)$	<p>B = abondance de nématodes bactérovores</p> <p>F = abondance de nématodes fongivores</p>

Pour caractériser la chaîne trophique du sol et son environnement après l'analyse de la nématofaune nous avons eu recours au diagramme de Ferris (Ferris *et al.*, 2001). A travers ce diagramme, la diversité de nématodes fournit des informations sur deux caractéristiques majeures de l'environnement du sol et de ses communautés résidentes. L'une de ces caractéristiques est le flux de ressources dans le système du réseau trophique, comme l'indique l'enrichissement des espèces opportunistes ; l'autre est la connectivité trophique du système, comme l'indiquent la prévalence et l'abondance des organismes de niveau trophique supérieur. Le diagramme de Ferris est une représentation graphique des guildes fonctionnelles des nématodes libres à travers deux trajectoires. Les trajectoires permettent de quantifier l'état du réseau trophique du sol grâce à l'indice d'enrichissement (une mesure des nématodes opportunistes bactérivores et fongivores) et à l'indice de structure (indicateur de l'état du réseau trophique affecté par le stress ou les perturbations). La représentation graphique du profil faunistique permet de faire un diagnostic du sol en indiquant si la communauté du sol est enrichie mais non structurée (Quadrat A), enrichie et structurée (Quadrat B), limitée en ressource et structurée (Quadrat C), ou épuisée en ressources avec une structure minimale (Quadrat D) (**Figure 24**).

L'analyse des communautés de nématodes et des indices qui en découlent est performante pour comparer l'impact de pratiques agricoles sur le fonctionnement des sols (Briar *et al.*, 2007 ; Sánchez-Moreno et Ferris, 2007). L'analyse de ces communautés permet également de suivre l'influence d'un apport de matières organiques sur l'enrichissement des sols et notamment sur les voies de décomposition (Ferris et Bongers, 2006). Les comparaisons d'indices nématologiques issus d'écosystèmes différents sont à effectuer avec précaution, car les équilibres biologiques diffèrent en fonction des écosystèmes (Neher *et al.*, 2005). Par ailleurs, certains auteurs suggèrent que les analyses sont plus performantes quand les nématodes sont identifiés au niveau de l'espèce (Porazinska *et al.*, 1999), mais il apparaît que les groupes fonctionnels permettent de mieux faire le lien entre structure des communautés et processus écologiques dans les sols (Cesarz *et al.*, 2015).



**Figure 24** : Diagnostic du micro-réseau trophique du sol  
 Source : Ferris *et al.* (2001)

#### **6.8.4- Interactions microbiennes : les réseaux de co-occurrence**

De nouvelles méthodologies ont été utilisées pour appliquer les concepts dédiés aux réseaux d'interactions biotiques entre les populations microbiennes (Terrat *et al.*, 2018). Cette approche est basée sur la construction de réseaux de co-occurrence (Karimi *et al.*, 2017). Ces réseaux renseignent sur la capacité des microorganismes à coopérer ou à être en compétition pour remplir certaines fonctions importantes pour le sol (minéralisation de la matière organique, dégradation de polluants, etc...). L'analyse des réseaux de co-occurrence offre un nouvel aperçu de la structure des communautés microbiennes, un aperçu qui complète et élargit les informations fournies par la série plus standard d'approches analytiques (Barberán *et al.*, 2012). En effet, l'exploration des patterns de co-occurrence entre les microorganismes du sol peut aider à identifier des interactions biotiques potentielles, des affinités d'habitat ou des physiologies partagées qui pourraient guider des études ou des paramètres expérimentaux plus ciblés. Plus généralement, l'analyse de réseau représente une approche permettant d'explorer et d'identifier des modèles dans de grands ensembles de données complexes, modèles qui peuvent être plus difficiles à détecter en utilisant les mesures de diversité alpha/bêta standard largement utilisées en écologie microbienne (Proulx *et al.*, 2005). Plus globalement, les réseaux permettent de rendre compte de la complexité des interactions entre les populations et potentiellement de la stabilité et du fonctionnement de ces communautés en fonction d'un milieu donné. D'un point de vue écologique, un réseau plus complexe indique un fonctionnement biologique de la communauté plus important et aussi une meilleure résistance de cette communauté aux perturbations environnementales et anthropiques.

Les paramètres calculés à l'échelle du réseau fournissent des informations sur la topologie et l'organisation du système (Karimi *et al.*, 2017). Les paramètres calculés sont :

- le nombre de nœuds, qui doit être différencié de la richesse spécifique, indique le nombre de taxons connecté.
- la transitivité est la probabilité que deux nœuds soient à la fois directement et indirectement liés (Girvan et Newman, 2002). Cette métrique indique le niveau de regroupement au sein du réseau.
- la connectivité est la capacité d'un réseau à relier deux nœuds pris au hasard par au moins une chaîne. Une connectivité plus élevée implique plus de voies indirectes si la connexion est plus faible. Du point de vue écologique, la connectivité est un indicateur de la cohésion communautaire (Karimi *et al.*, 2017).
- la centralité d'interconnectivité du taxon indique le nombre de chemins les plus courts qui le traversent parmi les chemins les plus courts existant entre chaque paire de nœuds.

La centralité d'interconnectivité d'un nœud est indépendante de sa dominance au sein de la communauté et, par conséquent, des taxons très abondants peuvent avoir des positions de faible importance et inversement pour les taxons moins abondants (Karimi *et al.*, 2017).

- la centralité de proximité mesure la distance qui sépare un nœud de tous les autres nœuds et peut être utilisée pour trouver les taxons les plus centraux au sein du réseau (Ma'ayan, 2011).

Ces métriques peuvent être utilisées comme des indicateurs synthétiques, faciles à calculer et interprétables d'un point de vue écologique. Chaque métrique caractérise un aspect différent de la structure et de l'organisation du réseau de la communauté mais, toutes ne sont pas systématiquement sensibles aux perturbations.

## **6.9- Calcul des indices de santé du sol**

Un indice pour chaque fonction du sol (c'est-à-dire un indice du cycle des nutriments, un indice de transformation du carbone et un indice de maintien de la structure) a été calculé, conformément à Obriot *et al.* (2016) et Thoumazeau *et al.* (2019a). Les indicateurs de sol ont d'abord été normalisés en utilisant une courbe de réponse " le plus est le mieux ", " le moins est le mieux " ou " optimum ", selon l'indicateur (**Annexe 3**). La courbe de réponse "optimum" a été choisie pour les indicateurs du sol liés à la disponibilité des nutriments (c'est-à-dire NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub> et AMNO<sub>3</sub>). La concentration de nutriments disponibles au mois 0 a été choisie comme valeur optimale car les hétérotrophes matures sont souvent considérés comme autosuffisants en ce qui concerne le cycle des nutriments (Jessy *et al.*, 2009). La courbe de réponse " optimum " pour les nutriments disponibles dans le sol a déjà été utilisée pour refléter le risque de dangers environnementaux, en particulier la lixiviation, que des concentrations élevées de nutriments disponibles peuvent entraîner (Obriot *et al.*, 2016). Un indice de santé des sols (ISS) a été calculé à partir de la somme des trois indices, afin de refléter les multiples fonctions assurées par les sols. Tous les indices ont été calculés pour chaque zone séparément, afin d'éviter les coefficients liés aux propriétés édaphiques différentes dans les deux zones.

## **6.10- Analyses statistiques des données**

### **6.10.1- Méthode d'analyses univariées**

#### **6.10.1.1- Analyse de la variance (ANOVA) à un facteur**

L'ANOVA est une méthode statistique permettant de comparer des moyennes d'au moins trois groupes (Kim, 2014). Cette méthode a été utilisée pour savoir s'il y avait une différence significative dans la variation des traits fonctionnels mesurés chez les collemboles.

### **6.10.1.2- ANOVA à mesures répétées avec les modèles mixtes**

L'ANOVA sur mesures répétées est utilisée pour l'analyse de données lorsque les mêmes sujets sont mesurés plus d'une fois (Bolker *et al.*, 2009). Cette analyse signifie que les mêmes individus sont mesurés sur la même variable-réponse à des moments ou dans des conditions différentes. Dans la présente étude, un suivi diachronique de la biodiversité et des fonctions associées du sol dans les mêmes parcelles a été effectué. Dans le dispositif expérimental, les mesures sont répétées dans le temps pour les mêmes sujets (individus ou parcelles) ce qui provoque des données qui ne sont pas indépendantes. Par conséquent, il revenait logiquement d'utiliser les ANOVA sur mesures répétées à travers des modèles mixtes pour vérifier un effet probable de la zone d'étude, des traitements et/ou du temps sur les indices de diversité. Dans le modèle mixte le temps est indiqué en facteur fixe et le bloc (traitements) en facteur aléatoire.

### **6.10.2- Méthode d'analyses multivariées**

L'analyse multivariée regroupe les méthodes statistiques qui s'attachent à l'observation et au traitement simultané de plusieurs variables statistiques en vue d'en dégager une information synthétique pertinente.

#### **6.10.2.1-Analyse en composante principale**

L'analyse en composantes principales (ACP), ou *principal component analysis* (PCA) en anglais, permet d'analyser et de visualiser un jeu de données contenant des individus décrits par plusieurs variables quantitatives (Bro et Smilde, 2014). Dans cette étude, une ACP pondérée basée sur une matrice de corrélation a été exécutée pour donner le même poids à chaque fonction du sol. Ensuite les indices de santé du sol ont été calculés à partir des contributions relatives des indicateurs du sol aux composantes principales ayant des valeurs propres  $> 1$ .

#### **6.10.2.2- Analyse en coordonnées principales**

L'analyse en coordonnées principales (en anglais, *Principal Coordinate Analysis* ou PCoA) a pour but de représenter graphiquement une matrice de ressemblance entre  $p$  éléments (individus, variables, objets). La PCoA est une méthode permettant d'explorer et de visualiser les similitudes ou les dissimilitudes de données (Gower, 2015). Elle part d'une matrice de similarité ou de dissimilarité (matrice de distance) et attribue à chaque élément un emplacement dans un espace à faible dimension. Cette analyse a été appliquée pour voir les similitudes dans la composition fonctionnelle des communautés de collemboles à la SAPH.

### **6.10.2.3- Analyse multidimensionnelle non métrique**

L'analyse multidimensionnelle non métrique (NMDS) est une approche d'analyse indirecte du gradient qui produit une ordination basée sur une matrice de distance ou de dissimilarité. Contrairement aux méthodes qui tentent de maximiser la variance ou la correspondance entre les échantillons dans une ordination, la NMDS tente de représenter, aussi fidèlement que possible, la dissimilarité par paire entre les échantillons dans un espace à faible dimension (Kenkel et Orloci, 1986). Afin de trouver la meilleure représentation des échantillons, la NMDS applique une procédure itérative qui vise à positionner les échantillons dans le nombre spécifié de dimensions de façon à minimiser une fonction de stress (variant de 0 à 1) qui mesure la qualité de l'ajustement de la distance entre échantillons dans l'espace d'ordination. Ainsi, plus la valeur du stress sera faible, plus la représentation des échantillons dans l'espace d'ordination sera exacte. Cette analyse a été appliquée pour voir les modèles de la composition taxonomique des communautés de macrofaune, de nématodes et des micro-organismes entre les différents traitements de chaque zone.

### **6.10.2.4- Analyse multivariée des variances par permutations**

L'analyse multivariée des variances par permutation (PERMANOVA) est un test statistique multivarié non paramétrique. Elle ne suppose aucune distribution des données. Elle permet des différences de variation entre les groupes, est insensible à la multicollinéarité, permet des variables multiples et est insensible à de nombreux zéros (Anderson, 2017). Cette méthode construit des statistiques de test de type ANOVA à partir d'une matrice de ressemblances (distances, dissimilarités, similarités) calculée parmi les unités d'échantillonnage, et obtient des valeurs P en utilisant des permutations aléatoires des observations parmi les groupes. Dans cette étude, elle a été utilisée pour vérifier un effet probable de la zone d'étude, des traitements et/ou des dates d'échantillonnage dans la similarité de la composition taxonomique des différents groupes d'organismes (macrofaune, nématodes et micro-organismes). Elle a aussi servi à vérifier l'effet probable des traitements sur la composition fonctionnelle des collemboles.

### **6.10.2.5- Régression linéaire**

La régression linéaire est une méthode qui permet de déterminer la force de la relation entre une variable dépendante et une série d'autres variables indépendantes (Fan *et al.*, 2023). C'est une méthode statistique très classique qui est employée pour évaluer si deux variables numériques continues sont significativement liées. Cette méthode a été employée pour vérifier s'il existe un lien entre les indices de diversité (cas de la macrofaune, des nématodes et des

micro-organismes) et les fonctions du sol (transformation du carbone, maintien de la structure du sol et le cycle des nutriments).

#### **6.10.2.6- Co-inertie**

L'analyse de co-inertie (COIA) est une méthode multivariée permettant de coupler deux tableaux de données (Dray *et al.*, 2003). Le COIA vise à rechercher les axes qui maximisent la covariance entre un groupe de variables des deux ensembles de variables. Cette analyse a été utilisée pour caractériser la relation entre les indicateurs biologiques et les propriétés fonctionnelles du sol. La force des relations entre les ensembles d'indicateurs a été évaluée à l'aide du coefficient RV et la signification statistique des COIA a été testée à l'aide du test de permutation de Monte Carlo.

#### **6.10.3- Traitement des données**

##### **6.10.3.1- Cas de la macrofaune**

Le test de Shapiro-Wilk a été appliqué sur les données de macrofaune pour tester leur normalité. Le test de Levene a également servi à vérifier l'homoscédasticité. Lorsque les données ne suivaient pas une loi normale, il est procédé à une transformation logarithmique pour distribuer normalement les données. Des modèles linéaires à effets mixtes (LMMs) ont été utilisés pour évaluer les effets des zones, des traitements, des dates d'échantillonnage et de leurs interactions sur la structure des communautés de macrofaune. Les différences significatives de la variation temporelle de la densité et diversité de la macrofaune du sol dans les traitements de chaque zone ont été testées via des modèles linéaires à effets mixtes avec les traitements en facteur aléatoire et les dates d'échantillonnage en facteur fixe. L'analyse a été réalisée avec le package *lmerTest* (Kuznetsova *et al.*, 2017). Les changements temporels au sein de chaque traitement ont été testés par des comparaisons multiples de moyennes (test post-hoc de Tukey), en se servant du package *agricolae* dans le cas d'une ANOVA (de Mendiburu, 2021). Pour explorer les modèles de la dynamique de la composition taxonomique, une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) a été effectuée. Une PERMANOVA a été réalisée pour juger du facteur qui gouverne le changement de composition taxonomique en utilisant le package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2019). Pour estimer la résilience de la macrofaune en termes de composition taxonomique, entre les traitements dans chaque zone au cours du temps par rapport à la plantation mature (référence avant abattage), la bêta diversité a été calculée en utilisant la dissimilarité de Sorensen par paire (Baselga, 2010). Elle peut être divisée en deux composantes : le turnover (remplacement des espèces par d'autres espèces) et le nestedness « imbrication » (perte ou gain d'espèces entre les habitats). Afin d'identifier si les différences dans la

composition des communautés étaient principalement dues au renouvellement des taxons ou à l'imbrication, la bêta diversité a été partitionnée à l'aide du package *betapart* (Baselga *et al.*, 2021). La  $\beta_{\text{ratio}} = \beta_{\text{sne}} / \beta_{\text{sor}}$  a été calculée pour déterminer si la différence dans la composition est liée à un turnover ou une imbrication de taxon. Une  $\beta_{\text{ratio}} < 0,5$  traduit que la communauté est principalement déterminée par le renouvellement des espèces, tandis qu'une  $\beta_{\text{ratio}} > 0,5$  montre que l'imbrication est la composante la plus importante (Dobrovolski *et al.*, 2012 ; Si *et al.*, 2015). De même, des modèles linéaires à effets mixtes et le test post-hoc de Tukey ont été utilisés pour comparer la bêta diversité entre les dates et entre les traitements.

Pour ce qui concerne les traits mesurés sur les fourmis nous avons utilisé le test t de Student apparié pour comparer les mesures à 12 mois dans tous les traitements à celle de T0 (avant abattage pris comme témoin). Le test t de Student apparié a été réalisé à l'aide de la fonction *t.test* du package *stats*. Le logiciel R, version 4.2.2 (R Core Team, 2022) a servi à la réalisation de tous les tests statistiques.

#### **6.10.3.2- Cas des collemboles**

Les données d'abondance ont été transformées en Log (x+1) pour une distribution normale et une homogénéité des variances. Les tests de Shapiro-Wilk et de Levene ont été utilisés pour vérifier respectivement la normalité et l'homogénéité de la variance des données. L'analyse de la variance à un facteur (ANOVA) et les comparaisons des traits mesurés et des indices de diversité fonctionnelle ont été effectués à l'aide du test de Tukey ( $p < 0,05$ ) avec le package *agricolae* (de Mendiburu, 2021). Les indices de diversité fonctionnelle (FRic, FEve, FDis, FDiv) et les traits moyens de la communauté (CWM) ont été calculés à l'aide de la fonction *dbFD* du package *FD* (Laliberté et Legendre, 2010). Le CWM a été calculé à partir des traits qualitatifs observés (modification du corps, dens, mucro, ocelles, organe post antennaire, pigmentation, écailles, appendice empodial) et de leurs différents attributs. Le calcul du CWM pour les valeurs des attributs des traits a été basé sur deux matrices (traitement  $\times$  morphotype et morphotype  $\times$  trait). Les CWM ont ensuite été utilisés dans une analyse des coordonnées principales (PCoA) pour explorer les modèles de la composition fonctionnelle des collemboles en fonction des types de traitements (Legendre et Legendre, 2012). Cette analyse était basée sur une matrice de distance euclidienne. Ensuite, une analyse de variance multivariée non paramétrique (PERMANOVA) utilisant le package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2019) a été réalisée pour tester les différences dans la composition fonctionnelle des collemboles. Tous les tests statistiques ont été effectués à l'aide du logiciel R, version 4.2.2 (R Core Team, 2022).

### 6.10.3.3- Cas des nématodes

Les abondances de nématodes ont été transformées en logarithme avant d'effectuer les analyses statistiques pour la normalité des données. Des modèles linéaires à effets mixtes (LMMs) ont été utilisés pour évaluer les effets des zones, des traitements, des dates d'échantillonnage et de leurs interactions sur les caractéristiques des communautés de nématodes. La dynamique temporelle de l'abondance des nématodes du sol dans chaque zone a été testée avec des modèles linéaires à effets mixtes avec les traitements en facteur aléatoire et les dates d'échantillonnage en facteur fixe. Cette analyse a été réalisée à l'aide du package *lmerTest* de R (Kuznetsova *et al.*, 2017). Les changements temporels au sein de chaque traitement ont été testés par des comparaisons multiples de moyennes (test post-hoc de Tukey), en utilisant le package *agricolae* (de Mendiburu, 2021) dans le cas d'une ANOVA. Nous avons utilisé le package *entropart* (Marcon et Hérault, 2015) pour calculer les profils de diversité des nématodes du sol par temps et par type de traitement. Des comparaisons multiples par paires avec le test de Tukey ont été effectuées pour tester les différences dans les profils de diversité des nématodes du sol entre les traitements à chaque date avec le package *multicomp* (Hothorn *et al.*, 2008). Comme la diversité et la composition des espèces peuvent changer dans chaque traitement au fil du temps, une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) pour explorer les modèles de la composition des communautés de nématodes a été effectuée. Les NMDS et PERMANOVA ont été réalisés en utilisant le package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2019). Pour estimer la résilience des communautés de nématodes entre les traitements dans chaque zone au cours du temps par rapport à la plantation mature (référence avant abattage), la bêta diversité a été calculée en utilisant la dissimilarité de Sorensen par paire (Baselga, 2010). La bêta diversité a été divisée en deux composantes : le turnover (remplacement des espèces par d'autres espèces) et le nestedness « imbrication » (perte ou gain d'espèces entre les habitats). Afin d'identifier si les différences dans la composition des communautés étaient principalement dues au renouvellement des taxons ou à l'imbrication, la bêta diversité a été partitionnée à l'aide du package *betapart* (Baselga *et al.*, 2021). Nous avons calculé la  $\beta_{\text{ratio}} = \beta_{\text{sne}} / \beta_{\text{sor}}$  pour déterminer si la différence dans la composition des communautés de nématodes est liée au turnover ou au nestedness. Ainsi,  $\beta_{\text{ratio}} < 0,5$  indique que la bêta diversité est principalement déterminée par le renouvellement des espèces, tandis que  $\beta_{\text{ratio}} > 0,5$  indique que l'imbrication est la composante la plus importante (Dobrovolski *et al.*, 2012 ; Si *et al.*, 2015) Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R, version 4.2.2 (R Core Team, 2022).

#### 6.10.3.4- Cas des micro-organismes

Les changements dans la composition des communautés ( $\beta$ -diversité) ont été évalués en calculant une matrice de distance de Bray Curtis (Bray et Curtis, 1957) avec la fonction de distance du package *phyloseq* (McMurdie et Holmes, 2013). Ainsi, la PERMANOVA a été effectuée par la fonction *adonis* du package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2019) pour tester les effets significatifs de la zone, du temps, des traitements et de leur interaction sur la composition des micro-organismes. Nous avons ajouté un effet aléatoire prenant en compte la variance des blocs. La NMDS a été réalisée à l'aide du package *vegan* pour présenter les modèles de composition. Pour chaque échantillon, la résilience a été estimée en partitionnant les composantes de turnover et de nestedness de la  $\beta$ -diversité (Baselga, 2010) des communautés avant l'abattage des hêvées, mesurées respectivement en tant que dissimilarité par paire de Simpson et la fraction nestedness de la dissimilarité par paire de Sorensen. Des modèles linéaires à effets mixtes mis en œuvre par la fonction *lmer* du package *lme4* (Bates *et al.*, 2014) et le test post-hoc de Tukey ont été utilisés pour évaluer l'effet du temps, des zones, des traitements et de leur interaction sur les communautés microbiennes. Pour tester les effets de la zone, du temps, des traitements et de leur interaction sur les profils fonctionnels des procaryotes, l'analyse PERMANOVA a été utilisée sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis. Ensuite, un effet aléatoire a été ajouté pour prendre en compte la variance des blocs. Des modèles linéaires à effets mixtes (fonction *lmer* du package *lme4*, Bates *et al.*, 2014), prenant en compte la variance des blocs, ont été utilisés pour évaluer l'effet de la zone, du temps et des traitements sur le nombre de Hill à  $q = 0$ ,  $q = 1$  et  $q = 2$ . Les nombres de Hill ont été calculés à l'aide du package *entropart* (Marcon et Hérault, 2015).

Les réseaux de co-occurrence ont été calculés à l'aide de la méthode SPIEC-EASI (SParse Inverse Covariance Estimation for Ecological Association Inference, Kurtz *et al.*, 2015). C'est une méthode statistique pour l'inférence de réseaux écologiques microbiens à partir d'ensembles de données de séquençage. Les deux ensembles de données (16S et 18S) ont été préalablement filtrés pour ne garder que les taxons observés dans au moins 20 % des échantillons, car l'inférence de réseau nécessite suffisamment de données pour estimer la corrélation. Les taxons hub identifiés (la clé de voûte potentielle du réseau microbien), appartiennent aux variantes de séquence d'amplicon les plus connectés, c'est-à-dire sur la base de leurs paramètres de nœuds (Berry et Widder, 2014). Ces taxons hub présentent une faible centralité intermédiaire (quantile inférieur,  $< 0,9$ ), et une forte centralité de proximité (quantile supérieur,  $> 0,8$ ), de transitivité (quantile supérieur,  $> 0,25$ ) et de degré (quantile supérieur,  $> 0,8$ ). Les réseaux microbiens dérivés des différentes zones, traitements et date

d'échantillonnage ont été décrits plus en détail sur la base de leurs centralités de degré moyen, d'interdépendance et de proximité pour caractériser la connectivité du réseau, ainsi que le nombre de hubs, de degré, de centralité et de nœuds dans chaque réseau. Les seuils de signification ont été fixés à  $p \leq 0,05$ . Lorsque cela était nécessaire, des corrections liées aux biais découverts ont été utilisées pour tenir compte des comparaisons multiples. Toutes les représentations graphiques ont été réalisées avec la fonction *ggplot* du package *ggplot2* (Wickham, 2016). Le logiciel R, version 4.2.2 (R Core Team, 2022) a servi à la réalisation de toutes les analyses bio-informatiques et statistiques.

**TROISIEME PARTIE : RESULTATS ET  
DISCUSSION**

## **CHAPITRE VII : REPONSE DES CARACTERISTIQUES DES COMMUNAUTES DE LA MACROFAUNE, DE NEMATODES ET MICROBIENNES DU SOL A LA PERTURBATION ET A L'APPORT DE MATIERES ORGANIQUES**

### **7.1- Introduction partielle**

La perturbation engendrée par l'abattage des hêvées et la préparation du terrain fournit un bon modèle pour étudier l'apport de matières organiques, qui pourrait affecter le niveau de résilience des caractéristiques des communautés de la macrofaune, de nématodes et de micro-organismes du sol. Sachant que l'apport de matières organiques améliore la restauration de la biodiversité du sol, nous avons émis l'hypothèse que les résidus d'hêvées de la plantation précédente, couplés à la légumineuse contribuent fortement à la résilience des paramètres de diversité.

### **7.2- Caractérisation des communautés de la macrofaune du sol**

Un total de 186731 individus a été identifié et repartis en 20 groupes taxonomiques : Annélides, Anoploures, Arachnides, Chilopodes, Coléoptères, Dermaptères, Dictyoptères, Diplopodes, Embioptères, Hétéroptères, Homoptères, Hyménoptères, Isopodes, Isoptères, Lépidoptères, Mécoptères, Neuroptères, Orthoptères, Thysanoptères et Thysanoures. Compte tenu d'un manque de clé d'identification sur l'ensemble de la macrofaune du sol, les organismes ont été regroupés en famille, classe ou ordre. Les Annélides et les insectes (Coléoptères, Hyménoptères et Isoptères) étaient les groupes dominants avec plus de 75 % des individus dans les différents traitements (**Tableaux III et IV**).

**Tableau III** : Nombre d'individus par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents traitements à la SAPH

Groupes taxonomiques	Traitements (mois)																
	Hévéa 40 ans	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	12	24	6	12	18	24
Annélides	848	0	27	0	32	0	112	85	149	32	1003	683	1344	0	581	464	1749
Anoploures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0
Arachnides	48	16	11	5	16	0	91	187	91	160	336	304	37	96	283	139	53
Chilopodes	16	0	0	0	0	0	11	0	5	208	283	139	91	336	341	160	80
Coléoptères	48	96	91	43	1131	16	357	379	197	112	581	373	667	128	624	432	501
Dermaptères	224	0	0	0	0	0	5	5	0	16	85	16	69	80	21	21	21
Dictyoptères	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	5	11	32	5	11	0
Diplopodes	32	0	0	0	0	0	0	11	5	0	411	59	229	48	469	48	128
Embiopètes	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	11	0	0	0	11
Hétéroptères	32	0	0	5	0	0	101	256	11	16	107	240	0	64	117	128	16
Homoptères	16	0	0	0	5	0	21	27	0	0	16	59	0	0	37	21	16
Hyménoptères	1280	64	245	560	208	32	960	3600	5861	160	2501	3275	3424	160	5616	2981	4752
Isopodes	0	0	0	5	0	0	0	5	0	0	48	203	496	0	32	229	85
Isoptères	320	1024	59	5	0	48	5	155	667	880	69	891	875	256	352	592	21
Lépidoptères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0
Neuroptères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
Orthoptères	64	16	0	0	5	112	59	16	0	0	16	16	21	0	21	0	11
Thysanoptères	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thysanoures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	27	0

**Tableau IV : Nombre d'individus par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents traitements à la SOGB**

Groupes taxonomiques	Traitements (mois)																
	Hévéa	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	40 ans	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	12	24	6	12	18	24
Annélides	4272	0	155	5	43	0	224	261	576	0	1301	1072	3824	128	933	240	2539
Anoploures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0
Arachnides	32	0	5	0	16	0	11	37	80	0	43	523	267	0	59	331	485
Chilopodes	160	0	0	0	0	0	11	64	5	0	107	341	64	0	75	261	219
Coléoptères	96	16	48	80	176	0	229	320	331	0	272	501	544	64	267	523	389
Dermatères	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	128	352	443	0	59	139	331
Dictyoptères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	5	0	0
Diplopodes	160	0	0	0	0	0	80	0	5	0	75	869	235	16	75	651	395
Embioptères	0	0	0	0	21	0	0	0	16	0	0	0	123	0	0	0	27
Hétéroptères	16	0	0	0	5	0	37	37	11	0	16	16	0	0	0	16	0
Homoptères	0	0	0	5	43	0	27	27	0	0	16	37	0	0	32	0	192
Hyménoptères	1152	16	160	53	149	0	1317	3109	6395	0	3291	4315	2891	1568	2384	3499	5061
Isopodes	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	85	549	1109	0	245	299	1381
Isoptères	1216	0	1365	0	192	96	11	875	811	0	1232	3152	4533	32	347	2400	10208
Lépidoptères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
Mécoptères	0	0	0	0	0	0	5	11	0	0	0	5	0	0	0	11	0
Neuroptères	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptères	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	11	0	0
Thysanoures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11

### 7.2.1- Influence de la zone d'étude sur les caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol

Un effet "zone d'étude" significatif pour plus de la moitié des caractéristiques des communautés de la macrofaune (richesse taxonomique,  $p < 0,001$  et diversité de Shannon,  $p < 0,001$ ), notamment en termes d'interactions avec les traitements et/ou le temps a été observé (**Tableau V**). Cet effet "zone d'étude" a conduit à analyser les données en fonction du temps et des traitements pour chaque zone séparément.

**Tableau V** : P-value des modèles linéaires à effets mixtes illustrant les facteurs qui influencent la structure des communautés de la macrofaune du sol

Variables	Zone (Z)	Traitement (T)	Date (D)	ZxT	ZxD	TxD	ZxTxD
Densité totale	0,29	0,54	0,19	0,47	0,52	< <b>0,001</b>	0,05
Richesse taxonomique	< <b>0,001</b>	0,81	0,38	0,97	<b>0,01</b>	< <b>0,001</b>	0,99
Diversité de Shannon	< <b>0,001</b>	0,92	0,83	0,94	<b>0,005</b>	<b>0,034</b>	0,98
Equitabilité de Pielou	<b>0,010</b>	0,53	0,83	0,79	<b>0,04</b>	0,70	0,98

Les valeurs en gras sont significatives ; \* $p < 0,05$  ; \*\* $p < 0,01$  ; \*\*\* $p < 0,001$

### 7.2.2- Effet de la perturbation sur les caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol

La perturbation (6 mois après l'abattage des hévéas) a entraîné une perte significative de la densité et de la diversité de la macrofaune du sol à la SAPH comme à la SOGB (test t :  $p < 0,05$ ). Dans ces zones, la diversité de la macrofaune du sol a subi un impact négatif plus fort que la densité. La densité de la macrofaune du sol a baissé de façon significative de 64,11 % et 93,65 % à la SAPH et SOGB respectivement. L'indice de Shannon a diminué significativement de 60,6 % à la SAPH et de 91,39 % à la SOGB (**Tableau VI**). L'abattage a également entraîné une baisse significative de la richesse taxonomique quelle que soit la zone étudiée (**Figure 25A**).

### 7.2.3- Restauration des caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol après apport des résidus d'abattage et de légumineuse

L'apport des résidus a entraîné une augmentation significative de la richesse taxonomique contrairement aux traitements sans apport. Dans les deux zones d'études, la densité de la

macrofaune, dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1), a augmenté significativement plus vite à la SOGB qu'à la SAPH (**Figure 25B**). La présence de légumineuse (R0L1) a permis une augmentation significative de la densité de la macrofaune, mais à un faible niveau que ceux avec résidus d'abattage. L'apport de résidus d'abattage et/ou de légumineuse n'a entraîné aucun effet significatif sur la diversité de la macrofaune à la SAPH (**Figure 25C**). Par contre, cette même diversité a augmenté significativement après 6 mois en présence de résidus d'abattage à la SOGB (**Figure 25C**). Dans les deux zones d'étude, la résilience de la densité et de la diversité de la macrofaune était plus rapide en présence de résidus d'abattage (**Tableau VII**). Le taux de résilience de la densité était plus rapide à la SAPH (67 et 274 % dans R0L0 et R0L1 ; 354 et 355 % dans R1L1 et R2L1). A la SOGB, ce taux était de 8 à 114 % dans les traitements sans résidus (R0L0 et R0L1) et de 203 à 290 % dans ceux avec résidus (R2L1 et R1L1). Des tendances contraires ont été observées pour la diversité. La résilience était plus rapide à la SOGB avec un taux de 75 et 97 %, respectivement dans les traitements R0L1 et R0L0. Un taux de résilience de 134 et 154 % a été recensé dans les traitements R2L1 et R1L1 respectivement. A la SAPH par contre, le taux de résilience était compris entre 35 et 38 % dans les traitements R0L1 et R0L0. Les traitements avec résidus R2L1 et R1L1 ont présenté respectivement un taux de résilience de 58 et 78 %. Par ailleurs, à la SOGB, le taux de résilience de la densité était statistiquement différent entre les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1) et le traitement sans résidus R0L0 (**Tableau VII**). L'équitabilité a évolué dans le même sens que la diversité de la macrofaune dans les deux zones d'études et ce, quel que soit le traitement (**Figure 25D**).

**Tableau VI** : Proportion de perte de la densité et la diversité de la macrofaune du sol suite à la perturbation à la SAPH et SOGB

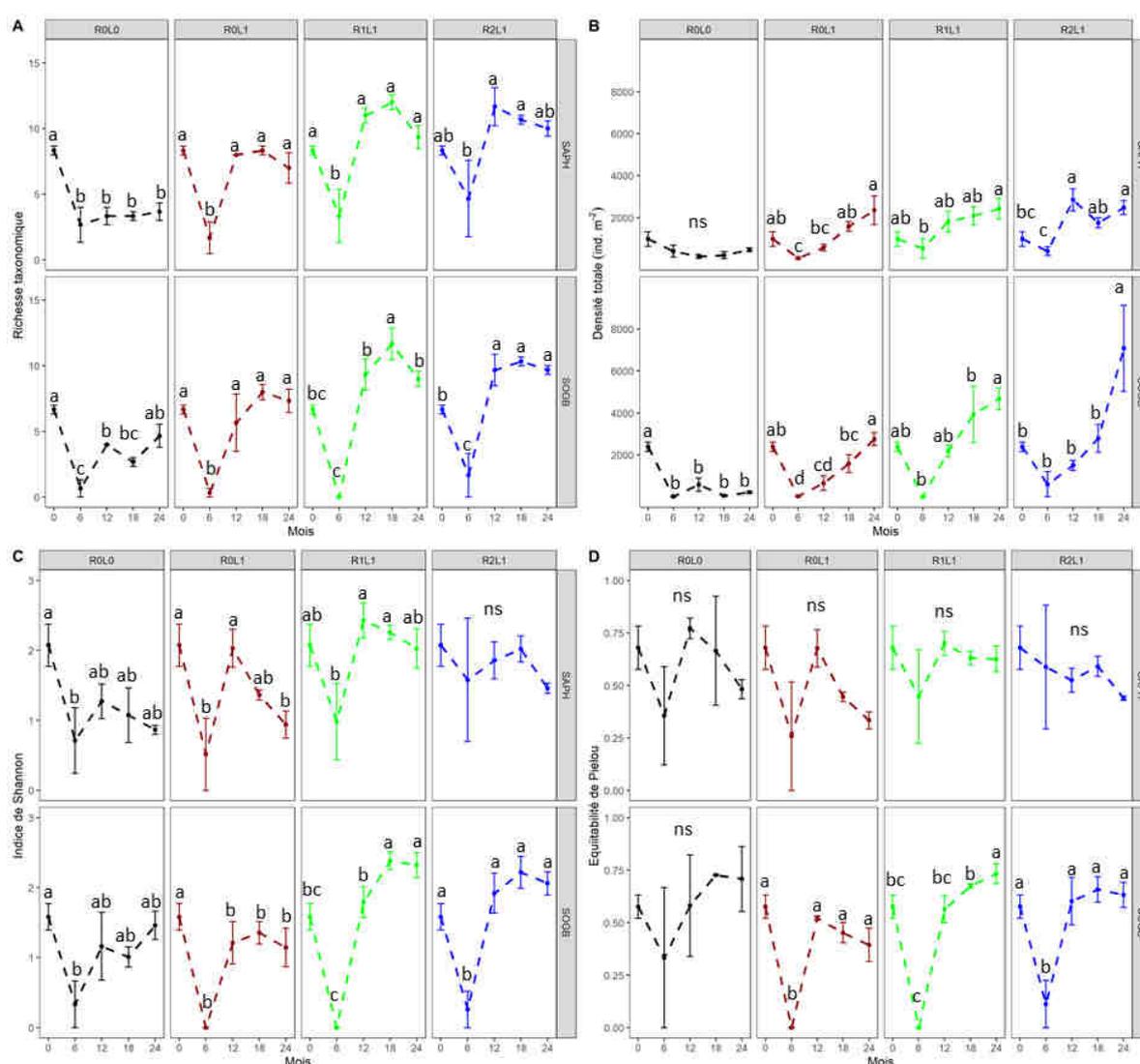
Variables	Pourcentage de perte par rapport à T0 (avant abattage)	
	SAPH	SOGB
Densité	64,11*	93,65*
Diversité de Shannon	60,6*	91,39*

Les astérisques indiquent les effets significatifs du test-t comparant la moyenne d'un changement donné à la valeur théorique  $m_0 = 0$ . \* $p < 0,05$ .

**Tableau VII :** Taux de résilience de la densité et diversité de la macrofaune du sol 24 mois après apport de résidus d'abattage et de légumineuses à la SAPH et SOGB

Variables	Taux de résilience (%)							
	SAPH				SOGB			
	R0L0	R0L1	R1L1	R2L2	R0L0	R0L1	R1L1	R2L2
Densité	67,07	274,52	355,68	354,36	8,68 <sup>b</sup>	114,85 <sup>ab</sup>	203,19 <sup>a</sup>	290,43 <sup>a</sup>
Diversité de Shannon	38,73	35,62	73,36	58,36	97,57	75,84	154,35	134,52

Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les traitements d'après le test post-hoc de Tukey avec  $p < 0,05$ .



**Figure 25 :** Variation temporelle des caractéristiques des communautés de la macrofaune du sol à la SAPH et SOGB

A= richesse taxonomique ; B = densité totale ; C = diversité de Shannon et D = équitabilité de Pielou. Les lignes verticales représentent l'écart-type. R0L0 = Pas de légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

#### 7.2.4- Changements dans la composition taxonomique de la macrofaune du sol

Une projection multidimensionnelle non métrique (NMDS) basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis a été construite pour visualiser les modèles de la composition des communautés de la macrofaune dans tous les traitements dans chacune des zones visitées en fonction du temps (**Figure 26**). Dans les deux zones, les résultats montrent que les modèles de la composition des communautés de la macrofaune après abattage (6 mois) étaient éloignés (résistance) de ceux d'avant abattage. Cependant, avec le temps, les modèles observés dans les traitements avec résidus se rapprochaient de ceux de T0 (résilience). Une première analyse globale de la PERMANOVA a révélé un effet significatif de la zone d'étude ( $F = 3,696$ ,  $R^2 = 0,015$ ,  $p = 0,038$ , **Tableau VIII**) sur la composition des communautés de la macrofaune du sol par rapport aux traitements ou aux temps dans les deux zones visitées. Pour décrire l'influence du temps et des traitements sur les communautés de la macrofaune du sol, les données ont été analysées séparément pour chaque zone.

A la SAPH, la NMDS a révélé un effet significatif de la date d'échantillonnage (PERMANOVA,  $F = 9,102$ ,  $R^2 = 0,272$ ,  $p = 0,001$ , **Tableau IX**, **Figure 26**) et des traitements (PERMANOVA,  $F = 14,897$ ,  $R^2 = 0,334$ ,  $p = 0,001$ , **Tableau IX**, **Figure 26**) sur la composition des communautés de la macrofaune du sol.

De même à la SOGB, la NMDS a révélé un effet significatif de la date d'échantillonnage (PERMANOVA,  $F = 2,618$ ,  $R^2 = 0,103$ ,  $p = 0,014$ , **Tableau X**, **Figure 26**) et des traitements (PERMANOVA,  $F = 16,511$ ,  $R^2 = 0,487$ ,  $p = 0,001$ , **Tableau X**, **Figure 26**) sur la composition des communautés de la macrofaune du sol.

**Tableau VIII** : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage, de la Zone et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol sur les deux sites

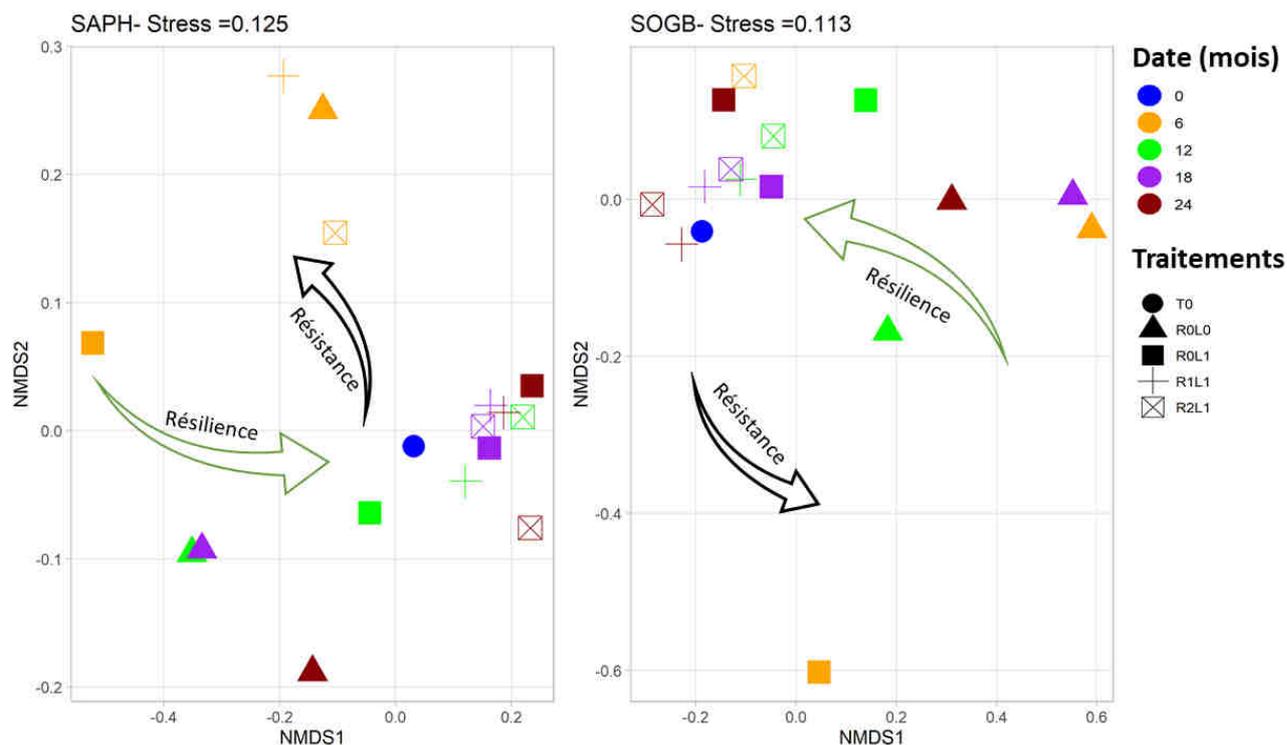
	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,217	0,054	8,569	0,144	0,001	***
Zone (Z)	1	0,023	0,023	3,696	0,015	0,038	*
Traitement (T)	3	0,612	0,204	32,194	0,408	0,001	***
D:Z	4	0,043	0,010	1,721	0,029	0,096	
D : T	9	0,163	0,018	2,873	0,109	0,001	***
Z: T	3	0,008	0,002	0,462	0,005	0,855	
D: Z: T	8	0,063	0,007	1,251	0,042	0,250	
Residuals	58	0,367	0,006		0,245		
Total	90	1,500			1,000		

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

**Tableau IX** : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol à la SAPH

SAPH	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,238	0,059	9,102	0,272	0,001	***
Traitement (T)	3	0,293	0,097	14,897	0,334	0,001	***
D : T	9	0,140	0,015	2,385	0,160	0,011	*
Residuals	31	0,203	0,006		0,232		
Total	47	0,876			1,000		

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.



**Figure 26 :** Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition des communautés de macrofaune selon le temps entre les différents traitements à la SAPH et SOGB

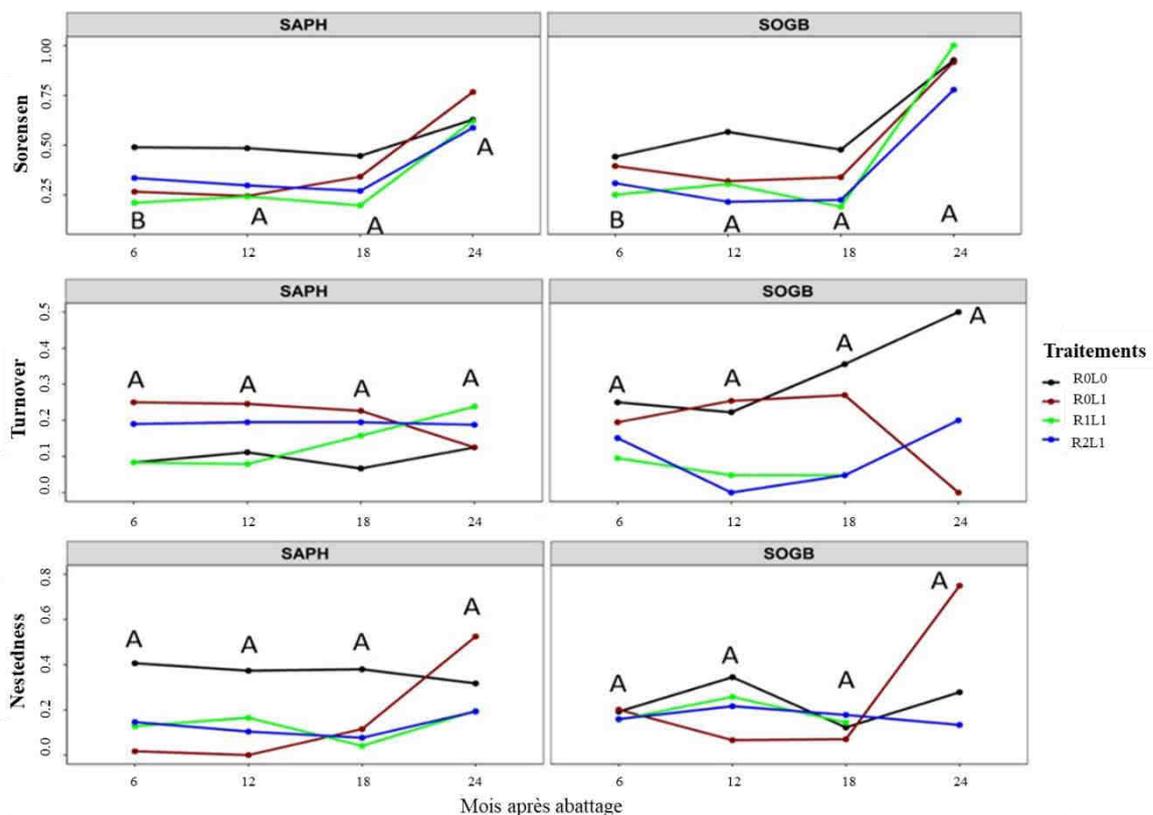
Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. T0 = Avant abattage, R0L0 = Pas de légumineuses ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau X :** Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition de la macrofaune du sol à la SOGB

SOGB	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,082	0,020	2,618	0,103	0,014	*
Traitement (T)	3	0,391	0,130	16,511	0,487	0,001	***
D : T	8	0,114	0,0143	1,812	0,142	0,060	
Residuals	27	0,213	0,007		0,265		
Total	42	0,802			1,000		

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

Après l'apport de résidus d'abattage, la résilience des communautés de la macrofaune du sol en réponse à la perturbation par rapport au témoin (T0) a été calculée à l'aide de la distance de Bray-Curtis (**Figure 27**). La bêta diversité a été partitionnée afin de déterminer si la résilience de la composition de macrofaune est gouvernée par un *turnover* ou une imbrication (*nestedness*) de taxons. Un effet significatif de la date d'échantillonnage et des traitements sur les communautés de macrofaune du sol dans chaque zone visitée ont été observés (**Tableau XI**). Les communautés ont répondu à la perturbation causée par l'abattage des hévéas par un changement important de composition, dont l'intensité dépend de la zone d'étude. A la SAPH, les communautés de macrofaune ont été gouvernées par du *turnover* jusqu'à 18 mois dans tous les traitements à l'exception de R0L0. Cependant, à 24 mois, les communautés de la macrofaune du sol présentes dans les traitements R0L1, R1L1 et R2L1, étaient définies par une imbrication de taxons. A la SOGB les communautés de la macrofaune du sol étaient définies par du *turnover* dans tous les traitements jusqu'à 24 (sauf dans R0L1 à 24 mois).



**Figure 27** : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de la macrofaune du sol à la SAPH et SOGB

Cette analyse est basée sur des données de présence-absence. Les différences significatives des moyennes des variables entre les différentes dates d'échantillonnage sont indiquées par des lettres différentes, selon le test post-hoc de Tukey. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XI** : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent la composition taxonomique des communautés de la macrofaune du sol

	F	Df	Df.res	Pr(>F)	
Zone (Z)	0,360	1	62	0,550	
Date (D)	29,715	3	62	4,969e-12	***
Traitement (T)	8,549	3	62	7,782e-05	***
T:Z	3,177	3	62	0,030	*
D : T	1,393	9	62	0,210	
Z: T	0,678	3	62	0,568	
Z: D : T	0,343	9	62	0,956	

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray Curtis et T0 (avant abattage) pris comme témoin. F = facteur de variabilité, Df = degré de liberté, Df.res = degré de liberté de la somme des carrés résiduels, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

### 7.3- Caractérisation des communautés de nématodes du sol

Au cours de cette étude, un total de 48 et 54 familles de nématodes ont été indentifiées dans l'ensemble des traitements à la SAPH et SOGB respectivement. Parmi les familles de nématodes à la SAPH, 8 comptaient plus de 1000 individus, notamment Rhabditidae, Cephalobidae, Aporcelaimidae, Tylenchidae, Meloidogynidae, Criconematidae, Dorylaimidae et Qudsianematidae. A la SOGB, 13 familles comptaient plus de 1000 individus, notamment Meloidogynidae, Cephalobidae, Tylenchidae, Rhabditidae, Dorylaimidae, Aporcelaimidae, Belondiriade, Carcharolaimidae, Panagrolaimidae, Anguinidae, Leptonchidae, Qudsianematidae et Tylencholaimidae. Tous les taxons identifiés ont été associés à des guildes fonctionnelles et des groupes trophiques (**Annexes 4 et 5**).

#### 7.3.1- Effet de la zone d'étude sur les caractéristiques des communautés de nématodes du sol

Parmi tous les facteurs testés (zones, traitements, date), l'effet de la " zone d'étude " était le plus significatif pour plus de la moitié des caractéristiques des nématodes (l'abondance totale,  $p = 0,011$  ; les prédateurs,  $p = 0,004$  ; la diversité de Shannon,  $p = 0,002$  ; la richesse en taxons,  $p < 0,001$  ; l'indice d'enrichissement,  $p = 0,015$  et l'indice de maturité,  $p = 0,033$ ), en particulier en termes d'interactions avec les traitements et/ou la date d'échantillonnage (**Tableau XII**). Sur la base de l'effet zone d'étude, les analyses ont été effectuées séparément pour chacune des zones visitées.

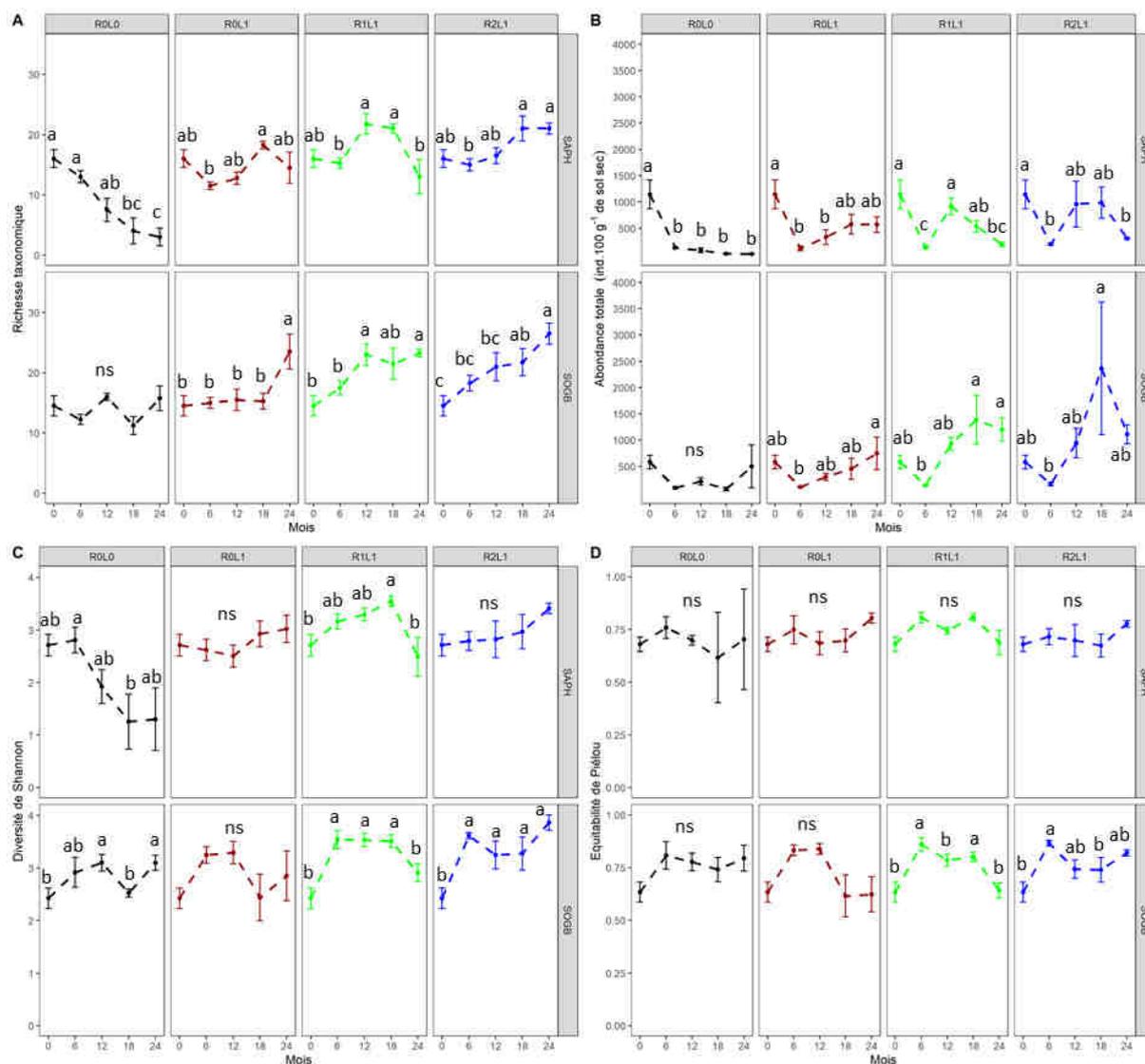
**Tableau XII** : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent des les caractéristiques des nématodes du sol

Variables	Zones (Z)	Traitements (T)	Date (D)	Z × T	Z × D	D × T	Z × T × D
Abondance totale (ind.100g <sup>-1</sup> de sol sec)	<b>0,011</b>	0,090	0,083	0,803	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	0,165
Bactérivores (%)	0,062	0,564	0,131	<b>0,018</b>	0,356	0,264	<b>0,002</b>
Fongivores (%)	0,175	0,061	0,116	0,897	0,869	0,105	0,566
Omnivores (%)	0,157	0,382	0,756	0,299	0,092	0,483	0,472
Prédateurs (%)	<b>0,004</b>	0,530	<b>0,039</b>	0,271	< <b>0,001</b>	0,061	0,415
Herbivores (%)	0,462	< <b>0,001</b>	0,053	0,193	<b>0,002</b>	< <b>0,001</b>	0,423
Richesse taxonomique	0,143	0,155	0,141	0,143	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,012</b>
Diversité de Shannon	0,142	0,863	0,398	<b>0,002</b>	<b>0,007</b>	0,123	< <b>0,001</b>
Equitabilité de Piélou	0,230	0,964	0,514	<b>0,030</b>	0,162	0,826	<b>0,013</b>
Indice d'Enrichissement	0,789	0,246	0,227	<b>0,015</b>	0,639	< <b>0,001</b>	<b>0,018</b>
Indice de Structure	0,876	0,898	0,444	<b>0,025</b>	0,223	0,093	<b>0,008</b>
Indice de Maturité	0,769	0,995	0,701	<b>0,033</b>	<b>0,008</b>	0,858	0,072
Chaine des voies de décomposition (NCR)	< <b>0,001</b>	0,324	0,205	<b>0,016</b>	<b>0,022</b>	0,110	<b>0,003</b>

Les valeurs en gras sont statistiquement significatives, p < 0,01, p < 0,05, p < 0,001

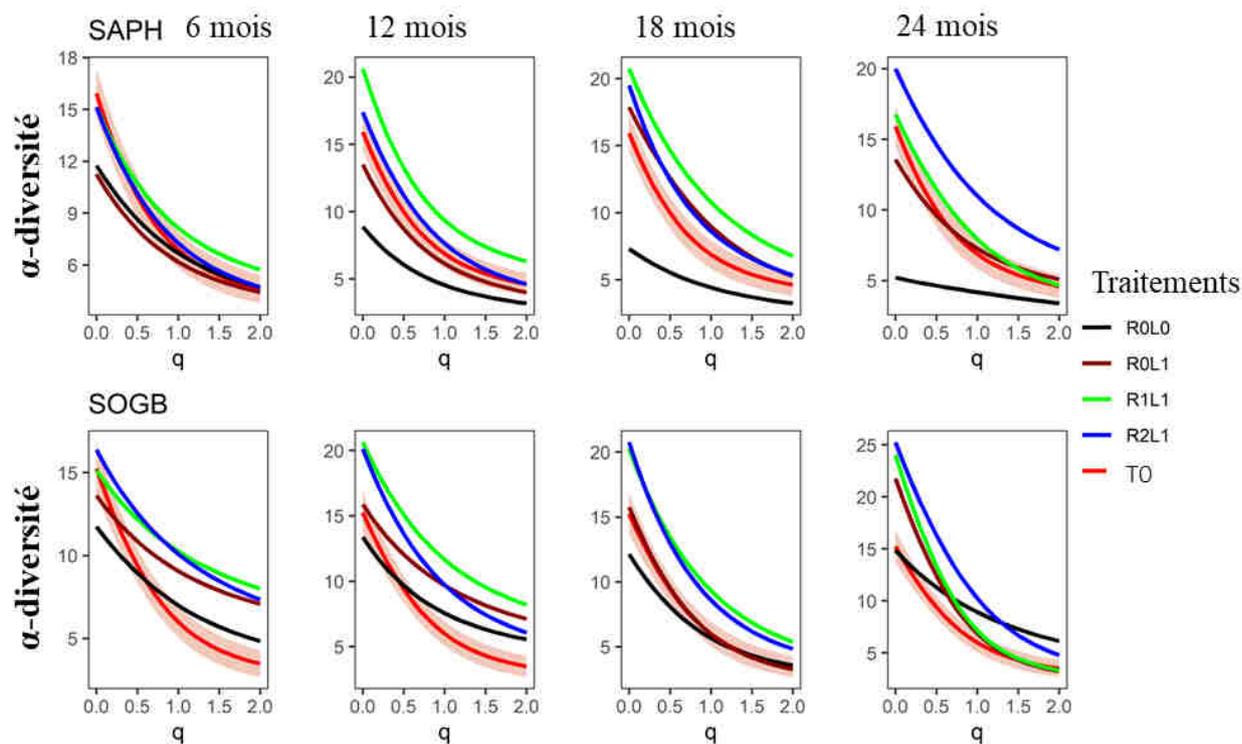
### 7.3.2- Détermination de la réponse de la structure des communautés de nématodes à la l'abattage des hévéas et à l'apport de résidus

L'abattage des hévéas n'a pas influencé la richesse taxonomique à la SAPH (**Figure 28A**). A la SOGB par contre, la perturbation semble augmenter la richesse taxonomique des nématodes (**Figure 28A**). Dans cette même zone l'apport de résidus d'abattage (R1L1 et R2L1) a contribué à l'augmentation significative de la richesse taxonomique (de 15 à 27 taxons) contrairement aux traitements sans apports. Le traitement R0L1 (légumineuse) a permis une augmentation significative de la richesse taxonomique des nématodes, mais à un faible niveau (de 15 à 23 taxons) que ceux avec les résidus d'abattage (**Figure 28A**). Une diminution de l'abondance totale des nématodes (87 % à la SAPH et 78 % à la SOGB) a été observée six mois après l'abattage des hévéas (**Figure 28B**). A la SAPH, une variation significative de l'abondance totale des nématodes a été observée dans les traitements R0L0 ( $p = 0.011$ ) et R1L1 ( $p = 3.69 \times 10^{-4}$ ). Cependant, aucun des traitements n'a montré une abondance totale supérieure au niveau de contrôle (1144 individus), quelle que soit la date d'échantillonnage. A la SOGB, une augmentation significative de l'abondance totale des nématodes (1397 et 2364 individus) a été observée à 18 mois dans les traitements avec résidus d'abattage (R1L1,  $p = 0,027$  ; R2L1,  $p = 0,002$ ). L'abattage des hévéas a également entraîné une augmentation significative de la diversité et de l'équitabilité des nématodes dans ces mêmes traitements uniquement à la SOGB (**Figure 28C et D**). La richesse taxonomique et les indices de Shannon et Simpson ont été unifiées dans une classe de mesures ( $q = 0$ ,  $q = 1$  et  $q = 2$ ) pour former un profil de diversité alpha. Dans le profil de diversité,  $q = 0$  correspond à la richesse taxonomique,  $q = 1$  à la diversité de Shannon et  $q = 2$  à l'inverse de Simpson (équitabilité). L'analyse du profil de diversité à 6 mois, montre que les communautés de nématodes étaient négativement impactées par l'abattage des hévéas dans les deux zones visitées (**Figure 29**). Les profils de diversité ont montré une plus grande richesse taxonomique lorsque  $q = 0$  dans les traitements avec apport de résidus d'abattage (R1L1 et R2L1) de 12 à 24 mois dans les deux zones. La diversité ( $q = 1$ ) la plus élevée a été observée dans le traitement R1L1 de 12 à 18 mois dans les deux zones d'étude. Cependant, à 24 mois, le traitement R2L1 était la plus diversifiée ( $q = 2$ ) quelle que soit la zone d'étude. A la SAPH, pour  $q = 2$ , le traitement R1L1 présentait une égale répartition des individus au sein de chaque taxon à 12 et 18 mois. A 24 mois, la plus grande équitabilité ( $q = 2$ ) a été observée dans le traitement R2L1. A la SOGB par contre, l'équitabilité a diminué avec le temps dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1 pour  $q = 2$ ). Par ailleurs, les profils de diversité étaient statistiquement différents entre les traitements dans chaque zone (**Tableau XIII**).



**Figure 28** : Variation temporelle de la structure des communautés de nématodes du sol à la SAPH et SOGB

Les lignes verticales représentent l'écart-type. Les lettres différentes sont statistiquement significatives. ns = non significatif. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.



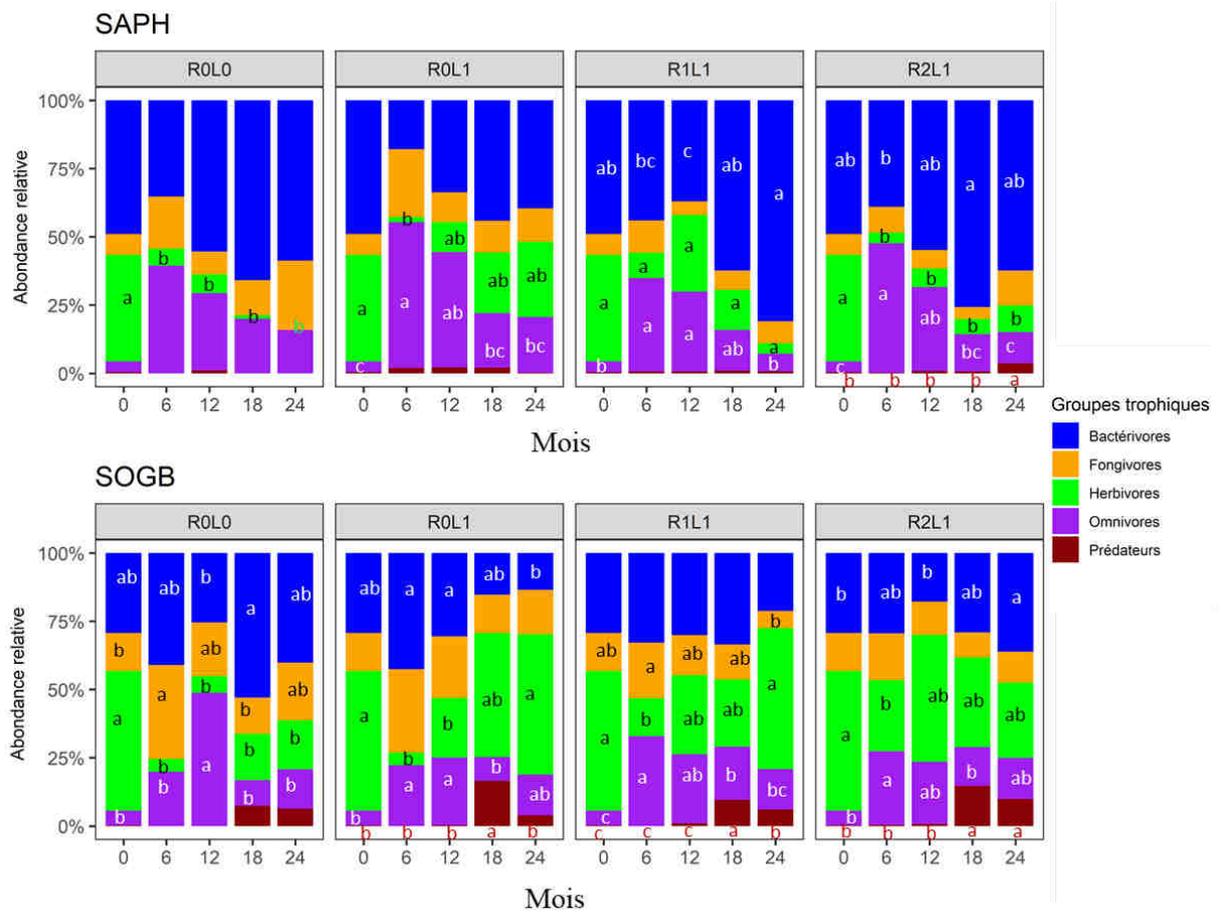
**Figure 29 :** Profils de diversité des nématodes du sol basés sur les nombres de Hill à la SAPH et SOGB

Des intervalles de confiance à 95 % ont été ajoutés pour la courbe du T0 (avant abattage). R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1 + tronc.

### 7.3.3- Détermination de la réponse des groupes trophiques de nématodes à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuses

Les proportions des groupes trophiques ont varié de manière significative au sein des traitements au fil du temps dans les deux zones visitées (**Figure 30**). La SAPH était caractérisée par une proportion plus élevée (plus de 50 %) de nématodes bactériovores, quels que soient les traitements et la date d'échantillonnage, que la SOGB (sauf à six mois). A la SOGB, une augmentation de la proportion de nématodes herbivores a été observée dans tous les traitements après six mois, sauf dans le traitement sans légumineuse ni résidus d'abattage (R0L0). A la SAPH, la proportion des omnivores a augmenté significativement six mois après l'abattage des hévéas, suivie d'une diminution continue jusqu'à 24 mois dans les traitements avec légumineuses et/ou résidus d'abattage (R0L1,  $p = 0,001$  ; R1L1,  $p = 0,003$  ; R2L1,  $p = 0,003$ , **Tableau XIV**). Dans cette même zone, la proportion des bactériovores a augmenté significativement entre 18 et 24 mois dans les traitements R1L1 ( $p = 0,003$ ) et R2L1 ( $p = 0,028$ , **Tableau XIV**). A la SOGB, la proportion des prédateurs a augmenté significativement (environ 20 %) à 18 mois dans tous les traitements avec légumineuses et/ou résidus d'abattage (R0L1,  $p = 0,002$  ; R1L1,  $p < 0,001$  ; R2L1,  $p < 0,001$ , **Tableau XIV**).

Dans les deux zones visitées, une diminution de l'abondance totale de nématodes libres a été enregistrée après 6 mois (80 et 60 % de perte à la SAPH et SOGB respectivement), indépendamment des groupes trophiques (**Tableaux XV et XVI**). A la SAPH, une résilience de l'abondance totale des nématodes libres, des bactériovores et des omnivores a été observée entre 12 et 18 mois par rapport à 0 mois (T0) dans le traitement R2L1 uniquement. Cependant, à la SAPH, aucune résilience des groupes trophiques (à l'exception des omnivores dans le traitement R0L1) n'a été observée dans les traitements sans résidus. En présence de résidus d'abattage (R1L1 et R2L1), l'abondance totale des nématodes fongivores a significativement augmenté à partir de 18 mois par rapport à T0 (**Tableau XV**). A la SOGB, entre 12 et 24 mois, une résilience significative des abondances totales de presque tous les groupes trophiques a été observée dans le traitement R2L1 (**Tableau XVI**).



**Figure 30** : Variation temporelle de l'abondance relative des groupes trophiques de nématodes à la SAPH et SOGB

R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1 + tronc.

**Tableau XIII** : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les effets des traitements sur les profils de diversité des nématodes du sol entre 6 et 24 mois à la SAPH et SOGB

Date (Mois)	SAPH				SOGB										
	q	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Traitements				Traitements						
					R0L0	R0L1	R1L1	R2L1	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	R0L0	R0L1	R1L1	R2L1
6	0	66,949	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	a	b	a	79,536	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	ab	c	b
	1	7,359	3	<b>0,049</b>	ab	a	b	ab	7,968	3	0,056	a	a	a	a
	2	2,272	3	0,517	a	a	a	a	6,271	3	0,099	a	a	a	a
12	0	39,264	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	b	c	bc	16,409	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	ab	b	b
	1	23,513	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	ab	c	bc	14,364	3	<b>0,002</b>	a	ab	b	ab
	2	13,259	3	<b>0,004</b>	a	ab	a	ab	7,4295	3	<b>0,048</b>	a	ab	b	ab
18	0	45,846	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	b	b	b	22,71	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	ab	b	b
	1	25,854	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	b	b	b	8,942	3	0,977	a	a	a	a
	2	10,368	3	<b>0,015</b>	a	ab	b	ab	5,426	3	0,143	a	a	a	a
24	0	44,815	3	<b>&lt; 0,001</b>	a	b	bc	c	23,514	33	<b>&lt; 0,001</b>	a	b	b	b
	1	14,873	3	<b>0,001</b>	a	ab	ab	b	8,011	3	<b>0,045</b>	a	a	a	a
	2	5,866	3	0,118	a	a	a	a	12,836	3	<b>0,005</b>	b	ab	a	b

Les valeurs en gras sont statistiquement significatives,  $p < 0,01$ ,  $p < 0,05$ ,  $p < 0,001$ . R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc. Chisq = khi carré, Df = degré de liberté, Pr = probabilité.

**Tableau XIV :** Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les effets des traitements sur les proportions des groupes trophiques de nématodes à la SAPH et SOGB

Groupes trophiques	SAPH				SOGB			
	R0L0	R0L1	R1L1	R2L1	R0L0	R0L1	R1L1	R2L1
Bactérovores (%)	0,931	0,141	<b>0,003</b>	<b>0,028</b>	<b>0,05</b>	<b>0,045</b>	0,523	<b>0,032</b>
Fongivores (%)	0,602	0,240	0,413	0,082	<b>0,049</b>	0,288	<b>0,039</b>	0,591
Omnivores (%)	0,110	<b>0,011</b>	<b>0,003</b>	<b>0,003</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,008</b>	<b>0,001</b>	<b>0,018</b>
Prédateurs (%)	0,487	0,680	0,974	<b>0,002</b>	0,14	<b>0,002</b>	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>
Herbivores (%)	< <b>0,001</b>	<b>0,014</b>	<b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,002</b>	<b>0,027</b>	<b>0,010</b>	<b>0,003</b>

Les valeurs en gras sont statistiquement significatives,  $p < 0,01$ ,  $p < 0,05$ ,  $p < 0,001$ . R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XV** : Changements temporels dans l'abondance totale des nématodes du sol (ind. 100 g<sup>-1</sup> de sol sec) à la SAPH

Variables	Traitements (mois après abattage)																	
	T0		R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	
Nématodes	690±	120±	68±	12±	11±	113±	304±	393±	385±	119±	625±	460±	180±	190±	895±	945±	698±	
libres	32	33 <sup>a</sup>	69 <sup>ab</sup>	18 <sup>b</sup>	17 <sup>b</sup>	86 <sup>a</sup>	288 <sup>a</sup>	219 <sup>a</sup>	161 <sup>a</sup>	47 <sup>b</sup>	88 <sup>a</sup>	297 <sup>a</sup>	72 <sup>b</sup>	43 <sup>b</sup>	804 <sup>a</sup>	327 <sup>a</sup>	60 <sup>b</sup>	
Bactérivores	544±	41±	40±	8±	10±	19±	114±	237±	230±	58±	332±	346±	150±	79±	644±	775±	192±	
	283	18 <sup>a</sup>	40 <sup>a</sup>	13 <sup>a</sup>	18 <sup>a</sup>	14 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	236 <sup>a</sup>	125 <sup>a</sup>	28 <sup>c</sup>	90 <sup>a</sup>	191 <sup>a</sup>	59 <sup>b</sup>	64 <sup>c</sup>	792 <sup>ab</sup>	546 <sup>a</sup>	54 <sup>ab</sup>	
Fongivores	95±	23±	4±	1±	0,7±	16±	24±	48±	68±	17±	49±	39±	17±	17±	47±	33±	39±	
	79	4 <sup>a</sup>	4 <sup>b</sup>	2 <sup>b</sup>	1 <sup>b</sup>	5 <sup>a</sup>	22 <sup>a</sup>	25 <sup>a</sup>	54 <sup>a</sup>	12 <sup>a</sup>	29 <sup>a</sup>	18 <sup>a</sup>	20 <sup>a</sup>	8 <sup>a</sup>	28 <sup>a</sup>	25 <sup>a</sup>	13 <sup>a</sup>	
Omnivores	44±	56±	24±	2±	0,3±	77±	162±	97±	86±	43±	239±	73±	10±	93±	197±	132±	34±	
	29	51 <sup>a</sup>	35 <sup>ab</sup>	3 <sup>b</sup>	0,4 <sup>b</sup>	74 <sup>b</sup>	185 <sup>a</sup>	68 <sup>ab</sup>	97 <sup>b</sup>	22 <sup>b</sup>	35 <sup>a</sup>	27 <sup>b</sup>	6 <sup>b</sup>	64 <sup>a</sup>	66 <sup>a</sup>	77 <sup>a</sup>	6 <sup>a</sup>	
Prédateurs	6±	0±	0,3±	0±	0±	1±	4±	11±	1±	0,5±	5±	3±	2±	0,2±	6±	5±	11±	
	10	0 <sup>a</sup>	0,6 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	1 <sup>b</sup>	8 <sup>ab</sup>	8 <sup>a</sup>	2 <sup>b</sup>	1 <sup>a</sup>	3 <sup>a</sup>	6 <sup>a</sup>	3 <sup>a</sup>	0,5 <sup>a</sup>	12 <sup>ab</sup>	3 <sup>ab</sup>	4 <sup>b</sup>	
Herbivores	454±	8±	10±	0,4±	0±	1±	25±	181±	184±	11±	291±	77±	10±	7±	64±	39±	28±	
	336	12 <sup>a</sup>	19 <sup>a</sup>	0,8 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	1 <sup>c</sup>	22 <sup>b</sup>	82 <sup>ab</sup>	218 <sup>a</sup>	2 <sup>bc</sup>	235 <sup>a</sup>	66 <sup>ab</sup>	14 <sup>c</sup>	5 <sup>b</sup>	70 <sup>a</sup>	22 <sup>ab</sup>	36 <sup>ab</sup>	

Moyenne ± écart type (n = 4), les différences significatives entre les dates d'échantillonnage sont indiquées par une lettre différente, selon le test post-hoc de Tukey. T0 = Avant abattage (Hévéa mature), R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XVI** : Changements temporels dans l'abondance totale des nématodes du sol (ind. 100 g<sup>-1</sup> de sol sec) à la SOGB

Variables	Traitements (mois après abattage)																
	T0	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
Nématodes	272±	90±	202±1	63±	248±	103±	229±	158±	355±	121±	681±	1075±	545±	119±	481±	1658±	831±
libres	137	40 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>	71 <sup>a</sup>	318 <sup>a</sup>	31 <sup>a</sup>	127 <sup>a</sup>	117 <sup>a</sup>	299 <sup>a</sup>	23 <sup>ab</sup>	336 <sup>a</sup>	865 <sup>ab</sup>	106 <sup>b</sup>	49 <sup>b</sup>	280 <sup>a</sup>	1986 <sup>a</sup>	417 <sup>a</sup>
Bactériveres	150±	42±	57±	42±	86±	51±	88±	56±	97±	47±	282±	541±	224±	49±	145±	892±	412±
	62	30 <sup>a</sup>	43 <sup>a</sup>	48 <sup>a</sup>	77 <sup>a</sup>	45 <sup>a</sup>	72 <sup>a</sup>	44 <sup>a</sup>	84 <sup>a</sup>	16 <sup>b</sup>	107 <sup>a</sup>	532 <sup>a</sup>	79 <sup>a</sup>	27 <sup>b</sup>	39 <sup>ab</sup>	1309 <sup>a</sup>	193 <sup>a</sup>
Fongivores	85±	29±	47±	5±	67±	29±	67±	28±	140±	28±	138±	181±	67±	29±	99±	105±	124±
	67	9 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>	4 <sup>b</sup>	90 <sup>a</sup>	12 <sup>a</sup>	46 <sup>a</sup>	12 <sup>a</sup>	176 <sup>a</sup>	7 <sup>b</sup>	75 <sup>a</sup>	178 <sup>a</sup>	10 <sup>ab</sup>	22 <sup>b</sup>	42 <sup>a</sup>	22 <sup>a</sup>	33 <sup>a</sup>
Omnivores	35±	18±	97±	4±	58±	22±	72±	31±	95±	46±	254±	224±	176±	40±	224±	313±	181±
	30	11 <sup>bc</sup>	60 <sup>a</sup>	4 <sup>c</sup>	90 <sup>ab</sup>	8 <sup>b</sup>	27 <sup>ab</sup>	26 <sup>b</sup>	70 <sup>a</sup>	11 <sup>b</sup>	181 <sup>a</sup>	137 <sup>a</sup>	80 <sup>a</sup>	17 <sup>b</sup>	182 <sup>a</sup>	327 <sup>a</sup>	142 <sup>ab</sup>
Prédateurs	1±2	0±0 <sup>c</sup>	0±0 <sup>c</sup>	10±	36±	0±0 <sup>b</sup>	2±3 <sup>b</sup>	42±	23±	0±0 <sup>c</sup>	7±6 <sup>b</sup>	129±	77±	0,25±	12±	347±	113±
				19 <sup>b</sup>	63 <sup>a</sup>			42 <sup>a</sup>	22 <sup>a</sup>			85 <sup>a</sup>	40 <sup>a</sup>	0,5 <sup>b</sup>	23 <sup>b</sup>	378 <sup>a</sup>	74 <sup>ab</sup>
Herbivores	308±	3±3 <sup>b</sup>	13±	7±4 <sup>b</sup>	252±	4±5 <sup>b</sup>	71±	296±	393±	19±7 <sup>b</sup>	248±	313±	656±	42±22 <sup>b</sup>	464±	706±	278±
	206		16 <sup>b</sup>		497 <sup>a</sup>		79 <sup>ab</sup>	326 <sup>a</sup>	353 <sup>a</sup>		168 <sup>b</sup>	198 <sup>ab</sup>	360 <sup>a</sup>		326 <sup>ab</sup>	580 <sup>a</sup>	109 <sup>ab</sup>

Moyenne ± écart type (n = 4), les différences significatives entre les dates d'échantillonnage sont indiquées par une lettre différente, selon le test post-hoc de Tukey. T0 = Avant abattage (Hévéa mature), R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### **7.3.4- Détermination de la réponse des indices écologiques à la perturbation et à l'apport de résidus d'abattage**

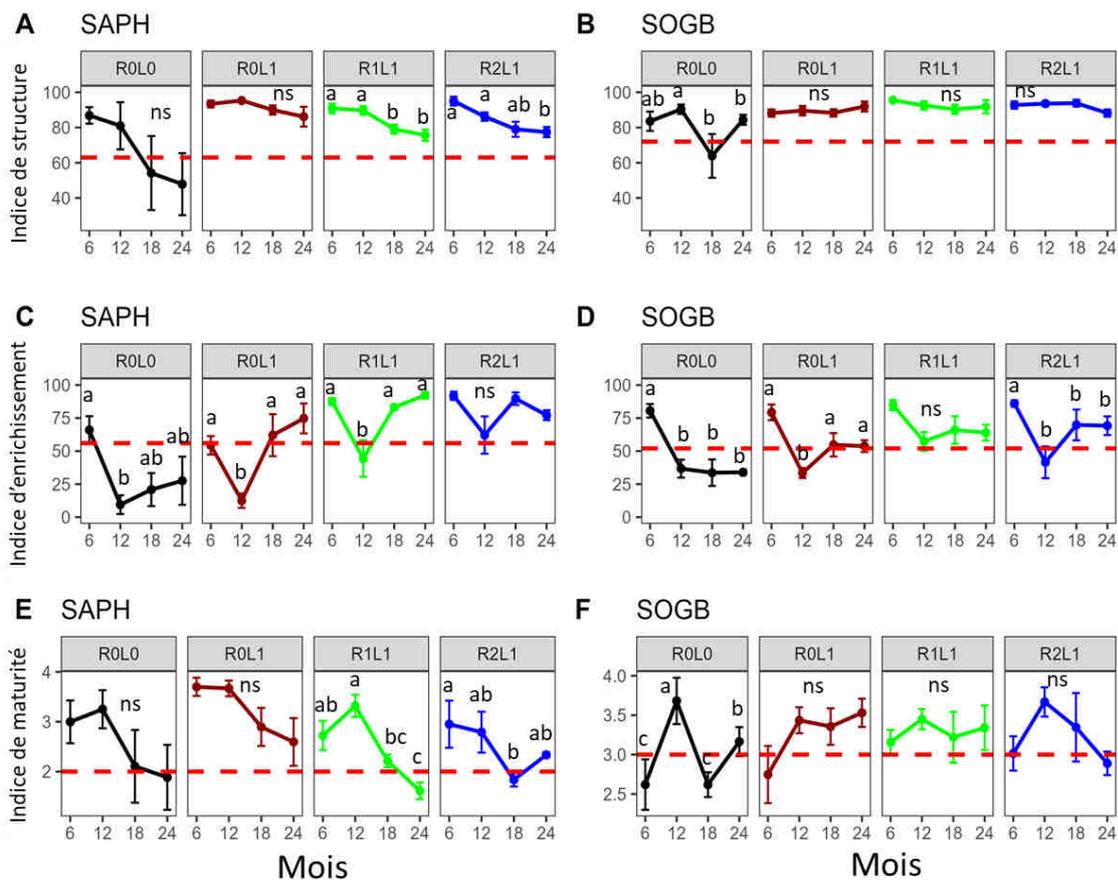
Des changements significatifs de l'indice de structure (IS) ont été observés dans tous les traitements avec branches fines (R1L1,  $p = 0,004$ ) et troncs (R2L1,  $p = 0,006$ ) après l'abattage des hévéas, uniquement à SAPH entre 6 et 24 mois (**Figure 31A**). A la SOGB, une variation significative de l'IS ( $p = 0,041$ ) a été observée dans les traitements sans résidus (R0L0) à cette même période (**Figure 31B**). L'indice d'enrichissement (IE) a significativement augmenté après 12 mois à la SAPH dans le traitement R0L1 ( $p = 0,003$ , **Figure 31C**), tandis qu'à la SOGB, l'IE a significativement diminué de 6 à 24 mois dans le traitement R0L0 ( $p < 0,001$ ) et a fluctué à de faibles niveaux au fil du temps dans le traitement R0L1 ( $p = 0,001$ , **Figure 31D**). Dans les traitements avec apport de résidus d'abattage (R1L1), l'IE a augmenté de manière significative ( $p = 0,001$ ) après 12 mois uniquement à la SAPH (**Figure 31C**). Dans les traitements sans résidus d'abattage (R0L0 et R0L1), aucune variation significative de l'indice de maturité (IM) n'a été observée sur les deux sites, sauf dans le traitement R0L0 à la SOGB où des fluctuations significatives, tous les 6 mois de l'IM ont été observées (**Figure 31E et F**). Cependant, à la SAPH, dans les traitements avec résidus d'abattage (R1L1 et R2L1), l'indice de maturité était élevé jusqu'à 12 mois, mais a chuté drastiquement à 18 et 24 mois, sauf dans le traitement R2L1 à 24 mois.

Le diagnostic du micro-réseau trophique du sol, basé sur l'IE et l'IS a révélé que les réseaux trophiques étaient positionnés dans le quadrat B avant l'abattage des hévéas dans les deux zones, ce qui est typique d'une condition d'enrichissement (**Figure 32**). Après 24 mois, tous les traitements (avec résidus d'abattage et légumineuses) des deux zones étaient positionnées dans le même quadrat B, à l'exception du traitement R0L0. A la SAPH, le traitement sans résidus (R0L0) était positionné dans un quadrat appauvri et dégradé (quadrat D). Cependant, à la SOGB, ce même traitement a été placé dans le quadrat C, avec des ressources limitées et structurées.

### **7.3.5- Détermination de la réponse de la composition des communautés de nématodes à l'abattage des hévéas et à l'apport de résidus**

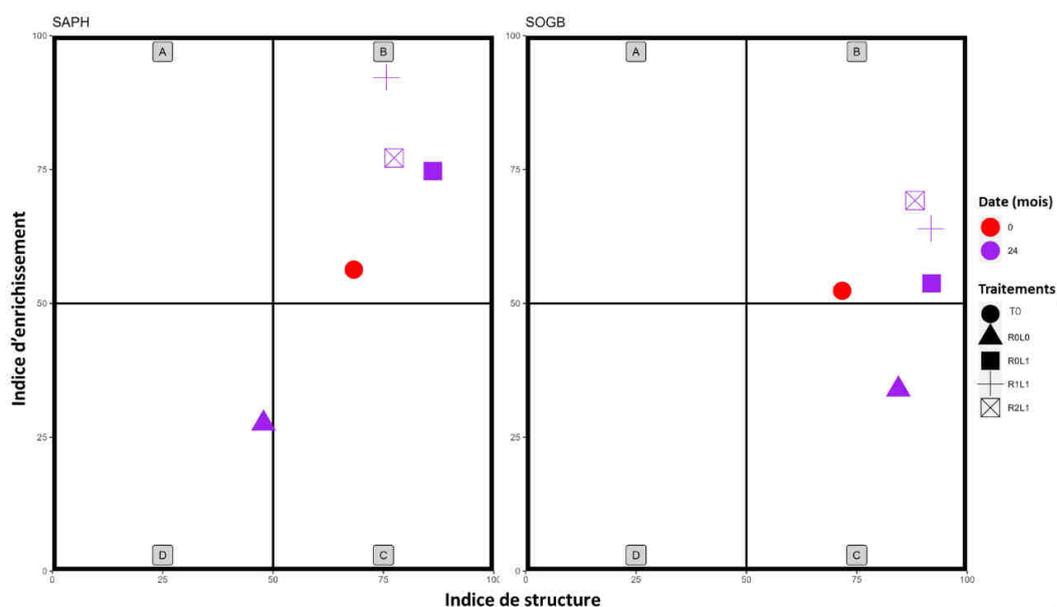
Une projection multidimensionnelle non métrique (NMDS) basé sur la dissimilarité de Bray-Curtis a été construite pour visualiser les modèles de la composition des communautés de nématodes dans tous les traitements dans chaque zone visitée en fonction du temps (**Figure 33**). Dans les deux zones, les résultats montrent que les modèles de la composition des communautés de nématodes après abattage (6 mois) étaient éloignés (résistance) de ceux d'avant abattage.

Cependant, avec le temps, les modèles observés dans les traitements avec résidus se rapprochaient de ceux de T0 (résilience). La PERMANOVA a montré un changement significatif dans la composition des nématodes, lié à un effet de la zone d'étude ( $F = 10,844$ ,  $R^2 = 0,032$ ,  $p = 0,001$ , **Tableau XVII**). Dans chaque zone, ces changements ont été influencés à la fois par les traitements (SAPH :  $F = 10,430$ ,  $R^2 = 0,176$ ,  $p = 0,001$  ; SOGB :  $F = 8,280$ ,  $R^2 = 0,157$ ,  $p = 0,001$ ) et les dates d'échantillonnage (SAPH :  $F = 16,706$ ,  $R^2 = 0,377$ ,  $p = 0,001$  **Tableau XVIII** ; SOGB :  $F = 17,383$ ,  $R^2 = 0,441$ ,  $p = 0,001$ , **Tableau XIX**).



**Figure 31** : Variation temporelle des indices écologiques des nématodes dans les différents traitements à la SAPH et SOGB

Les lignes verticales représentent l'écart-type. Les lettres différentes sont statistiquement significatives. ns = non significatif. La ligne horizontale pointillée rouge représente la plantation mature (T0 avant abattage).

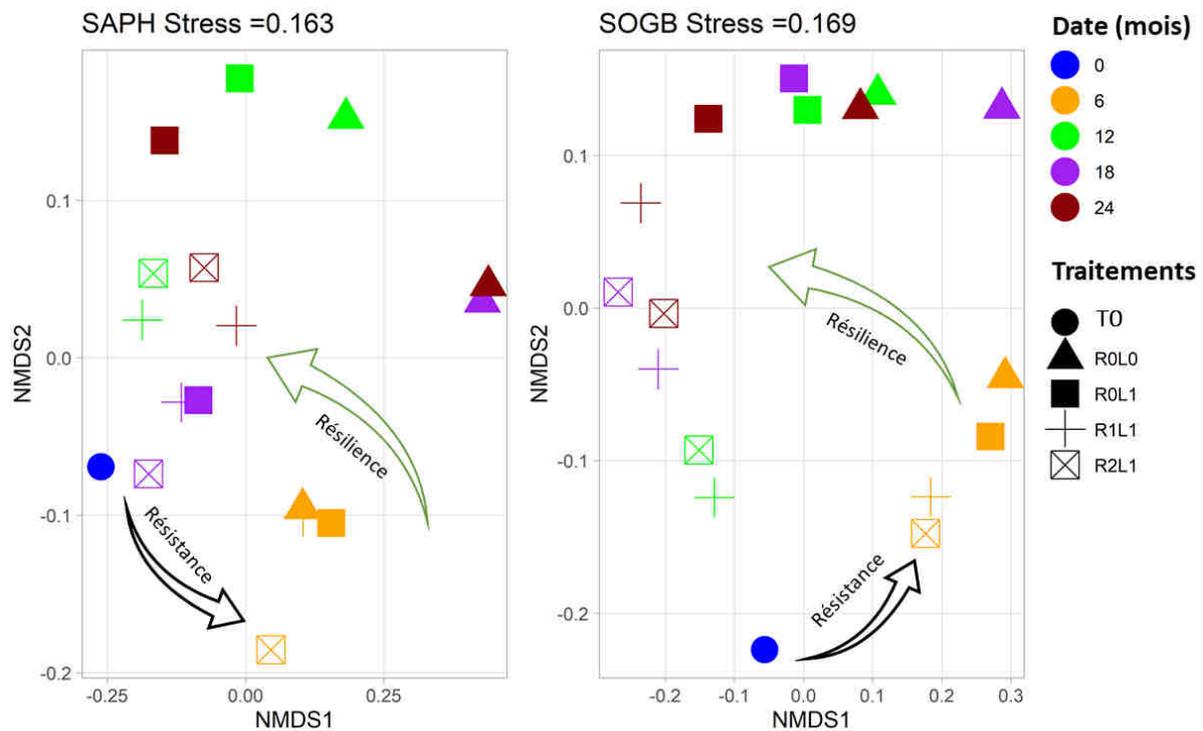


**Figure 32** : Diagnostic du micro-réseau trophique du sol à la SAPH et SOGB

**Tableau XVII** : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage, de la zone d'étude et des traitements sur la composition des nématodes du sol

	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,192	0,048	28,807	0,342	0,001	***
Zone (Z)	1	0,018	0,0180	10,844	0,032	0,001	***
Traitements (T)	3	0,073	0,024	14,603	0,130	0,001	***
D : Z	4	0,030	0,007	4,500	0,053	0,001	***
D : T	9	0,039	0,004	2,628	0,070	0,001	***
Z : T	3	0,015	0,005	3,077	0,027	0,002	**
D : S : T	9	0,026	0,002	1,786	0,047	0,013	*
Residuals	100	0,166	0,001		0,296		
Total	133	0,561			1,000		

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.



**Figure 33 :** Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition taxonomique des communautés de nématodes à la SAPH et SOGB

Cette analyse est basée sur des matrices de dissimilarité de Bray-Curtis. T0 = Avant abattage, R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XVIII :** Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition des nématodes du sol à la SAPH

SAPH	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,141	0,035	16,706	0,377	0,001	***
Traitements (T)	3	0,066	0,022	10,430	0,176	0,001	***
D : T	9	0,063	0,007	3,346	0,169	0,001	***
Residuals	49	0,104	0,002		0,276		
Total	65	0,376			1,000		

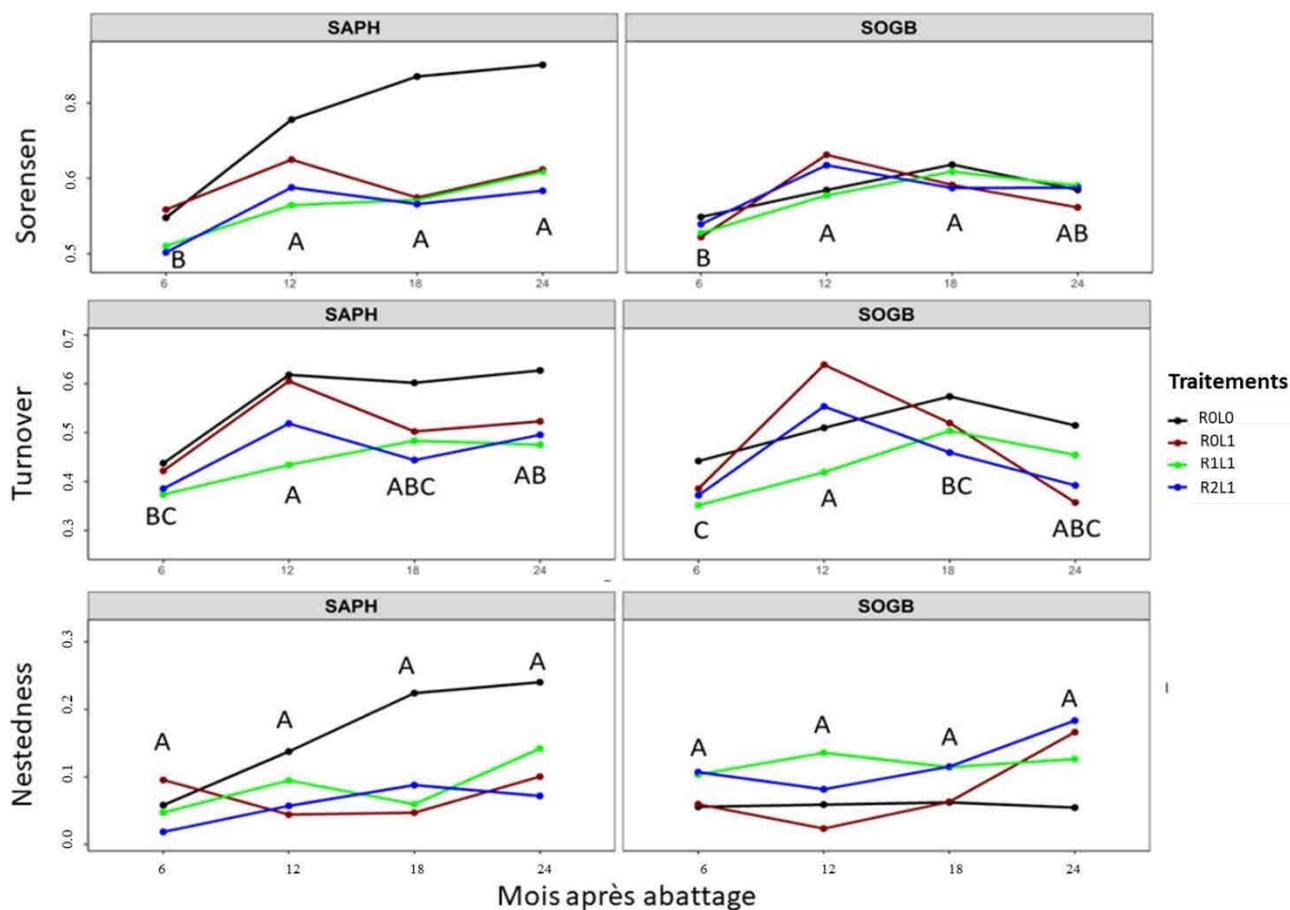
Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

**Tableau XIX** : Analyse PERMANOVA montrant l'effet de la date d'échantillonnage et des traitements sur la composition des nématodes du sol à la SOGB

SOGB	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	
Date (D)	4	0,196	0,049	17,383	0,441	0,001	***
Traitements (T)	3	0,070	0,023	8,280	0,157	0,001	***
D : T	9	0,033	0,003	1,328	0,075	0,177	
Residuals	51	0,144	0,002		0,324		
Total	67	0,445			1,000		

Cette analyse est basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

En comparant la dissimilarité entre les traitements par rapport à T0 dans chaque zone, une différence significative dans la composition des communautés de nématodes (**Figure 34**) a été observée. La dissimilarité de Sorensen entre tous les traitements était relativement plus faible pour les traitements avec résidus que ceux sans résidus. Le renouvellement (*turnover*) d'espèces (% de nouvelles espèces par rapport à T0) dans tous les traitements dans les deux zones a varié de manière significative dans le temps (**Figure 34**). Vingt quatre mois après l'abattage des hévéas, le renouvellement des espèces était important (~50 %) dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1) à la SAPH et dans tous les traitements avec résidus et légumineuses (R0L1, R1L1 et R2L1) à la SOGB. Par conséquent, le niveau d'imbrication (*nestedness* en Anglais) des taxons (espèces apparaissant également présentes à T0) est plutôt faible, inférieur à 30 % dans tous les traitements dans les deux zones, quelle que soit la date d'échantillonnage.



**Figure 34** : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de nématodes du sol à la SAPH et SOGB

Cette analyse est basée sur des données de présence-absence. Les différences significatives entre les différentes dates d'échantillonnage sont indiquées par des lettres différentes, selon le post-hoc de Tukey. ROL0 = Pas de légumineuse ni de résidus, ROL1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

#### **7.4- Caractérisation des communautés microbiennes du sol**

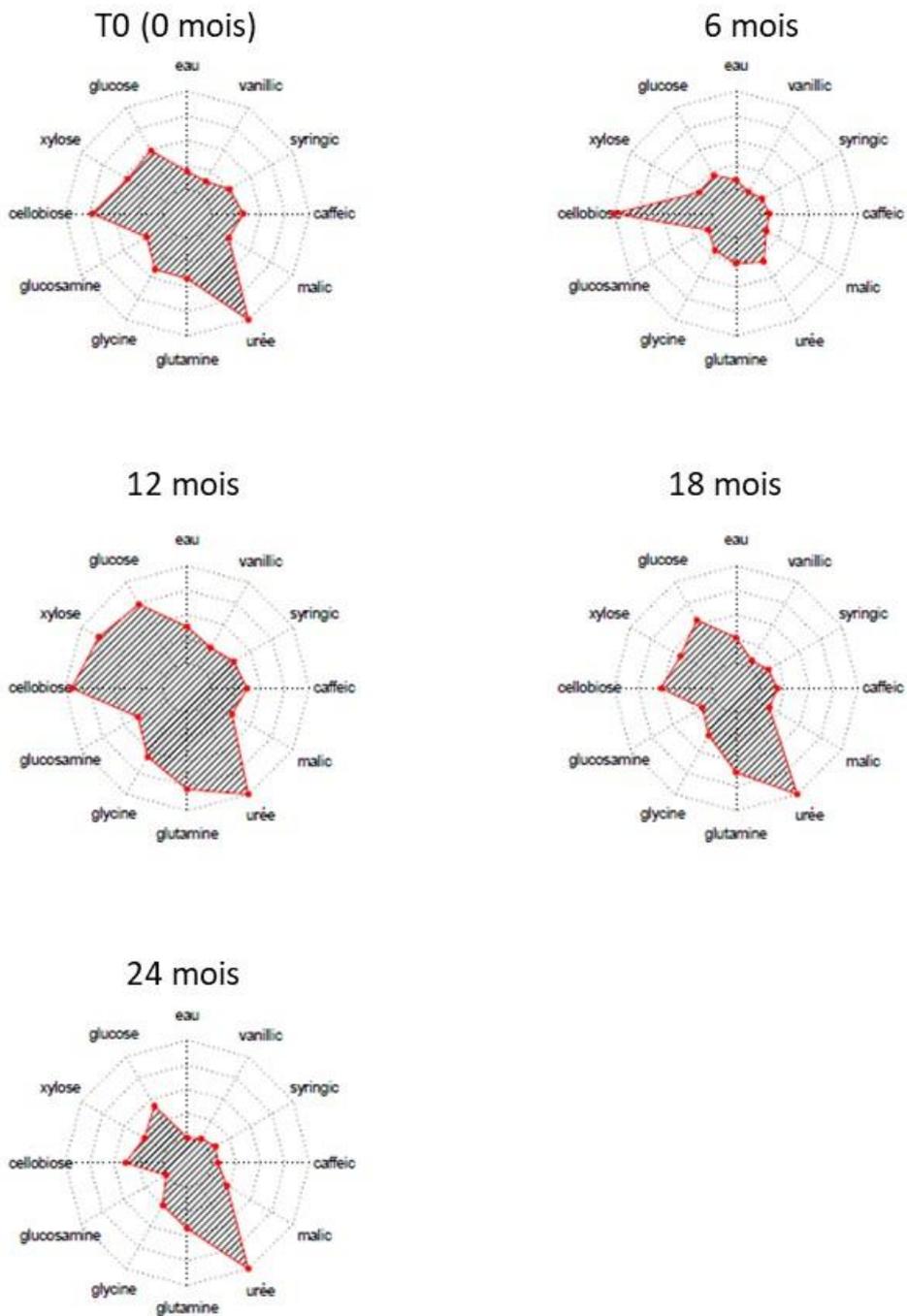
Au total, 748 980 séquences provenant de 145 échantillons étaient présentes dans l'ensemble de données 16S, et 2 002 595 séquences provenant de 145 échantillons dans l'ensemble de données 18S. Ainsi, 2878 phylotypes de 16S et 2399 phylotypes de 18S, appartenant à 19 phyla bactériens et 12 fongiques, ont été détectés. Les bactéries étaient principalement composées de protéobactéries (31 % des séquences 16S lues), actinobactéries (19,1 %) et firmicutes (11,9 %). Les champignons représentaient 82,5 % des séquences 18S identifiées et étaient principalement composés d'ascomycètes (17,4 % de séquences fongiques, en moyenne), de basidiomycètes (7 %) et de mucoromycètes (3,5 %).

##### **7.4.1- Détermination de la réponse des profils métaboliques microbiens à la perturbation mécanique du sol**

Pour des raisons liées au coût des analyses, une seule zone (ici SAPH) a été choisie pour visualiser l'impact de la perturbation (abattage des hêvéas) sur les profils métaboliques des communautés microbiennes. Les résultats montrent qu'avant la perturbation (T0), l'activité métabolique était principalement la plus forte pour les substrats urée, glucose, xylose et cellobiose (**Figure 35**). Ce profil, 6 mois après la perturbation était totalement différent, avec une forte activité de la cellobiose. Un an après la perturbation, le profil était plus diversifié avec plus de substrats qui induisaient une forte activité, comme l'urée, la glutamine et les carbohydrates. Enfin, 18 et 24 mois après la perturbation, le profil métabolique présentait un modèle semblable à celui observé à T0.

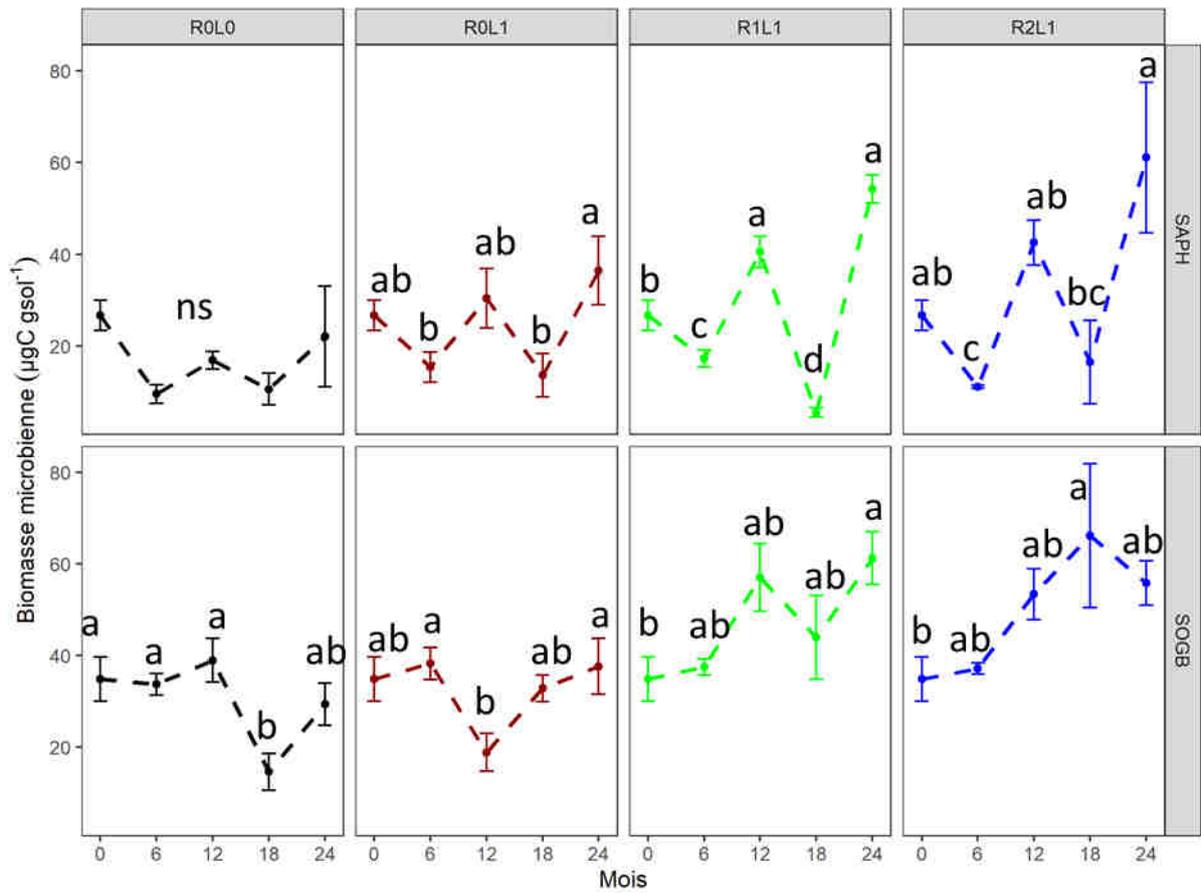
##### **7.4.2- Détermination de la réponse de la biomasse microbienne à la perturbation mécanique du sol et à l'apport de résidus**

Les micro-organismes se distinguent des deux autres groupes étudiés (macrofaune et nématodes) par une dynamique en dent de scie durant les 24 mois de l'étude et ce, quelle que soit la zone ou le traitement. L'abattage des hêvéas (après 6 mois) a entraîné une baisse significative de la biomasse microbienne à la SAPH et une augmentation de celle-ci à la SOGB (**Figure 36**). Après l'abattage, la biomasse microbienne à la SAPH a évolué en dent de scie. A la SOGB, l'apport des résidus d'abattage a entraîné une augmentation significative du niveau de biomasse microbienne après l'abattage alors qu'on ne constate aucun effet significatif de la légumineuse sur cette biomasse.



**Figure 35** : Profil métabolique des substrats en fonction de la date

Les profils métaboliques sont mesurés à partir des rapports de SIR (Respiration Induite par le Substrat). Le substrat ayant induit la plus forte respiration est utilisé comme référence pour calculer les rapports.



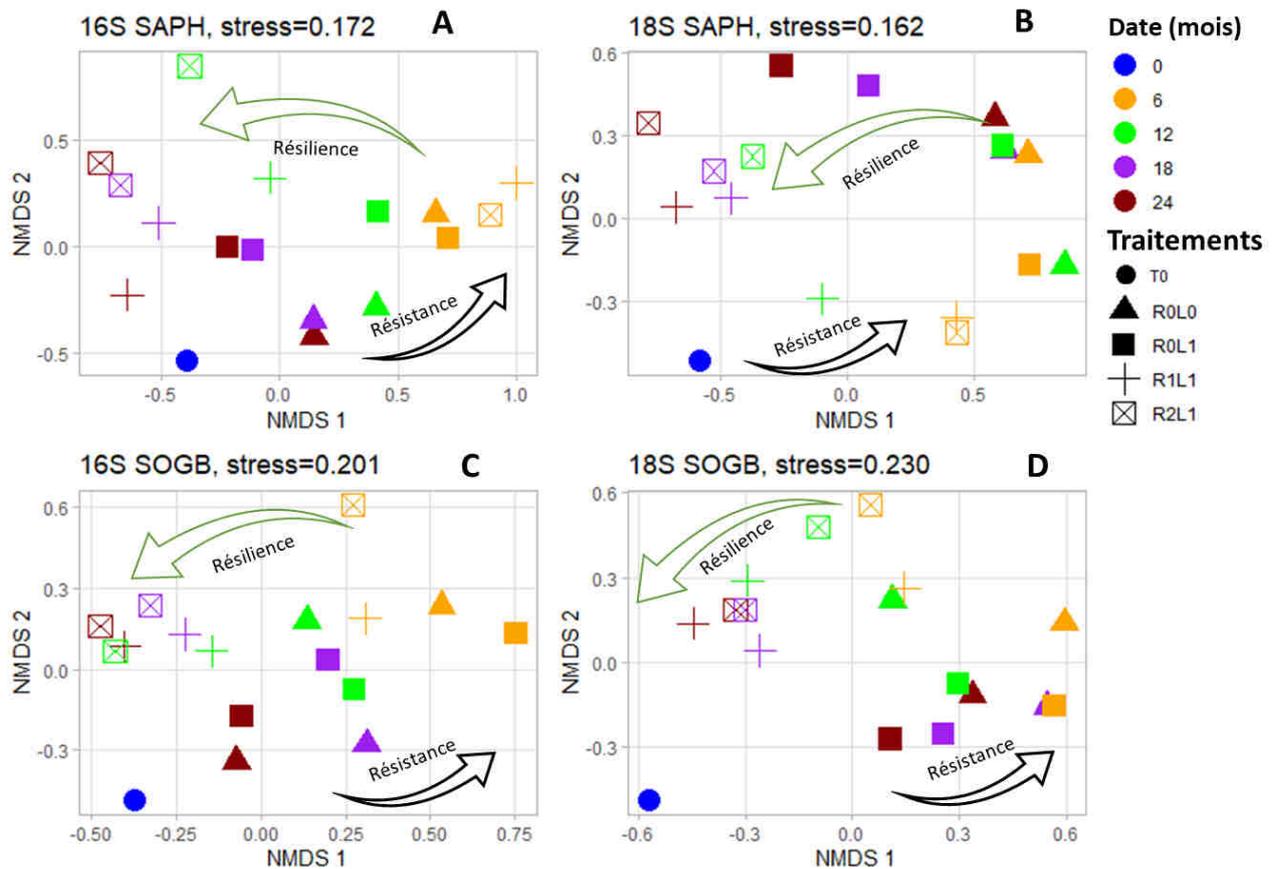
**Figure 36** : Variation temporelle de la biomasse microbienne en fonction des traitements à la SAPH et SOGB

Les lignes verticales représentent l'écart-type. Les lettres différentes sont statistiquement significatives selon le test de post-hoc de Tukey. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### 7.4.3- Détermination de la réponse de la composition des communautés microbiennes à la perturbation et l'apport de résidus d'abattage

Une analyse globale de PERMANOVA a été effectuée pour tester les effets des zones visitées (SAPH vs SOGB), des traitements et du temps sur la composition des communautés de procaryotes (16S) et de microeucaryotes (18S). Des différences majeures ont été révélées entre les deux zones pour les procaryotes (16S :  $F = 27,265$  ;  $R^2 = 0,16$  ;  $p < 0,001$ ) et les microeucaryotes (18S :  $F = 10,437$  ;  $R^2 = 0,06$  ;  $p < 0,001$ , **Tableau XX**). Sur cette base, les analyses ont été effectuées pour observer l'influence relative des traitements et du temps sur la composition des communautés microbiennes dans chaque zone, séparément (**Figure 37**). Globalement, des changements significatifs ont été observés dans la composition des communautés entre T0 et 6 mois après l'abattage, puis une convergence graduelle vers les communautés à T0 au fil du temps. Le temps était le facteur explicatif le plus important sur les communautés de microeucaryotes, responsable de 35 % et 26 % de la variation totale à la SAPH et SOGB respectivement. Le temps comptait pour 30 % et 28 % respectivement à SAPH et SOGB de la variation totale des procaryotes. Pour les microeucaryotes, les traitements étaient responsables de 12 % et 9 % de la variation totale à la SAPH et SOGB respectivement (**Tableau XX**). La variation totale des communautés de procaryotes était gouvernée par les traitements de 9 % et 7 %, respectivement à la SAPH et SOGB.

Les changements dans la composition des communautés (dissimilarité de Sorensen) par rapport à T0 ont été partitionnés en turnover réel (renouvellement) et nestedness (imbrication) pour estimer la résilience des communautés après la perturbation (**Figure 38**). Dans les deux zones visitées, le  $\beta$ ratio (*Nestedness/Sorensen*) était  $< 0,5$  dans pour les procaryotes et de microeucaryotes au cours du temps après l'abattage des hévéas. Ces faibles valeurs de  $\beta$ ratio indiquent que les changements de composition microbienne étaient principalement liés à un renouvellement des communautés. Dans les deux zones, le renouvellement des procaryotes était davantage lié au temps tandis que le renouvellement des microeucaryotes était lié à l'effet des traitements (**Tableau XXI**).



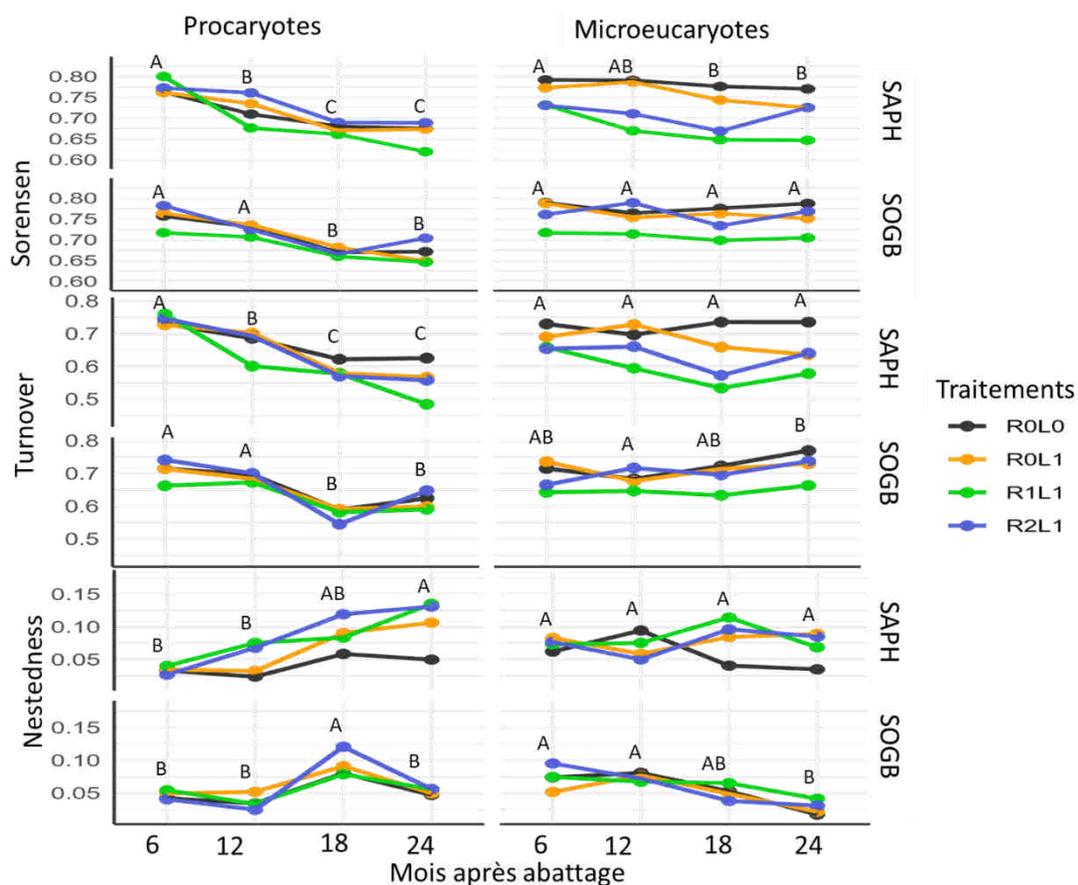
**Figure 37 :** Ordination multidimensionnelle non métrique montrant la variation de la composition des communautés de procaryotes (16S, A et C) et microeucaryotes (18S, B et D)

Cette analyse est basée sur des matrices de dissimilarité de Bray-Curtis. Les panels A et B montrent les communautés à la SAPH. Les panels C et D montrent les communautés de la SOGB. T0 = avant abattage, R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XX** : Analyse PERMANOVA montrant les facteurs qui affectent la composition des communautés microbiennes du sol à la SAPH et SOGB

		SAPH					SOGB						
		Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)		
<b>16S</b>	Date (D)	4	5,348	0,306	8,830	0,001	***	4	4,985	0,289	7,583	0,001	***
	Traitements (T)	3	1,706	0,097	3,757	0,001	***	3	1,344	0,077	2,725	0,001	***
	D : T	9	2,054	0,117	1,507	0,002	**	9	1,704	0,098	1,152	0,065	.
	Residual	55	8,327	0,477				56	9,203	0,533			
	Total	71	17,437	1,000				72	17,237	1,000			
<b>18S</b>	Date (D)	4	6,863	0,355	12,570	0,001	***	4	5,702	0,263	6,955	0,001	***
	Traitements (T)	3	2,355	0,121	5,753	0,001	***	3	1,954	0,090	3,179	0,001	***
	D : T	9	2,594	0,134	2,112	0,001	***	9	2,482	0,114	1,345	0,004	**
	Residual	55	7,506	0,388				56	11,477	0,530			
	Total	71	19,320	1,000				72	21,616	1,000			

16S = Procaryotes ; 18S = Microeucaryotes. Cette analyse est basée sur la matrice de distance de Bray-Curtis. Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité. p < 0,05, p < 0,01 et p < 0,001 sont indiqués par, \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.



**Figure 38** : Bêta diversité totale (dissimilarité de Sorensen) des communautés de procaryotes et de microeucaryotes à la SAPH et SOGB

Cette analyse est basée sur des données de présence-absence. Les différences significatives entre les différentes dates d'échantillonnage sont indiquées par des lettres différentes, selon le post-hoc de Tukey. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

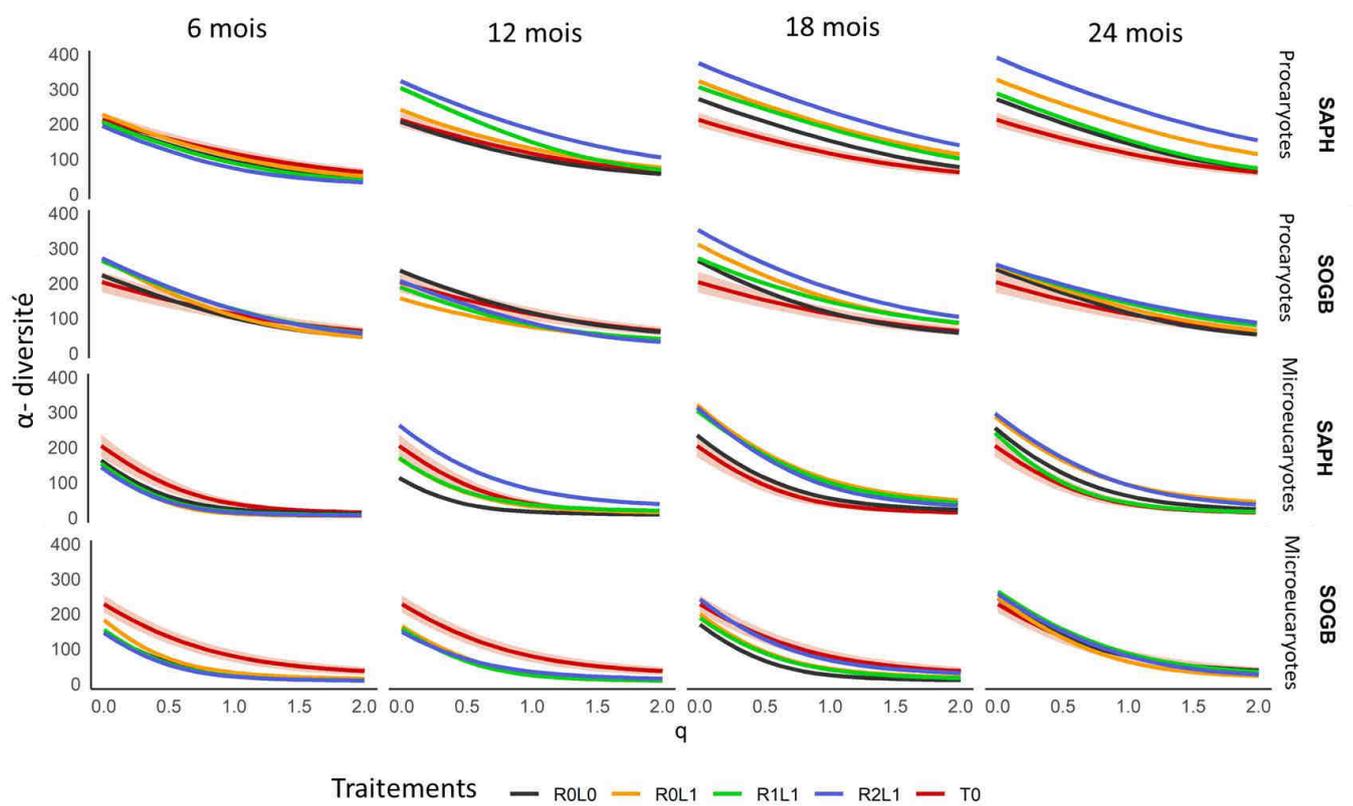
**Tableau XXI** : Modèle linéaire à effets mixtes montrant les facteurs qui affectent le renouvellement des communautés microbiennes du sol

		16S			18S				
		Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Chisq	Df	Pr(>Chisq)		
SAPH	Date (D)	91,172	3	< 2 <sup>e-16</sup>	***	7,410	3	0,059	.
	Traitements (T)	8,372	3	0,038	*	35,795	3	8,273 <sup>e-08</sup>	***
	D : T	12,465	9	0,188		10,340	9	0,323	
SOGB	Date (D)	40,451	3	8,549 <sup>e-09</sup>	***	10,332	3	0,015	*
	Traitements (T)	2,159	3	0,539		32,052	3	5,103 <sup>e-07</sup>	***
	D : T	4,101	9	0,904		10,688	9	0,297	

16S = Procaryotes, 18S = Microeucaryotes. Chisq = khi carré, Df = degré de liberté, Pr = probabilité. Les traitements ont été définis comme un facteur fixe et le temps comme un facteur aléatoire dans le modèle.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

#### **7.4.4- Détermination de la réponse de la structure des communautés microbiennes à la perturbation et l'apport de résidus**

La richesse taxonomique et les mesures converties des indices de Shannon et Simpson ont été unifiés dans une classe de mesures ( $q = 0$ ,  $q = 1$  et  $q = 2$ ) appelée nombres de Hill pour former un profil de diversité alpha (**Figure 39**). Sur le profil de diversité les valeurs de  $q = 0$ ,  $q = 1$  et  $q = 2$ , se réfèrent respectivement à la richesse spécifique, à la diversité de Shannon et à la distribution des individus au sein de chaque espèce. Aussi bien à la SOGB comme à la SAPH, la diversité alpha des communautés de procaryotes a été faiblement impactée par la perturbation. L'impact des traitements n'était pas perceptible sur la richesse spécifique des procaryotes après 6 mois. Néanmoins, à la SAPH, une grande richesse spécifique des procaryotes et microeucaryotes a été observée dans le traitement R2L1 à partir de 12 mois sans impact sur la distribution des espèces. La diversité de procaryotes et microeucaryotes étaient élevées dans le traitement R1L1 entre 12 et 18 mois suivie d'une baisse entre 18 et 24 mois. La richesse spécifique et la diversité de procaryotes et microeucaryotes étaient plus élevées dans le traitement R0L1 à 18 et 24 mois que dans les autres traitements. Les communautés de microeucaryotes répondent plus lentement aux apports de résidus (R1L1 et R2L1) que les communautés de procaryotes, en fonction du temps (**Tableau XXII**). A la SOGB, la richesse spécifique et la diversité des procaryotes et des microeucaryotes augmentent dans les traitements R2L1 et R0L1 jusqu'à 18 mois avant de revenir au même niveau que la diversité initiale à 24 mois (**Figure 39**). Les communautés de microeucaryotes ont été plus affectées négativement par la perturbation, et sont caractérisées par une très faible équitabilité, montrant quelques espèces très dominantes.



**Figure 39** : Profils de diversité de la structure des communautés microbiennes du sol

Des intervalles de confiance à 95 % ont été ajoutés à la courbe de T0 (avant abattage). R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XXII** : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent les profils de diversité des communautés microbiennes à la SAPH et SOGB

		SAPH				SOGB						
q		Chisq	Df	Df.res	Pr(>Chisq)	Chisq	Df	Df.res	Pr(>Chisq)			
16S	0	Date (D)	454,62	3		< 2,2 <sup>e-16</sup>	***	365,459	3	< 2,2 <sup>e-16</sup>	***	
		Traitement (T)	185,20	3		< 2,2 <sup>e-16</sup>	***	48,393	3	1,757 <sup>e-10</sup>	***	
		D : T	117,85	9		< 2,2 <sup>e-16</sup>	***	132,464	9	< 2,2 <sup>e-16</sup>	***	
	1	Date (D)	14,182	3	41,422	1,675 <sup>e-06</sup>	***	10,132	3	44.192	3,365 <sup>e-05</sup>	***
		Traitement (T)	4,136	3	41,240	0,011	*	2,009	3	44.239	0,126	
		D : T	1,142	9	41,348	0,356		1,089	9	44.236	0,390	
	2	Date (D)	14,608	3	41,422	1,234 <sup>e-06</sup>	***	10,609	3	44.173	2.24 <sup>e-05</sup>	***
		Traitement (T)	6,265	3	41,240	0,001	**	2,055	3	44.215	0,119	
		D : T	1,454	9	41,348	0,197		1,278	9	44.214	0,275	
18S	0	Date (D)	52,651	3		2,175 <sup>e-11</sup>	***	28,958	3		2,284 <sup>e-06</sup>	***
		Traitement (T)	5,463	3		0,140		1,469	3		0,689	
		D : T	9,974	9		0,352		3,758	9		0,926	
	1	Date (D)	26,457	3	41,352	1,027 <sup>e-09</sup>	***	15,338	3	44,140	5,611 <sup>e-07</sup>	***
		Traitement (T)	2,583	3	41,197	0,066	.	0,238	3	44,176	0,868	
		D : T	2,497	9	41,290	0,022	*	0,908	9	44,176	0,526	
	2	Date (D)	29,658	3	41,422	2,113 <sup>e-10</sup>	***	11,977	3	44,112	7,264 <sup>e-06</sup>	***
		Traitement (T)	1,972	3	41,240	0,133		0,144	3	44,142	0,932	
		D : T	3,652	9	41,348	0,001	**	0,958	9	44,143	0,486	

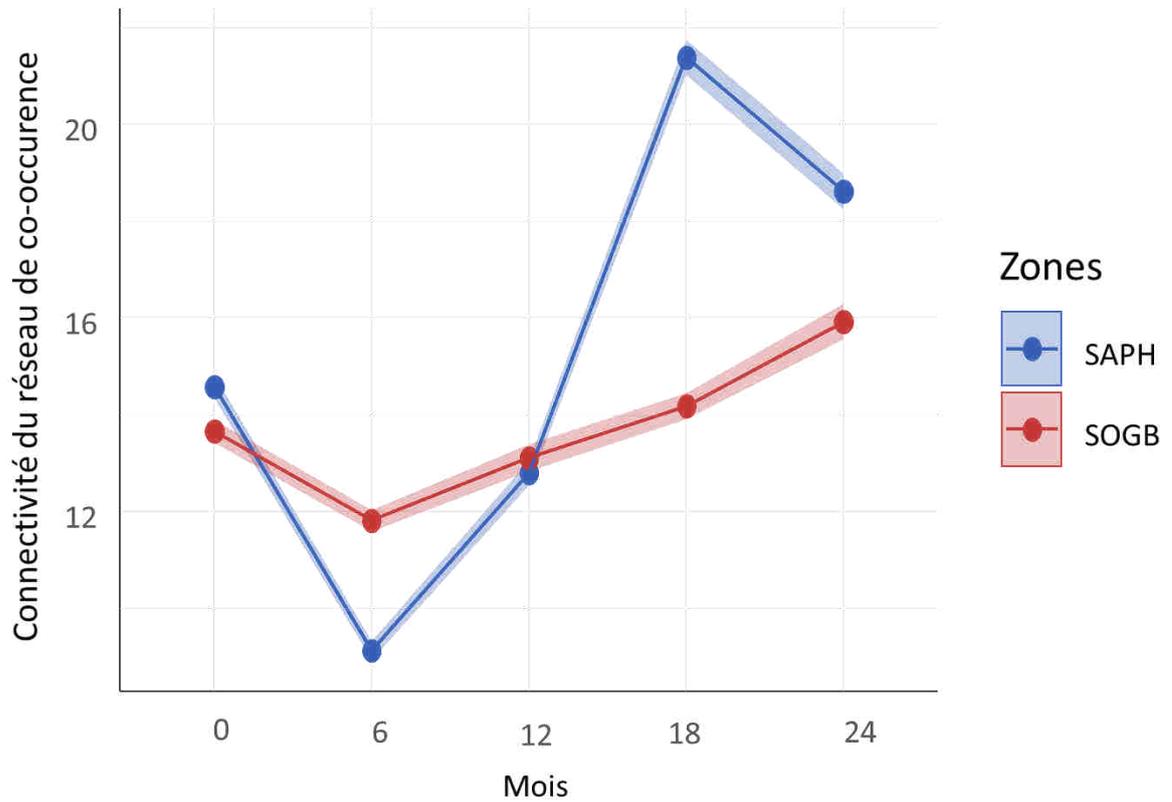
16S = Procaryotes ; 18S = Microeucaryotes. Chisq = khi carré, Df = degré de liberté, Df.res = degré de liberté de la somme des carrés résiduels, Pr = probabilité. Les traitements ont été définis comme facteur fixe et le temps comme un facteur aléatoire dans le modèle.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

#### 7.4.5- Détermination de la réponse des réseaux de co-occurrence microbiens à la perturbation et l'apport de résidus

Pour chaque zone et pas de temps, un réseau de cooccurrence (fusionnant les données 16S et 18S) a été calculé (**Figure 40** et **Figure 41**). Les métriques calculées pour décrire la topologie du réseau au fil du temps comprenaient tous les traitements (**Tableau XXIII**). Avant la perturbation, nous avons observé des réseaux plus robustes (plus de nœuds et une connectivité plus élevée) à T0 à la SAPH qu'à la SOGB et un rôle moins important des microeucaryotes à la SAPH (ratios de nœuds et hubs 18S/16S plus faibles). La coupe à blanc des arbres a eu un impact profond sur le réseau microbien, nous avons observé une réduction nette du nombre total de nœuds (qui semble principalement imputable à une perte de nœuds 18S, **Tableau XXIII**) et de taxons centraux ainsi qu'une diminution de la connectivité des réseaux (**Figure 40**), de la centralité de proximité et de la transitivité, et une augmentation de la centralité d'interdépendance (**Figure 42**). La résilience des communautés était ensuite perceptible par un rétablissement progressif des propriétés initiales au fil du temps. La connectivité du réseau a été particulièrement impactée par l'abattage des hêtres à la SAPH (connectivité  $T_0 - T_{6\text{ mois}} = 5,46$  à la SAPH vs 1,84 à la SOGB, **Tableau XXIII**). Il est intéressant de noter qu'à la SAPH, un gain net de nœuds 16S a été observé 6 mois après la perturbation du sol, simultanément à la SOGB. Les diagrammes de densité montrant la fréquence des degrés de nœuds d'interconnectivité de la proximité et de transitivité (**Figure 42**) indiquent clairement des structures de réseau moins robustes 6 mois après la perturbation du sol à la SAPH. Plus précisément, 6 mois après la perturbation du sol, nous avons observé une plus grande proportion de nœuds avec des degrés moyens faibles (c'est-à-dire la connectivité) et une plus grande proportion de nœuds caractérisés par une distance plus courte à tout autre nœud (c'est-à-dire la centralité de proximité) et une plus grande proportion de nœuds avec un plus grand nombre de chemins les plus courts entre les nœuds qui les traversent (centralité d'interdépendance). Il est intéressant de noter qu'une récupération plus rapide des propriétés topologiques initiales s'est produite à la SAPH, où la connectivité des réseaux du sol a même dépassé celle de T0 à 18 mois (**Figure 40** et **Tableau XXIII**). Cette tendance a été observée en même temps qu'une augmentation nette du rapport des hubs 18S/16S après 18 mois.

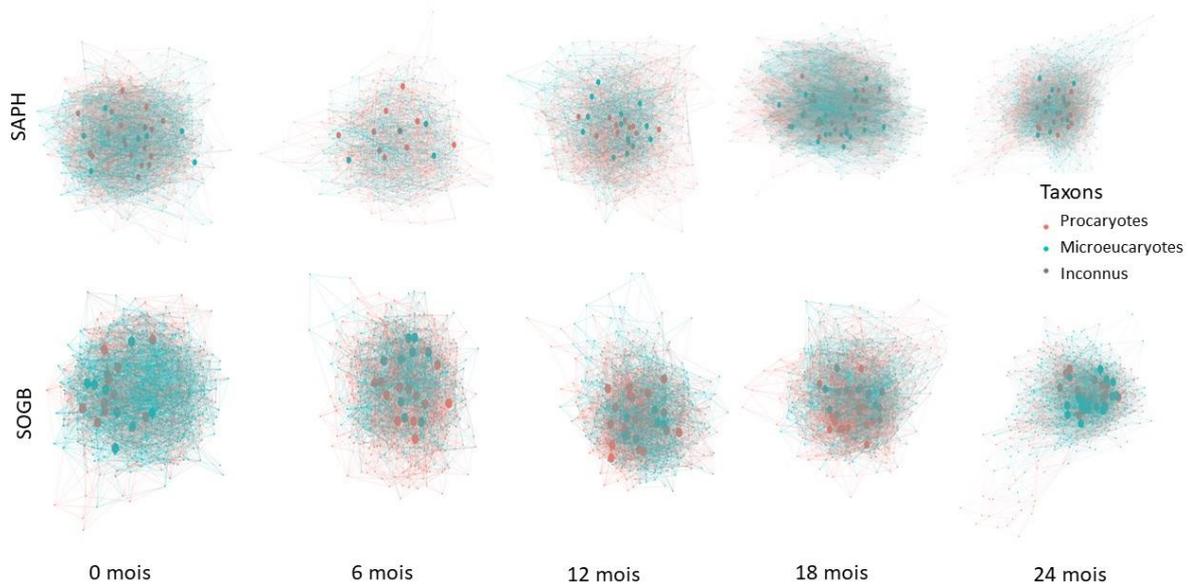
Les propriétés de la topologie des réseaux ont également été utilisées pour caractériser davantage l'effet des différents traitements sur les communautés du sol (**Annexe 6** et **7**). Des réseaux de co-occurrence ont été calculés pour chaque zone et chaque traitement, en fusionnant toutes les dates d'échantillonnage à l'exception de la plantation mature (0 mois) (**Tableau XXIII**). Dans les deux zones, le rapport nœuds 18S/16S était favorable aux taxons

microeucaryotes lorsque seules des légumineuses étaient cultivées (R0L1), tandis que les réseaux issus des traitements témoins (R0L0) comptaient moins de nœuds 18S. Le réseau issu du traitement avec des légumineuses et des résidus fins (R1L1) était caractérisé par plus de nœuds 16S. Les différences dans la topologie du réseau induites par les traitements étaient plus prononcées à la SAPH. Là, les deux traitements comprenant des résidus d'abattage avec légumineuse (R1L1 et R2L1) présentent une connectivité élevée et le réseau microbien du traitement R1L1 a montré la plus grande connectivité (degré moyen = 19,36). Le rapport 18S/16S le plus élevé a été trouvé dans le traitement R2L1, atteignant une valeur de 2,2 alors que les autres traitements se situaient entre 0,8 et 1,1. Cette valeur particulièrement élevée ne reflète pas le rapport des nœuds du réseau 18S/16S, ce qui est susceptible de révéler une place centrale des microeucaryotes dans ce traitement dans un contexte pédologique sableux. A la SOGB, zone plus argileuse, l'effet du traitement sur les propriétés des réseaux est moins perceptible.



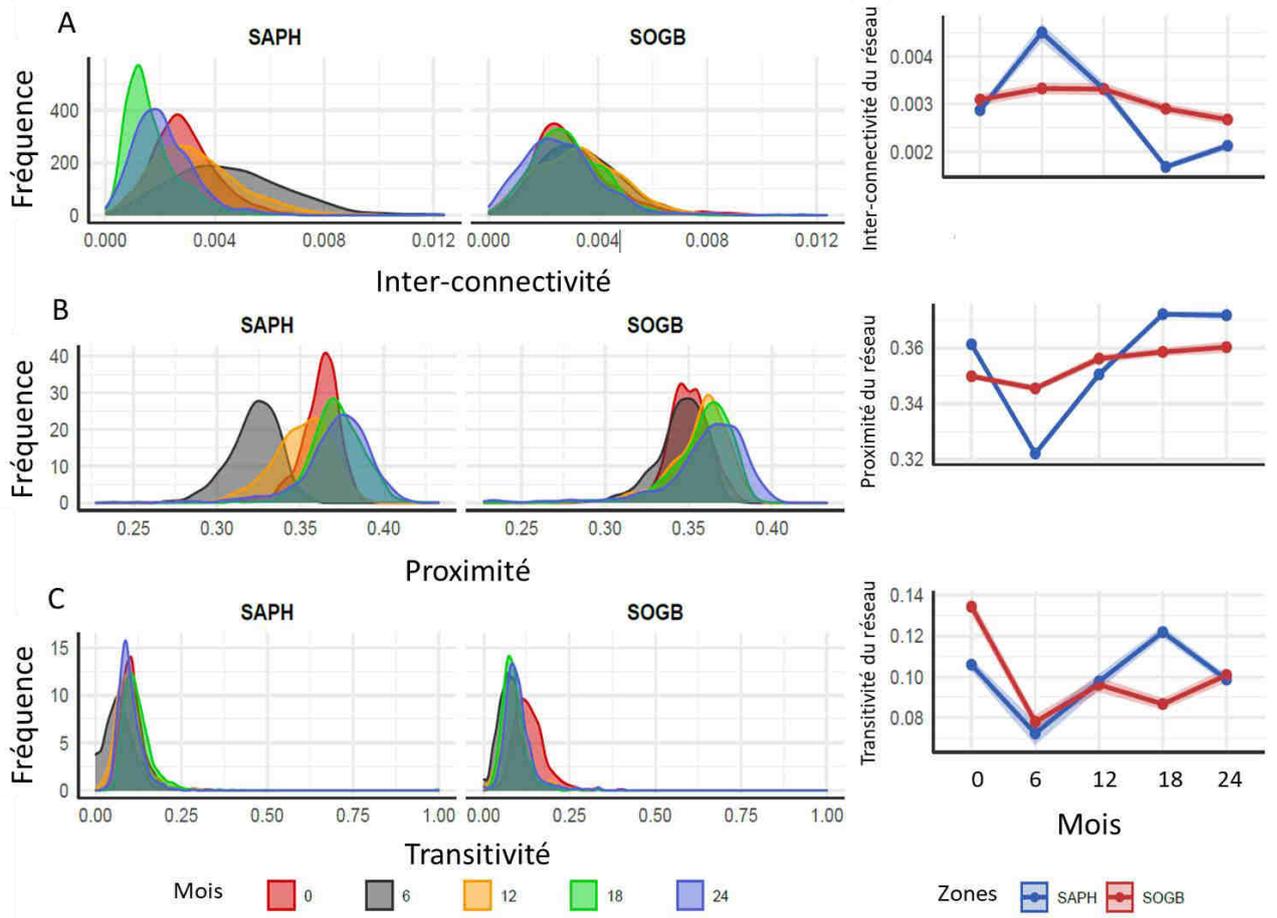
**Figure 40** : Dynamique temporelle de la connectivité du réseau de co-occurrence à la SAPH et SOGB

Pour des raisons statistiques, les échantillons de tous les traitements à chaque date ont été fusionnés.



**Figure 41** : Dynamique temporelle de la topologie générale du réseau de co-occurrence à la SAPH et SOGB

Les échantillons de tous les traitements sont fusionnés pour des raisons statistiques.



**Figure 42** : Fréquence de distribution de l'interconnectivité (A), de la proximité (B) et de la transivité (C) des réseaux de co-occurrence à la SAPH et SOGB en fonction du temps

**Tableau XXIII** : Métriques du réseau de co-occurrence selon le temps et les traitements dans chacun des sites

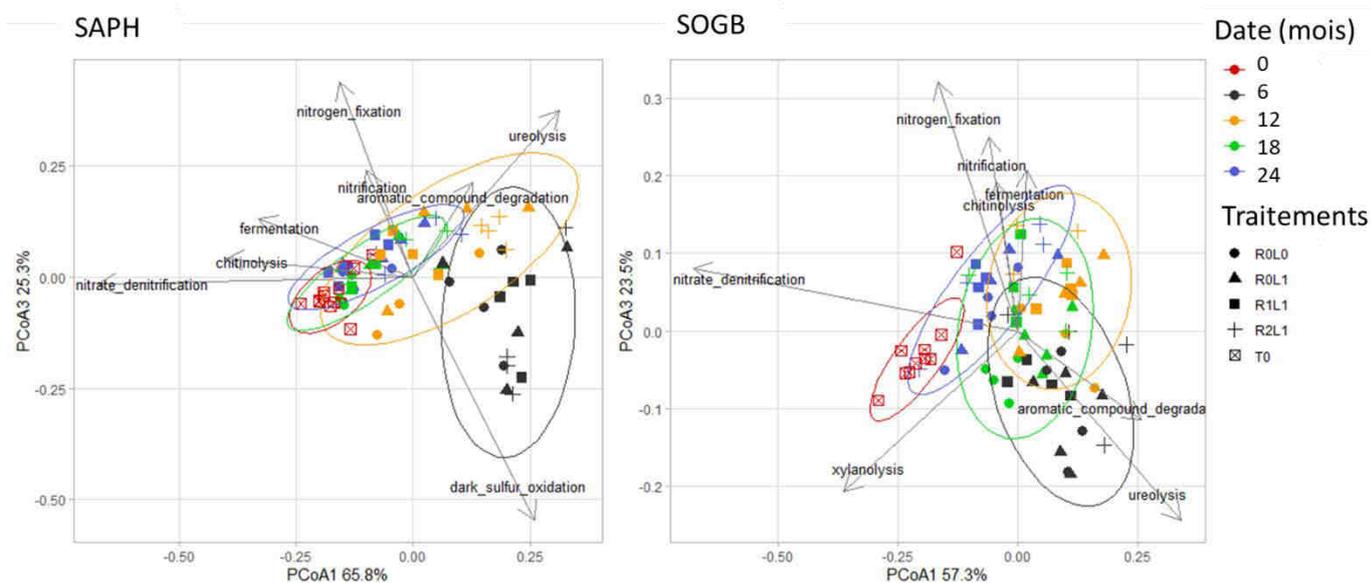
Zones	Métriques	0 mois (n=4)	6 mois (n=16)	12 mois (n=16)	18 mois (n=16)	24 mois (n=16)	R0L0 (n=16)	R0L1 (n=16)	R1L1 (n=16)	R2L1 (n=16)
<b>SAPH</b>	Nœuds 16S	310	277	343	529	435	415	390	480	442
	Nœuds 18S	309	194	220	480	367	311	319	339	349
	Ratio nœuds 16S/18S	1,00	0,70	0,64	0,91	0,84	0,75	0,82	0,71	0,79
	Nœuds total	619	471	563	1009	802	726	709	819	791
	Noyau 16S	116	84	87	136	106	92	82	77	92
	Noyau 18S	86	58	63	114	94	69	74	66	96
	Noyau total	202	142	150	250	200	161	156	143	188
	Hubs 16S	18	9	11	21	20	16	22	16	10
	Hubs 18S	8	4	13	20	8	18	18	14	22
	Hubs total	26	13	24	41	28	34	40	30	32
	Ratio hubs 16S/18S	0,44	0,44	1,18	0,95	0,40	1,13	0,82	0,88	2,20
	Connectivité	14,580	9,120	12,790	21,380	18,610	17,12	16,08	19,36	18,4
	Interconnectivité	0,002	0,004	0,003	0,001	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002
	Proximité	0,361	0,322	0,350	0,372	0,371	0,369	0,365	0,373	0,370
Transitivité	0,105	0,072	0,097	0,121	0,098	0,103	0,093	0,113	0,090	
<b>SOGB</b>	Nœuds 16S	279	363	307	384	320	304	318	322	317
	Nœuds 18S	325	210	243	237	353	224	276	234	232
	Ratio nœuds 16S/18S	1,16	0,58	0,79	0,62	1,10	0,74	0,87	0,73	0,73
	Nœuds total	604	573	550	621	673	528	594	556	549
	Noyau 16S	130	89	64	116	72	92	75	92	91
	Noyau 18S	106	45	40	68	73	63	50	69	66
	Noyau total	236	134	104	184	145	155	125	161	157
	Hubs 16S	11	12	18	21	15	13	10	10	18
	Hubs 18S	8	9	6	8	19	15	8	10	15
	Hubs total	19	21	24	29	34	28	18	20	33
	Ratio hubs 16S/18S	0,73	0,75	0,33	0,38	1,27	1,15	0,80	1,00	0,83
	Connectivité	13,65	11,81	13,10	14,17	15,91	11,59	12,52	12,35	12,55
	Interconnectivité	0,003	0,003	0,003	0,002	0,002	0,003	0,003	0,003	0,003
	Proximité	0,349	0,345	0,356	0,358	0,360	0,344	0,349	0,350	0,351
Transitivité	0,134	0,078	0,096	0,086	0,100	0,088	0,082	0,081	0,087	

16S = Procaryotes, 18S = Microeucaryotes. T0 = avant abattage, R0L0 = Pas de légumineuses ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

#### 7.4.6- Effet de la zone d'étude, des traitements et de la date d'échantillonnage sur les fonctions des procaryotes

Les fonctions des procaryotes (dénitrification des nitrates, fixation de l'azote, nitrification, cellulolyse, oxydation du soufre, uréolyse, dégradation des composés aromatiques, phytopathogène et chitinolyse) ont été décrites par assignations métaboliques à l'aide de la base de données FAPROTAX sur les taxons identifiés. Dans les deux zones visitées, les résultats de la PERMANOVA ont indiqué un effet significatif des traitements ( $p < 0,001$ ) avec une faible variation ( $R^2$  compris entre 5 et 7 %) alors que le temps était le facteur le plus structurant, responsable de plus de 50 % de la variation totale (**Tableau XXIV**). L'analyse en coordonnées principales (PCoA) a décrit un changement fonctionnel entre T0 et 6 mois après l'abattage des hêvéas, puis un retour progressif à l'état initial (**Figure 43**). La convergence de la composition fonctionnelle vers T0 était principalement associée à une augmentation du potentiel de dénitrification ( $R^2 = 0,92$  et  $R^2 = 0,94$ , respectivement à la SAPH et SOGB, **Tableau XXV**). A la SAPH, l'oxydation du soufre (qui repose principalement sur des taxons anoxygéniques) était une variable significative discriminant les profils fonctionnels, orientés vers les communautés à 6 mois.

La résistance et la résilience fonctionnelle des procaryotes ont montré une plus grande dissimilarité fonctionnelle ( $p < 0,001$ ) par rapport à T0 à la SAPH qu'à la SOGB après 6 mois (**Figure 44**). A 24 mois, le traitement avec branches fines (R1L1) montre des communautés fonctionnelles plus résilientes quelle que soit la zone visitée. En revanche, dans le traitement avec tronc (R2L1), les communautés semblent se diriger vers un autre équilibre. A la SAPH, un fort effet du temps et des traitements sur la dissimilarité fonctionnelle des procaryotes a été observés alors qu'à la SOGB, seul l'effet des traitements était remarquable (**Tableau XXVI**).



**Figure 43 :** Analyse en Coordonnées Principales montrant les modèles des fonctions portées par les procaryotes à la SAPH et SOGB

Cette analyse est basée sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis de l'assignation fonctionnelle 16S selon FAPROTAX. La corrélation des fonctions procaryotes les plus significatives avec les axes est représentée sous forme de vecteurs. T0 = avant abattage, R0L0 = Pas de légumineuses ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XXIV :** Analyse PERMANOVA montrant les facteurs qui affectent la composition fonctionnelle des procaryotes à la SAPH et SOGB

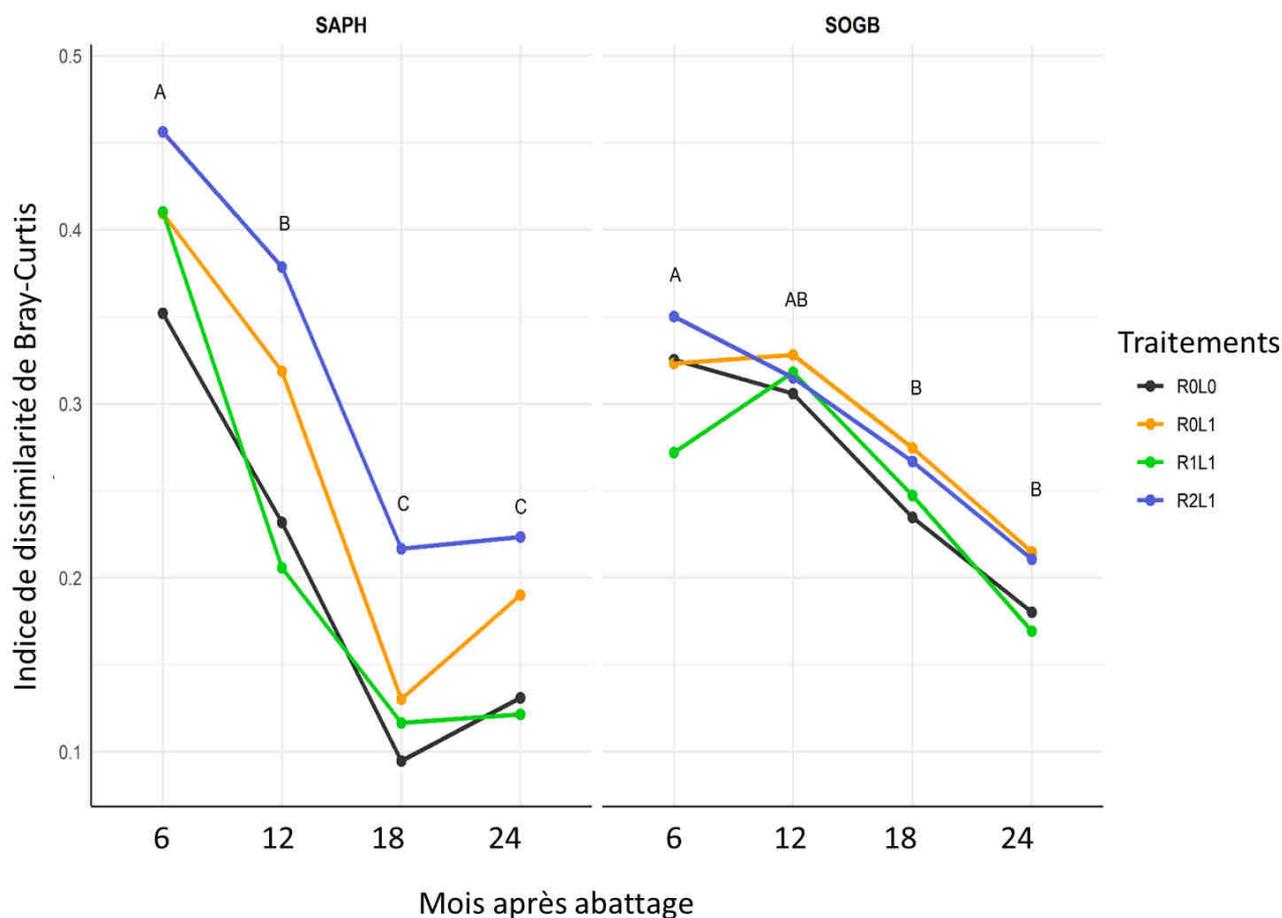
	SAPH					SOGB						
	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr (>F)	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr (>F)		
Date (D)	4	1,49	0,58	27,88	0,001	***	4	0,95	0,53	22,15	0,001	***
Traitement (T)	3	0,18	0,07	4,57	0,001	***	3	0,09	0,05	2,96	0,012	*
D : T	9	0,12	0,04	1,01	0,500		9	0,11	0,06	1,19	0,267	
Residus	55	0,73	0,29				56	0,60	0,34			
Total	71	2,54	1,00				72	1,76	1,00			

Df = degré de liberté, SumsOfSqs = somme des carrés, MeanSqs = carré moyen, F.Model = facteur de variabilité, R2 = proportion de la variance expliquée, Pr = probabilité.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

**Tableau XXV** : Analyse PERMANOVA montrant les fonctions des procaryotes dans la structuration de la composition de leur communauté

	Fonctions des procaryotes	Axe 1	Axe 2	r <sup>2</sup>	Pr(>r)	
<b>SAPH</b>	Dénitrification du nitrate	-0,999	-0,022	0,927	0,000	***
	Fixation de l'azote	-0,339	0,940	0,445	0,000	***
	Nitrification	-0,386	0,922	0,138	0,006	**
	Cellulolyse	-0,487	0,873	0,018	0,524	
	Oxydation soufre	0,430	-0,902	0,749	0,000	***
	Uréolyse	0,638	0,769	0,486	0,000	***
	Dégradation des composés aromatiques	0,508	0,860	0,125	0,008	**
	Pathogène des plantes	0,664	-0,747	0,007	0,798	
	Chitinolyse	-0,994	0,104	0,329	0,000	***
	Xylanolyse	-0,937	0,348	0,036	0,305	
	Fermentation	-0,929	0,369	0,259	0,000	***
<b>SOGB</b>	Dénitrification du nitrate	-0,993	0,117	0,946	0,000	***
	Fixation de l'azote	-0,460	0,887	0,267	0,000	***
	Nitrification	-0,236	0,971	0,135	0,003	**
	Cellulolyse	0,971	-0,239	0,040	0,250	
	Oxydation soufre	0,648	-0,761	0,049	0,193	
	Uréolyse	0,814	-0,580	0,360	0,000	***
	Dégradation des composés aromatiques	0,914	-0,403	0,163	0,004	**
	Pathogène des plantes	0,893	-0,448	0,009	0,749	
	Chitinolyse	-0,221	0,975	0,078	0,050	.
	Xylanolyse	-0,869	-0,493	0,356	0,000	***
	Fermentation	0,093	0,995	0,088	0,037	*

La significativité des effets a été déterminée par une analyse PERMANOVA sur la matrice de distance de Bray-Curtis.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.



**Figure 44** : Dissimilarité fonctionnelle des procaryotes par rapport à T0 (avant abattage) pour chaque pas de temps à la SAPH et SOGB

R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XXVI** : Modèle linéaire à effets mixtes illustrant les facteurs qui affectent la dissimilarité fonctionnelle des procaryotes par rapport à T0

		Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
<b>SAPH</b>	Date (D)	123,754	3	< 2,2 <sup>e-16</sup>	***
	Traitements (T)	23,368	3	3,385 <sup>e-05</sup>	***
	D : T	4,433	9	0,880	
<b>SOGB</b>	Date (D)	30,410	3	1,131 <sup>e-06</sup>	***
	Traitements (T)	2,587	3	0,459	
	D : T	1,785	9	0,994	

Les traitements ont été définis comme facteur fixe et le temps comme un facteur aléatoire dans le modèle. Chisq = khi carré, Df = degré de liberté, Pr = probabilité. p < 0,05, p < 0,01 et p < 0,001 sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

## **7.5- Discussion**

### **7.5.1- Niveau de résistance de la macrofaune du sol à la perturbation engendrée lors du processus de replantation**

L'étude a montré que l'abattage des hêvéas entraîne une perte significative de la densité et de la diversité de la macrofaune du sol dans les deux zones visitées. L'une des principales raisons pourrait être la perte d'habitat (Tsiafouli *et al.*, 2015), liée au déboisement, qui a impliqué une compaction du sol, et une dégradation des habitats par les engins lourds utilisés pour l'abattage mécanique (Hartmann *et al.*, 2014 ; Ashton-Butt *et al.*, 2019). En effet, la circulation des engins lourds sur une parcelle abattue entraîne un certain degré de perturbation du sol sur les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol (Ampoorter *et al.*, 2007 ; Vera *et al.*, 2007 ; Missanjo et Kamanga-Thole, 2014). Par conséquent, l'abondance des groupes qui passent la majeure partie de leur cycle de vie dans le sol pourrait être réduite. Le défrichage des arbustes à l'aide de machines lourdes peut être très perturbant et affecter la structure et faune du sol comme l'ont déjà montré Pinto-Correia et Mascarenhas (1999). Une diminution de la densité de la macrofaune a également été observée par Benito *et al.* (2004) en comparant des forêts brésiliennes déboisées à celles non perturbées. La perte de densité et de diversité de la macrofaune, plus accentuée à la SOGB, serait due aux fortes pentes (5 à 25 %) enregistrées sur ce site, qui pourraient entraîner une érosion de matières organiques par les fortes pluies comme cela a été le cas en Inde dans l'étude de Thomas et Antoney (2015). A la SOGB, l'hétérogénéité de la topographie pourrait avoir des effets significatifs sur la distribution de la faune du sol. Selon Pimentel et Kounang (1998), le processus de replantation rend le sol vulnérable aux fortes pluies tropicales et entraînerait probablement de grandes quantités d'érosion qui perturbent la disponibilité des ressources nécessaires à la macrofaune du sol. En plus, la perturbation mécanique du sol entraîne la modification du microclimat due à la perte du couvert végétal et de la végétation du sous-bois (Luskin et Potts, 2011). La suppression de la végétation, peut réduire la protection du sol contre les variations climatiques, provoquant un rayonnement solaire élevé, de fortes températures au sol, et une faible humidité ; ce qui modifie les conditions édaphiques moins favorables à la survie et à la reproduction de nombreux macro-invertébrés du sol (Matos *et al.*, 2019).

### **7.5.2- Contribution de l'apport de résidus d'abattage à la résilience des communautés de la macrofaune du sol suite à la perturbation**

Les restitutions de matières organiques peuvent être bénéfiques pour la structure du sol en alimentant les communautés biologiques du sol (y compris la macrofaune du sol) qui contribuent à l'agrégation par divers mécanismes (Six *et al.*, 2004). L'étude a révélé que

l'apport de résidus d'abattage permet d'augmenter le taux de résilience de la densité (354 et 355% à la SAPH et 203 et 290 % à la SOGB) et de la diversité de la macrofaune du sol (134 et 154 % à la SOGB et 58 et 78 % à la SAPH), à des niveaux différents selon la zone d'étude. Les densités et diversités les plus élevées observées dans les traitements avec résidus d'abattage montrent que les apports de matières organiques ont dû entraîner une atténuation de la perturbation du sol et favoriser la résilience de la structure des communautés de la macrofaune. Cette pratique de gestion des résidus n'a jamais été démontrée en hévéaculture. Cependant, la rétention des résidus de maïs et paille de sorgho dans les cultures a permis d'augmenter l'abondance de la macrofaune du sol (Traore *et al.*, 2012 ; Melman *et al.*, 2019).

Les valeurs de la richesse taxonomique, de densité et de l'indice de diversité de Shannon n'ont pas montré de tendances claires en fonction du gradient de résidus dans les deux zones visitées. Cela pourrait s'expliquer par une grande fluctuation de ces indices dans les traitements dans les deux zones au cours de la période d'étude. La macrofaune du sol n'est généralement pas distribuée uniformément dans le sol dans un espace et un temps donné, mais plutôt agrégée dans des endroits riches en carbone comme la rhizosphère, les agrégats du sol et les débris organiques (Kuzyakov et Blagodatskaya, 2015). Korboulewsky *et al.* (2016) ont montré que la qualité de la litière d'une espèce d'arbre donnée peut contribuer de manière significative aux changements observés dans la composition des communautés de la faune du sol. Les résidus d'abattage diffèrent par la quantité et la qualité de leurs apports organiques souterrains, ce qui détermine potentiellement les modèles d'influence sur la composition de la macrofaune du sol (Korboulewsky *et al.*, 2016). En effet, la qualité et la quantité de matières organiques sont les facteurs les plus importants qui régulent les communautés de la macrofaune du sol (Tsukamoto et Sabang, 2005 ; Negrete-Yankelevich *et al.*, 2008 ; Sayad *et al.*, 2012). Warren et Zou (2002) ont conclu que les communautés de la macrofaune du sol sont plus associées à la qualité de matières organiques que sa quantité. Ces analyses montrent que la diversité et la typologie des habitats, résultant de l'apport ou non de matières organiques, sont l'un des principaux facteurs conditionnant la composition et la structure des communautés et, dans une moindre mesure, la diversité, dans ce type de système agro-forestier.

L'absence de résilience dans les traitements sans résidus pourrait s'expliquer par un manque de ressources ou une migration de la macrofaune vers d'autres traitements aux conditions plus favorables. Selon Ranius *et al.* (2018), le retrait des résidus d'abattage affecte potentiellement la densité, la diversité et la richesse spécifique de plusieurs groupes d'organismes du sol. D'abord, une grande partie de la faune du sol est dépendante de la matière organique, et le retrait de débris végétaux implique la perte d'un habitat potentiel. Secondairement, le retrait

des résidus d'abattage affecte la végétation de sous-bois en raison de l'augmentation des niveaux de perturbation et de ses effets sur la disponibilité des nutriments dans le sol. Enfin, les organismes vivant au sol peuvent être affectés, car la diversité structurelle diminue en absence de ressources.

### **7.5.3- Influence des conditions physiques du sol sur les caractéristiques des communautés de nématodes**

L'un des principaux résultats de cette étude est l'effet prononcé de la zone d'étude sur toutes les caractéristiques des nématodes, par exemple la diversité, l'abondance et la distribution des groupes trophiques mais aussi sur leurs changements temporels après l'abattage des hêvées. Le niveau de résilience des communautés de nématodes du sol après l'abattage des hêvées dépend donc fortement du contexte local de la zone. La différence dans la texture du sol, le pH, le carbone, la teneur en P total et d'autres facteurs non mesurés pourrait expliquer cet effet significatif de la zone d'étude. En outre, le compactage du sol par les machines lourdes pendant la coupe à blanc peut avoir un impact sur la structure du sol, ce qui peut entraîner des différences entre les sites (Shah *et al.*, 2017). En effet, les caractéristiques physiques du sol tel que la texture du sol est connue pour affecter fortement la composition des nématodes du sol à l'échelle globale (van den Hoogen *et al.*, 2020) et locale (Quist *et al.*, 2019), avec une influence plus forte sur les nématodes que le climat ou la gestion des terres (Renčo *et al.*, 2020).

### **7.5.4- Réponse des communautés de nématodes du sol à l'abattage des hêvées et la préparation du terrain**

La plupart des caractéristiques des nématodes (diversité alpha et bêta) ont diminué de manière significative (80 et 60 % de perte de l'abondance totale à la SAPH et SOGB respectivement) dans les deux zones après l'abattage des hêvées. Cette perte biologique serait liée au défrichage des plantations, qui implique la compaction du sol et la dégradation de l'habitat par les machines lourdes utilisées pour l'abattage mécanique des arbres (Ranius *et al.*, 2018). Cette hypothèse est soutenue par les effets négatifs bien connus de la compaction du sol sur les groupes trophiques de nématodes (Bouwman et Arts, 2000). La perturbation des niches écologiques de la plupart des espèces lors de l'abattage des hêvées par les bulldozers serait à la base des changements dans la composition taxonomique des nématodes dans les deux zones. En effet, l'abattage des arbres entraîne une ouverture de la canopée et affecte le réseau trophique du sol en modifiant la quantité et la qualité des ressources et la composition des communautés de nématodes (Yeates, 2007; Sohrabi *et al.*, 2022 ; Yin *et al.*, 2022).

L'indice de maturité (IM) est considéré comme une mesure de la perturbation environnementale sur les communautés de nématodes (Bongers, 1990), plus l'indice est élevé, plus le sol est stable et moins stressé. Dans cette étude, la fluctuation de l'IM dans tous les traitements au fil du temps pourrait s'expliquer par le fait que les nématodes persistants, sensibles (espèces à stratégie K avec une valeur c-p élevée = 3-5) disparaissent tandis que l'abondance des colonisateurs (espèces à stratégie r avec une valeur c-p élevée = 1-2) augmente (Bongers, 1990 ; Porazinska *et al.*, 1999). Les colonisateurs, après la perturbation induite par l'abattage des hévéas pourraient occuper les niches des nématodes sensibles disparus, ce qui explique l'augmentation de l'IM à 12 mois dans tous les traitements dans les deux zones. Les nématodes persistants (stratégie K) sont les derniers groupes de nématodes à coloniser un sol après une perturbation en raison de leur sensibilité (Villenave *et al.*, 2018). A notre connaissance, aucun cas d'étude n'a été déjà montré en hévéaculture. Cependant, les travaux de Ewald *et al.* (2020) en Allemagne, ont montré des tendances similaires avec un IM faible dans tous les traitements, reflétant la perturbation du sol en culture de maïs (*Zea mays*). L'effet de la texture du sol semble avoir plus d'impact que la compaction car l'abondance des nématodes diminue lorsque le sol devient moins compact (**Annexes 8 et 9**). La texture argileuse retenant plus d'humidité (**Annexe 9**) permet aux nématodes de résister à la perturbation du sol induite par l'abattage des hévéas.

#### **7.5.5- Résilience des caractéristiques des nématodes du sol à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse**

Un effet négatif important sur l'abondance des nématodes a été observé dans les traitements sans résidus (R0L0) à la SAPH au fil du temps. En conséquence, l'absence de plantes de couverture est connue pour induire une diminution de l'abondance des populations microbiennes du sol (Leroy *et al.*, 2009) et des nématodes bactérivores et fongivores (Leslie *et al.*, 2017 ; Kim *et al.*, 2020). L'absence de cultures sur les traitements sans résidus pourrait générer une plus grande variabilité de la température et de l'humidité du sol (**Annexes 8 et 9**) qui affecte négativement les populations de nématodes (Bakonyi *et al.*, 2007). En revanche, les traitements avec apport de résidus (R1L1 et R2L1) présentaient des abondances totales de nématodes et de groupes trophiques plus élevées entre 12 et 18 mois. Cette contribution positive de la restitution de matières organiques sur l'abondance des nématodes du sol a été précédemment rapportée le long d'un gradient d'amendements organiques dans les cultures annuelles (Pan *et al.*, 2020).

A la SAPH, la non résilience de l'abondance totale des nématodes observée dans les traitements sans résidus (R0L0 et R0L1) serait liée au faible niveau d'apport de matières organiques (Liu *et al.*, 2016). En revanche, dans les traitements avec résidus, les faibles niveaux de résilience de l'abondance des nématodes pourraient être dus à la décomposition rapide de matières organiques dans ce contexte tropical. En effet, près de 80 % des résidus dans les traitements étaient décomposés au bout de 24 mois à la SAPH. Les mêmes observations ont été soulignées précédemment dans les forêts tropicales humides (Krashevskaya *et al.*, 2018). A la SOGB, la faible abondance des nématodes dans les traitements sans résidus (R0L0 et R0L1) pourrait être liée à la fois à la faible quantité de résidus apportés et à la perte de carbone due à l'érosion, étant donné les fortes pentes qui prévalent sur ce site (Guillaume *et al.*, 2015).

Il est intéressant de souligner que la gestion de matières organiques a affecté plus directement l'abondance totale des nématodes. L'étude a permis par exemple, de trouver environ 100 fois plus de nématodes bactériovores à 18 mois dans les traitements avec résidus d'abattage par rapport au traitement sans résidus à la SAPH. Une tendance similaire a été observée à la SOGB, mais à un niveau inférieur (21 fois). Il y a peu d'études rapportant un impact positif significatif des pratiques de gestion de la matière organique sur la composition trophique des nématodes (Renčo *et al.*, 2010). La forte proportion de nématodes bactériovores dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1) à la SAPH, à 18 mois, souligne leur implication active dans la décomposition de la matière organique (Neher, 2001). En outre, les proportions élevées de nématodes bactériovores dans tous les traitements et à chaque date d'échantillonnage suggèrent une contribution significative de la chaîne bactérienne dans la décomposition des résidus. Après une perturbation du sol, la communauté du sol est généralement dominée par les nématodes bactériovores à croissance rapide, puis elle se transforme lentement en une communauté plus diversifiée composée de nématodes avec différents groupes (c'est-à-dire des nématodes bactériovores, fongivores, omnivores et prédateurs (Ferris et Matute, 2003). L'augmentation de l'indice d'enrichissement (EI), six mois après l'abattage des hévéas pourrait s'expliquer par la forte abondance de nématodes de classe cp1 (Rhabditidae, Displagasteridae et Panagrolaimidae) car ils sont considérés comme des opportunistes de l'enrichissement et répondent rapidement et positivement à la perturbation suite à l'ajout de matières organiques (Zhang *et al.*, 2016). La diminution de l'IE à 12 mois dans tous les traitements dans les deux zones serait liée à une disparition des nématodes du niveau basal (Cephalobidae). Les faibles abondances d'omnivores et de prédateurs dans tous les traitements sur les deux zones sont en accord avec les observations de Wang et Hooks (2011), montrant que les nématodes omnivores et prédateurs sont généralement les derniers

groupes de nématodes à coloniser le sol après une perturbation en raison de leur sensibilité (Ferris et Matute, 2003 ; Villenave *et al.*, 2018). Malgré leurs faibles proportions, nous observons un indice de structure (IS) élevé. L'interprétation de l'IS dans cette étude doit être faite avec précaution car l'abondance totale qui reste faible, et l'augmentation de l'IS ne reflète pas une structuration plus prononcée du réseau trophique du sol. Dans ce cas, le IS élevé est principalement le résultat de la baisse drastique de l'abondance des Cephalobidae à six mois, alors que les omnivores (Qudsinematidae et Dorylaimidae) ont été peu affectés. Il est possible que la couche superficielle qui a été enlevée après l'abattage des hévéas soit l'habitat le plus favorable des Cephalobidae, ce qui expliquerait cette diminution. Une étude spatiale verticale serait intéressante pour vérifier cette hypothèse (Liu *et al.*, 2019).

Le micro-réseau trophique du sol dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1) et légumineuse uniquement (R0L1) à 24 mois traduisait une stabilité dans le réseau trophique, une concentration élevée de N, un rapport C/N faible, des chaînes de décomposition bactérienne et un niveau faible à modéré de perturbation du sol (Ferris, 2010a, 2010b ; Wang *et al.*, 2019). Ces constats sont principalement dûs aux quantités élevées de carbone et d'azote organique dans le sol en raison de la décomposition des résidus d'abattage et de la litière de légumineuses. Les effets de l'apport de résidus sur les réseaux trophiques du sol n'ont jamais été étudiés dans les plantations d'hévéas, mais des résultats similaires ont été obtenus dans les plantations de thé et de noyers (Li *et al.*, 2014 ; Song *et al.*, 2020). L'apport de résidus végétaux ou d'autres matières organiques augmente les ressources disponibles pour le réseau trophique du sol et alimente l'écosystème (Li *et al.*, 2009). La gestion de matières organiques serait un facteur déterminant de la résilience du réseau trophique du sol et des fonctions de l'écosystème (Zhang *et al.*, 2013 ; Zhang *et al.*, 2016).

Le rapport (imbrication/Sorensen) des communautés de nématodes dans chaque traitement au fil du temps était faible ( $< 0,5$ ), ce qui suggère que la diversité bêta était gouvernée par un renouvellement des espèces de nématodes. Ces résultats traduisent que la composition des nématodes a changé dans les traitements, principalement en raison du remplacement des espèces. Les changements de taxons observés seraient probablement associés à des changements majeurs dans les stratégies de vie et la composition des groupes trophiques. En effet, les cycles de vie annuels peuvent ne pas être aussi visibles pour les nématodes qui ont des cycles de vie courts. Ils peuvent produire plusieurs générations en une année comme c'est le cas chez les Tylenchidae, Aphelenchidae, Rhabditidae (Verschoor *et al.*, 2001). En général, ces observations indiquent une succession continue des communautés de nématodes dans les différents traitements au fil du temps, probablement en raison des changements de conditions

environnementales (Villenave *et al.*, 2010). Les communautés de nématodes dans les différents traitements ont tendance à se trouver dans un équilibre dynamique, qui est assuré par l'interchangeabilité de certains taxons dans des conditions d'habitats particulières. Cependant, l'ampleur de l'évaluation actuelle souligne la nécessité d'un échantillonnage plus intensif et d'une meilleure compréhension des taxons présents.

#### **7.5.6- Réponse de la structure des communautés microbiennes à l'abattage des hêvéas**

Les réponses des communautés de procaryotes et de microeucaryotes (diversité alpha et bêta et réseau de co-occurrence) à l'abattage des arbres étaient très variables dans les deux zones visitées. Les indices de diversité alpha des procaryotes (richesse et diversité de Shannon) n'ont pas été négativement affectés par l'abattage des hêvéas, car les communautés après 6 mois présentaient des profils de diversité similaires ou supérieurs à ceux des communautés avant l'abattage (T0). Des résultats similaires ont été rapportés dans les sols forestiers, montrant que la compaction induite par la coupe des arbres peut conduire à une augmentation de la diversité bactérienne (Hartmann *et al.*, 2014). Par conséquent, la diversité accrue des procaryotes dans les sols compactés pourrait être liée au métabolisme bactérien, au nombre élevé d'espèces anaérobiques en combinaison avec une tolérance considérable des bactéries aérobies (Hartmann *et al.*, 2014).

La diversité alpha des microeucaryotes (richesse et diversité de Shannon) était moins résistante que celle des procaryotes à la perturbation induite par la coupe à blanc, les communautés à 6 mois montrant des indices de diversité plus faibles que celles avant l'abattage dans les deux zones. Les champignons sont connus pour être particulièrement sensibles aux perturbations (compaction du sol) induites par la déforestation (Shi *et al.*, 2019). Cette différence peut en partie se traduire par la sensibilité généralement plus élevée des eucaryotes aux faibles pressions d'oxygène dues à la compaction du sol dans les sites argileux (Schnurr-Pütz *et al.*, 2006).

L'abattage des hêvéas a entraîné un changement dans la composition taxonomique des communautés de procaryotes et de microeucaryotes dans les deux zones après 6 mois. Ces résultats se justifieraient par le fait que les nouvelles conditions environnementales ont sélectionné des communautés microbiennes différentes de celles présentes dans le microclimat avant l'abattage des hêvéas et la préparation du terrain. Les changements dans la couverture végétale après l'abattage des hêvéas ont probablement modifiés la composition de la communauté microbienne (Boyle-Yarwood *et al.*, 2008). Des tendances similaires de changements dans la composition des communautés ont été documentées précédemment sur les procaryotes et les microeucaryotes, en réponse à la coupe à blanc (Hynes et Germida, 2013) et

au compactage associé à la coupe du bois (Frey *et al.*, 2009) dans les sols forestiers. De plus, lorsque les couches organiques de surface sont retirées, il peut y avoir des changements à long terme dans les populations microbiennes en réponse aux changements de température et d'humidité du sol (Wilhelm *et al.*, 2017). Dans les deux zones, la perturbation du sol par des machines lourdes peut modifier les conditions du sol (humidité et stabilité des agrégats), ce qui peut influencer la composition des communautés de procaryotes et de microeucaryotes (Brockett *et al.*, 2012 ; Li *et al.*, 2017).

En outre, l'accessibilité des procaryotes et microeucaryotes aux pores du sol peut être limitée dans les sols compactés (Ishak et Brown, 2018), ce qui entraîne une réduction de la biomasse microbienne du sol (Weisskopf *et al.*, 2010). De plus, la compaction du sol peut avoir un impact sur le métabolisme microbien du sol en limitant largement les processus aérobies, tels que la nitrification et la minéralisation (Li *et al.*, 2004). A la SAPH, l'oxydation du soufre était significativement discriminante pour les communautés procaryotes à 6 mois, ce qui pourrait indiquer des conditions plus anoxiques. La fonction d'uréolyse était significative et discriminait les communautés à 6 mois à la SOGB. Le changement fonctionnel observé pourrait être expliqué par la compaction du sol qui déplace les communautés bactériennes vers les bactéries anaérobies (Hartmann *et al.*, 2014 ; Longepierre *et al.*, 2022). En effet, la dégradation des macropores et du flux d'oxygène peut conduire à des conditions anoxiques dans les sols compactés, si la consommation d'oxygène est plus rapide que son apport (Renault et Sierra, 1994 ; Dexter, 2004 ; Schnurr-Pütz *et al.*, 2006).

Les réponses des communautés microbiennes à la perturbation étaient très différentes entre les deux zones lors de l'analyse de la topologie du réseau. A la SOGB, la connectivité du réseau microbien était plus résistante qu'à la SAPH. Le compactage du sol, après l'abattage des hêtres, peut perturber la structure physique des particules solides du sol et de l'espace poreux, entraînant des changements dans les films d'oxygène et d'eau et fournissant des modèles de co-occurrence différents selon le type de sol. De plus, dans les sols sableux comme à la SAPH, la compaction du sol peut perturber les réseaux mycorrhiziens, et les augmentations ultérieures de la densité apparente peuvent également entraver la pénétration des hyphes dans le sol (Hartmann *et al.*, 2012). Il est connu que la capacité des sols à préserver la matière organique du sol et l'azote total dans les particules d'argile et de limon est supérieure à celle du sable (Hassink, 1997). Par conséquent, la texture du sol peut avoir une influence prononcée sur la structure et l'activité des populations microbiennes et la minéralisation de la matière organique (Hamarashid *et al.*, 2010). Bien que la matière organique associée aux fractions sableuses (particules > 63 µm de diamètre) ne soit généralement pas fermement associée aux minéraux,

elle est davantage stabilisée dans les fractions limoneuses et argileuses par une liaison chimique ou physico-chimique aux minéraux du sol (Six *et al.*, 2002). En raison de la petite taille de ses particules ( $< 2 \mu\text{m}$ ) et de sa minéralogie, l'argile offre la plus grande surface de fixation de la matière organique (Witzgall *et al.*, 2021). Ainsi, la matière organique du sol associée à l'argile et au limon est plus protégée contre la dégradation microbienne (Neumann *et al.*, 2013), ce qui pourrait expliquer cette résistance du réseau de co-occurrence à la SOGB.

#### **7.5.7- Résilience des communautés microbiennes à l'apport de résidus d'abattage et légumineuse**

Les traitements se distinguent par un gradient de qualité et de quantité de résidus et ont eu une influence significative sur la composition des communautés de procaryotes et microeucaryotes, induisant des réponses microbiennes différentielles qui varient entre les deux zones. A la SAPH, les communautés de procaryotes et de microeucaryotes ont été fortement affectées par l'apport de résidus, mais les procaryotes étaient moins sensibles que les microeucaryotes. L'effet des résidus d'abattage a accéléré la résilience de ces communautés, et le traitement avec résidus (R1L1) a montré une résilience plus rapide que les autres traitements (R0L0 et R0L1). La sensibilité particulière des communautés fongiques à l'ajout de résidus peut être associée au potentiel élevé des mycéliums à coloniser activement les résidus végétaux dans le sol. En effet, les champignons sont capables de produire des réseaux de propagules qui se ramifient à l'interface entre le sol et les résidus (Boddy *et al.*, 2009). La qualité de la matière organique du sol est connue pour être un catalyseur important des communautés fongiques (Sun *et al.*, 2016), ce qui justifierait les différences de communautés dans les différents traitements. La différence dans la composition des communautés de microeucaryotes dans les traitements sans résidus (R0L0) et ceux avec légumineuses et/ ou résidus (R0L1, R1L1, R2L1) se traduirait par un changement vers des espèces saprotrophes et symbiotrophes. Les communautés de procaryotes à la SAPH étaient déterminées par le type de résidus, mais les résidus étaient moins efficaces pour augmenter le taux de résilience. Les communautés de procaryotes sont en effet, fortement influencées par le rapport C/N (Wan *et al.*, 2015), rapport qui diffère selon les traitements (R1L1 et R0L1 ont un C/N plus faible que R2L1). Les traitements sans résidus (R0L0), ainsi qu'avec des légumineuses (R0L1) ont un rapport C/N faible, tout comme R1L1. Ces types de résidus, en particulier R1L1, sont proches de la litière avant l'abattage, ce qui pourrait démontrer la résilience plus rapide de ces communautés en raison de la proximité entre les deux rapports C/N. Le traitement R2L1 (troncs et grosses branches) ayant un rapport C/N très élevé, modifie l'équilibre bactérien/fongique (Malik *et al.*, 2016) ce qui peut clarifier pourquoi ces

communautés ne reviennent pas à une structure taxonomique plus proche des communautés à T0 (avant abattage). Les résidus d'abattage n'ont pas permis la résilience à la SOGB, tant pour les communautés de procaryotes que de microeucaryotes. L'effet tampon de l'argile serait responsable de l'absence d'effets de l'apport de résidus d'abattage (Neumann *et al.*, 2013), ainsi que la faible résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés microbiennes à la SOGB.

La diversité alpha des communautés a réagi différemment selon la zone étudiée et les traitements, et les communautés de procaryotes ont réagi beaucoup plus vite que les microeucaryotes, en particulier à la SAPH. La diversité de procaryotes la plus élevée, observée dans le traitement R2L1 serait liée à la très grande quantité de carbone disponible dans le sol, fournie par les grandes quantités de résidus de bois dans ce traitement. La qualité et la teneur en carbone du sol sont bien connues comme étant des facteurs importants pour la diversité bactérienne dans les plantations d'hévéas (Liu *et al.*, 2019). De plus, cette diversité bactérienne plus élevée à la SAPH, pourrait se justifier par la capacité de la texture plus grossière du sol à avoir des pores plus larges dans lesquels l'eau est retenue sous forme de films d'eau isolés (Chau *et al.*, 2011). Ces résultats suggèrent que les grandes quantités de carbone organique dues au tronc et aux grosses branches jouent également un rôle important dans la structuration des communautés microbiennes.

#### **7.5.8- Réponse des réseaux de co-occurrence microbiens à la perturbation et de l'apport de résidus d'abattage**

L'analyse des réseaux reflète et confirme les tendances décrites concernant la structure et la composition des communautés de procaryotes et microeucaryotes. L'abattage des hévéas a affecté différemment les caractéristiques du réseau dans les deux zones, entraînant une perte nette de connectivité (5,46 à la SAPH contre 1,84 à la SOGB), du nombre total de nœuds du réseau, du nombre de taxons centraux et un ratio de nœuds 18S/16S plus faible (0,70 à la SAPH contre 0,58 à la SOGB). Des perturbations similaires (préparation du sol, labour, retrait de matières organiques, abattage) ont affecté les modèles de co-occurrence (Baijing *et al.*, 2019 ; Chen *et al.*, 2019), avec un impact négatif particulier sur le nombre de taxons centraux, ce qui entraîne une simplification du réseau. La dynamique de la distribution des degrés moyens et du nombre de taxons centraux dans les deux zones atteste d'une simplification du réseau microbien après la perturbation. Le ratio de nœuds (18S/16S) indique que les microeucaryotes ont été impactés négativement, notamment à la SOGB. Des études précédentes ont confirmé que les microeucaryotes (les champignons) sont particulièrement impactés par l'abattage des arbres

(Chen *et al.*, 2019). Cependant, le ratio de hubs (18S/16S) n'a pas changé entre les réseaux avant l'abattage des hêvéas et les réseaux après 6 mois, ce qui indique que le nœud bactérien et fongique a été impacté de manière similaire. Le ratio de nœuds (18S/16S) suit la même tendance que la connectivité du réseau, de façon linéaire dans les réseaux à la SOGB, et en exerçant une augmentation rapide, suivie d'une baisse à 24 mois dans les réseaux à la SAPH. Cela indique un rôle important des microeucaryotes, probablement des champignons, dans la connectivité globale du réseau au fil du temps. Le traitement avec les grosses branches et troncs (R2L1) a augmenté le ratio de hubs (18S/16S) à la SAPH (2,2), montrant le rôle clé des microeucaryotes (en particulier des champignons) dans la décomposition des résidus, ce qui a été démontré auparavant (Burns et Dick, 2002). L'étude des modèles de co-occurrence dans le temps avec l'apport de résidus d'abattage peut révéler des modèles plus résilients, susceptibles de jouer un rôle important dans le fonctionnement du sol (Paula *et al.*, 2020).

#### **7.6- Conclusion partielle**

L'impact négatif des perturbations mécaniques sur la dynamique des communautés du sol a été révélé par une perte de l'abondance et de la richesse taxonomique, une modification de la diversité bêta et des indices écologiques. Les résultats observés dans le cadre de cette étude indiquent que la stratégie de gestion durable adoptée, c'est-à-dire l'apport de résidus combiné à la légumineuse, induit un effet positif significatif sur la structure et la composition de la biodiversité du sol.

Ce chapitre sur les approches taxonomiques de la macrofaune, des nématodes et des micro-organismes a permis de comprendre les patrons de résistance et de résilience en plantation immature d'hêvéas. Cependant, n'est-il pas pertinent de caractériser la biodiversité d'un point de vue fonctionnel ?

## **CHAPITRE VIII : CARACTERISATION PAR APPROCHE TRAIT FONCTIONNEL DES COMMUNAUTES DE COLLEMBOLS ET DE FOURMIS**

### **8.1- Introduction partielle**

Les traits responsables de la stabilité des communautés de fourmis en réponse aux perturbations (abattage des pieds d'hévéas) sont encore peu connus. La mesure des traits fonctionnels des fourmis permettra de quantifier leur activité afin de comprendre comment ils agissent sur les capacités de résistance et résilience des écosystèmes. Etant donnée la forte abondance des fourmis au sein de la macrofaune, une attention particulière a été portée sur elles dans ce chapitre. Aussi, l'insuffisance de données relatives à la systématique des collemboles en Côte d'Ivoire, justifie de l'approche fonctionnelle mise en œuvre pour leur caractérisation dans ce chapitre. L'objectif de cette partie était de déterminer, comment l'apport de matières organiques, sous forme de résidus d'abattage modulent les réponses des traits fonctionnels des collemboles et des fourmis. Cette étude a été réalisée entre 0 et 12 mois pour les fourmis et à 12 mois pour les collemboles après l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse dans une expérience de terrain à grande échelle en plantation d'hévéas en Côte d'Ivoire.

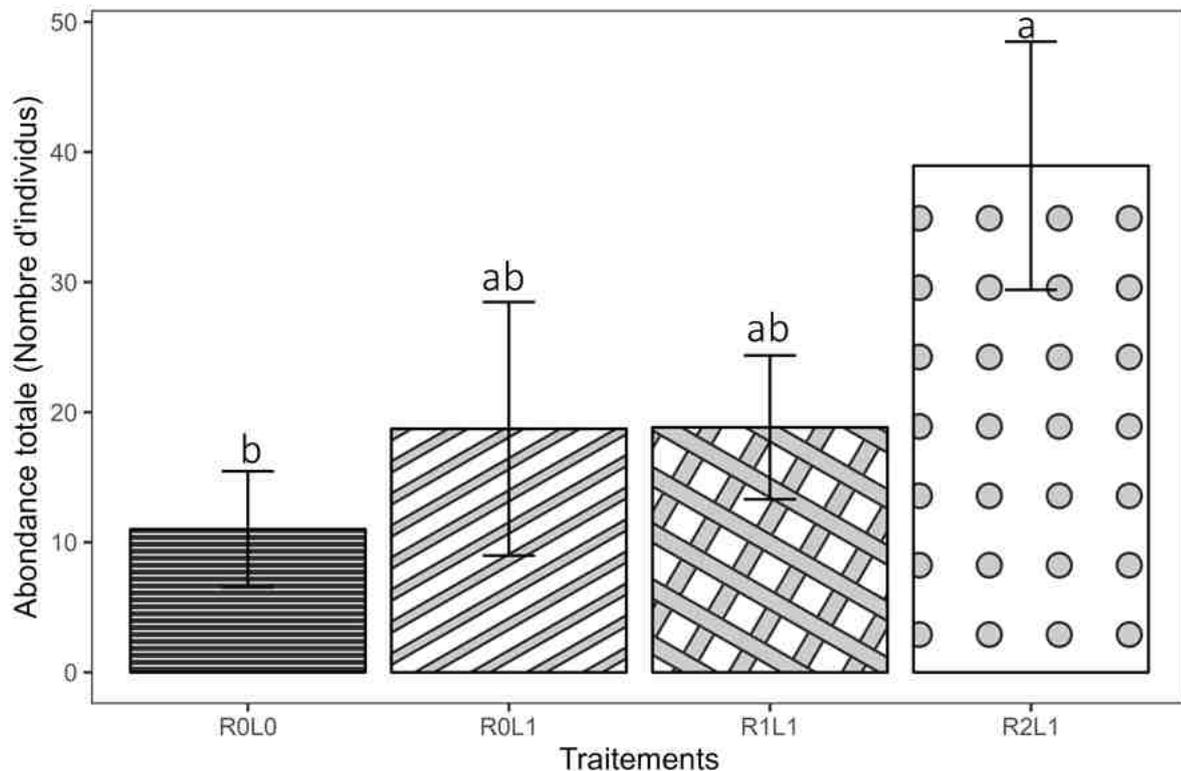
### **8.2.- Caractérisation fonctionnelle des communautés de collemboles**

La caractérisation de la forme du corps chez les collemboles a fait ressortir trois attributs (sphériques, non modifié et Abdomen IV allongé) sur l'ensemble des traitements (**Annexe 10**). Quatre attributs distincts (très petit et droit, tridentté, lame droite et bidenté) ont été observés au niveau du mucro de la furca des collemboles (**Annexe 11**). L'observation du dens de la furca des collemboles a permis de caractériser trois attributs (court, fouet, et long cylindrique) dans l'ensemble des traitements (**Annexe 12**). Deux attributs (présent et absent) ont été observés au niveau de l'appendice empodial des collemboles (**Annexe 13**). Quatre différents attributs (motif absent, diffuse et intense) de la pigmentation sur l'ensemble des collemboles dans tous les traitements ont été montrés (**Annexe 14**). Pour les écailles sur le corps des collemboles, deux attributs (absent et présent) ont été observés (**Annexe 15**). Les organes post antennaires (présent et absent) des collemboles ainsi que les ocelles (4 à 5 paires d'ocelles et 8 paires d'ocelles) ont été caractérisés par deux attributs dans l'ensemble des traitements (**Annexes 16 et 17**).

#### **8.2.1- Abondance totale des collemboles selon la quantité de matières organiques**

L'abondance totale des collemboles a varié de façon significative (*One way ANOVA*,  $F = 3,35$  ;  $Df = 3$  ;  $p = 0,02$ ) entre les traitements (**Figure 45**). L'abondance totale des collemboles observée dans le traitement R2L1 (40 individus) était quatre fois supérieures à celle observée

dans le traitement sans matières organiques (R0L0). Les traitements R0L1 et R1L1 présentaient une abondance totale intermédiaire.

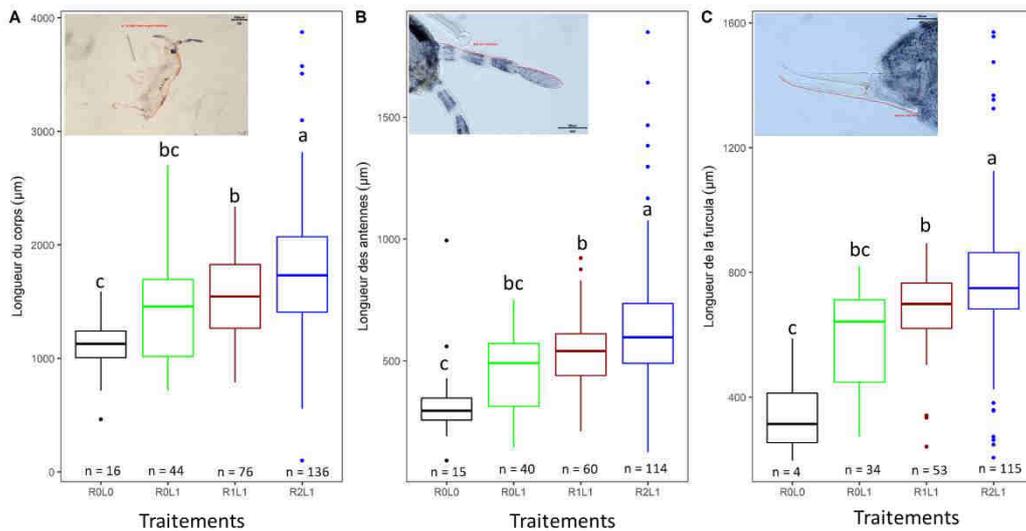


**Figure 45 :** Variation de l'abondance totale des collemboles entre les traitements

Les lignes verticales représentent les erreurs standards pour chaque traitement (n = 18). Des lettres différentes indiquent des différences significatives selon le test de Tukey. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### 8.2.2- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur les traits fonctionnels mesurés chez les collemboles

Les traits mesurés montrent que la taille des collemboles augmente avec la quantité de matières organiques (**Figure 46**). Une différence significative de la longueur du corps (*One way ANOVA*,  $F = 13,41$  ;  $Df = 3$  ;  $p = 3,52 \times 10^{-8}$ ), de la longueur de l'antenne (*One way ANOVA*,  $F = 9,54$  ;  $Df = 3$  ;  $p = 5,79 \times 10^{-6}$ ) et de la longueur de la furca (*One way ANOVA*,  $F = 10,41$  ;  $Df = 3$  ;  $p = 2,11 \times 10^{-6}$ ) des collemboles a été observée entre les différents traitements (**Figure 46A, B et C**). Globalement les collemboles de grandes tailles se trouvaient dans le traitement R2L1, de tailles intermédiaires dans les traitements R1L1 et R0L1 et de plus petites dans le traitement R0L0 (sans résidus).

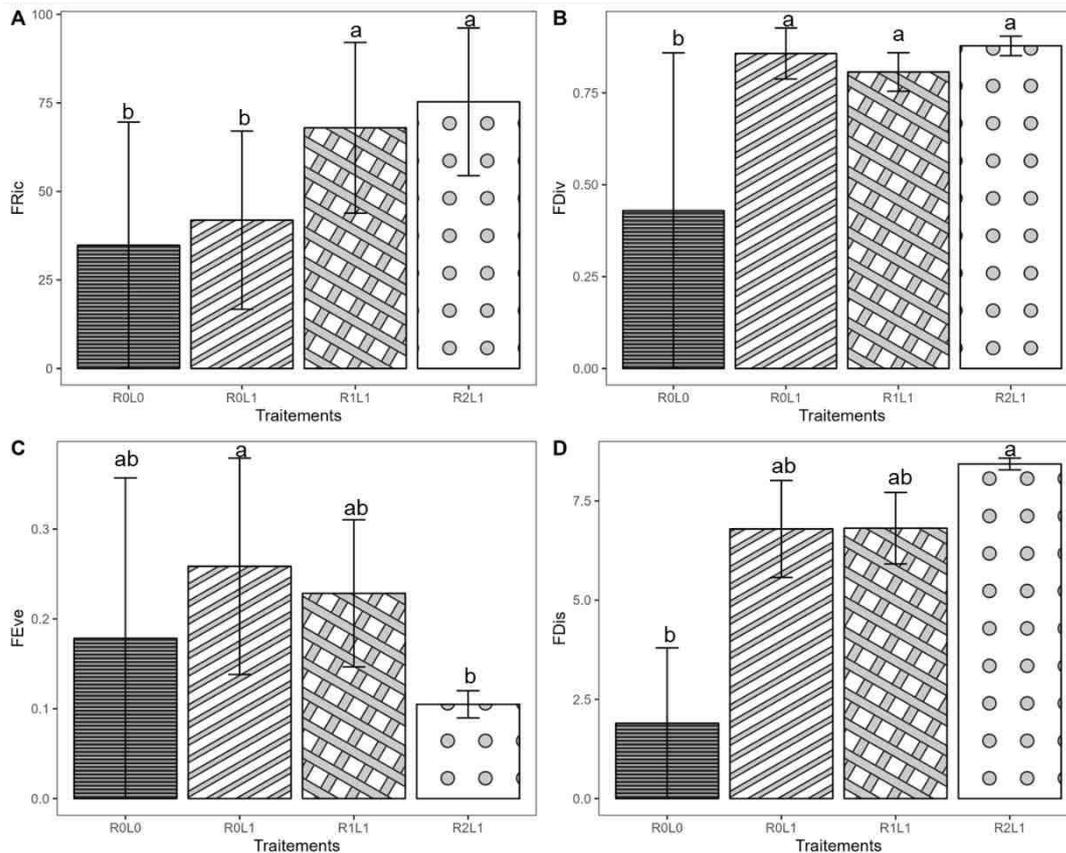


**Figure 46 :** Moyenne des traits fonctionnels mesurés chez les collemboles selon gradient les traitements à la SAPH

A = longueur du corps ; B = longueur des antennes et C= longueur de la furca. Les lettres différentes indiquent des différences significatives selon le test de Tukey. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### 8.2.3- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur les indices de diversité fonctionnelle des collemboles

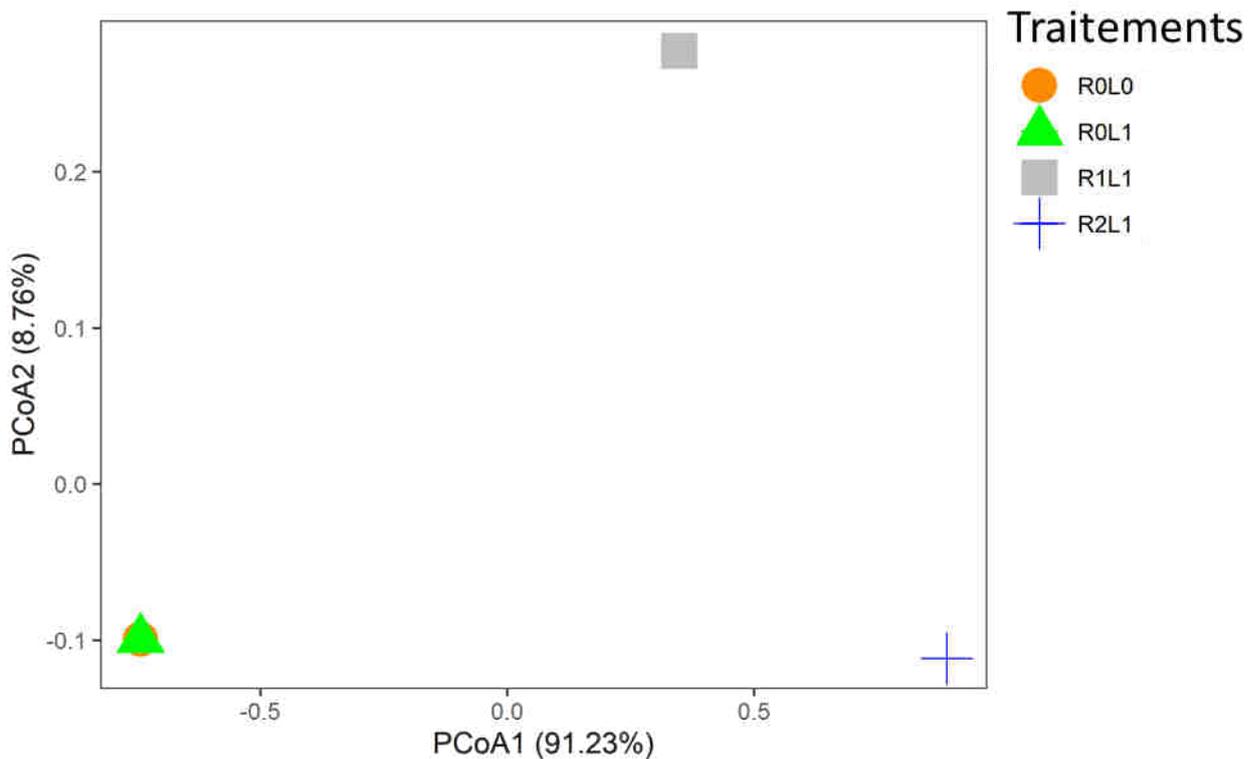
Les indices de diversité fonctionnelle variaient significativement entre les traitements (**Figure 47**). Des différences significatives (*One way ANOVA*,  $F = 5,47$  ;  $Df = 4$  ;  $p = 0,02$ ) dans la richesse fonctionnelle (FRic) ont été observées entre les traitements, avec les valeurs les plus élevées dans les traitements avec des résidus d'hévéas (R1L1 et R2L1, **Figure 47A**). Une différence significative dans la divergence fonctionnelle (FDiv, *One way ANOVA*,  $F = 28,60$  ;  $Df = 4$  ;  $p = 1,98 \times 10^{-4}$ ) a également été observée entre les traitements avec résidus et/ou légumineuses (R0L1, R1L1 et R2L1) et sans apport (R0L0, **Figure 47B**). Une différence significative de l'équitabilité fonctionnelle (FEve, *One way ANOVA*,  $F = 4,13$  ;  $Df = 4$  ;  $p = 0,04$ ) a été observée entre les traitements avec légumineuse uniquement (R0L1) et celle avec troncs et grosses branches (R2L1, **Figure 47C**). La dispersion fonctionnelle (FDis) était significativement différente (*One way ANOVA*,  $F = 41,16$  ;  $Df = 4$  ;  $p = 5,97 \times 10^{-5}$ ) entre les traitements avec troncs et grosses branches (R2L1) et sans apport (R0L0, **Figure 47D**).



**Figure 47 :** Valeurs moyennes des indices fonctionnels calculés sur les communautés de collemboles à la SAPH dans l'ensemble des traitements (A) FRic = richesse fonctionnelle, (B) FDiv = divergence fonctionnelle, (C) FEve = équitabilité fonctionnelle et (D) FDis = dispersion fonctionnelle. Les lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives ( $p < 0,05$ ) entre les traitements selon le test de Tukey. Les lignes verticales représentent l'écart-type pour chaque traitement ( $n = 3$ ).

#### 8.2.4- Effet de l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse sur la composition fonctionnelle des collemboles

Les valeurs des traits moyens pondérés de la communauté (CWM) ont été regroupées dans un diagramme d'ordination en appliquant une analyse en coordonnées principales (PCoA). Cette analyse était basée sur une matrice de distance euclidienne. Selon l'analyse PCoA, le premier axe explique 91,23 % et le deuxième axe explique 8,76 % de la variance totale. Les modèles de composition fonctionnelle se séparent selon l'absence (R0L0 et R0L1) ou la présence (R1L1 et R2L2) de résidus d'abattage (**Figure 48**). Les modèles de la composition fonctionnelle révèlent une différence significative entre les traitements (PERMANOVA,  $F = 1,95$  ;  $R^2 = 0,69$  ;  $p = 0,001$ ).



**Figure 48 :** Analyse en Coordonnées Principales montrant la composition fonctionnelle des communautés de collemboles en fonction des traitements

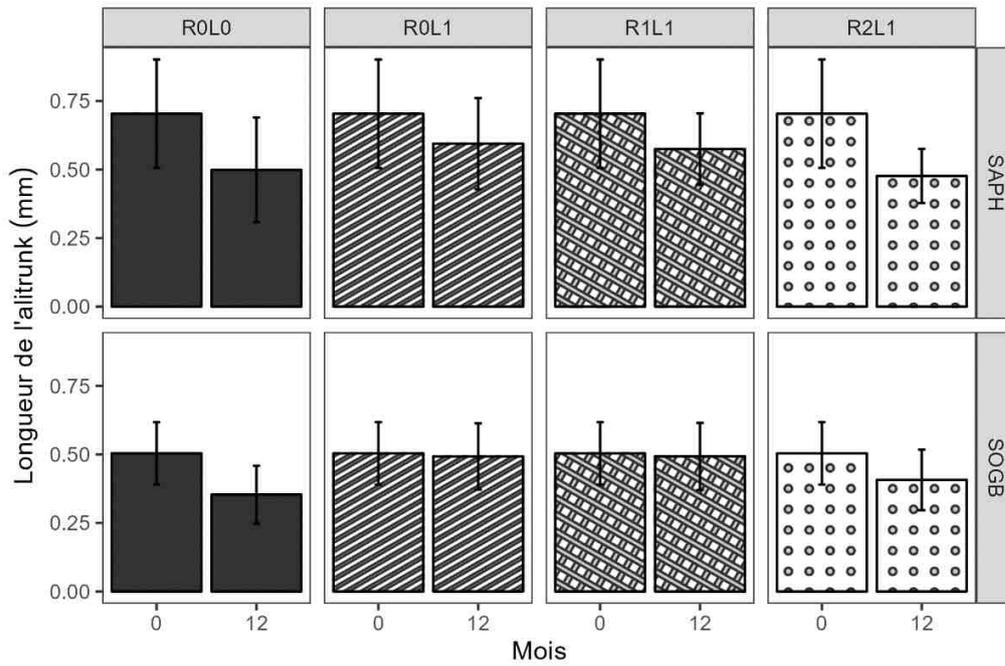
Cette analyse est basée sur une matrice des distances euclidiennes. Les points représentent le centroïde des échantillons ( $n = 3$ ). R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### 8.3- Caractérisation fonctionnelle des communautés de fourmis

A la SAPH comme à la SOGB, 12 mois après l'abattage des hévéas les fourmis qui colonisaient l'ensemble des traitements étaient de petites tailles (**Figure 49**). Ces différences de tailles n'étaient cependant pas significatives (**Tableaux XXVII et XXVIII**).

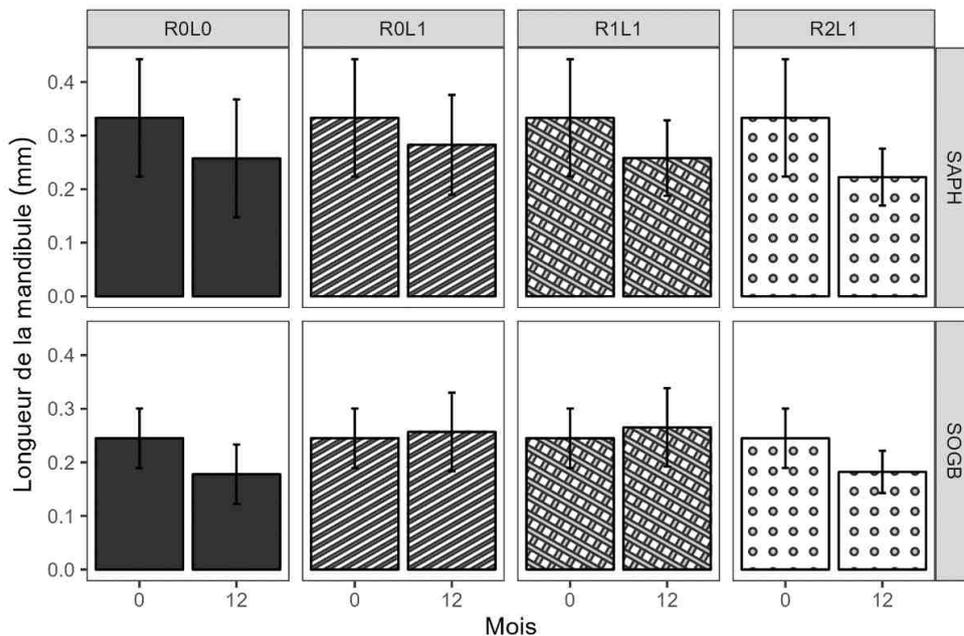
Les tendances montrent que les fourmis qui colonisaient l'ensemble des traitements après 12 mois avaient des mandibules plus réduites (sauf dans R0L1 à la SOGB) quelle que soit la zone (**Figure 50**). Cependant, aucune différence significative n'était remarquable entre ces mesures à 0 et 12 mois (**Tableaux XXVII et XXVIII**).

Les fourmis présentes dans l'ensemble des traitements avaient des têtes moins larges après 12 mois (**Figure 51**) dans les deux zones visitées. Cependant, aucune différence significative n'a été observée sur la largeur moyenne de la tête de ces fourmis avant et 12 mois après l'abattage des hévéas (**Tableaux XXVII et XXVIII**).



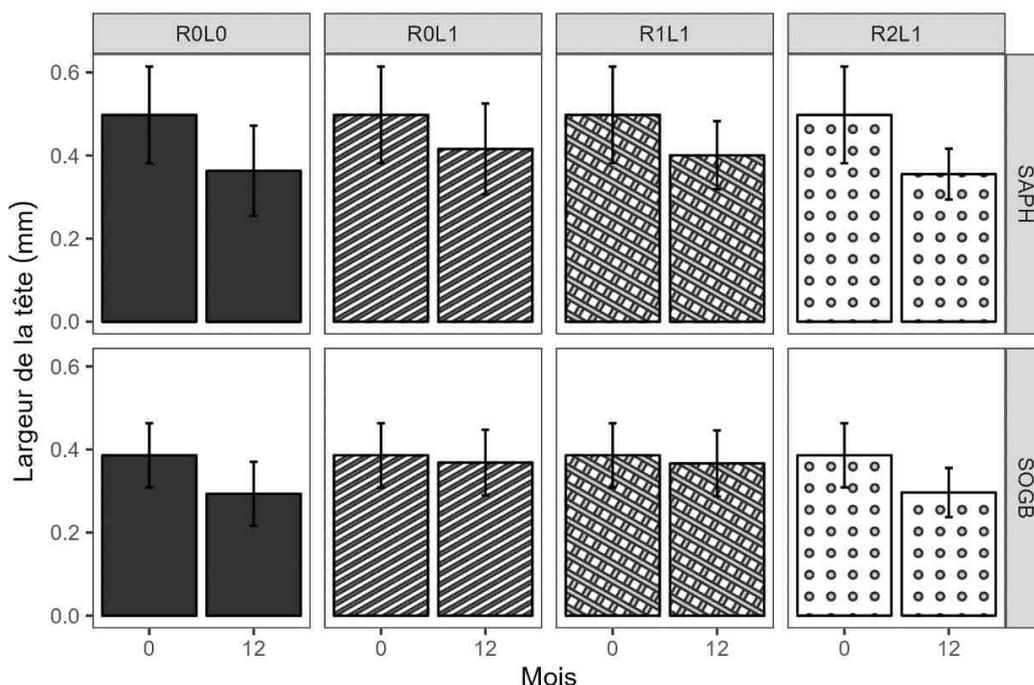
**Figure 49 :** Variation de la longueur du corps des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées

Les lignes verticales représentent l'erreur standard pour chaque traitement. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.



**Figure 50 :** Variation de la longueur moyenne de la mandibule des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées

Les lignes verticales représentent l'erreur standard pour chaque traitement. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.



**Figure 51** : Variation de la largeur moyenne de la tête des fourmis selon les traitements dans les deux zones visitées

Les lignes verticales représentent l'erreur standard pour chaque traitement. R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*) uniquement, R1L1 = Légumineuse + souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

**Tableau XXVII** : Comparaisons des traits mesurés entre 0 et 12 mois dans les différents traitements à la SAPH selon le test-t de Student apparié

Variables	R0L0			R0L1			R1L1			R2L1		
	t	df	p									
Longueur de l'alitrunk	0,74	22,99	0,46	0,42	23,93	0,67	0,54	22,18	0,59	1,03	18,24	0,32
Longueur des mandibules	0,48	22,94	0,63	0,35	24,03	0,72	0,57	21,74	0,57	0,91	17,87	0,37
Largeur de la tête	0,84	22,98	0,41	0,51	24,74	0,61	0,68	23,43	0,50	1,08	18,93	0,29

t = valeur statistique du test , df = degré de liberté, p = probabilité

**Tableau XXVIII** : Comparaisons des traits mesurés entre 0 et 12 mois dans les différents traitements à la SOGB selon le test-t de Student apparié

Variables	R0L0			R0L1			R1L1			R2L1		
	t	df	P	t	df	p	t	df	p	t	df	p
Longueur de l'alitrunk	0,97	16,99	0,34	0,07	23,08	0,94	0,06	23,85	0,95	0,61	21,00	0,55
Longueur des mandibules	0,85	16,94	0,40	-0,12	23,98	0,89	-0,22	24,99	0,82	0,92	17,30	0,36
Largeur de la tête	0,85	16,95	0,41	0,15	22,74	0,87	0,17	23,40	0,86	0,92	18,27	0,37

t = valeur statistique du test , df = degré de liberté, p = probabilité

## 8.4- Discussion

Cette partie de l'étude a évalué la réponse fonctionnelle des communautés de collemboles et de fourmis aux apports de matières organiques sous forme de résidus d'abattage et de légumineuse après un cycle de plantation d'hévéas. Les résultats indiquent que l'abondance, la diversité et la composition fonctionnelle des collemboles varient significativement avec la quantité de matières organiques apportée. Les traits mesurés chez les fourmis n'ont montré aucune différence significative selon la quantité de matières organiques quelle que soit la zone d'étude.

### 8.4.1- Réponse de la structure fonctionnelle des communautés de collemboles à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse

L'abondance totale élevée de collemboles dans les traitements avec les gros troncs et branches d'hévéas (R2L1) est probablement le résultat de la quantité élevée de matières organiques (MO). En effet, une forte présence de MO peut induire un microclimat favorable à de nombreux collemboles. Ces conditions favorables permettraient un taux de colonisation très élevé avec une augmentation rapide des populations de collemboles comme l'ont montré Chauvat *et al.* (2007), lors de la conversion et l'utilisation des terres dans des prairies en Allemagne. Les résidus d'abattage (tronc, feuilles, souche et branche fine) et la légumineuse au sol constituent de grandes quantités de MO accumulées qui peuvent abriter une plus grande abondance de collemboles (Potapov *et al.*, 2017). De plus, cette forte présence de MO peut augmenter l'hétérogénéité des ressources nécessaires à l'augmentation de l'abondance des collemboles (Harta *et al.*, 2021). Dans le traitement R0L0, l'absence de MO conduit à une dégradation de la qualité de l'habitat, ce qui pourrait empêcher de nombreux collemboles de coloniser cet habitat (Trentini *et al.*, 2018). En effet, en l'absence de couverture végétale et de MO, le sol est soumis à un fort rayonnement solaire et à une température élevée, ce qui peut avoir un impact négatif sur l'abondance des collemboles (Trentini *et al.*, 2017).

La taille du corps chez les collemboles augmente significativement avec la quantité de MO. Ces différences de taille pourraient refléter une forte abondance de collemboles épiédaphiques en présence d'une grande quantité de MO à la surface du sol (Yu *et al.*, 2022). En effet, les restitutions de MO au sol peuvent favoriser des espèces plus actives et mobiles caractérisées par une furca bien développée (Yu *et al.*, 2022). Ces résultats suggèrent qu'après un cycle de plantations d'hévéas, l'apport de MO peut contribuer à augmenter l'abondance des collemboles. Les résultats traduisent également que la qualité et la disponibilité des ressources, plutôt que leur quantité, contrôlent les communautés de collemboles. Parallèlement, Tao *et al.* (2018), ont démontré que l'ajout de résidus de palmier à huile au sol permet une augmentation

de l'abondance de la mésofaune par la fourniture de ressources. Par ailleurs, la méthode d'échantillonnage utilisée dans cette étude pourrait avoir une influence sur nos résultats car les pièges fosse ont tendance à capturer des collemboles épiédaphiques et plus mobiles. Les tendances pourraient être différentes avec d'autres méthodes non sélectives (échantillonnage du sol) ou une combinaison de méthodes (Querner et Bruckner, 2010 ; Jureková *et al.*, 2021).

La quantité de MO serait probablement le principal facteur qui détermine les communautés de collemboles puisqu'une différence significative dans les indices de diversité fonctionnelle a été observée entre les traitements dans cette étude. La richesse fonctionnelle (FRic) élevée dans les traitements avec résidus d'abattage (R1L1 et R2L1) peut être expliquée par la création de nouvelles niches écologiques en présence de MO. Ces résultats reflètent le fait que les collemboles occupent des espaces de niche différents selon l'absence ou la présence de MO. La divergence fonctionnelle (FDiv) étant différente selon les traitements, semble indiquer qu'il y a des degrés de différenciation de niche, et par conséquent, une compétition pour les ressources disponibles. En effet, la différence de taille des collemboles en fonction de la présence de MO peut influencer à la fois la distribution des ressources et le statut trophique au sein du réseau alimentaire (Woodward et Hildrew, 2002). La variation significative de l'équitabilité fonctionnelle (FEve) qui résulterait de la différence d'abondance des collemboles entre les traitements, peut influencer le degré de distribution de la biomasse de cette communauté dans l'espace de niche pour permettre une utilisation efficace de toute la gamme des ressources disponibles (Mason *et al.*, 2005). La dispersion fonctionnelle (FDis) significativement plus élevée dans les traitements avec résidus que dans ceux sans apport, reflète une proportion de collemboles épiédaphiques avec des niches trophiques les plus extrêmes dans la communauté (Potapov *et al.*, 2016 ; Susanti *et al.*, 2021). Cette variation de la FDis serait également le résultat de la variation des conditions microclimatiques dans les traitements, ce qui influencent l'abondance des espèces. Certains facteurs abiotiques ou des changements dans la structure du sol que nous n'avons pas mesurés dans cette étude pourraient également avoir une influence sur nos résultats comme l'ont montré Susanti *et al.* (2021) dans la province de Jambi (Sumatra, Indonésie), qui a connu une forte déforestation au profit de l'hévéaculture.

#### **8.4.2- Réponse de la composition fonctionnelle des communautés de collemboles à l'apport de résidus d'abattage et de légumineuse**

La composition fonctionnelle des communautés de collemboles n'était pas significativement différente dans les deux traitements sans résidus d'abattage (R0L0 et R0L1). Ces résultats sous-

entendent que les communautés de collemboles dans ces traitements sont fonctionnellement similaires. Ainsi, la différence entre l'absence de résidus (R0L0) et la présence de légumineuse uniquement (R0L) n'est pas suffisante pour induire un changement fonctionnel significatif des communautés. Une explication supplémentaire de la non-différenciation de la composition fonctionnelle des collemboles dans ces deux traitements fait plutôt référence aux effets d'adaptation et à l'étendue des niches écologiques des espèces, qui peuvent en fait découpler leur distribution des contraintes environnementales (Bellino *et al.*, 2021). La différence de composition fonctionnelle dans les traitements avec résidus (R1L1 et R2L1) se justifierait par le fait que la quantité et la qualité de la MO, étant à la fois nourriture et habitat pour la faune du sol, modulent cette composition et la structure du réseau trophique du sol (Sayer *et al.*, 2006 ; Fujii *et al.*, 2020). Les différences de composition fonctionnelle entre ces traitements seraient associées à des changements de niches trophiques dans les communautés de collemboles (Potapov *et al.*, 2016 ; Susanti *et al.*, 2021). La différenciation des niches trophiques des collemboles en fonction des traitements pourrait se traduire par le pouvoir régulateur de ces dernières vis-à-vis des communautés microbiennes responsables de la décomposition de la MO (Babur *et al.*, 2022). En effet, en fonction de la quantité de MO, la biomasse microbienne peut différer d'un traitement à l'autre et induire des populations de collemboles différentes (Coulibaly *et al.*, 2019).

#### **8.4.3- Variation des traits fonctionnels des fourmis selon la quantité de matières organiques**

Les traits morphologiques mesurés chez les fourmis, pris séparément n'ont montré aucune différence significative en fonction des traitements dans chaque zone entre 0 et 12 mois. Ces résultats supposent que les communautés de fourmis dans les différents traitements n'ont pas d'habitats préférentiels. La méthode de capture utilisée ici pourrait traduire ce manque de préférence d'habitats. En effet, les pièges fosses utilisés sont destinés à la capture des organismes en fourragement. De plus, les parcelles expérimentales étant proches les unes des autres, les fourmis feraient des mouvements migratoires en fonction de la disponibilité des ressources. Ces résultats sont contraires à l'hypothèse de la *taille des grains* qui stipule que les fourmis dans des habitats ouverts seraient plus grandes en supposant qu'elles ont des pattes plus longues leur permettant un mouvement plus efficace (Kaspari et Weiser, 1999). En opposition à cette hypothèse, les travaux de Guilherme *et al.* (2019) ont montré, le long d'un gradient environnemental que les espèces de fourmis vivant dans des habitats ouverts étaient plus petites que celles vivant dans des habitats plus fermés. Une raison plausible de l'explication de ces

résultats serait que les traits mesurés n'ont pas été associés aux conditions environnementales, ce qui montre que les communautés de fourmis ont tendance à avoir une taille moyenne similaire dans différents habitats (Phillips *et al.*, 2017). La couverture végétale ainsi que l'apport des résidus ne peuvent constituer des filtres environnementaux à eux seuls. Les interactions entre les espèces locales peuvent également influencer fortement la coexistence des fourmis (Weiher *et al.*, 2011). D'autres facteurs tels que la température (Phillips *et al.*, 2017), la compétition pour les ressources, la tolérance au stress, les interactions entre les espèces locales (Weiher *et al.*, 2011 ; Wiescher *et al.*, 2012) pourraient mieux expliquer les assemblages des communautés de fourmis.

### **8.5- Conclusion partielle**

L'ajout de résidus d'abattage (troncs et grosses branches) a permis de collecter un nombre important de collemboles. Les résultats ont souligné qu'en présence d'une grande quantité de matières organiques, des collemboles de grande taille avec une furca bien développée ont colonisé le milieu. La présence de résidus d'hévéas (troncs, branches fines, feuilles et souches) et de légumineuse a induit une plus grande richesse fonctionnelle de collemboles. Les modèles de composition fonctionnelle ont prouvé que les communautés de collemboles occupaient différentes niches écologiques. Pour ce qui concerne les fourmis les traits fonctionnels mesurés n'ont pas dévoilé de variation d'un traitement à l'autre quelle que soit la zone visitée.

Les organismes du sol occupent des fonctions spécifiques pour le bon fonctionnement de l'écosystème. Dès lors, évaluer les relations entre la biodiversité du sol et ses fonctions associées permettrait de mieux comprendre le fonctionnement du sol en plantation immature d'hévéas.

## CHAPITRE IX : RELATION ENTRE LA BIODIVERSITE DU SOL ET SES FONCTIONS ASSOCIEES

### 9.1- Introduction partielle

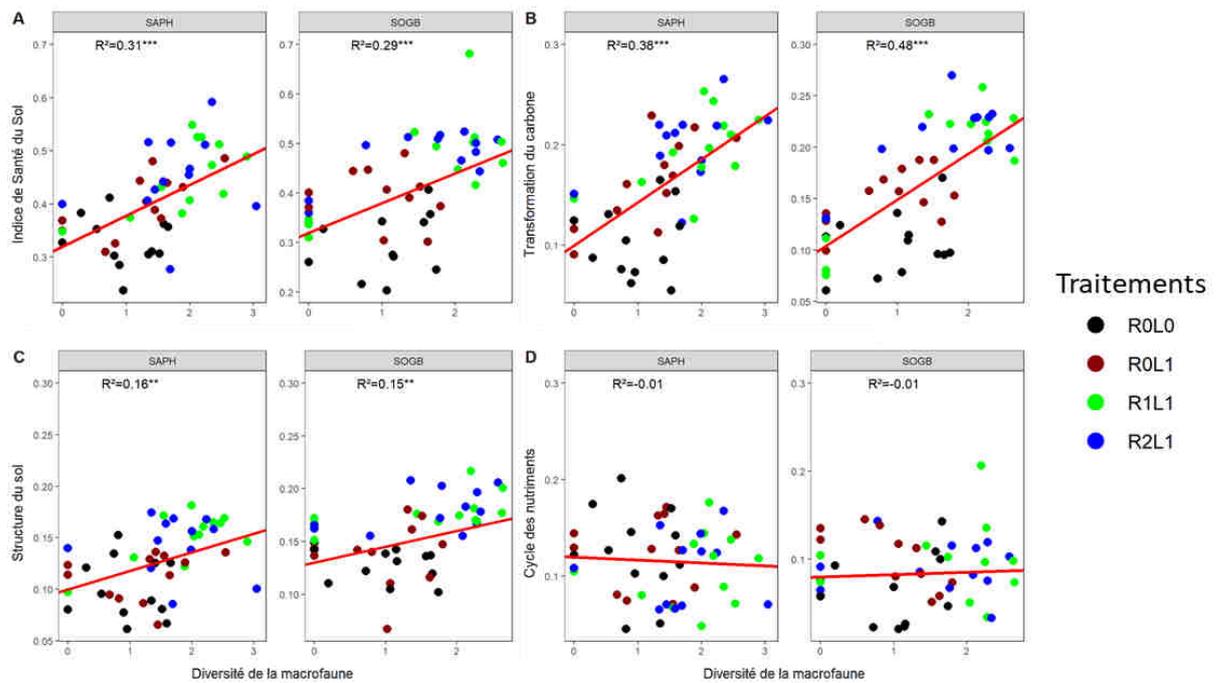
Les organismes du sol représentent une majeure partie de la diversité terrestre mondiale et sont responsables de fonctions et de services écosystémiques essentiels (la productivité des plantes, le cycle des nutriments, la décomposition de la matière organique, la dégradation des polluants et la lutte contre les agents). Cependant, ces organismes sont difficiles à observer directement et sont souvent négligés dans les études sur la biodiversité. Dans cette étude expérimentale *in situ* (dans les plantations d'hévéas) nous évaluons les liens entre la biodiversité du sol et les fonctions (transformation du carbone, maintien de la structure du sol et le cycle des nutriments) qui lui sont associées selon un suivi diachronique.

### 9.2- Relations entre la diversité de la macrofaune et les fonctions du sol

Un lien positif et significatif entre la diversité de la macrofaune du sol et l'indice de santé du sol a été établis aussi bien à la SAPH ( $R^2 = 0,31$ ) qu'à la SOGB ( $R^2 = 0,29$ , **Figure 52A**). De même la relation entre la diversité de la macrofaune et l'indice de transformation du carbone (SAPH,  $R^2 = 0,38$  ; SOGB,  $R^2 = 0,48$ ) et l'indice du maintien de la structure du sol (SAPH,  $R^2 = 0,16$  ; SOGB,  $R^2 = 0,15$ ) étaient positives et significatives dans les deux zones (**Figure 52B** et C). La variabilité du résultat ( $R^2$  ajusté) expliquée par le modèle de régression pour la fonction transformation du carbone était beaucoup plus élevée à la SOGB (48 %) qu'à la SAPH (38 %). Contrairement aux autres fonctions, la relation entre la diversité de la macrofaune et l'indice du cycle des nutriments était négative et non significative dans les deux zones (SAPH,  $R^2 = -0,01$  ; SOGB,  $R^2 = -0,01$ , **Figure 52D**).

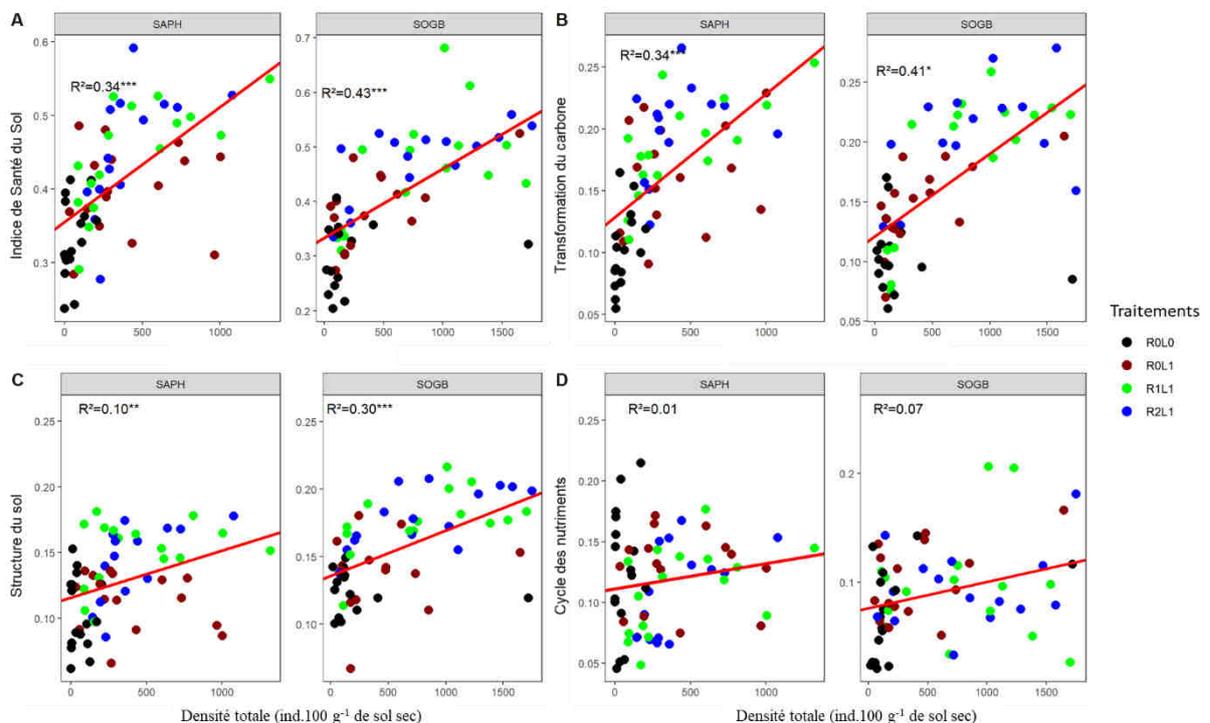
### 9.3- Relations entre la densité totale de nématodes et les fonctions du sol

Des relations positives significatives entre la densité totale de nématodes et l'indice de santé du sol à la SAPH ( $R^2 = 0,34$ ) et la SOGB ( $R^2 = 0,43$ , **Figure 53A**) ont été montrées. Les relations entre la densité des nématodes et la transformation du carbone (SAPH,  $R^2 = 0,34$  ; SOGB,  $R^2 = 0,41$ ) et le maintien de la structure du sol (SAPH,  $R^2 = 0,10$  ; SOGB,  $R^2 = 0,30$ ) étaient significativement positives dans les deux zones visitées (**Figure 53B** et C). La relation entre la densité totale de nématodes et l'indice du cycle des nutriments, étaient positive et non significative dans les deux zones (**Figure 53D**). Dans l'ensemble, la variabilité du résultat ( $R^2$  ajusté) expliquée par le modèle de régression était plus élevée à la SOGB qu'à la SAPH.



**Figure 52 :** Relations entre la diversité de la macrofaune du sol et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 48)

A = Indice de Santé du Sol, B = transformation du carbone, C = maintien de la structure et D = cycle des nutriments. Les valeurs  $R^2$  prennent en compte les effets fixes et aléatoires.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

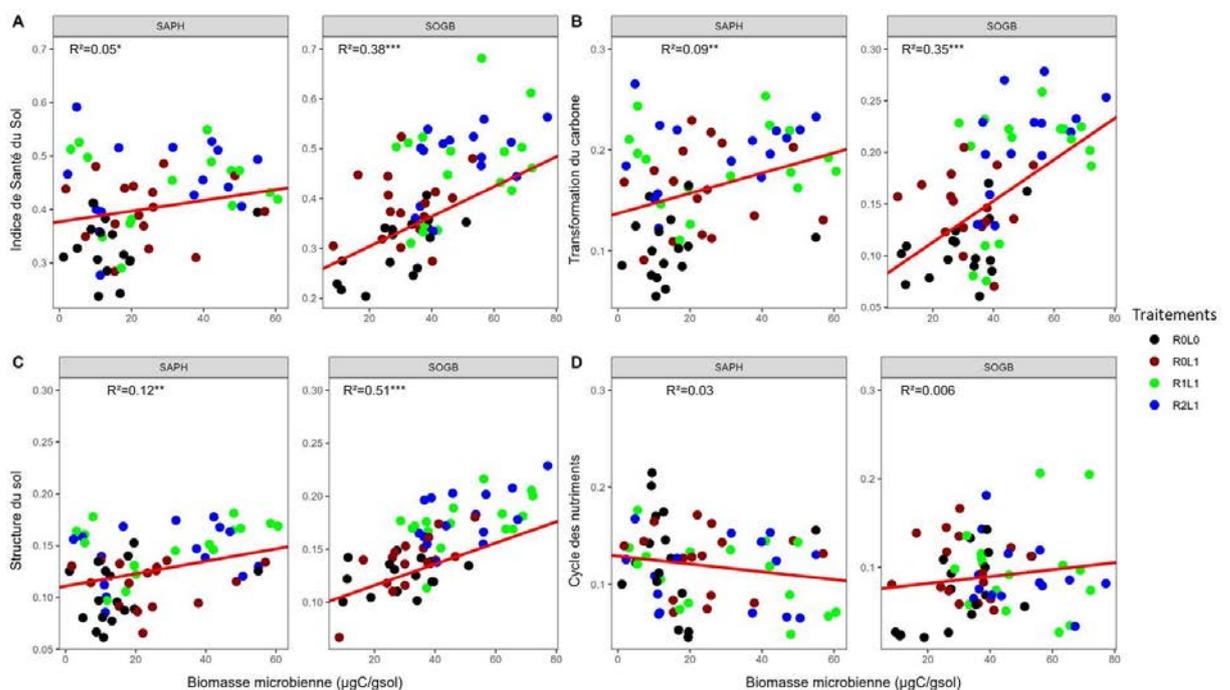


**Figure 53 :** Relations entre la densité totale de nématodes et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 64)

A = Indice de Santé du Sol, B = transformation du carbone, C = maintien de la structure et D = cycle des nutriments. Les valeurs  $R^2$  prennent en compte les effets fixes et aléatoires.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

#### 9.4- Relations entre la biomasse microbienne et les fonctions du sol

La relation entre la biomasse microbienne et les fonctions du sol était significative avec un effet différencié selon la zone (**Figure 54**). Une relation positive et significative a été établie entre la biomasse microbienne et l'indice de santé du sol dans les deux zones (SAPH,  $R^2 = 0,05$  ; SOGB,  $R^2 = 0,38$ , **Figure 54A**). Les relations entre la biomasse microbienne et l'indice de transformation du carbone (SAPH,  $R^2 = 0,09$  ; SOGB,  $R^2 = 0,35$ ) et l'indice de maintien de la structure du sol (SAPH,  $R^2 = 0,12$  ; SOGB,  $R^2 = 0,51$ ) étaient positives et significatives dans les deux zones visitées (**Figure 54B et C**). Les relations entre la biomasse microbienne et le cycle des nutriments étaient positives et non significatives (SAPH,  $R^2 = 0,03$  ; SOGB,  $R^2 = 0,006$ , **Figure 54D**) dans les deux zones d'étude.



**Figure 54** : Relations entre la biomasse microbienne et les fonctions du sol à la SAPH et SOGB (n = 64)

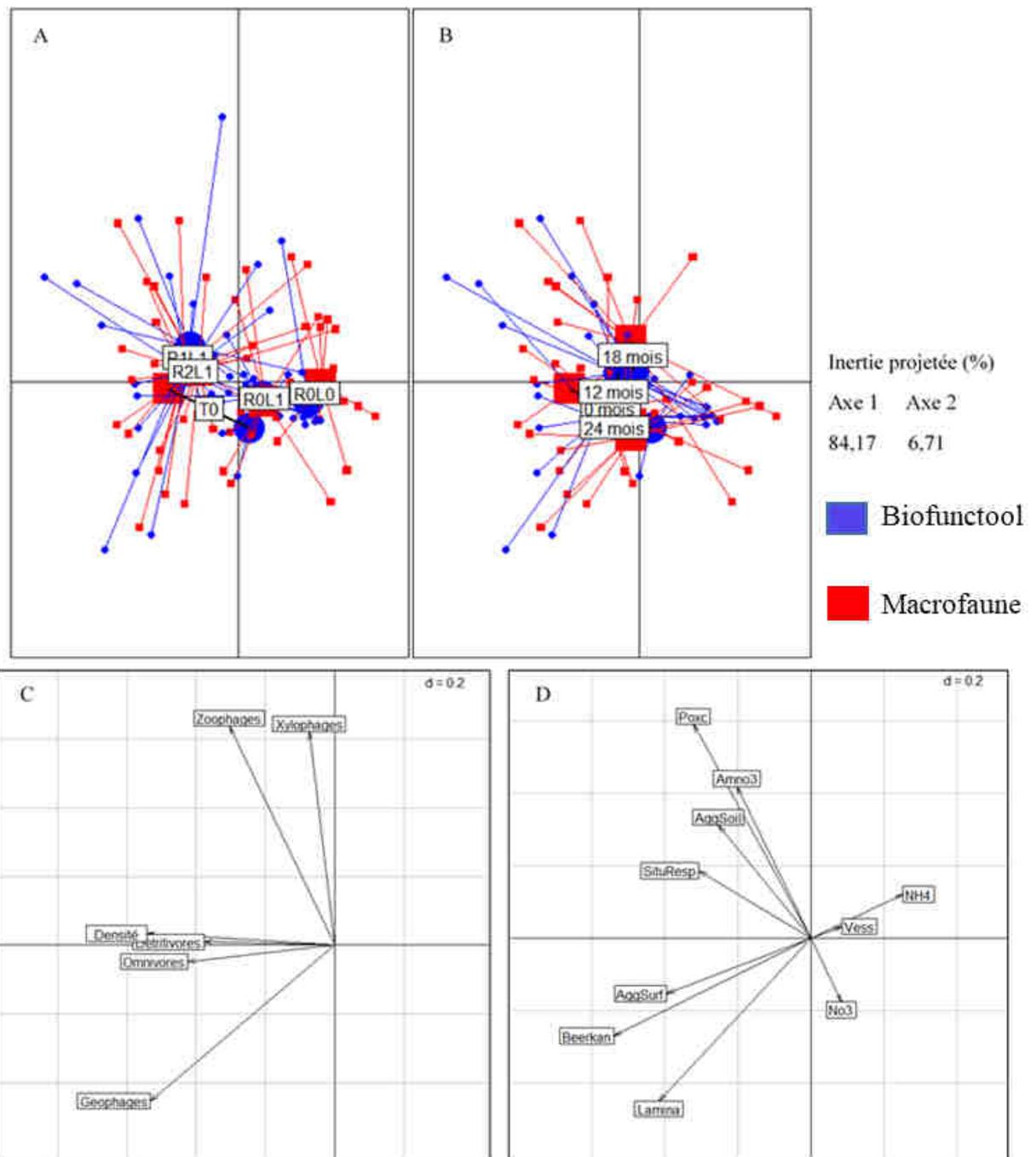
A = Indice de Santé du Sol, B = transformation du carbone, C = maintien de la structure et D = cycle des nutriments. Les valeurs  $R^2$  prennent en compte les effets fixes et aléatoires.  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  sont indiqués par \*, \*\*, \*\*\*, respectivement.

### **9.5- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les groupes trophiques de la macrofaune à la SAPH**

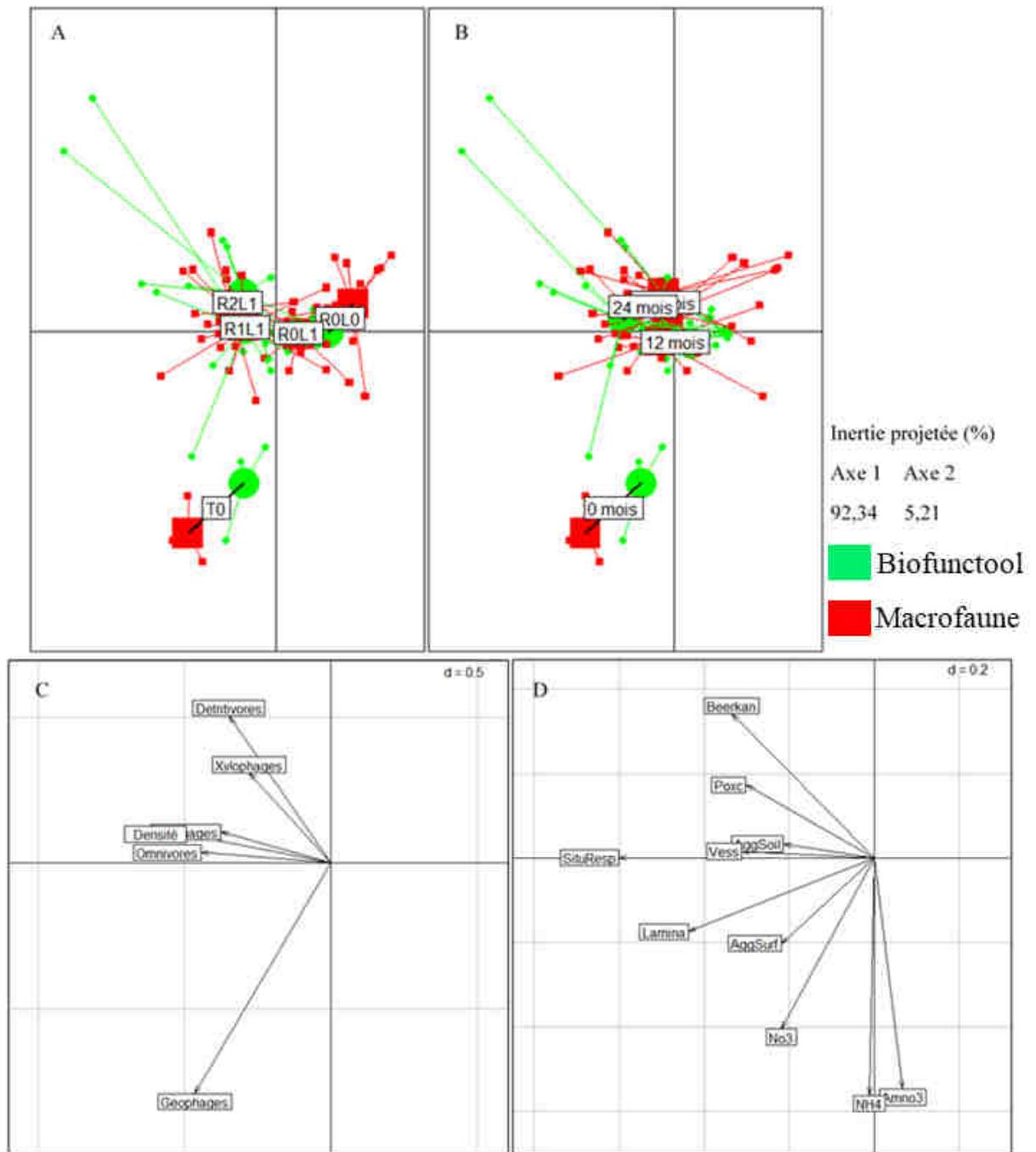
Les représentations des co-inerties (COIA) ont mis en évidence des associations de certains groupes trophiques de la macrofaune avec les propriétés fonctionnelles du sol (**Figure 55**). La macrofaune du sol a été classée en cinq groupes trophiques : les zoophages, les détritivores, les omnivores, les xylophages et les géophages. Certains taxons (coléoptères, dermaptères, dictyoptères, hétéroptères, homoptères, lépidoptères et orthoptères) n'ont pas été intégrés dans les groupes trophiques définis car il était difficile de déterminer leurs appartenances trophiques. De plus, les taxons qui n'avaient pas de liens directs avec le sol n'ont pas été pris en compte. La densité totale a été intégrée dans les analyses pour considérer l'ensemble de la macrofaune. L'analyse de co-inertie à la SAPH a montré une co-structure ( $RV = 0,32$ ) entre les deux tables de données. Le test de permutation de Monte Carlo a confirmé que cette co-structure était significative ( $p = 0,001$ ). Les traitements étaient moins déterminants que les dates d'échantillonnage dans la co-structure des deux jeux de données (**Figure 55A et B**). Les deux premiers axes représentent respectivement 84,17 % et 6,71 % de l'inertie totale. La densité totale, les omnivores et les détritivores sont bien corrélés à l'axe 1 (**Figure 55C**). La stabilité des agrégats de surface (AggSurf), l'infiltration de l'eau (Beerkan), l'activité de la mésofaune (Lamina) et l'ammonium du sol ( $NH_4$ ) ont une forte contribution à l'axe 1 (**Figure 55D**). Sur l'axe 2, les zoophages sont liés au carbone labile (POXC), à la stabilité des agrégats du sol (AggSoil) et au nitrate de la solution du sol ( $Amno_3$ ). Les géophages sont associés à l'infiltration de l'eau dans le sol.

### **9.6- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les groupes trophiques de la macrofaune à la SOGB**

A la SOGB, l'analyse de co-inertie a montré une co-structure significative entre les propriétés fonctionnelles du sol et les groupes trophiques de la macrofaune ( $RV = 0,36$  ;  $p = 0,001$ ). Ici, les pratiques, le long de l'axe 1 ont le plus contribué à la discrimination de la co-structure que l'aspect temporel (**Figure 56A et B**). L'axe 1, qui est le plus important, explique 94,34 % de l'inertie totale. L'axe 2 n'explique que 5,21 %. Au niveau de la macrofaune, la densité totale, les omnivores et les zoophages sont mieux corrélés à l'axe 1 et sont liés à la respiration basale du sol (SituResp, **Figure 56C et D**). Sur l'axe 2, les géophages sont liés au nitrate du sol ( $NO_3$ ), les xylophages au carbone labile (POXC) et les détritivores à l'infiltration de l'eau.



**Figure 55** : Analyse de co-inertie entre les groupes trophiques de la macrofaune et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH



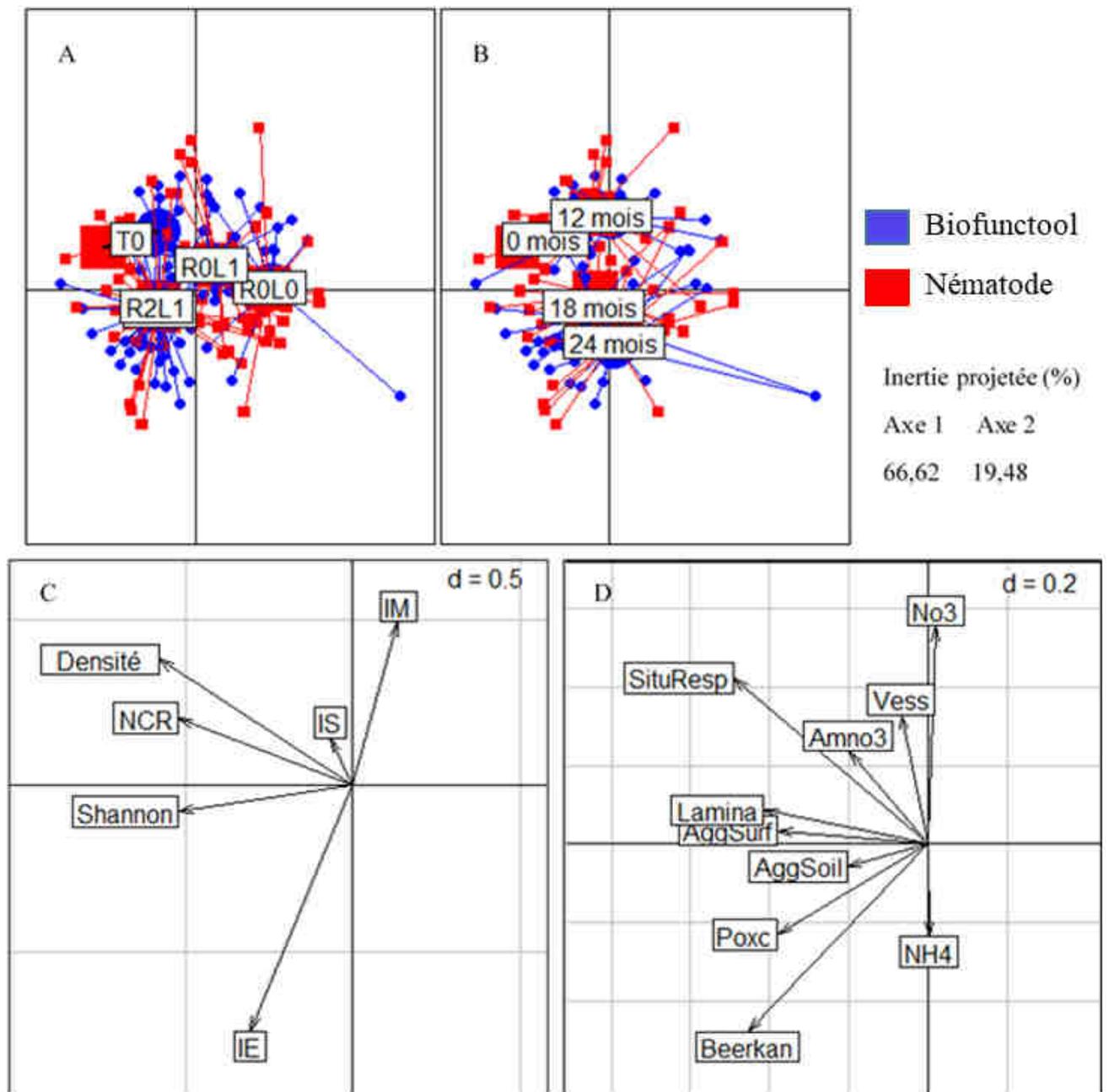
**Figure 56** : Analyse de co-inertie entre les groupes trophiques de la macrofaune et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB

### **9.7- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indicateurs de nématodes à la SAPH**

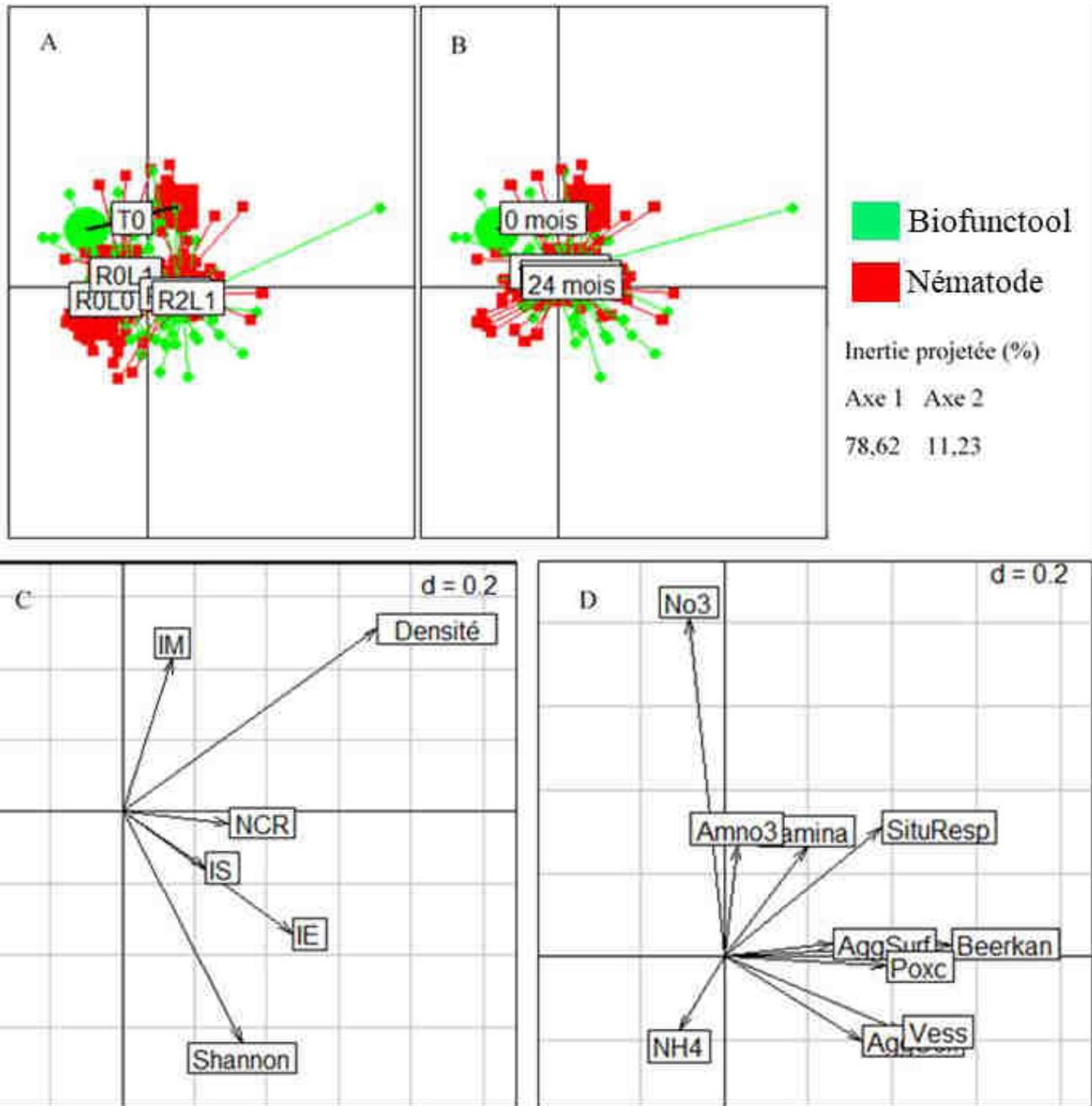
La co-inertie à la SAPH a montré une co-structure significative entre les propriétés fonctionnelle du sol et les indices de nématodes du sol ( $RV = 0,30$  ;  $p = 0,001$  ; **Figure 57**). L'effet du temps était plus discriminant dans la co-structure des deux jeux de données plutôt que l'effet des traitements (**Figure 57A et B**). Le premier axe représente 66,62 % de l'inertie totale et différencie les dates d'échantillonnage entre la première et la deuxième année. L'axe 2 n'explique que 19,48 % de l'inertie totale. L'indice de maturité (IM) et l'indice d'enrichissement (IE) sont corrélés négativement (**Figure 57C**). Il en est de même pour le nitrate ( $NO_3$ ) et l'ammonium du sol ( $NH_4$ , **Figure 57D**). L'indice de structure (IS) des nématodes était associé à la structure du sol (VESS). La densité totale de nématodes était plus liée à la respiration basale du sol (SituResp). Quant à la diversité de Shannon, elle était liée à la stabilité des agrégats du sol (AggSoil).

### **9.8- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indicateurs de nématode à la SOGB**

L'analyse de la co-inertie à la SOGB a fait ressortir une co-structure significative entre les indicateurs biofunctool et les indices de nématodes ( $RV = 0,21$  ;  $p = 0,001$  ; **Figure 58**). A l'exception de T0 (avant l'abattage), les barycentres des traitements et des dates d'échantillonnage se chevauchent, révélant une tendance similaire entre les deux ensembles d'indicateurs dans les différents traitements à chaque date d'échantillonnage (**Figure 58A et B**). L'axe 1 explique 78,62 % de l'inertie totale alors que le second axe n'explique que 11,23 %. Parmi les indicateurs de nématodes, la chaîne des voies de décomposition (NCR) est fortement corrélée à l'axe 1 (**Figure 58C**). Le carbone labile, les agrégats de surface et l'infiltration de l'eau étaient les indicateurs biofunctool les mieux corrélés à l'axe 1 (**Figure 58D**). Les indices de structure et d'enrichissement étaient associés à la structure (VESS) et à la stabilité des agrégats du sol (AggSoil). La chaîne des voies de décomposition était liée au carbone labile, la densité totale à la respiration basale du sol et l'indice de maturité au nitrate de la solution du sol.



**Figure 57** : Analyse de co-inertie entre les indices de nématodes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH



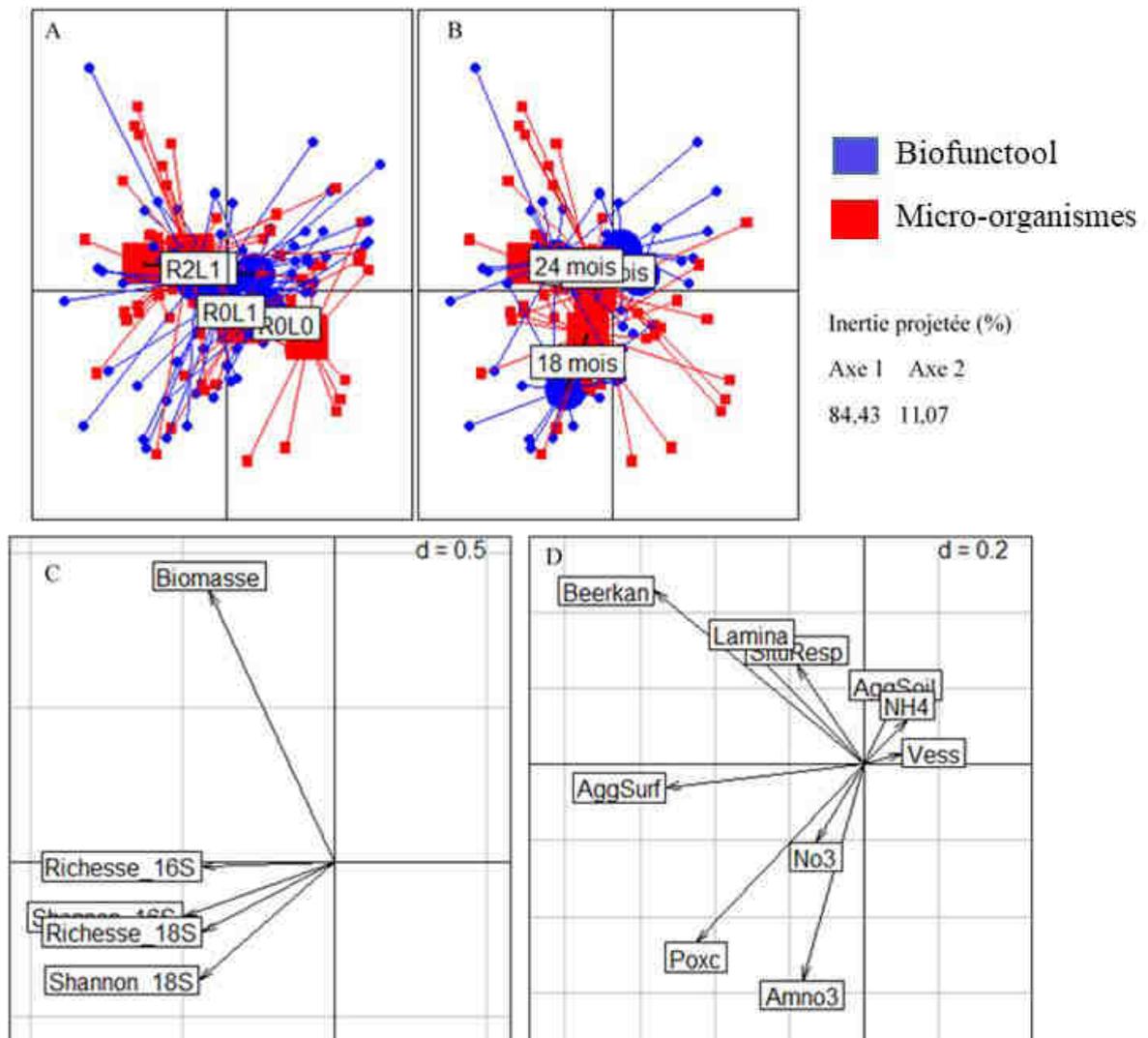
**Figure 58** : Analyse de co-inertie entre les indices de nématodes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB

### **9.9- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indices écologiques des communautés microbiennes à la SAPH**

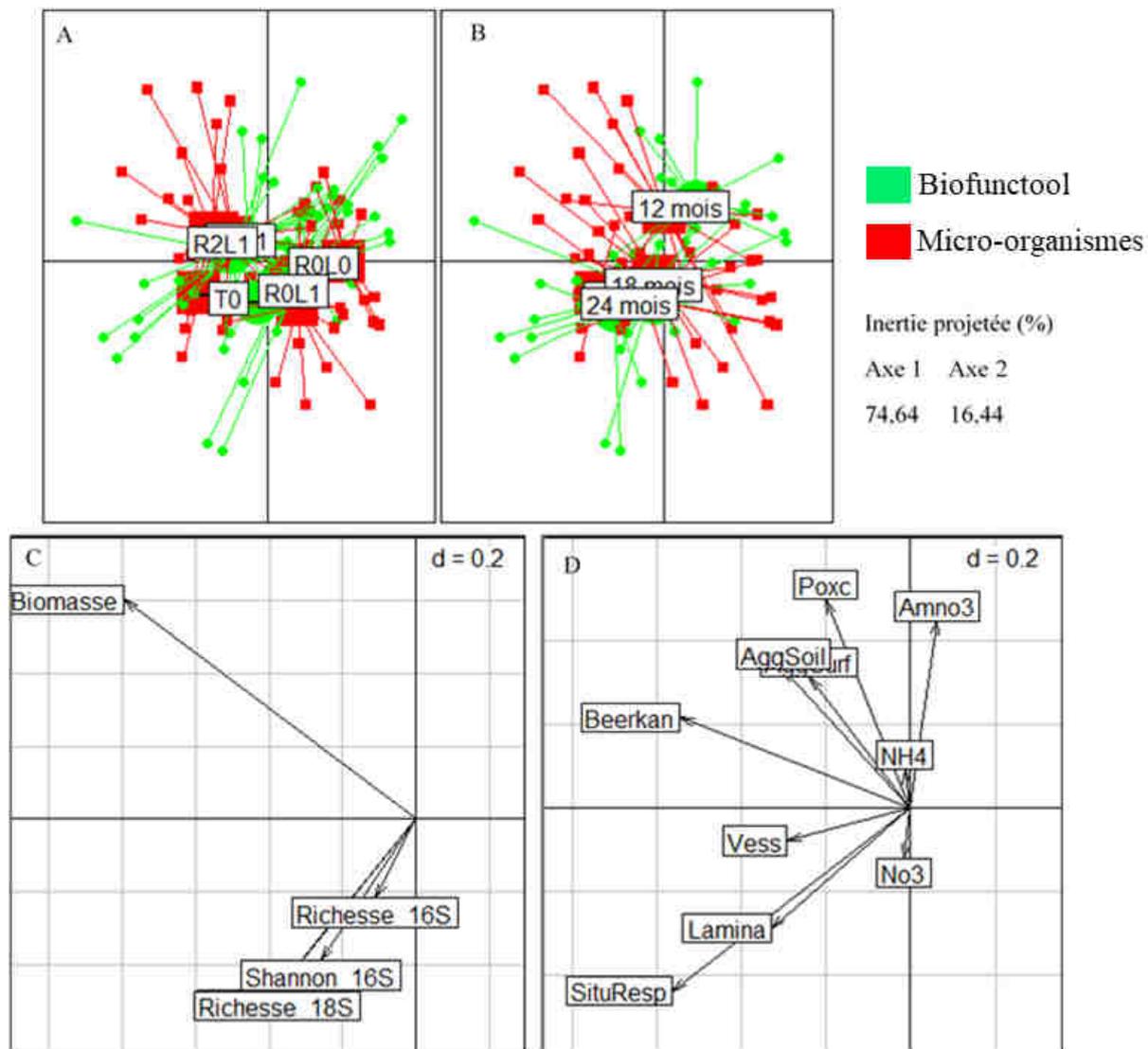
La co-inertie à la SAPH a montré une co-structure significative entre les indicateurs biofunctool et les indices des communautés microbiennes ( $RV = 0,21$  ;  $p = 0,001$  ; **Figure 59**). Les traitements discriminent mieux la co-structure des deux jeux de données que l'effet temporel (**Figure 59A et B**). Le premier axe explique 84,43 % de l'inertie totale et le second axe 11,07 %. Seule la richesse taxonomique des procaryotes (16S) est bien corrélée au premier axe, et pour les propriétés fonctionnelles, seule la stabilité des agrégats (AggSurf) contribue fortement à l'axe 1 (**Figure 59C et D**). Sur le premier axe, les agrégats de surface sont liés à la richesse taxonomique des procaryotes (16S). La biomasse microbienne contribue le plus à l'axe 2, tandis que parmi les propriétés fonctionnelles du sol, seul le nitrate de la solution du sol (Amno3) a une grande contribution à l'axe 2. L'axe 2 montre un lien entre la diversité 16S, la richesse taxonomique des microeucaryotes (18S) et le carbone labile du sol (POXC). De plus, la diversité des 18S est liée au nitrate de la solution du sol. Cet axe montre également que la biomasse microbienne est liée à l'infiltration de l'eau (Beerkan).

### **9.10- Co-variation entre les indicateurs fonctionnels (Biofunctool®) et les indices écologiques des communautés microbiennes à la SOGB**

Dans la co-structure des deux jeux de données, les traitements sont plus discriminants que l'effet temporel (**Figure 60A et B**). Les différents traitements sont placés le long du premier axe dans un ordre reflétant le gradient de résidus apportés après l'abattage des hévées. L'analyse de co-inertie a révélé une co-structure (coefficient  $RV = 0,20$ ) entre les indices des microorganismes (**Figure 60C**) et les propriétés fonctionnelles du sol (**Figure 60D**). Le test de permutation de Monte Carlo a confirmé que cette co-structure était significative ( $p = 0,001$ ). Les deux premiers axes représentaient 74,64 % (axe 1) et 16,44 % (axe 2) de l'inertie totale. Parmi les variables biofunctool, seul l'infiltration de l'eau (Beerkan) contribue le plus à l'axe 1. Sur l'axe 2, le nitrate du sol ( $NO_3$ ) est situé dans une direction opposée à l'ammonium ( $NH_4$ ) et au nitrate de la solution du sol (Amno3). La diversité et la richesse taxonomique des procaryotes (16S) et microeucaryotes (18S) sont associées à la respiration basale (SituResp) et à l'activité de la mésofaune (Lamina). La biomasse microbienne est liée à l'infiltration de l'eau (Beerkan) et à la stabilité des agrégats.



**Figure 59** : Analyse de co-inertie entre les indices écologiques des communautés microbiennes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SAPH



**Figure 60** : Analyse de co-inertie entre les indices écologiques des communautés microbiennes et les propriétés fonctionnelles du sol à la SOGB

## 9.11- Discussion

### 9.11.1- Rôle déterminant de la diversité de la macrofaune dans le fonctionnement du sol

Peu d'études ont exploré le lien entre fonctionnement du sol et la biodiversité tellurique *in situ*. A travers cette étude de terrain, dans les deux zones visitées, un lien positif significatif entre la diversité de la macrofaune, l'indice de santé du sol (ISS) et les fonctions du sol a été montrés. La diversité de la macrofaune du sol a un effet positif sur la santé du sol, la transformation du carbone et le maintien de la structure du sol. Bien que les macro-invertébrés du sol remplissent un large éventail de fonctions qui contribuent à la santé des écosystèmes par le maintien du cycle des nutriments, aucune relation significative entre la diversité de la macrofaune et le cycle des nutriments n'a été trouvée. Comme les micro-organismes constituent le maillon le plus important du processus de recyclage des nutriments (Sahu *et al.*, 2017), cela pourrait en partie expliquer l'absence de lien direct entre la diversité de la macrofaune et le cycle des nutriments. Ces résultats sont en accord avec ceux de Perron *et al.* (2022), qui ont trouvé des tendances similaires dans les reimplantations d'hévéas dans le Sud-Est et Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire après 18 mois. Les résultats confirment les études de Delgado-Baquerizo *et al.* (2020) sur le lien significatif entre macrofaune du sol (annélides) et fonctions de l'écosystème. Cependant, leurs études s'étaient déroulées dans des conditions expérimentales au laboratoire. Nos résultats renforcent l'assertion qu'une perte de diversité de la macrofaune entraînerait une perte de fonctionnalité du sol, fonctionnalité très en lien avec la notion de santé du sol (Geisen *et al.*, 2019).

La covariation significative observée entre les géophages (ici la densité de vers de terre) et l'infiltration de l'eau (Beerkan) et le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) est cohérente avec les effets connus des activités de fouissage et de bioturbation des vers de terre sur ces indicateurs de services du sol (Blouin *et al.*, 2013). Des résultats similaires ont été obtenus dans une étude *in situ* en Amazonie (Marichal *et al.*, 2014). Ces auteurs ont montré que les communautés de macrofaune covariaient avec un ensemble de services écosystémiques supposés être influencés par les activités de la faune : stocks de carbone, infiltration de l'eau, eau du sol disponible pour les plantes et macroporosité créée par les activités biologiques. En effet, dans les agrosystèmes tropicaux et tempérés, les vers de terre sont en partie responsables de l'amélioration des propriétés physiques du sol (infiltration, rétention d'eau, résistance à l'érosion, Blanchart *et al.*, 1999).

Les covariations significatives des xylophages (ici les termites) avec le POXC (carbone labile du sol) suggèrent que les termites stimulent la minéralisation de la matière organique (ici les résidus d'abattage) via le transit des particules de sol dans leur tube digestif (Brauman, 2000).

En effet, dans les parcelles avec résidus d'abattage et de légumineuses, les xylophages via cette stimulation de l'activité des communautés microbiennes, augmenteraient le taux de minéralisation de la MO. Ainsi, la matière organique apportée est restituée au sol via le dépôt de fèces des termites (Dignac *et al.*, 2017). La présence des xylophages en présence de résidus d'abattage serait donc bénéfique pour la résilience des fonctions du sol.

### **9.11.2- Rôle des nématodes libres dans le maintien des fonctions du sol**

Cette étude semble démontrer les effets positifs de la densité des nématodes du sol sur le fonctionnement du sol (transformation du carbone et structure du sol). Ces résultats pourraient suggérer un lien étroit entre la santé du sol et la densité de nématodes stimulée par les traitements avec résidus d'abattage (R1L1 et R2L1). En effet, en présence de résidus d'abattage, la forte densité de nématodes bactérivores et fongivores favoriserait une décomposition plus rapide de matières organiques (Yadav *et al.*, 2018) et une amélioration de la structure du sol, qui va impacter positivement la santé du sol. Nos résultats n'ont en revanche pas montré de relation significative entre la densité des nématodes et le cycle des nutriments. Ce résultat est non attendu étant donné le rôle important des nématodes dans les cycles biogéochimiques notamment celui de l'azote (Trap *et al.*, 2016). Cela pourrait s'expliquer par le fait que la fonction cycle des nutriments dans notre cas de figure est la résultante de trois indicateurs de nutriments du sol ( $\text{NO}_3^-$  de la solution du sol fixés sur les membranes échangeuses d'ions et le stock d'azote sous forme  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ). En effet, les nématodes jouent un rôle important dans la minéralisation, ou la libération des nutriments sous des formes disponibles pour les plantes (Gebremikael *et al.*, 2016). Lorsque les nématodes consomment des bactéries ou des champignons, de l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) est libéré car les bactéries et les champignons ont un rapport C/N inférieur (entre 4 et 5,5) que les nématodes (entre 5,6 et 7, Ferris *et al.*, 1998). Dans la littérature, il existe peu d'études de terrain qui ont essayé d'établir une relation linéaire entre les nématodes et les multiples fonctions du sol. Delgado-Baquerizo *et al.* (2020), dans une étude effectuée à l'échelle globale et en microcosme, ont montré qu'il existait une relation positive significative ( $R^2 = 0,12$ ) entre l'abondance des nématodes et un indice de multifonctionnalité basé sur sept fonctions des écosystèmes terrestres. Les études *in situ* montrent plutôt les liens entre les propriétés du sol (carbone organique, phosphore, potassium et azote total), qui impactent négativement ou positivement l'abondance des nématodes dans les vergers (Ardakani *et al.*, 2014).

Les indices écologiques de nématodes et les propriétés fonctionnelles du sol présentaient une co-structure significative. Ce résultat indique que ces indicateurs ont présenté les mêmes

sensibilités face à la perturbation induite par l'abattage. Ils reflètent tous deux une résilience similaire à l'apport de matières organiques avec un patron parallèle dans le temps. Nous avons montré une co-structure significative, sur nos deux sites entre l'indice de structure et l'infiltration de l'eau et entre la densité de nématodes et l'indicateur d'activité microbienne (SituResp). La restauration progressive observée dans les pratiques avec apports de résidus et de légumineuse peut expliquer ces relations. Heepngoen *et al.* (2021) ont montré, selon un gradient de perturbations dans les chronoséquences d'hévéas, que la corrélation entre l'indice de structure et la structure du sol reflétait une augmentation de la stabilité de l'écosystème. En effet, l'indice de structure est basé sur la prévalence des nématodes omnivores et prédateurs qui sont connus pour être sensibles aux perturbations du sol, y compris le travail du sol (Ito *et al.*, 2015). Le lien entre la densité de nématodes et l'indicateur d'activité microbienne se justifieraient par le fait qu'une forte densité de nématodes suppose une présence accrue de ressources (bactéries et champignons impliqués dans la dégradation de la matière organique) dans le milieu. En effet, en présence de ressources alimentaires abondantes (résidus d'hévéas dans notre cas), les nématodes (en particulier les nématodes bactérivores avec une valeur c-p de 1) ont tendance à réagir rapidement, atteignant des densités de population élevées (Ferris *et al.*, 2001). La forte présence de bactéries et champignons dans le sol en présence de résidus va induire une respiration *in situ* importante dans le sol.

### **9.11.3- Importance des communautés microbiennes dans le maintien des fonctions du sol**

La fourniture simultanée de multiples fonctions écosystémiques dépend fortement de plusieurs groupes trophiques, tels que les microorganismes du sol (Lefcheck *et al.*, 2015 ; Schuldt *et al.*, 2018), contrairement aux mesures de la biodiversité aérienne. Les communautés microbiennes jouent un rôle clé dans le maintien de plusieurs fonctions de l'écosystème, notamment le cycle du carbone et des nutriments, la production primaire et la régulation du climat (van der Heijden *et al.*, 2008 ; Bodelier, 2011 ; Halme *et al.*, 2017). Dans cette étude, nous avons constaté que la biomasse microbienne est positivement liée à l'indice de santé du sol (ISS) et aux fonctions du sol. Une plus grande diversité microbienne peut favoriser la décomposition rapide des résidus d'hévéas, augmentant ainsi la teneur en matières organiques du sol et favorisant l'activité des communautés microbiennes du sol (van der Heijden *et al.*, 1998) au profit de son fonctionnement. Il n'existe pas d'études similaires en hévéaculture à notre connaissance. Cependant, Li *et al.* (2020), ont montré selon un gradient altitudinal, dans les plantations de pins (*Pinus yunnanensis*) que la diversité bactérienne était positivement liée à la multifonctionnalité des écosystèmes (notamment la production de biomasse, le cycle des

nutriments, le stock de carbone et la régulation de l'eau). Parallèlement, dans des écosystèmes forestiers, Delgado-Baquerizo *et al.* (2016) ont trouvé des relations positives entre la diversité microbienne du sol et la plupart des fonctions individuelles mesurées, ainsi qu'entre cette diversité et la plupart des combinaisons possibles entre les fonctions. Celles-ci comprennent, entre autres, le cycle des nutriments (disponibilité des nutriments, minéralisation), la production primaire (productivité primaire nette) et la décomposition de la matière organique (dégradation de la lignine). Dans une étude en microcosme, Delgado-Baquerizo *et al.* (2020) ont pu également montrer une relation linéaire positive significative entre les micro-organismes (bactéries et champignons) et les multiples fonctions des écosystèmes terrestres.

Les covariations significatives de la richesse taxonomique (16S) avec la stabilité des agrégats de surface (AggSurf) à la SAPH confirme ceux de Maron *et al.* (2018) qui ont montré en microcosme le lien entre la diversité microbienne et la stabilité du sol. Il a été aussi montré dans cette zone, une co-structure significative entre la richesse des microeucaryotes (18S) et la diversité bactérienne (16S) avec le carbone labile du sol (POXC) et le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ , Philippot *et al.*, 2013). Ces résultats sous-entendent que les variations temporelles du carbone labile et de nitrate dans les traitements reposent sur les micro-organismes associés au cycle du carbone (hétérotrophes) et de l'azote (nitrifiant notamment impliqués dans la production de nitrate et dénitrifiant dans sa consommation, Xu *et al.*, 2021). Par ailleurs, la structure des communautés microbiennes liée aux fractions actives de carbone dans les différents traitements avec apports de résidus contribuera à améliorer la résilience du sol dans le cadre d'une gestion durable (Zhang *et al.*, 2021).

La respiration basale donne une estimation de l'activité microbienne totale, reflétant à la fois la quantité et la qualité des sources de carbone (Cheng *et al.*, 1996). Les covariations significatives de la richesse taxonomique et la diversité taxonomique (16S et 18S) avec la respiration basale du sol (SituResp) à la SOGB, seraient liées au fait que ces microorganismes sont les principaux acteurs de la respiration *in situ* dans les traitements. Une respiration du sol plus élevée dans les traitements avec présence de résidus d'abattage résulterait d'une activité microbienne du sol plus importante, ce qui suppose une décomposition rapide des résidus d'abattage rendant les nutriments disponibles pour la stimulation conséquente des micro-organismes hétérotrophes dans les parcelles (Saffigna *et al.*, 1989). Ces résultats montrent également que les communautés microbiennes ont des actions différentes sur les fonctions du sol selon le contexte pédoclimatique.

### **9.12- Conclusion partielle**

Cette étude a montré que les différents groupes de la biodiversité du sol (macrofaune, nématodes et microorganismes) sont fortement impliqués dans le maintien du fonctionnement du sol dans les reimplantations d'hévéas. En particulier, des liens positifs entre quelques caractéristiques de la biodiversité et les fonctions du sol ont été montrés dans les deux zones aux propriétés édaphiques différentes.

**CONCLUSION GENERALE,  
PERSPECTIVES ET  
RECOMMANDATIONS**

## CONCLUSION GENERALE

Ce travail s'inscrit dans le contexte de l'élaboration d'une politique visant à gérer de manière durable les pratiques de fertilisation en améliorant notre compréhension de l'évolution de la fertilité des sols dans les plantations d'hévéas immatures. L'objectif principal de cette étude était de rétablir le fonctionnement biologique du sol lors de la réinstallation d'une plantation d'hévéa en milieu industriel en Côte d'Ivoire. À cette fin, nous avons formulé quatre hypothèses directrices : premièrement, que la résistance des organismes du sol à la perturbation varie en fonction de leur classification taxonomique ; deuxièmement, que l'ajout de matières organiques favorise la résilience de la biodiversité du sol après l'abattage des hévéas ; troisièmement, que les approches basées sur les caractéristiques fonctionnelles sont pertinentes pour caractériser le rôle fonctionnel de la biodiversité du sol ; et enfin, qu'il existe des liens étroits entre les différents organismes étudiés et le fonctionnement global du sol dans le contexte de la culture de l'hévéa.

Les résultats de cette étude ont révélé que l'abattage des hévéas et la préparation du sol par les bulldozers entraînent une perte significative de la biodiversité, notamment des macrofaunes, des nématodes et des micro-organismes, dans les 10 premiers centimètres du sol. Cependant, cette perte a été considérablement atténuée lorsque des résidus d'hévéas et des légumineuses ont été combinés dans les parcelles. Sur une période de 6 à 24 mois, la densité de la macrofaune du sol s'est rétablie de manière significative et continue en présence de résidus d'hévéas et de légumineuses. En ce qui concerne les nématodes, leur réponse positive à l'ajout de matières organiques était limitée dans le temps à la SOGB. En revanche, la résilience des communautés microbiennes semblait davantage influencée par les saisons et les conditions du sol que par l'apport de matières organiques. À la SOGB, l'effet de tampon lié à la teneur en argile semblait également ralentir la résilience de la structure, de la composition et de la connectivité du réseau microbien. Ces observations soulignent l'importance de prendre en compte plusieurs composantes de la biodiversité en tant qu'indicateurs biologiques, en fonction de leur sensibilité à un phénomène donné.

De plus, nos résultats suggèrent que la restitution d'une quantité significative de matières organiques, par le biais de résidus d'abattage et/ou le semis de légumineuses, est essentielle pour soutenir la résilience des communautés d'organismes et, par conséquent, assurer la durabilité du fonctionnement du sol dans les plantations d'hévéas. Bien que notre plan d'échantillonnage n'ait pas permis une analyse détaillée des effets des traitements sur les réseaux microbiens au fil du temps, l'analyse des réseaux de co-occurrence a permis de mieux comprendre les modèles de résistance et de résilience du microbiome du sol. Cette analyse a

non seulement confirmé les tendances observées en termes de diversités alpha et bêta, mais a également mis en évidence le rôle clé des microeucaryotes dans la dynamique de résilience. En outre, cette étude a démontré l'utilité de l'approche fonctionnelle pour caractériser les communautés de collemboles dans les différents traitements mis en place. Elle met en évidence l'importance des différents organismes étudiés, à savoir la macrofaune, les nématodes et les micro-organismes, dans le maintien du fonctionnement du sol dans les replantations d'hévéas. Les liens entre les indicateurs biologiques et les propriétés fonctionnelles du sol ont confirmé que ces indicateurs pourraient constituer un outil précieux pour surveiller la restauration du sol dans les plantations d'hévéas immatures. Enfin, l'importance primordiale des propriétés fonctionnelles du sol dans la réponse des différents organismes étudiés souligne la nécessité de prendre en compte le contexte pédologique du sol lors de la conception de pratiques agroécologiques visant à soutenir le fonctionnement du sol.

## **PERSPECTIVES**

La résilience est un processus dynamique impliquant des interactions entre de nombreuses espèces et groupes fonctionnels, et parfois une dynamique oscillatoire. Par conséquent, le suivi pendant 24 mois de la biodiversité du sol dans cette étude, n'était probablement pas assez long pour assurer une restauration complète de la structure initiale des communautés. D'autres suivis sont nécessaires pour couvrir les 6 ans de la phase immature de plantation d'hévéas afin d'évaluer les impacts à long terme des apports de matières organiques. Dans le contexte hévéicole, l'étude plus approfondie des réseaux de co-occurrence microbiens avec une quantité importante d'échantillons permettrait de prouver l'importance de la présence de matières organiques dans la restauration du système. L'approche basée sur les réseaux de co-occurrence n'est pas très répandue pour décrire les réponses microbiennes aux perturbations, et devrait être davantage développée pour étudier la vulnérabilité et la résilience des communautés microbiennes. Ces résultats à 10 cm de profondeur ne représentent qu'une partie de la communauté et ne peuvent pas être généralisés à l'ensemble des organismes du sol. Il serait donc judicieux d'effectuer des observations à plus de 10 cm de profondeur. Il serait souhaitable de développer des mesures de traits fonctionnels au lieu de l'identification morphologique avec des traits simples, faciles à mesurer et suivant un protocole standard. Les traits fonctionnels peuvent être utilisés pour faire des prédictions sur la distribution des espèces, les impacts de la gestion et comme un outil complémentaire pour la conservation et la gestion des communautés d'organismes du sol dans les paysages agricoles. Le développement d'un cadre intégratif élucidant la multifonctionnalité des sols hévéicoles en Côte d'Ivoire serait également

souhaitable. Cette analyse devrait souligner la relation entre biodiversité du sol et la multifonctionnalité (fonctions du sol, érosion du sol, perte de nutriments, croissance de l'arbre, développement des racines et restitution de la litière sol) des plantations d'hévéas.

## **RECOMMANDATIONS**

La perte de biodiversité engendrée par l'abattage des hévéas et la préparation du sol suggère que des solutions moins perturbatrices soient proposées dans le contexte hévéicole. L'usage des engins moins perturbateurs comme la tronçonneuse pour la coupe des hévéas et une machine excavatrice pour le retrait des souches est souhaitable. Cependant, les facteurs coût et temps sont à prendre en compte. L'amélioration des propriétés physiques et biologiques du sol et l'accumulation de ressources nutritives via la restitution au sol des résidus d'abattage, représentent une opportunité énorme pour le monde agricole. Il s'agit de repenser l'aménagement de parcelles après un cycle de vie des hévéas dont la pratique de gestion n'est à notre connaissance ni référencée dans la littérature scientifique ni dans les préconisations des instituts spécialisés, comme le Centre National de Recherche Agronomique de Côte d'Ivoire (CNRA). En effet, alterner la position de la ligne de plantations et des andains lors des cycles successifs de plantations permettraient aux nouvelles cultures de bénéficier de l'enrichissement en matières organiques et nutriments du sol dans les andains, ainsi que la restauration partielle du sol de l'ancienne ligne de plantations. Dans cette étude, les deux traitements avec présence de résidus d'abattage (R1L1 et R2L1) n'ont pas montré de différence significative en termes de restauration de la biodiversité du sol. Il serait par conséquent judicieux de privilégier la mise en place du traitement avec les branches fines (R1L1) comme pratique agroécologique dans les replantations d'hévéas. La valorisation des troncs d'hévéas (en bois d'œuvre ou bois de chauffe) pourrait amoindrir les charges lors du processus de replantation.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraham, J., & Chudek, J. A. (2008). Studies on litter characterization using <sup>13</sup>C NMR and assessment of microbial activity in natural forest and plantation crops' (teak and rubber) soil ecosystems of Kerala, India. *Plant and Soil*, 303(1), 265-273. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9505-0>
- Achat, D. L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., & Augusto, L. (2015). Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 348, 124-141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.042>
- Adiaha, M. S. (2017). The Role of Organic Matter in Tropical Soil Productivity. *World Scientific News*, 86(1), 1-66.
- Ahrends, A., Hollingsworth, P. M., Ziegler, A. D., Fox, J. M., Chen, H., Su, Y., & Xu, J. (2015). Current trends of rubber plantation expansion may threaten biodiversity and livelihoods. *Global Environmental Change*, 34, 48-58. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.06.002>
- Alberdi, A., & Gilbert, M. T. P. (2019). A guide to the application of Hill numbers to DNA-based diversity analyses. *Molecular Ecology Resources*, 19(4), 804-817. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13014>
- Ampoorter, E., Goris, R., Cornelis, W. M., & Verheyen, K. (2007). Impact of mechanized logging on compaction status of sandy forest soils. *Forest Ecology and Management*, 241(1-3). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.019>
- Anderson, J. M., & Ingram, J. S. I. (1994). Tropical Soil Biology and Fertility : A Handbook of Methods. *Soil Science*, 157(4). [https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/1994/04000/Tropical\\_Soil\\_Biology\\_and\\_Fertility\\_\\_A\\_Handbook\\_of.12.aspx](https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/1994/04000/Tropical_Soil_Biology_and_Fertility__A_Handbook_of.12.aspx)
- Anderson, J. P. E., & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 10(3), 215-221. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance ( PERMANOVA ). In N. Balakrishnan, T. Colton, B. Everitt, W. Piegorisch, F. Ruggeri, & J. L. Teugels (Éds.), *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* (1<sup>re</sup> éd., p. 1-15). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>

- Andrews, T., Betts, R. A., Booth, B. B. B., Jones, C. D., & Jones, G. S. (2017). Effective radiative forcing from historical land use change. *Climate Dynamics*, 48(11), 3489-3505. <https://doi.org/10.1007/s00382-016-3280-7>
- APROMAC. (2021). *Association des Professionnels du Caoutchouc Naturel de Côte d'Ivoire*. Bienvenue sur le site officiel de l'APROMAC. <https://apromac.ci/> consulté le 22 mars 2022
- Aratrakorn, S., Thunhikorn, S., & Donald, P. F. (2006). Changes in bird communities following conversion of lowland forest to oil palm and rubber plantations in southern Thailand. *Bird Conservation International*, 16(01), 71. <https://doi.org/10.1017/S0959270906000062>
- Arcand, M. M., Knight, J. D., & Farrell, R. E. (2014). Differentiating between the supply of N to wheat from above and belowground residues of preceding crops of pea and canola. *Biology and Fertility of Soils*, 50(4). <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0877-4>
- Ardakani, A. S., Mafi, Z. T., Hesar, A. M., & Goltappeh, E. M. (2014). Relationship between Soil Properties and Abundance of *Tylenchulus semipenetrans* in Citrus Orchards, Kohgiluyeh va Boyerahmad Province. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 16, 1699-1710.
- Ashton-Butt, A., Willcock, S., Purnomo, D., Suhardi, Aryawan, A. A. K., Wahyuningsih, R., Naim, M., Poppy, G. M., Caliman, J., Peh, K. S. -H., & Snaddon, J. L. (2019). Replanting of first-cycle oil palm results in a second wave of biodiversity loss. *Ecology and Evolution*, ece3.5218. <https://doi.org/10.1002/ece3.5218>
- Auclerc, A., Beaumelle, L., Barantal, S., Chauvat, M., Cortet, J., De Almeida, T., Dulaurent, A.-M., Dutoit, T., Joimel, S., Séré, G., & Blight, O. (2022). Fostering the use of soil invertebrate traits to restore ecosystem functioning. *Geoderma*, 424, 116019. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116019>
- Awasthi, A., Singh, M., Soni, S. K., Singh, R., & Kalra, A. (2014). Biodiversity acts as insurance of productivity of bacterial communities under abiotic perturbations. *The ISME Journal*, 8(12). <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.91>
- Babur, E., Dindaroğlu, T., Roy, R., Seleiman, M. F., Ozlu, E., Battaglia, M. L., & Uslu, Ö. S. (2022). Chapter 9—Relationship between organic matter and microbial biomass in different vegetation types. In R. Pratap Singh, G. Manchanda, K. Bhattacharjee, & H. Panosyan (Éds.), *Microbial Syntrophy-Mediated Eco-enterprising* (p. 225-245). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99900-7.00005-5>

- Baijing, Z., Jingrong, X., Rong, X., Miaomiao, J., You, W., Shanyi, T., Xiaoyun, C., Manqiang, L., Feng, H., & Soil Ecology Laboratory, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095. (2019). Effect of soil nematode functional guilds on plant growth and aboveground herbivores. *Biodiversity Science*, 27(4). <https://doi.org/10.17520/biods.2019006>
- Bakonyi, G., Nagy, P., Kovács-Láng, E., Kovács, E., Barabás, S., Répási, V., & Seres, A. (2007). Soil nematode community structure as affected by temperature and moisture in a temperate semiarid shrubland. *Applied Soil Ecology*, 37(1-2), 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.03.008>
- Banerjee, S., Walder, F., Büchi, L., Meyer, M., Held, A. Y., Gattinger, A., Keller, T., Charles, R., & van der Heijden, M. G. A. (2019a). Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal*, 13(7), 1722-1736. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0383-2>
- Banerjee, S., Walder, F., Büchi, L., Meyer, M., Held, A. Y., Gattinger, A., Keller, T., Charles, R., & van der Heijden, M. G. A. (2019b). Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal*, 13(7). <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0383-2>
- Banos, S., Lentendu, G., Kopf, A., Wubet, T., Glöckner, F. O., & Reich, M. (2018). A comprehensive fungi-specific 18S rRNA gene sequence primer toolkit suited for diverse research issues and sequencing platforms. *BMC Microbiology*, 18(1), 190. <https://doi.org/10.1186/s12866-018-1331-4>
- Barberán, A., Bates, S. T., Casamayor, E. O., & Fierer, N. (2012). Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *The ISME Journal*, 6(2). <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.119>
- Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages : Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.
- Barrios, E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64(2). <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity : Partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1). <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., Orme, C. D. L., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M., & Renato, H.-S. (2021). *Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components*. <https://cran.rproject.org/web/packages/betapart/betapart.pdf>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *ArXiv :1406.5823 [Stat]*. <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- Bellino, A., Baldantoni, D., Milano, V., Santorufo, L., Cortet, J., & Maisto, G. (2021). Spatial Patterns and Scales of Collembola Taxonomic and Functional Diversity in Urban Parks. *Sustainability*, *13*(23), 13029. <https://doi.org/10.3390/su132313029>
- Benito, N. P., Brossard, M., Pasini, A., Guimarães, M. de F., & Bobillier, B. (2004). Transformations of soil macroinvertebrate populations after native vegetation conversion to pasture cultivation (Brazilian Cerrado). *European Journal of Soil Biology*, *40*(3), 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.02.002>
- Berekaa, M. M., Barakaat, A., El-Sayed, S. M., & El-Aassar, S. A. (2005). Degradation of natural rubber by *Achromobacter* sp. NRB and evaluation of culture conditions. *Polish Journal of Microbiology*, *54*(1), 55-62.
- Berry, D., & Widder, S. (2014). Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology*, *5*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2014.00219>
- Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Gilot, C., Pashanasi, B., Lavelle, P., & Brussaard, L. (1999). Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *In Book : Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, 149-172.
- Blouin, M., Hodson, M. E., Delgado, E. A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K. R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J. E., Cluzeau, D., & Brun, J.-J. (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, *64*(2), 161-182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
- Boddy, L., Hynes, J., Bebbler, D., & Fricker, M. (2009). Saprotrophic cord systems : Dispersal mechanisms in space and time. *Mycoscience*, *50*, 9-19. <https://doi.org/10.1007/s10267-008-0450-4>
- Bodelier, P. L. E. (2011). Toward Understanding, Managing, and Protecting Microbial Ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, *2*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00080>
- Bohoussou, K. H., Akpatou, K. B., Kouassi, Y. W. R., & Kpangui, K. B. (2018). Diversité des Mammifères et valeur pour la conservation des reliques forestières au sein d'une concession agro-industrielle au sud-ouest de la Côte d'Ivoire. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, *18* (1). <https://doi.org/10.4000/vertigo.19947>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models : A practical guide for ecology

- and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Bongers, T. (1990). The maturity index : An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83(1). <https://doi.org/10.1007/BF00324627>
- Bongers, T., & Bongers, M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10(3), 239-251. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00123-1)
- Bongers, T., van der Meulen, H., & Korthals, G. (1997). Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology*, 6(2), 195-199. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(96\)00136-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(96)00136-9)
- Boscutti, F., Sigura, M., De Simone, S., & Marini, L. (2018). Exotic plant invasion in agricultural landscapes : A matter of dispersal mode and disturbance intensity. *Applied Vegetation Science*, 21(2), 250-257. <https://doi.org/10.1111/avsc.12351>
- Bouwman, L. A., & Arts, W. B. M. (2000). Effects of soil compaction on the relationships between nematodes, grass production and soil physical properties. *Applied Soil Ecology*, 14(3). [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00055-X)
- Boyle-Yarwood, S. A., Bottomley, P. J., & Myrold, D. D. (2008). Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in soils under stands of red alder and Douglas fir in Oregon. *Environmental Microbiology*, 10(11), 2956-2965. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01600.x>
- Brauman, A. (2000). Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite : A review. *European Journal of Soil Biology*, 36(3-4), 117-125. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01058-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01058-X)
- Brauman, A., & Thoumazeau, A. (2020). Biofunctool® : Un outil de terrain pour évaluer la santé des sols, basé sur la mesure de fonctions issues de l'activité des organismes du sol. *Etude et Gestion des Sols*, 16.
- Brauman, K. A., Freyberg, D. L., & Daily, G. C. (2015). Impacts of Land-Use Change on Groundwater Supply : Ecosystem Services Assessment in Kona, Hawaii. *Journal of Water Resources Planning and Management*, 141(12), A4014001. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)WR.1943-5452.0000495](https://doi.org/10.1061/(ASCE)WR.1943-5452.0000495)
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325-349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Briar, S. S., Grewal, P. S., Somasekhar, N., Stinner, D., & 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), 256-266. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.08.004>
- Brindoumi, A. K. J. (2015). Les facteurs du developpement de l'heveaculture en cote d'ivoire de 1994 à 2012. *European Scientific Journal*, 11(17), 202-219.
- Bro, R., & K. Smilde, A. (2014). Principal component analysis. *Analytical Methods*, 6(9), 2812-2831. <https://doi.org/10.1039/C3AY41907J>
- Brockett, B. F. T., Prescott, C. E., & Grayston, S. J. (2012). Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 44(1), 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.003>
- Broughton, W. J. (1976). Effect of various covers on soil fertility under Hevea brasiliensis muell. Arg. And on growth of the tree. *Agro-Ecosystems*, 3, 147-170. [https://doi.org/10.1016/0304-3746\(76\)90113-X](https://doi.org/10.1016/0304-3746(76)90113-X)
- Bünemann, E. K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R. E., De Deyn, G., de Goede, R., Fleskens, L., Geissen, V., Kuyper, T. W., Mäder, P., Pulleman, M., Sukkel, W., van Groenigen, J. W., & Brussaard, L. (2018). Soil quality – A critical review. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 105-125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Burns, R. G., & Dick, R. P. (Éds.). (2002). *Enzymes in the Environment : Activity, Ecology, and Applications*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203904039>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species : Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Cadre, E. L., Kinkondi, M., Koutika, L.-S., Epron, D., & Mareschal, L. (2018). Anionic exchange membranes, a promising tool to measure distribution of soil nutrients in tropical multispecific plantations. *Ecological Indicators*, 94, 254-256. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.041>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., & Holmes, S. P. (2017). Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME Journal*, 11(12). <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.119>
- Callahan, B. J., Sankaran, K., Fukuyama, J. A., McMurdie, P. J., & Holmes, S. P. (2016). Bioconductor Workflow for Microbiome Data Analysis : From raw reads to community analyses. *F1000Research*, 5, 1492. <https://doi.org/10.12688/f1000research.8986.2>
- Campbell, C. D., Chapman, S. J., Cameron, C. M., Davidson, M. S., & Potts, J. M. (2003). A Rapid Microtiter Plate Method To Measure Carbon Dioxide Evolved from Carbon

- Substrate Amendments so as To Determine the Physiological Profiles of Soil Microbial Communities by Using Whole Soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(6), 3593-3599. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.6.3593-3599.2003>
- CANADA. Department of Agriculture. (1976). *Glossary of terms in soil science*. Agriculture Canada.
- Carpenter, S. R., & Brock, W. A. (2006). Rising variance : A leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters*, 9(3), 311-318. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00877.x>
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J. M., & Abel, N. (2001). From Metaphor to Measurement : Resilience of What to What ? *Ecosystems*, 4(8), 765-781. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0045-9>
- Carron, M. P., Pierrat, M., Snoeck, D., Villenave, C., Ribeyre, F., Suhardi, Marichal, R., & Caliman, J. P. (2015). Temporal variability in soil quality after organic residue application in mature oil palm plantations. *Soil Research*, 53(2). <https://doi.org/10.1071/SR14249>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693-715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Cesarz, S., Reich, P. B., Scheu, S., Ruess, L., Schaefer, M., & Eisenhauer, N. (2015). Nematode functional guilds, not trophic groups, reflect shifts in soil food webs and processes in response to interacting global change factors. *Pedobiologia*, 58(1), 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.01.001>
- Chambon, B., Ruf, F., Kongmanee, C., & Anghong, S. (2016). Can the cocoa cycle model explain the continuous growth of the rubber (*Hevea brasiliensis*) sector for more than a century in Thailand ? *Journal of Rural Studies*, 44, 187-197. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2016.02.003>
- Chao, A., Chiu, C.-H., & Jost, L. (2014). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1). <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chau, J. F., Bagtzoglou, A. C., & Willig, M. R. (2011). The Effect of Soil Texture on Richness and Diversity of Bacterial Communities. *Environmental Forensics*, 12(4), 333-341. <https://doi.org/10.1080/15275922.2011.622348>

- Chauvat, M., Wolters, V., & Dauber, J. (2007). Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography*, 30(2), 183-192. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04888.x>
- Chen, J., Xu, H., He, D., Li, Y., Luo, T., Yang, H., & Lin, M. (2019). Historical logging alters soil fungal community composition and network in a tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 433, 228-239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.005>
- Cheng, W., Zhang, Q., Coleman, D. C., Ronald Carroll, C., & Hoffman, C. A. (1996). Is available carbon limiting microbial respiration in the rhizosphere ? *Soil Biology and Biochemistry*, 28(10), 1283-1288. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00138-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00138-1)
- Choate, P. M. (2003). *Introduction to the Identification of Insects and Related Arthropods*.
- Chu, S., Jacobs, D. F., Sloan, J. L., Xue, L., Wu, D., & Zeng, S. (2018). Changes in soil properties under Eucalyptus relative to Pinus massoniana and natural broadleaved forests in South China. *Journal of Forestry Research*, 29(5), 1299-1306. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0546-9>
- Clermont-Dauphin, C., Suvannang, N., Pongwichian, P., Cheylan, V., Hammecker, C., & Harmand, J.-M. (2016). Dinitrogen fixation by the legume cover crop Pueraria phaseoloides and transfer of fixed N to Hevea brasiliensis—Impact on tree growth and vulnerability to drought. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 217, 79-88. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.002>
- Colin, J.-P. (2018). La mutation d'une économie de plantation en basse Côte d'Ivoire. In *La mutation d'une économie de plantation en basse Côte d'Ivoire*. IRD Éditions. <http://books.openedition.org/irdeditions/14790>
- Collier, Z. A., Wang, D., Vogel, J. T., Tatham, E. K., & Linkov, I. (2013). Sustainable roofing technology under multiple constraints : A decision-analytical approach. *Environment Systems and Decisions*, 33(2), 261-271. <https://doi.org/10.1007/s10669-013-9446-5>
- Coulibaly, S. F. M., Winck, B. R., Akpa-Vinceslas, M., Mignot, L., Legras, M., Forey, E., & Chauvat, M. (2019). Functional Assemblages of Collembola Determine Soil Microbial Communities and Associated Functions. *Frontiers in Environmental Science*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2019.00052>
- Council, N. R. (2012). *Disaster Resilience: A National Imperative*. <https://doi.org/10.17226/13457>
- Culliney, T. (2013). Role of Arthropods in Maintaining Soil Fertility. *Agriculture*, 3(4). <https://doi.org/10.3390/agriculture3040629>

- Culman, S. W., Snapp, S. S., Freeman, M. A., Schipanski, M. E., Beniston, J., Lal, R., Drinkwater, L. E., Franzluebbers, A. J., Glover, J. D., Grandy, A. S., Lee, J., Six, J., Maul, J. E., Mirksy, S. B., Spargo, J. T., & Wander, M. M. (2012). Permanganate Oxidizable Carbon Reflects a Processed Soil Fraction that is Sensitive to Management. *Soil Science Society of America Journal*, *76*(2). <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0286>
- Dakos, V., & Kéfi, S. (2022). Ecological resilience : What to measure and how. *Environmental Research Letters*, *17*(4), 043003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac5767>
- Davis, N. M., Proctor, D. M., Holmes, S. P., Relman, D. A., & Callahan, B. J. (2018). Simple statistical identification and removal of contaminant sequences in marker-gene and metagenomics data. *Microbiome*, *6*(1), 226. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0605-2>
- de Blécourt, M., Brumme, R., Xu, J., Corre, M. D., & Veldkamp, E. (2013). Soil Carbon Stocks Decrease following Conversion of Secondary Forests to Rubber (*Hevea brasiliensis*) Plantations. *PLoS ONE*, *8*(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069357>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *7*(1), 10541. <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Trivedi, C., Eldridge, D. J., Abades, S., Alfaro, F. D., Bastida, F., Berhe, A. A., Cutler, N. A., Gallardo, A., García-Velázquez, L., Hart, S. C., Hayes, P. E., He, J.-Z., Hseu, Z.-Y., Hu, H.-W., Kirchmair, M., Neuhauser, S., Pérez, C. A., ... Singh, B. K. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, *4*(2). <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y>
- de Mendiburu, F. (2021). *Agricolae : Statistical Procedures for Agricultural Research*. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Descy, J.-P., & Sarmiento, H. (2008). Microorganisms of the East African Great Lakes and their Response to Environmental Changes. *Freshwater Reviews*, *1*(1), 59-73. <https://doi.org/10.1608/FRJ-1.1.4>
- Dexter, A. R. (2004). Soil physical quality : Part I. Theory, effects of soil texture, density, and organic matter, and effects on root growth. *Geoderma*, *120*(3), 201-214. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2003.09.004>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G. T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron,

- P.-A., Nunan, N., Roumet, C., & Basile-Doelsch, I. (2017). Increasing soil carbon storage : Mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2), 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Dineen, S. M., Aranda, R., IV, Anders, D. L., & Robertson, J. M. (2010). An evaluation of commercial DNA extraction kits for the isolation of bacterial spore DNA from soil. *Journal of Applied Microbiology*, 109(6), 1886-1896. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04816.x>
- Diouf, M., Miambi, E., Mora, P., Delgarde, S., & Rouland, C. (2006). The impact of termite sheetings age on their fungal communities. *European Journal of Soil Biology*, 42, S85-S91. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.003>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence : Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity : Climatic history and beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2). <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11), 3078-3089. <https://doi.org/10.1890/03-0178>
- Eglin, T., Blanchart, E., Berthelin, J., De Cara, S., Grolleau, G., Lavelle, P., A, R.-J., M, B., & Bispo, A. (2010). *La vie cachée des sols—L'élément essentiel d'une gestion durable et écologique des milieux*.
- Eni, I. (2012). Effects of Land Degradation on Soil Fertility : A Case Study of Calabar South, Nigeria. In *Environmental Land Use Planning*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/51483>
- Erktan, A., Coq, S., Blanchart, E., Chevallier, T., Trap, J., Bernard, L., Nahmani, J., Hartmann, C., Hedde, M., Ganault, P., & Barot, S. (2022). Biodiversité et structure physique des sols : Une vision spatialisée du fonctionnement des sols. *Etude et Gestion Des Sols*, 29, 153-167.
- Escobar, M. A. H., Uribe, S. V., Chiappe, R., & Estades, C. F. (2015). Effect of Clearcutting Operations on the Survival Rate of a Small Mammal. *PLOS ONE*, 10(3), e0118883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118883>

- Ewald, M., Glavatska, O., & Ruess, L. (2020). Effects of resource manipulation on nematode community structure and metabolic footprints in an arable soil across time and depth. *Nematology*, 22(9). <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10009>
- Fageria, N. K. (2012). Role of Soil Organic Matter in Maintaining Sustainability of Cropping Systems. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 43(16). <https://doi.org/10.1080/00103624.2012.697234>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1-10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Fan, K., Chu, H., Eldridge, D. J., Gaitan, J. J., Liu, Y.-R., Sokoya, B., Wang, J.-T., Hu, H.-W., He, J.-Z., Sun, W., Cui, H., Alfaro, F. D., Abades, S., Bastida, F., Díaz-López, M., Bamigboye, A. R., Berdugo, M., Blanco-Pastor, J. L., Grebenc, T., ... Delgado-Baquerizo, M. (2023). Soil biodiversity supports the delivery of multiple ecosystem functions in urban greenspaces. *Nature Ecology & Evolution*, 7(1), 113-126. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01935-4>
- FAO. (2015). *Training manual for ORGANIC AGRICULTURE*.
- FAO. (2013). *Food and Agriculture Organization of the United Nations. Processing of Natural Rubber*. <http://ecoport.org/ep?SearchType=earticleView&earticleId=644&page=4343>
- FAO. (2021). *FAOSTAT Online Statistical Service*. <http://www.fao.org/faostat/fr/#home>
- Ferris, H. (2010). *Contribution of Nematodes to the Structure and Function of the Soil Food Web*. 5.
- Ferris, H. (2010b). Form and function : Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46(2). <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.01.003>
- Ferris, H., & Bongers, T. (2006). Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology*, 38(1), 3-12.
- Ferris, H., Bongers, T., & de Goede, R. G. M. (2001). A framework for soil food web diagnostics : Extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18(1). [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
- Ferris, H., & Matute, M. M. (2003). Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology*, 23(2), 93-110. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00044-1](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00044-1)
- Ferris, H., Sánchez-Moreno, S., & Brennan, E. B. (2012). Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, 61, 16-25. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.04.006>

- Ferris, H., Venette, R. C., van der Meulen, H. R., & Lau, S. S. (1998). Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes : Verification and measurement. *Plant and Soil*, 203(2), 159-171. <https://doi.org/10.1023/A:1004318318307>
- FFS, F. F. de S. (2005). *Clé de détermination simplifiée des invertébrés souterrains*. <http://comite.speleo.midipy.free.fr>
- Fiksel, J., Goodman, I., & Hecht, A. (2014). Resilience : Navigating toward a Sustainable Future. *Solutions*. *Solutions*, Burlington, VT, 5(5), 38-47. <https://www.thesolutionsjournal.com/article/resilience-navigating-toward-a-sustainable-future/>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation : A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265-280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fisher, B. L., & Bolton, B. (2016). *Ants of Africa and Madagascar : A guide to the genera*. University of California Press.
- Folke, C. (2006). Resilience : The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses. *Global Environmental Change*, 16(3), 253-267. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.04.002>
- Folke, C. (2016). *Resilience*. Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.8>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Chapin, T., & Rockström, J. (2010). Resilience Thinking : Integrating Resilience, Adaptability and Transformability. *Ecology and Society*, 15(4). <https://doi.org/10.5751/ES-03610-150420>
- Fox, J. M. (2014). Rubber Plantations Expand in Mountainous Southeast Asia : What Are the Consequences for the Environment ? *East West Center, Asia Pacific Issues*, 114, 1-8.
- Fraterrigo, J. M., & Rusak, J. A. (2008). Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters*, 11(7), 756-770. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01191.x>
- Frey, B., Kremer, J., Rüdte, A., Sciacca, S., Matthies, D., & Lüscher, P. (2009). Compaction of forest soils with heavy logging machinery affects soil bacterial community structure. *European Journal of Soil Biology*, 45(4). <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.05.006>
- Fujii, S., Berg, M. P., & Cornelissen, J. H. C. (2020). Living Litter : Dynamic Trait Spectra Predict Fauna Composition. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(10), 886-896. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.007>

- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E. M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S. G., Tschardtke, T., Weisser, W., & Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Galindo, V., Giraldo, C., Lavelle, P., Armbrecht, I., & Fonte, S. J. (2022). Land use conversion to agriculture impacts biodiversity, erosion control, and key soil properties in an Andean watershed. *Ecosphere*, 13(3), e3979. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3979>
- Gao, D., Wang, X., Fu, S., & Zhao, J. (2017). Legume Plants Enhance the Resistance of Soil to Ecosystem Disturbance. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1295. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01295>
- Gbodje, J. F. A. (2021). Expansion de l'hévéaculture et risque d'insécurité alimentaire dans le département de LAKOTA (Sud-Ouest Ivoirien). *Revue Espace Géographie et Société Marocaine*, 45(46), 53-68.
- Gebremikael, M. T., Steel, H., Buchan, D., Bert, W., & De Neve, S. (2016). Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep32862>
- Geisen, S., Wall, D. H., & van der Putten, W. H. (2019). Challenges and Opportunities for Soil Biodiversity in the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R1036-R1044. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.007>
- Gilot, C., Lavelle, P., Blanchart, E., Keli, J., Kouassi, P., & Guillaume, G. (1995). Biological activity of soil under rubber plantations in Côte d'Ivoire. *Acta Zool. Fennica*, 196, 186-189.
- Girvan, M., & Newman, M. E. J. (2002). Community structure in social and biological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(12), 7821-7826. <https://doi.org/10.1073/pnas.122653799>
- Gobat, J.-M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant : Bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques.
- Gotelli, N. J., & Chao, A. (2013). Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. In *Encyclopedia of Biodiversity* (p. 195-211). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X>
- Gower, J. C. (2015). Principal Coordinates Analysis. In *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1-7. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat05670.pub2>

- Gregory, A. S., Ritz, K., McGrath, S. P., Quinton, J. N., Goulding, K. W. T., Jones, R. J. A., Harris, J. A., Bol, R., Wallace, P., Pilgrim, E. S., & Whitmore, A. P. (2015). A review of the impacts of degradation threats on soil properties in the UK. *Soil Use and Management*, *31*(1), 1-15. <https://doi.org/10.1111/sum.12212>
- Griffiths, B. S., & Philippot, L. (2013). Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, *37*(2). <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00343.x>
- Guilherme, D. R., Souza, J. L. P., Franklin, E., Pequeno, P. A. C. L., Chagas, A. C. das, & Baccaro, F. B. (2019). Can environmental complexity predict functional trait composition of ground-dwelling ant assemblages ? A test across the Amazon Basin. *Acta Oecologica*, *99*, 103434. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.05.004>
- Guillaume, T., Damris, M., & Kuzyakov, Y. (2015). Losses of soil carbon by converting tropical forest to plantations : Erosion and decomposition estimated by  $\delta^{13}C$ . *Global Change Biology*, *21*(9), 3548-3560. <https://doi.org/10.1111/gcb.12907>
- Guimarães, R. M. L., Ball, B. C., & Tormena, C. A. (2011). Improvements in the visual evaluation of soil structure: Visual evaluation of soil structure. *Soil Use and Management*, no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2011.00354.x>
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D. B., Löhmus, A., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W. J. A., Wayne, A., & Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests : A World Perspective. *BioScience*, *62*(7). <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.7.6>
- Halme, P., Holec, J., & Heilmann-Clausen, J. (2017). The history and future of fungi as biodiversity surrogates in forests. *Fungal Ecology*, *27*, 193-201. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.10.005>
- Hamarashid, N. H., Othman, M. A., & Hussain, M.-A. H. (2010). Effects of soil texture on chemical compositions, microbial populations and carbon mineralization in soil. *Egypt. J. Exp. Biol. (Bot.)*, *6*(1), 59-64.
- Harta, I., Simon, B., Vinogradov, S., & Winkler, D. (2021). Collembola communities and soil conditions in forest plantations established in an intensively managed agricultural area. *Journal of Forestry Research*, *32*(5), 1819-1832. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01238-z>
- Hartmann, M., Howes, C. G., VanInsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Henrik Nilsson, R., Hallam, S. J., & Mohn, W. W. (2012). Erratum : Significant and persistent

- impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *The ISME Journal*, 6(12). <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.100>
- Hartmann, M., Niklaus, P. A., Zimmermann, S., Schmutz, S., Kremer, J., Abarenkov, K., Lüscher, P., Widmer, F., & Frey, B. (2014). Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. *The ISME Journal*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.141>
- Hassink, J. (1997). *The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles*. 191, 77-87.
- He, P., & Konrad, M. (2015). Effects of rubber cultivation on biodiversity in the Mekong Region. *CAB Reviews : Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 10(044). <https://doi.org/10.1079/PAVSNR201510044>
- Hedde, M., Bartz, M. L. C., & Zaitsev, A. (2023). The effects of soil fauna on soil functioning through the prism of traits. *Geoderma*, 429, 116244. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116244>
- Hedde, M., Blight, O., Briones, M. J. I., Bonfanti, J., Brauman, A., Brondani, M., Calderón Sanou, I., Clause, J., Conti, E., Cortet, J., Decaëns, T., Erktan, A., Gérard, S., Goulpeau, A., Iannelli, M., Joimel-Boulanger, S., Jouquet, P., Le Guillarme, N., Marsden, C., ... Capowiez, Y. (2022). A common framework for developing robust soil fauna classifications. *Geoderma*, 426, 116073. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116073>
- Hedde, M., van Oort, F., & Lamy, I. (2012). Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Environmental Pollution*, 164, 59-65. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.01.017>
- Heepngoan, P., Thoumazeau, A., Renevier, M.-S., Sajjaphan, K., Gay, F., & Brauman, A. (2021). Relationships between physico-chemical, biological and functional approaches for soil quality assessment. A case study along a gradient of disturbance. *European Journal of Soil Biology*, 104, 103300. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103300>
- Hérault, B., & Piponiot, C. (2018). Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest : Long-term lessons from the Paracou experiment, French Guiana. *Forest Ecosystems*, 5(1). <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0126-7>
- Herrick, J. E., Whitford, W. G., de Soyza, A. G., Van Zee, J. W., Havstad, K. M., Seybold, C. A., & Walton, M. (2001). Field soil aggregate stability kit for soil quality and rangeland health evaluations. *CATENA*, 44(1), 27-35. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00173-9](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00173-9)

- Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1-23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Holt, R. D., Barfield, M., & Peniston, J. H. (2022). Temporal variation may have diverse impacts on range limits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 377(1848), 20210016. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0016>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50, 346-363.
- Huang, Z., He, Z., Wan, X., Hu, Z., Fan, S., & Yang, Y. (2013). Harvest residue management effects on tree growth and ecosystem carbon in a Chinese fir plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 364(1-2). <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1341-1>
- Hynes, H. M., & Germida, J. J. (2013). Impact of clear cutting on soil microbial communities and bioavailable nutrients in the LFH and Ae horizons of Boreal Plain forest soils. *Forest Ecology and Management*, 306, 88-95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.006>
- Hytönen, J., Nurmi, J., Kaakkurivaara, N., & Kaakkurivaara, T. (2019). Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*) Biomass, Nutrient Content, and Heating Values in Southern Thailand. *Forests*, 10(8). <https://doi.org/10.3390/f10080638>
- Ibrahim, M., Cao, C.-G., Zhan, M., Li, C.-F., & Iqbal, J. (2015). Changes of CO<sub>2</sub> emission and labile organic carbon as influenced by rice straw and different water regimes. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 12(1). <https://doi.org/10.1007/s13762-013-0429-3>
- IPBES. (2018). *Summary for policymakers of the assessment report on land degradation and restoration of the Intergovernmental Science- Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. <https://research.utwente.nl/en/publications/ipbes-2018-summary-for-policymakers-of-the-assessment-report-on-1>
- Ishak, L., & Brown, P. H. (2018). Changes in Microbial Community as Affected by Soil Compaction and Organic Matter Amendment. *International Journal on Advanced Science, Engineering and Information Technology*, 8(6). <https://doi.org/10.18517/ijaseit.8.6.7609>
- Ito, T., Araki, M., Komatsuzaki, M., Kaneko, N., & Ohta, H. (2015). Soil nematode community structure affected by tillage systems and cover crop managements in organic soybean

- production. *Applied Soil Ecology*, 86, 137-147.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.10.003>
- Ives, A. R., Cardinale, B. J., & Snyder, W. E. (2005). A synthesis of subdisciplines : Predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8(1), 102-116. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>
- Jacquet, K., & Prodon, R. (2009). Measuring the postfire resilience of a bird–vegetation system : A 28-year study in a Mediterranean oak woodland. *Oecologia*, 161(4). <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1422-x>
- Janzen, H. H., Janzen, D. W., & Gregorich, E. G. (2021). The ‘soil health’ metaphor : Illuminating or illusory ? *Soil Biology and Biochemistry*, 159, 108167. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108167>
- Jessy, M. D., Nair, A. N. S., Bai, M. M., Rajendran, P., & Punnoose, K. I. (2009). Self-sustainability of phosphorus cycle in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations : Annual recycling through litter and removal through latex. *Journal of Plantation Crops*, 177-184.
- Joimel, S., Schwartz, C., Bonfanti, J., Hedde, M., Krogh, P. H., Pérès, G., Pernin, C., Rakoto, A., Salmon, S., Santorufo, L., & Cortet, J. (2021). Functional and Taxonomic Diversity of Collembola as Complementary Tools to Assess Land Use Effects on Soils Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 630919. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630919>
- Joseph, R., & Tessy, P. P. (2010). Water Quality and Pollution Status of Chalakudy River At Kathikudam, Thrissur District, Kerala, India. *Nature Environment and Pollution Technology*, 9(1), 6.
- Jureková, N., Raschmanová, N., Miklisová, D., & Kováč, Ľ. (2021). A comparison of collecting methods in relation to the diversity of Collembola in scree habitats. *Subterranean Biology*, 40, 1-26. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.40.69808>
- Karimi, B., Maron, P. A., Chemidlin-Prevost Boure, N., Bernard, N., Gilbert, D., & Ranjard, L. (2017). Microbial diversity and ecological networks as indicators of environmental quality. *Environmental Chemistry Letters*, 15(2), 265-281. <https://doi.org/10.1007/s10311-017-0614-6>
- Kaspar, T. c., & Singer, J. w. (2011). The Use of Cover Crops to Manage Soil. In *Soil Management : Building a Stable Base for Agriculture* (p. 321-337). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2136/2011.soilmanagement.c21>

- Kaspari, M. (1993). Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96(4), 500-507. <https://doi.org/10.1007/BF00320507>
- Kaspari, M., & Weiser, M. D. (1999). The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, 13(4), 530-538. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00343.x>
- Kenkel, N. C., & Orloci, L. (1986). Applying Metric and Nonmetric Multidimensional Scaling to Ecological Studies: Some New Results. *Ecology*, 67(4), 919-928. <https://doi.org/10.2307/1939814>
- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (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>
- Kim, H.-Y. (2014). Analysis of variance (ANOVA) comparing means of more than two groups. *Restorative Dentistry & Endodontics*, 39(1), 74-77. <https://doi.org/10.5395/rde.2014.39.1.74>
- Kim, N., Zabaloy, M. C., Guan, K., & Villamil, M. B. (2020). Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107701. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107701>
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>
- Korboulewsky, N., Perez, G., & Chauvat, M. (2016). How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 94, 94-106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.024>
- Kouamé, D. P. E. (2014). Le developpement de l'heveaculture les mutations agricoles et spatio-foncieres a songon. *European Scientific Journal*, 10(35), 39-56.
- Kranabetter, J. M., & Chapman, B. K. (1999). Effects of forest soil compaction and organic matter removal on leaf litter decomposition in central British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science*, 79(4). <https://doi.org/10.4141/S98-081>
- Krashevskaya, V., Klarner, B., Widyastuti, R., Maraun, M., & Scheu, S. (2015). Impact of tropical lowland rainforest conversion into rubber and oil palm plantations on soil microbial communities. *Biology and Fertility of Soils*, 51(6). <https://doi.org/10.1007/s00374-015-1021-4>
- Krashevskaya, V., Malysheva, E., Klarner, B., Mazei, Y., Maraun, M., Widyastuti, R., & Scheu, S. (2018). Micro-decomposer communities and decomposition processes in tropical

- lowlands as affected by land use and litter type. *Oecologia*, 187(1), 255-266. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4103-9>
- Kumaraswamy, S., Mendham, D. S., Grove, T. S., O'Connell, A. M., Sankaran, K. V., & Rance, S. J. (2014). Harvest residue effects on soil organic matter, nutrients and microbial biomass in eucalypt plantations in Kerala, India. *Forest Ecology and Management*, 328, 140-149. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.021>
- Kurtz, Z. D., Müller, C. L., Miraldi, E. R., Littman, D. R., Blaser, M. J., & Bonneau, R. A. (2015). Sparse and Compositionally Robust Inference of Microbial Ecological Networks. *PLOS Computational Biology*, 11(5), e1004226. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004226>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). **lmerTest** Package : Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13). <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Kuzyakov, Y., & Blagodatskaya, E. (2015). Microbial hotspots and hot moments in soil : Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, 83, 184-199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
- Laclau, J.-P., Ranger, J., de Moraes Gonçalves, J. L., Maquère, V., Krusche, A. V., M'Bou, A. T., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., & Deleporte, P. (2010). Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations : Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management*, 259(9), 1771-1785. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.010>
- Lake, P. S. (2013). Resistance, Resilience and Restoration. *Ecological Management & Restoration*, 14(1). <https://doi.org/10.1111/emr.12016>
- Lal, R. (2009). Soil degradation as a reason for inadequate human nutrition. *Food Security*, 1(1), 45-57. <https://doi.org/10.1007/s12571-009-0009-z>
- Lal, R. (2015). Restoring Soil Quality to Mitigate Soil Degradation. *Sustainability*, 7(5). <https://doi.org/10.3390/su7055875>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1). <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lassabatère, L., Angulo-Jaramillo, R., Soria Ugalde, J. M., Cuenca, R., Braud, I., & Haverkamp, R. (2006). Beerkan Estimation of Soil Transfer Parameters through Infiltration Experiments-BEST. *Soil Science Society of America Journal*, 70(2), 521-532. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0026>

- Lavelle, P., Bignell, D. E., Lepage, M., Wolters, V., Pierre, R., Ineson, P., Heal, O. W., & Shivcham, D. (1997). Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33(4).
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., & Rossi, J.-P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3-S15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
- Lavelle, P., Rodríguez, N., Arguello, O., Bernal, J., Botero, C., Chaparro, P., Gómez, Y., Gutiérrez, A., Hurtado, M. del P., Loaiza, S., Pullido, S. X., Rodríguez, E., Sanabria, C., Velásquez, E., & Fonte, S. J. (2014). Soil ecosystem services and land use in the rapidly changing Orinoco River Basin of Colombia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 185, 106-117. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.020>
- Lavelle, P., Rouland, C., Diouf, M., Binet, F., & Kersanté, A. (2005). Regulation of Microbial Activities in Functional Domains of Roots and Invertebrates. In A. Varma & F. Buscot (Éds.), *Microorganisms in Soils : Roles in Genesis and Functions*, 3, 291-305. Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/3-540-26609-7\\_14](https://doi.org/10.1007/3-540-26609-7_14)
- Lawton, J. H., & Brown, V. K. (1994). Redundancy in Ecosystems. In E.-D. Schulze & H. A. Mooney (Éds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*, 255-270. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_12)
- Lee, K. E., & Foster, R. C. (1991). Soil fauna and soil structure. *Soil Research*, 29(6), 745-775. <https://doi.org/10.1071/sr9910745>
- Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E. K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J. N., Eisenhauer, N., Hensel, M. J. S., Hector, A., Cardinale, B. J., & Duffy, J. E. (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6(1), 6936. <https://doi.org/10.1038/ncomms7936>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Lehman, R. M., Acosta-Martinez, V., Buyer, J. S., Cambardella, C. A., Collins, H. P., Ducey, T. F., Halvorson, J. J., Jin, V. L., Johnson, J. M. F., Kremer, R. J., Lundgren, J. G., Manter, D. K., Maul, J. E., Smith, J. L., & Stott, D. E. (2015). Soil biology for resilient, healthy soil. *Journal of Soil and Water Conservation*, 70(1). <https://doi.org/10.2489/jswc.70.1.12A>
- Lehman, R. M., Cambardella, C. A., Stott, D. E., Acosta-Martinez, V., Manter, D. K., Buyer, J. S., Maul, J. E., Smith, J. L., Collins, H. P., Halvorson, J. J., Kremer, R. J., Lundgren, J. G., Ducey, T. F., Jin, V. L., & Karlen, D. L. (2015). Understanding and Enhancing

- Soil Biological Health : The Solution for Reversing Soil Degradation. *Sustainability*, 7(1). <https://doi.org/10.3390/su7010988>
- Lehmann, J., Bossio, D. A., Kögel-Knabner, I., & Rillig, M. C. (2020). The concept and future prospects of soil health. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(10). <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0080-8>
- Lemtiri, A., Degruene, F., Barbieux, S., Hiel, M.-P., Chélin, M., Parvin, N., Vandebol, M., Francis, F., & Colinet, G. (2016). Crop residue management in arable cropping systems under temperate climate. Part 1: Soil biological and chemical (*phosphorus and nitrogen*) properties. A review. *BASE*. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.13015>
- Leroy, B., Reheul, D., Moens, M., Ferris, H., & De Sutter, N. (2009). Short-term nematode population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Nematology*, 11(1), 23-38. <https://doi.org/10.1163/156854108X398381>
- Leslie, A. W., Wang, K.-H., Meyer, S. L. F., Marahatta, S., & Hooks, C. R. R. (2017). Influence of cover crops on arthropods, free-living nematodes, and yield in a succeeding no-till soybean crop. *Applied Soil Ecology*, 117-118, 21-31. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.04.003>
- Li, H., Aide, T. M., Ma, Y., Liu, W., & Cao, M. (2007). Demand for rubber is causing the loss of high diversity rain forest in SW China. *Biodiversity and Conservation*, 16(6). <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9052-7>
- Li, N., Zhou, C., Sun, X., Jing, J., Tian, X., & Wang, L. (2018). Effects of ridge tillage and mulching on water availability, grain yield, and water use efficiency in rain-fed winter wheat under different rainfall and nitrogen conditions. *Soil and Tillage Research*, 179, 86-95. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.01.003>
- Li, Q., Lee Allen, H., & Wollum, A. G. (2004). Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils : Effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(4), 571-579. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.12.001>
- Li, Q., Xu, C., Liang, W., Zhong, S., Zheng, X., & Zhu, J. (2009). Residue incorporation and N fertilization affect the response of soil nematodes to the elevated CO<sub>2</sub> in a Chinese wheat field. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7). <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.006>
- Li, S., Huang, X., Lang, X., Shen, J., Xu, F., & Su, J. (2020). Cumulative effects of multiple biodiversity attributes and abiotic factors on ecosystem multifunctionality in the Jinsha

- River valley of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 472, 118281.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118281>
- Li, X., Liu, Q., Liu, Z., Shi, W., Yang, D., & Tarasco, E. (2014). Effects of organic and other management practices on soil nematode communities in tea plantation : A case study in southern China. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 177(4).  
<https://doi.org/10.1002/jpln.201300610>
- Li, Y., Adams, J., Shi, Y., Wang, H., He, J.-S., & Chu, H. (2017). Distinct Soil Microbial Communities in habitats of differing soil water balance on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/srep46407>
- Li, Y., Zhang, Q., Zhang, F., Liu, R., Liu, H., & Chen, F. (2015). Analysis of the Microbiota of Black Stain in the Primary Dentition. *PLOS ONE*, 10(9).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137030>
- Li, Z., & Fox, J. M. (2012). Mapping rubber tree growth in mainland Southeast Asia using time-series MODIS 250 m NDVI and statistical data. *Applied Geography*, 32(2), 420-432.  
<https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2011.06.018>
- Li, Z., Li, D., Ma, L., Yu, Y., Zhao, B., & Zhang, J. (2019). Effects of straw management and nitrogen application rate on soil organic matter fractions and microbial properties in North China Plain. *Journal of Soils and Sediments*, 19(2), 618-628.  
<https://doi.org/10.1007/s11368-018-2102-4>
- Liu, C., Jin, Y., Hu, Y., Tang, J., Xiong, Q., Xu, M., Bibi, F., & Beng, K. C. (2019). Drivers of soil bacterial community structure and diversity in tropical agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 278, 24-34.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.03.015>
- Liu, C.-A., Nie, Y., Zhang, Y.-M., Tang, J.-W., & Siddique, K. H. M. (2018). Introduction of a leguminous shrub to a rubber plantation changed the soil carbon and nitrogen fractions and ameliorated soil environments. *Scientific Reports*, 8(1).  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-35762-0>
- Liu, T., Chen, X., Hu, F., Ran, W., Shen, Q., Li, H., & Whalen, J. K. (2016). Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity : Evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 199-207.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.015>
- Liu, T., Hu, F., & Li, H. (2019). Spatial ecology of soil nematodes : Perspectives from global to micro scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 137, 107565.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107565>

- Longepierre, M., Feola Conz, R., Barthel, M., Bru, D., Philippot, L., Six, J., & Hartmann, M. (2022). Mixed Effects of Soil Compaction on the Nitrogen Cycle Under Pea and Wheat. *Frontiers in Microbiology*, 12.  
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2021.822487>
- Longino, J. T., Coddington, J., & Colwell, R. K. (2002). The Ant Fauna of a Tropical Rain Forest : Estimating Species Richness Three Different Ways. *Ecology*, 83(3), 689-702.  
<https://doi.org/10.2307/3071874>
- Loreau, M., & de Mazancourt, C. (2013). Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16(s1), 106-115.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and Ecosystem Functioning : Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press.
- Lu, L., Hu, M., Wang, J., Xu, X., Gui, H., Yan, X., Miao, Y., Wang, W., & Han, S. (2023). Impact of Downed Logs of Masson Pine (*Pinus massoniana* Lamb.) on Soil Microbial Community in a Climate Transitional Forest of Central China. *Forests*, 14(5).  
<https://doi.org/10.3390/f14050955>
- Luskin, M. S., & Potts, M. D. (2011). Microclimate and habitat heterogeneity through the oil palm lifecycle. *Basic and Applied Ecology*, 12(6).  
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.06.004>
- Ma'ayan, A. (2011). Introduction to Network Analysis in Systems Biology. *Science Signaling*, 4(190), tr5-tr5. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2001965>
- Magdoff, F. (2001). Concept, components, and strategies of soil health in agroecosystems. *Journal of Nematology*, 33(4), 169-172.
- Maggiotto, S. R., Oliveira, D. de, Marur, C. J., Stivari, S. M. S., Leclerc, M., & Wagner-Riddle, C. (2014). Potential carbon sequestration in rubber tree plantations in the northwestern region of the Paraná State, Brazil. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 36, 239-245.  
<https://doi.org/10.4025/actasciagron.v36i2.17404>
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Springer Netherlands.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Malik, A. A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Vazquez, P. G. M., Jehmlich, N., von Bergen, M., Griffiths, R. I., & Gleixner, G. (2016). Soil Fungal : Bacterial Ratios Are Linked to Altered Carbon Cycling. *Frontiers in Microbiology*, 7.  
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2016.01247>

- Mando, A., & Miedema, R. (1997). Termite-induced change in soil structure after mulching degraded (crusted) soil in the Sahel. *Applied Soil Ecology*, 6(3), 241-249. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(97\)00012-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(97)00012-7)
- Mando, A., Stroosnijder, L., & Brussaar, L. (1996). Effects of termites on infiltration into crusted soil. *Geoderma*, 74(1), 107-113. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(96\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(96)00058-4)
- Marcon, E. (2015). *Mesures de la Biodiversité* [Master]. AgroParisTech. <https://hal-agroparistech.archives-ouvertes.fr/cel-01205813>
- Marcon, E., & Hérault, B. (2015). **entropart** : An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>
- Marichal, R., Grimaldi, M., Feijoo M., A., Oszwald, J., Praxedes, C., Ruiz Cobo, D. H., del Pilar Hurtado, M., Desjardins, T., Silva Junior, M. L. da, Silva Costa, L. G. da, Miranda, I. S., Delgado Oliveira, M. N., Brown, G. G., Tsélouiko, S., Martins, M. B., Decaëns, T., Velasquez, E., & Lavelle, P. (2014). Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Applied Soil Ecology*, 83, 177-185. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.006>
- Maron, P.-A., Sarr, A., Kaisermann, A., Lévêque, J., Mathieu, O., Guigue, J., Karimi, B., Bernard, L., Dequiedt, S., Terrat, S., Chabbi, A., & Ranjard, L. (2018). High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(9), e02738-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.02738-17>
- Martin, J. E. (1983). *Récolte, préparation et conservation des insectes, des acariens et des araignées-Publications du gouvernement du Canada*. <https://publications.gc.ca/site/fra/9.811317/publication.html>
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.Journal*, 17(1). <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence : The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1). <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Matos, P. S., Barreto-Garcia, P. A. B., & Scoriza, R. N. (2019). Effect of different forest management practices on the soil macrofauna in the arboreal caatinga. *Revista Caatinga*, 32(3). <https://doi.org/10.1590/1983-21252019v32n318rc>
- Matteodo, M., Grand, S., Sebag, D., Rowley, M. C., Vittoz, P., & Verrecchia, E. P. (2018). Decoupling of topsoil and subsoil controls on organic matter dynamics in the Swiss Alps. *Geoderma*, 330, 41-51. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.05.011>

- Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J. A., Vanguelova, E. I., & Vesterdal, L. (2020). Tamm Review : Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- McDonald, T. (2000). Strategies for the ecological restoration of woodland plant communities : Harnessing natural resilience. *Temperate Eucalypt Woodlands in Australia: Biology, Conservation, Management and Restoration*, 286-297. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20023076066>
- McMurdie, P. J., & Holmes, S. (2013). phyloseq : An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. *PLOS ONE*, 8(4), e61217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061217>
- Melman, D. A., Kelly, C., Schneekloth, J., Calderón, F., & Fonte, S. J. (2019). Tillage and residue management drive rapid changes in soil macrofauna communities and soil properties in a semiarid cropping system of Eastern Colorado. *Applied Soil Ecology*, 143, 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.05.022>
- Mendham, D. S., Kumaraswamy, S., Balasundaran, M., Sankaran, K. V., Corbeels, M., Grove, T. S., O'Connell, A. M., & Rance, S. J. (2004). Legume cover cropping effects on early growth and soil nitrogen supply in eucalypt plantations in south-western India. *Biology and Fertility of Soils*, 39(5), 375-382. <https://doi.org/10.1007/s00374-004-0719-5>
- Meng, L.-Z., Martin, K., Weigel, A., & Liu, J.-X. (2012). Impact of rubber plantation on carabid beetle communities and species distribution in a changing tropical landscape (southern Yunnan, China). *Journal of Insect Conservation*, 16(3). <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9428-1>
- Menta, C. (2012). Soil Fauna Diversity—Function, Soil Degradation, Biological Indices, Soil Restoration. In G. A. Lameed (Éd.), *Biodiversity Conservation and Utilization in a Diverse World*. InTech. <https://doi.org/10.5772/51091>
- Menta, C., & Remelli, S. (2020). Soil Health and Arthropods : From Complex System to Worthwhile Investigation. *Insects*, 11(1). <https://doi.org/10.3390/insects11010054>
- Meyer-Wolfarth, F., Schrader, S., Oldenburg, E., Weinert, J., & Brunotte, J. (2017). Collembolans and soil nematodes as biological regulators of the plant pathogen *Fusarium culmorum*. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 124(5), 493-498. <https://doi.org/10.1007/s41348-017-0111-y>

- Missanjo, E., & Kamanga-Thole, G. (2014). Impact of Site Disturbances from Harvesting and Logging on Soil Physical Properties and *Pinus kesiya* Tree Growth. *International Scholarly Research Notices*, 2014, 1-7. <https://doi.org/10.1155/2014/323626>
- Montanarella, L. (2016). Chapter 4.1—The Importance of Land Restoration for Achieving a Land Degradation–Neutral World. In I. Chabay, M. Frick, & J. Helgeson (Éds.), *Land Restoration* (p. 249-258). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801231-4.00020-3>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Murali, A., Bhargava, A., & Wright, E. S. (2018). IDTAXA : A novel approach for accurate taxonomic classification of microbiome sequences. *Microbiome*, 6(1), 140. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0521-5>
- Nandris, D. (1987). Root Rot Diseases of Rubber Trees. *Plant Disease*, 71(4), 298. <https://doi.org/10.1094/PD-71-0298>
- N'Dri, J. K., & N'Guessan, K. K. (2018). Modification of Topsoil Physico-Chemical Characteristics and Macroinvertebrates Structure Consecutive to the Conversion of Secondary Forests into Rubber Plantations in Grand-Lahou, Côte d'Ivoire. *Journal of advances in agriculture*, 8, 1235-1255. <https://doi.org/10.24297/jaa.v8i1.7101>
- N'Dri, J. K., Pokou, P. K., Séka, F. A., N'Da, R. A. G., & Lagerlöf, J. (2018). Edaphic characteristics and environmental impact of rubber tree plantations on soil mite (Acari) communities. *Acarologia*, 58, 951962. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20184300>
- Negassa, W., & Sileshi, G. W. (2018). Integrated soil fertility management reduces termite damage to crops on degraded soils in western Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, 124-131. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.023>
- Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A. C., Russell, G., & Heal, O. W. (2008). Species-specific characteristics of trees can determine the litter macroinvertebrate community and decomposition process below their canopies. *Plant and Soil*, 307(1), 83-97. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9585-5>
- Neher, D. A. (2001). Role of Nematodes in Soil Health and Their Use as Indicators. *Journal of Nematology*, 33(4). <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2620512/>
- Neher, D. A., Wu, J., Barbercheck, M. E., & Anas, O. (2005). Ecosystem type affects interpretation of soil nematode community measures. *Applied Soil Ecology*, 30(1). <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.01.002>

- Neumann, D., Heuer, A., Hemkemeyer, M., Martens, R., & Tebbe, C. C. (2013). Response of microbial communities to long-term fertilization depends on their microhabitat. *FEMS Microbiology Ecology*, *86*(1), 71-84. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12092>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545). <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Newton, A. C., & Cantarello, E. (2015). Restoration of forest resilience : An achievable goal? *New Forests*, *46*(5-6), 645-668. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9489-1>
- Ngilangil, L. E., & Vilar, D. A. (2020). Effective Microorganisms as Remediation for Marginal Soil in the Philippines. *Chemical Engineering Transactions*, *78*, 253-258. <https://doi.org/10.3303/CET2078043>
- Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F. S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., Kennedy, P., Picard, K., Glöckner, F. O., Tedersoo, L., Saar, I., Kõljalg, U., & Abarenkov, K. (2019). The UNITE database for molecular identification of fungi : Handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, *47*(D1). <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Noss, R. F. (1990). Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*, *4*(4), 355-364.
- Nowak, J. (2010). *Clé d'identification : Les classes d'hexapodes et les ordres des insectes*. entomoLOGIC. <https://entomologic.jimdofree.com/>
- Obriot, F., Stauffer, M., Goubard, Y., Cheviron, N., Peres, G., Eden, M., Revallier, A., Vieublé-Gonod, L., & Houot, S. (2016). Multi-criteria indices to evaluate the effects of repeated organic amendment applications on soil and crop quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *232*, 165-178. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.004>
- Ochigbo, S. S., Lafia-Araga, R. A., & Suleiman, M. A. T. (2011). Comparison of two creaming methods for preparation of natural rubber latex concentrates from field latex. *African Journal of Agricultural Research*, *12*(6), 2916-2619. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.1173>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *Vegan : Community ecology package*. R package version 2.5-4. <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>

- Oku, E., Iwara, A., & Ekukinam, E. (2012). Effects of Age of Rubber (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) plantations on pH, organic carbon, organic matter, nitrogen and micronutrient status of ultisols in the humid forest zone of nigeria. *Kasetsart J*, 46(5).
- Orjuela-Chaves, J. A., Vargas-Valenzuela, Y., & Hernán J, A. C. (2014). Potential of carbon storage of rubber (*Hevea brasiliensis* MÜLL. ARG.) Plantations in monoculture and agroforestry systems in the colombian amazon. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 17, 231-240.
- Orwin, K. H., & Wardle, D. A. (2004). New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11). <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.036>
- Owen, S. M., Patterson, A. M., Gehring, C. A., Sieg, C. H., Baggett, L. S., & Fulé, P. Z. (2019). Large, high-severity burn patches limit fungal recovery 13 years after wildfire in a ponderosa pine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 139, 107616. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107616>
- Palmer, M. a., Bernhardt, E. s., Allan, J. D., Lake, P. s., Alexander, G., Brooks, S., Carr, J., Clayton, S., Dahm, C. N., Follstad Shah, J., Galat, D. L., Loss, S. G., Goodwin, P., Hart, D. d., Hassett, B., Jenkinson, R., Kondolf, G. m., Lave, R., Meyer, J. l., ... Sudduth, E. (2005). Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), 208-217. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01004.x>
- Pan, F., Han, X., Li, N., Yan, J., & Xu, Y. (2020). Effect of organic amendment amount on soil nematode community structure and metabolic footprints in soybean phase of a soybean-maize rotation on Mollisols. *Pedosphere*, 30(4), 544-554. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(17\)60432-6](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(17)60432-6)
- Panda, B. K., & Sarkar, S. (2020). Environmental impact of rubber plantation : ecological vs. Economical perspectives. *Asian Jr. of Microbiol. Biotech. Env. Sc.*, 22(4).
- Panklang, P., Thaler, P., Thoumazeau, A., Chiarawipa, R., Sdoodee, S., & Brauman, A. (2022). How 75 years of rubber monocropping affects soil fauna and nematodes as the bioindicators for soil biodiversity quality index. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*, 72(1). <https://doi.org/10.1080/09064710.2022.2034930>
- Panklang, P., Thoumazeau, A., Chiarawipa, R., Sdoodee, S., Sebag, D., Gay, F., Thaler, P., & Brauman, A. (2022). Rubber, rubber and rubber : How 75 years of successive rubber plantation rotations affect topsoil quality? *Land Degradation & Development*, 33(8), 1159-1169. <https://doi.org/10.1002/ldr.4171>

- Patrick, C. J., McCluney, K. E., Ruhi, A., Gregory, A., Sabo, J., & Thorp, J. H. (2021). Multi-scale biodiversity drives temporal variability in macrosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *19*(1), 47-56. <https://doi.org/10.1002/fee.2297>
- Paula, F. S., Tatti, E., Thorn, C., Abram, F., Wilson, J., & O'Flaherty, V. (2020). Soil prokaryotic community resilience, fungal colonisation and increased cross-domain co-occurrence in response to a plant-growth enhancing organic amendment. *Soil Biology and Biochemistry*, *149*, 107937. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107937>
- Pawlett, M., Hannam, J. A., & Knox, J. W. Y. (2021). Redefining soil health. *Microbiology*, *167*(1), 001030. <https://doi.org/10.1099/mic.0.001030>
- Peerawat, M., Blaud, A., Trap, J., Chevallier, T., Alonso, P., Gay, F., Thaler, P., Spor, A., Sebag, D., Choosai, C., Suvannang, N., Sajjaphan, K., & Brauman, A. (2018). Rubber plantation ageing controls soil biodiversity after land conversion from cassava. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *257*, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.034>
- Perron, T., Kouakou, A., Simon, C., Mareschal, L., Frédéric, G., Soumahoro, M., Kouassi, D., Rakotondrazafy, N., Rapidel, B., Laclau, J.-P., & Brauman, A. (2022). Logging residues promote rapid restoration of soil health after clear-cutting of rubber plantations at two sites with contrasting soils in Africa. *Science of The Total Environment*, *816*, 151526. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151526>
- Perron, T., Mareschal, L., Laclau, J.-P., Deffontaines, L., Deleporte, P., Masson, A., Cauchy, T., & Gay, F. (2021). Dynamics of biomass and nutrient accumulation in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations established on two soil types: Implications for nutrient management over the immature phase. *Industrial Crops and Products*, *159*, 113084. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113084>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, *5*(3), 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, *9*(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, *1*(1), 6-18. <https://doi.org/10.1007/s100219900002>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet,

- A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, *15*(3). <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Philippot, L., Spor, A., Hénault, C., Bru, D., Bizouard, F., Jones, C. M., Sarr, A., & Maron, P.-A. (2013). Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, *7*(8). <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.34>
- Phillips, H. R. P., Newbold, T., & Purvis, A. (2017). Land-use effects on local biodiversity in tropical forests vary between continents. *Biodiversity and Conservation*, *26*(9). <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1356-2>
- Phommexay, P., Satasook, C., Bates, P., Pearch, M., & Bumrungsri, S. (2011). The impact of rubber plantations on the diversity and activity of understorey insectivorous bats in southern Thailand. *Biodiversity and Conservation*, *20*(7), 1441-1456. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0036-x>
- Pimentel, D., & Kounang, N. (1998). Ecology of Soil Erosion in Ecosystems. *Ecosystems*, *1*(5). <https://doi.org/10.1007/s100219900035>
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, *307*(5949). <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Pinto-Correia, T., & Mascarenhas, J. (1999). Contribution to the extensification/intensification debate : New trends in the Portuguese montado. *Landscape and Urban Planning*, *46*(1), 125-131. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(99\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(99)00036-5)
- Porazinska, D. L., Duncan, L. W., McSorley, R., & Graham, J. H. (1999). Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices. *Applied Soil Ecology*, *18*.
- Potapov, A. A., Semenina, E. E., Korotkevich, A. Yu., Kuznetsova, N. A., & Tiunov, A. V. (2016). Connecting taxonomy and ecology : Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biology and Biochemistry*, *101*, 20-31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002>
- Potapov, A. M., Goncharov, A. A., Semenina, E. E., Korotkevich, A. Y., Tsurikov, S. M., Rozanova, O. L., Anichkin, A. E., Zuev, A. G., Samoylova, E. S., Semenyuk, I. I., Yevdokimov, I. V., & Tiunov, A. V. (2017). Arthropods in the subsoil : Abundance and vertical distribution as related to soil organic matter, microbial biomass and plant roots. *European Journal of Soil Biology*, *82*, 88-97. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.09.001>

- Pouyat, R. V., Page-Dumroese, D. S., Patel-Weynand, T., & Geiser, L. H. (Éds.). (2020). *Forest and Rangeland Soils of the United States Under Changing Conditions: A Comprehensive Science Synthesis*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-45216-2>
- Priyadarshan, P. M. (2003). Breeding Hevea brasiliensis for environmental constraints. In *Advances in Agronomy*, 79, 351-400. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(02\)79007-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(02)79007-X)
- Proulx, S. R., Promislow, D. E. L., & Phillips, P. C. (2005). Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.004>
- Qian, P., & Schoenau, J. J. (2002). Practical applications of ion exchange resins in agricultural and environmental soil research. *Canadian Journal of Soil Science*, 82(1), 9-21. <https://doi.org/10.4141/S00-091>
- Qiu, J. (2009). Where the rubber meets the garden. *Nature*, 457(7227). <https://doi.org/10.1038/457246a>
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., & Glöckner, F. O. (2013). The SILVA ribosomal RNA gene database project: Improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41(Database issue), D590-596. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1219>
- Querner, P., & Bruckner, A. (2010). Combining pitfall traps and soil samples to collect Collembola for site scale biodiversity assessments. *Applied Soil Ecology*, 45(3), 293-297. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.05.005>
- Quist, C. W., Gort, G., Mooijman, P., Brus, D. J., van den Elsen, S., Kostenko, O., Vervoort, M., Bakker, J., van der Putten, W. H., & Helder, J. (2019). Spatial distribution of soil nematodes relates to soil organic matter and life strategy. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107542. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107542>
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (R-4.2.0) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/>
- Ranius, T., Hämäläinen, A., Egnell, G., Olsson, B., Eklöf, K., Stendahl, J., Rudolphi, J., Sténs, A., & Felton, A. (2018). The effects of logging residue extraction for energy on ecosystem services and biodiversity: A synthesis. *Journal of Environmental Management*, 209, 409-425. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.12.048>

- Renault, P., & Sierra, J. (1994). Modeling Oxygen Diffusion in Aggregated Soils : II. Anaerobiosis in Topsoil Layers. *Soil Science Society of America Journal*, 58(4), 1023-1030. <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800040005x>
- Renčo, M., Gömöryová, E., & Čerevková, A. (2020). The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities. *Helminthologia*, 57(2). <https://doi.org/10.2478/helm-2020-0014>
- Renčo, M., Sasanelli, N., D'Addabbo, T., & Papajová, I. (2010). Soil nematode community changes associated with compost amendments. *Nematology*, 12(5), 681-692. <https://doi.org/10.1163/138855409X12584413195491>
- Ruf, F. (2012). L'adoption de l'hévéa en Côte d'Ivoire. Prix, mimétisme, changement écologique et social. *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, 330-331. <https://doi.org/10.4000/economierurale.3527>
- Saffigna, P. G., Powlson, D. S., Brookes, P. C., & Thomas, G. A. (1989). Influence of sorghum residues and tillage on soil organic matter and soil microbial biomass in an australian vertisol. *Soil Biology and Biochemistry*, 21(6), 759-765. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90167-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90167-3)
- Sahu, N., Vasu, D., Sahu, A., Lal, N., & Singh, S. K. (2017). Strength of Microbes in Nutrient Cycling : A Key to Soil Health. In V. S. Meena, P. K. Mishra, J. K. Bisht, & A. Pattanayak (Éds.), *Agriculturally Important Microbes for Sustainable Agriculture* (p. 69-86). Springer Singapore. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-5589-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-981-10-5589-8_4)
- Salmon, S., & Ponge, J. F. (2012). Species traits and habitats in springtail communities : A regional scale study. *Pedobiologia*, 55(6), 295-301. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.05.003>
- Sanabria, C., Barot, S., Fonte, S. J., & Dubs, F. (2022). Do morphological traits of ground-dwelling ants respond to land use changes in a neotropical landscape? *Geoderma*, 418, 115841. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115841>
- Sánchez-Moreno, S., & Ferris, H. (2007). Suppressive service of the soil food web : Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119(1-2), 75-87. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.012>
- Sansupa, C., Wahdan, S. F. M., Hossen, S., Disayathanoowat, T., Wubet, T., & Purahong, W. (2021). Can We Use Functional Annotation of Prokaryotic Taxa (FAPROTAX) to Assign the Ecological Functions of Soil Bacteria? *Applied Sciences*, 11(2). <https://doi.org/10.3390/app11020688>

- Santorufu, L., Cortet, J., Arena, C., Goudon, R., Rakoto, A., Morel, J.-L., & Maisto, G. (2014). An assessment of the influence of the urban environment on collembolan communities in soils using taxonomy- and trait-based approaches. *Applied Soil Ecology*, *78*, 48-56. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.02.008>
- Sayad, E., Hosseini, S. M., Hosseini, V., & Salehe-Shooshtari, M.-H. (2012). Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations. *Journal of Forest Science*, *58*(4). <https://doi.org/10.17221/58/2011-JFS>
- Sayer, E. J., Tanner, E. V. J., & Lacey, A. L. (2006). Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology and Management*, *229*(1), 285-293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.007>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, *413*(6856). <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Lenton, T. M., Bascompte, J., Brock, W., Dakos, V., van de Koppel, J., van de Leemput, I. A., Levin, S. A., van Nes, E. H., Pascual, M., & Vandermeer, J. (2012). Anticipating Critical Transitions. *Science*, *338*(6105), 344-348. <https://doi.org/10.1126/science.1225244>
- Schneider, D., Engelhaupt, M., Allen, K., Kurniawan, S., Krashevskaya, V., Heinemann, M., Nacke, H., Wijayanti, M., Meryandini, A., Corre, M. D., Scheu, S., & Daniel, R. (2015). Impact of Lowland Rainforest Transformation on Diversity and Composition of Soil Prokaryotic Communities in Sumatra (Indonesia). *Frontiers in Microbiology*, *6*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2015.01339>
- Schnurr-Pütz, S., Bååth, E., Guggenberger, G., Drake, H. L., & Kirsten, K. (2006). Compaction of forest soil by logging machinery favours occurrence of prokaryotes. *FEMS Microbiology Ecology*, *58*(3), 503-516. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00175.x>
- Schofield, S. F., Bishop, T. R., & Parr, C. L. (2016). Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. *Myrmecological News*, *23*, 129-137.
- Schoonover, J. E., & Crim, J. F. (2015). An Introduction to Soil Concepts and the Role of Soils in Watershed Management. *Journal of Contemporary Water Research & Education*, *154*(1), 21-47. <https://doi.org/10.1111/j.1936-704X.2015.03186.x>
- Schuldt, A., Assmann, T., Brezzi, M., Buscot, F., Eichenberg, D., Gutknecht, J., Härdtle, W., He, J.-S., Klein, A.-M., Kühn, P., Liu, X., Ma, K., Niklaus, P. A., Pietsch, K. A.,

- Purahong, W., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Scholten, T., Staab, M., ... Bruelheide, H. (2018). Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05421-z>
- Seinhorst, J. W. (1962). Modifications of the Elutriation Method for Extracting Nematodes From Soil. *Nematologica*, 8(2), 117-128. <https://doi.org/10.1163/187529262X00332>
- Shah, A. N., Tanveer, M., Shahzad, B., Yang, G., Fahad, S., Ali, S., Bukhari, M. A., Tung, S. A., Hafeez, A., & Souliyanonh, B. (2017). Soil compaction effects on soil health and cropproductivity: An overview. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(11), 10056-10067. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-8421-y>
- Sharp, A. C., Barclay, M. V. L., Chung, A. Y. C., & Ewers, R. M. (2019). Tropical logging and deforestation impacts multiple scales of weevil beta-diversity. *Biological Conservation*, 234, 172-179. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.024>
- Shi, L., Dossa, G. G. O., Paudel, E., Zang, H., Xu, J., & Harrison, R. D. (2019). Changes in Fungal Communities across a Forest Disturbance Gradient. *Applied and Environmental Microbiology*, 85(12), e00080-19. <https://doi.org/10.1128/AEM.00080-19>
- Si, X., Baselga, A., & Ding, P. (2015). Revealing Beta-Diversity Patterns of Breeding Bird and Lizard Communities on Inundated Land-Bridge Islands by Separating the Turnover and Nestedness Components. *PLOS ONE*, 10(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127692>
- Simorangkir, D. (2007). Fire use: Is it really the cheaper land preparation method for large-scale plantations? *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 12(1), 147-164. <https://doi.org/10.1007/s11027-006-9049-2>
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., & Denef, K. (2004). A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1), 7-31. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241(2), 155-176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Sofa, A., Mininni, A. N., & Ricciuti, P. (2020). Soil Macrofauna: A key Factor for Increasing Soil Fertility and Promoting Sustainable Soil Use in Fruit Orchard Agrosystems. *Agronomy*, 10(4). <https://doi.org/10.3390/agronomy10040456>
- Sohrabi, H., Jourgholami, M., Lo Monaco, A., & Picchio, R. (2022). Effects of Forest Harvesting Operations on the Recovery of Earthworms and Nematodes in the Hyrcanain

- Old-Growth Forest : Assessment, Mitigation, and Best Management Practice. *Land*, 11(5), 746. <https://doi.org/10.3390/land11050746>
- Song, D., Tariq, A., Pan, K., Chen, W., Zhang, A., Sun, X., Ran, Y., & Zeng, F. (2020). Effects of straw mulching practices on soil nematode communities under walnut plantation. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72530-5>
- Stefani, V., Lange, D., Vilela, A. A., Ferreira, C. A., & Del-Claro, K. (2017). The Influence of Fire and Deforestation on the Floral Symmetry and Fitness of *Adenocalymma nodosun* (Bignoniaceae). *Sociobiology*, 64(3). <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v64i3.1270>
- Suding, K. N., & Gross, K. L. (2006). *The dynamic nature of ecological systems : Multiple states and restoration trajectories*. In : *Foundations of Restoration Ecology* (eds D. A. Falk, M. A. Palmer and J. B. Zedler) pp. 190–209. Island Press, Washington D.C., USA.
- Sun, R., Dsouza, M., Gilbert, J. A., Guo, X., Wang, D., Guo, Z., Ni, Y., & Chu, H. (2016). Fungal community composition in soils subjected to long-term chemical fertilization is most influenced by the type of organic matter. *Environmental Microbiology*, 18(12), 5137-5150. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13512>
- Susanti, W. I., Widyastuti, R., Scheu, S., & Potapov, A. (2021). Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in Collembola is altered by rainforest conversion to plantation systems. *PeerJ*, 9, e10971. <https://doi.org/10.7717/peerj.10971>
- Symstad, A. J., Chapin, F. S., Wall, D. H., Gross, K. L., Huenneke, L. F., Mittelbach, G. G., Peters, D. P. C., & Tilman, D. (2003). Long-Term and Large-Scale Perspectives on the Relationship between Biodiversity and Ecosystem Functioning. *BioScience*, 53(1), 89-98. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0089:LTALS2\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0089:LTALS2]2.0.CO;2)
- Tao, H.-H., Snaddon, J. L., Slade, E. M., Henneron, L., Caliman, J.-P., & Willis, K. J. (2018). Application of oil palm empty fruit bunch effects on soil biota and functions : A case study in Sumatra, Indonesia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 105-113. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.012>
- Terrat, S., Karimi, B., Dequiedt, S., Chemidlin, N., Horrigue, W., Djemiel, C., & Ranjard, L. (2018). *La caractérisation des communautés microbiennes du sol à l'échelle de la France pour évaluer l'effet de l'usage des sols*. *Innovations Agronomiques* 69, 27-37. <https://doi.org/10.15454/IO3VXY>
- Teuscher, M., Gérard, A., Brose, U., Buchori, D., Clough, Y., Ehbrecht, M., Hölscher, D., Irawan, B., Sundawati, L., Wollni, M., & Kreft, H. (2016). Experimental Biodiversity Enrichment in Oil-Palm-Dominated Landscapes in Indonesia. *Frontiers in Plant Science*, 07. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01538>

- Thibaud, J.-M. (2013). Essai sur l'état des connaissances de la diversité des Collemboles de l'Empire Africano-Malgache. *Russian entomological journal*, 22(4), 233-248.
- Thomas, S., & Antoney, P. U. (2015). Influence of Topography on Soil Biota- a Case Study with Reference to Wayanad, South India. *International Journal of Zoological Investigations*, 1(1), 28-32.
- Thongyou, M. (2014). Rubber Cash Crop and Changes in Livelihoods Strategies in a Village in Northeastern Thailand. *Asian Social Science*, 10(13), p239. <https://doi.org/10.5539/ass.v10n13p239>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Panklang, P., Puttaso, P., Peerawat, M., Heepngoen, P., Polwong, P., Koonklang, N., Sdoodee, S., Chantuma, P., Lawongsa, P., Nimkingrat, P., Thaler, P., Gay, F., & Brauman, A. (2019). Biofunctool® : A new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part B: investigating the impact of land management of rubber plantations on soil quality with the Biofunctool® index. *Ecological Indicators*, 97, 429-437. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.028>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Trap, J., Marichal, R., Mareschal, L., Decaëns, T., Bottinelli, N., Jaillard, B., Chevallier, T., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Thaler, P., Gay, F., & Brauman, A. (2019). Biofunctool® : A new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecological Indicators*, 97, 100-110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.023>
- Thoumazeau, A., Gay, F., Alonso, P., Suvannang, N., Phongjinda, A., Panklang, P., Chevallier, T., Bessou, C., & Brauman, A. (2017). SituResp® : A time- and cost-effective method to assess basal soil respiration in the field. *Applied Soil Ecology*, 121, 223-230. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.10.006>
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tondoh, J. E., Dimobe, K., Guéi, A. M., Adahe, L., Baidai, Y., N'Dri, J. K., & Forkuor, G. (2019). Soil Health Changes Over a 25-Year Chronosequence From Forest to Plantations in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*) Landscapes in Southern Côte d'Ivoire : Do Earthworms Play a Role? *Frontiers in Environmental Science*, 7, 73. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00073>

- Törne, E. von. (1990). Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests. *Pedobiologia*, 34(2), 89-101.
- Traore, M., Lompo, F., Ayuke, F., Ouattara, B., Ouattara, K., & Sedogo, M. (2012). Influence des pratiques agricoles sur la macrofaune du sol : Cas de l'enfouissement de la paille et du fumier. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 6(4). <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v6i4.31>
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398(1-2). <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6>
- Trentini, C. P., Campanello, P. I., Villagra, M., Ritter, L., Ares, A., & Goldstein, G. (2017). Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina : Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management*, 384, 236-247. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.040>
- Trentini, C. P., Villagra, M., Gómez Pámies, D., Bernava Laborde, V., Bedano, J. C., & Campanello, P. I. (2018). Effect of nitrogen addition and litter removal on understory vegetation, soil mesofauna, and litter decomposition in loblolly pine plantations in subtropical Argentina. *Forest Ecology and Management*, 429, 133-142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.012>
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., de Ruiter, P. C., van der Putten, W. H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F. T., Bardgett, R. D., Brady, M. V., Bjornlund, L., Jørgensen, H. B., Christensen, S., Hertefeldt, T. D., Hotes, S., Gera Hol, W. H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S. R., ... Hedlund, K. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*, 21(2). <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- Tsukamoto, J., & Sabang, J. (2005). Soil macro-fauna in an Acacia mangium plantation in comparison to that in a primary mixed dipterocarp forest in the lowlands of Sarawak, Malaysia. *Pedobiologia*, 49(1), 69-80. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.08.007>
- Turner, B. L., Kasperson, R. E., Matson, P. A., McCarthy, J. J., Corell, R. W., Christensen, L., Eckley, N., Kasperson, J. X., Luers, A., Martello, M. L., Polsky, C., Pulsipher, A., & Schiller, A. (2003). A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(14), 8074-8079. <https://doi.org/10.1073/pnas.1231335100>

- Uribe, S. V., García, N., & Estades, C. F. (2021). Effect of Land Use History on Biodiversity of Pine Plantations. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2021.609627>
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Wall, D. H., Wardle, D. A., Traunspurger, W., de Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Ferris, H., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., de Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R., da Cunha e Castro, J. M., ... Crowther, T. W. (2020). A global database of soil nematode abundance and functional group composition. *Scientific Data*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0437-3>
- van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority : Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., & Sanders, I. R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706), 69-72. <https://doi.org/10.1038/23932>
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19(10). <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- Vaysse, L., Bonfils, F., Sainte-Beuve, J., & Cartault, M. (2012). Natural Rubber. In *Polymer Science : A Comprehensive Reference*, 281-293. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53349-4.00267-3>
- Vera, M., Sierra, M., Díez, M., Sierra, C., Martínez, A., Martínez, F. J., & Aguilar, J. (2007). Deforestation and land use effects on micromorphological and fertility changes in acidic rainforest soils in Venezuelan Andes. *Soil and Tillage Research*, 97(2), 184-194. <https://doi.org/10.1016/j.still.2007.09.015>
- Verschoor, B. C., de Goede, R. G. M., de Hoop, J.-W., & de Vries, F. W. (2001). Seasonal dynamics and vertical distribution of plant-feeding nematode communities in grasslands. *Pedobiologia*, 45(3), 213-233. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00081>

- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villenave, C., Saj, S., Pablo, A.-L., Sall, S., Djigal, D., Chotte, J.-L., & Bonzi, M. (2010). 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). <https://doi.org/10.1007/s00374-010-0471-y>
- Villenave, C., Séré, G., Schwartz, C., Watteau, F., Jimenez, A., & Cortet, J. (2018). Rapid Changes in Soil Nematodes in the First Years after Technosol Construction for the Remediation of an Industrial Wasteland. *Eurasian Soil Science*, *51*(10). <https://doi.org/10.1134/S1064229318100149>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5). <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitousek, P. M., & Hooper, D. U. (1994). Biological Diversity and Terrestrial Ecosystem Biogeochemistry. In E.-D. Schulze & H. A. Mooney (Éds.), *Biodiversity and Ecosystem Function* (p. 3-14). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_1)
- Vongkhamheng, C., Zhou, J., Beckline, M., & Phimmachanh, S. (2016). Socioeconomic and Ecological Impact Analysis of Rubber Cultivation in Southeast Asia. *OALib*, *03*(01), 1-11. <https://doi.org/10.4236/oalib.1102339>
- Vongkhamor, S., Phimmasen, K., Silapeth, B., Xayxomphou, B., & Petterson, E. (2007). *Key Issues in Smallholder Rubber Planting in Oudomxay and Luang Prabang Provinces, Lao PDR*. 61.
- Vrignon-Brenas, S., Gay, F., Ricard, S., Snoeck, D., Perron, T., Mareschal, L., Laclau, J.-P., Gohet, É., & Malagoli, P. (2019). Nutrient management of immature rubber plantations. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *39*(1). <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0554-6>
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, *6*(1), 18-23.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, *98*(4), 725-736.
- Wan, X., Huang, Z., He, Z., Yu, Z., Wang, M., Davis, M. R., & Yang, Y. (2015). Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous

- and broadleaf forest plantations. *Plant and Soil*, 387(1), 103-116. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2277-4>
- Wang, F., Li, Z., Xia, H., Zou, B., Li, N., Liu, J., & Zhu, W. (2010). Effects of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species on soil properties and nitrogen transformation during forest restoration in southern China. *Soil Science and Plant Nutrition*, 56(2), 297-306. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2010.00454.x>
- Wang, K.-H., & Hooks, C. R. R. (2011). *Chapter 4 : Managing soil health and soil health bioindicators through the use of cover crops and other sustainable practices*. In : G.E. Brust (ed.) *MD Organic Vegetable Growers*. 18. <https://extension.umd.edu/resource/managing-soil-health-and-soil-health-bioindicators-through-use-cover-crops-and-other-sustainable>
- Wang, Z., Zhang, Q., Staley, C., Gao, H., Ishii, S., Wei, X., Liu, J., Cheng, J., Hao, M., & Sadowsky, M. J. (2019). Impact of long-term grazing exclusion on soil microbial community composition and nutrient availability. *Biology and Fertility of Soils*, 55(2). <https://doi.org/10.1007/s00374-018-01336-5>
- Warren, M., & Zou, X. (2002). Soil macrofauna and litter nutrients in three tropical tree plantations on a disturbed site in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 170, 161-171. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00770-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00770-8)
- Warren-Thomas, E., Dolman, P. M., & Edwards, D. P. (2015). Increasing Demand for Natural Rubber Necessitates a Robust Sustainability Initiative to Mitigate Impacts on Tropical Biodiversity: Rubber sustainability and biodiversity. *Conservation Letters*, 8(4). <https://doi.org/10.1111/conl.12170>
- Weihner, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576). <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
- Weil, R. R., Islam, K. R., Stine, M. A., Gruver, J. B., & Samson-Liebig, S. E. (2003). Estimating active carbon for soil quality assessment : A simplified method for laboratory and field use. *American Journal of Alternative Agriculture*, 18(1).
- Weiser, M. D., & Kaspari, M. (2006). Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, 31(2), 131-142. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x>
- Weisskopf, P., Reiser, R., Rek, J., & Oberholzer, H.-R. (2010). Effect of different compaction impacts and varying subsequent management practices on soil structure, air regime and

- microbiological parameters. *Soil and Tillage Research*, 111(1), 65-74.  
<https://doi.org/10.1016/j.still.2010.08.007>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Widenfalk, L. A., Bengtsson, J., Berggren, Å., Zwiggelaar, K., Spijkman, E., Huyer-Brugman, F., & Berg, M. P. (2015). Spatially structured environmental filtering of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia*, 179(2), 537-549.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z>
- Wiescher, P. T., Pearce-Duvel, J. M. C., & Feener, D. H. (2012). Assembling an ant community : Species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, 169(4).  
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2262-7>
- Wilhelm, R. C., Cardenas, E., Maas, K. R., Leung, H., McNeil, L., Berch, S., Chapman, W., Hope, G., Kranabetter, J. M., Dubé, S., Busse, M., Fleming, R., Hazlett, P., Webster, K. L., Morris, D., Scott, D. A., & Mohn, W. W. (2017). Biogeography and organic matter removal shape long-term effects of timber harvesting on forest soil microbial communities. *The ISME Journal*, 11(11). <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.109>
- Witzgall, K., Vidal, A., Schubert, D. I., Höschen, C., Schweizer, S. A., Buegger, F., Pouteau, V., Chenu, C., & Mueller, C. W. (2021). Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon. *Nature Communications*, 12(1).  
<https://doi.org/10.1038/s41467-021-24192-8>
- Woodward, G., & Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00669.x>
- WRB. (2015). Base de référence mondiale pour les ressources en sols 2014, Mise à jour 2015. Système international de classification des sols pour nommer les sols et élaborer des légendes de cartes pédologiques. *Rapport sur les ressources en sols du monde N° 106*. FAO, Rome., 216.
- Wu, G.-L., Liu, Y., Tian, F.-P., & Shi, Z.-H. (2017). Legumes Functional Group Promotes Soil Organic Carbon and Nitrogen Storage by Increasing Plant Diversity. *Land Degradation & Development*, 28(4), 1336-1344. <https://doi.org/10.1002/ldr.2570>
- Xiao, H. F., Tian, Y. H., Zhou, H. P., Ai, X. S., Yang, X. D., & Schaefer, D. A. (2014). Intensive rubber cultivation degrades soil nematode communities in Xishuangbanna, southwest China. *Soil Biology and Biochemistry*, 76, 161-169.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.012>

- Xu, C., Du, C., Jian, J., Hou, L., Wang, Z., Wang, Q., & Geng, Z. (2021). The interplay of labile organic carbon, enzyme activities and microbial communities of two forest soils across seasons. *Scientific Reports*, *11*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84217-6>
- Yadav, S., Patil, J., & Kanwar, R. S. (2018). The Role of Free Living Nematode Population in the Organic Matter Recycling. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, *7*(06), 2726-2734. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.706.321>
- Yeates, G. W. (2003). Nematodes as soil indicators : Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, *37*(4). <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0586-5>
- Yeates, G. W. (2007). Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, *37*(2), 216-225. <https://doi.org/10.1139/x06-172>
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G. M., Freckman, D. W., & Georgieva, S. S. (1993). Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera—An Outline for Soil Ecologists. *Journal of Nematology*, *25*(3).
- Yin, H., Su, Y., Liu, S., Li, X., Li, X., Fan, C., Guan, P., Xie, Z., Wang, S., Scheu, S., & Krashevskaya, V. (2022). Consistent response of nematode communities to management of coniferous plantations. *Forest Ecosystems*, *9*, 100045. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100045>
- Yu, D., Yao, J., Chen, X., Sun, J., Wei, Y., Cheng, Y., Hu, F., & Liu, M. (2022). Ecological intensification alters the trait-based responses of soil microarthropods to extreme precipitation in agroecosystem. *Geoderma*, *422*, 115956. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115956>
- Zeng, H., Wu, J., Zhu, X., Singh, A. K., Chen, C., & Liu, W. (2021). Jungle rubber facilitates the restoration of degraded soil of an existing rubber plantation. *Journal of Environmental Management*, *281*, 111959. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.111959>
- Zhang, S., Li, Q., Lü, Y., Zhang, X., & Liang, W. (2013). Contributions of soil biota to C sequestration varied with aggregate fractions under different tillage systems. *Soil Biology and Biochemistry*, *62*, 147-156. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.023>
- Zhang, Z., Schwartz, S., Wagner, L., & Miller, W. (2000). A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology: A Journal of Computational Molecular Cell Biology*, *7*(1-2), 203-214. <https://doi.org/10.1089/10665270050081478>

- Zhang, Z., Yan, J., Han, X., Zou, W., Chen, X., Lu, X., & Feng, Y. (2021). Labile organic carbon fractions drive soil microbial communities after long-term fertilization. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01867. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01867>
- Zhang, Z., Zhang, X., Xu, M., Zhang, S., Huang, S., & Liang, W. (2016). Responses of soil micro-food web to long-term fertilization in a wheat–maize rotation system. *Applied Soil Ecology*, 98, 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.09.008>
- Zhao, J., Zeng, Z., He, X., Chen, H., & Wang, K. (2015). Effects of monoculture and mixed culture of grass and legume forage species on soil microbial community structure under different levels of nitrogen fertilization. *European Journal of Soil Biology*, 68, 61-68. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.03.008>
- Zhu, L., Wang, X., Chen, F., Li, C., & Wu, L. (2019). Effects of the successive planting of *Eucalyptus urophylla* on soil bacterial and fungal community structure, diversity, microbial biomass, and enzyme activity. *Land Degradation & Development*, 30(6), 636-646. <https://doi.org/10.1002/ldr.3249>
- Zhu, X., Liu, W., Jiang, X. J., Wang, P., & Li, W. (2018). Effects of land-use changes on runoff and sediment yield: Implications for soil conservation and forest management in Xishuangbanna, Southwest China. *Land Degradation & Development*, 29(9), 2962-2974. <https://doi.org/10.1002/ldr.3068>
- Zon, D. S., Thibaud, J.-M., & Yao, T. (2013). Stages of the knowledge of the collembolans of Ivory Coast (Western Africa) (Collembola). *Russian entomological journal*, 22(2), 91-96.

# **ANNEXES**

**Annexe 1** : Propriétés physico-chimiques des sols à la SAPH et SOGB en avril 2018. Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts types (n = 4)

Site	Horizon (cm)	pH <sub>H2O</sub>	C total <sup>a</sup> (%)	N total <sup>a</sup> (ppm)	P total <sup>b</sup> (ppm)	Argile (%)	Limon (%)	Sable (%)	P Bray II	K éch. (cmol kg <sup>-1</sup> )	Ca éch.	Mg éch.	CEC <sup>c</sup>
SAPH	0-10	4,3 (0,2)	0,85 (0,22)	707 (155)	147 (17)	10 (1)	2 (1)	87 (5)	18,1 (3,7)	0,07 (0,03)	0,30 (0,1)	0,26 (0,12)	1,3 (0,15)
	10-30	4,2 (0,2)	0,7 (0,0)	602 (49)	155 (25)	11,1 (0,3)	2,3 (0,5)	86,0 (0,8)	11,7 (2,0)	0,04 (0,01)	0,18 (0,08)	0,09 (0,03)	1,1 (0,2)
	30-100	-	0,4 (0,1)	345 (36)	-	13,6 (3,7)	5,7 (1,5)	81,9 (1,8)	9,5 (2,7)	-	-	-	-
	100-200	-	0,3 (0,0)	349 (21)	-	22,7 (2,4)	3,1 (0,5)	74,9 (2,8)	8,4 (1,5)	-	-	-	-
SOGB	0-10	4,7 (0,2)	1,28 (0,32)	974 (184)	141 (49)	23 (4)	10 (2)	67 (6)	5 (1)	0,10 (0,03)	0,37 (0,20)	0,22 (0,07)	1,8 (0,2)
	10-30	4,7 (0,3)	1,0 (0,1)	799 (96)	143 (51)	23,8 (5,8)	13,8 (5,3)	62,7 (3,9)	3,8 (0,8)	0,08 (0,03)	0,30 (0,15)	0,17 (0,07)	1,7 (0,2)
	30-100	-	0,6 (0,1)	556 (73)	-	40,7 (7,1)	15,8 (4,7)	42,5 (5,1)	4,6 (0,9)	-	-	-	-
	100-200	-	0,4 (0,0)	383 (33)	-	41,3 (3,2)	19,5 (3,7)	38,8 (1,6)	5,8 (1,1)	-	-	-	-

<sup>a</sup> Analyseur élémentaire (FlashSmart™, ThermoFisher)

<sup>b</sup> Extraction et dosage au vanado-molybdate

<sup>c</sup> Cobaltihexamie

## **Annexe 2 : Protocole d'extraction des nématodes**

Au laboratoire, les nématodes sont extraits à partir d'échantillons de 250 g de sol frais par élutriation (séparation des nématodes des autres particules du sol par densité dans un flux d'eau) suivi d'un passage actif sur filtre de ouate (Seinhorst, 1962). L'échantillon est d'abord préparé par homogénéisation manuelle du sol dans de l'eau et élimination des racines et graviers. La suspension est passée à travers un tamis grossier (1 mm de maille) sous l'action d'un flux d'eau pour éliminer les particules grossières. Cette suspension est récupérée dans un erlenmeyer de 2L à l'aide d'un entonnoir placé sous le tamis. La méthode utilise les différences de taille, de forme et de vitesse de sédimentation entre les nématodes et les particules du sol. L'erlenmeyer est retourné au-dessus d'une colonne de verre, sous laquelle est appliqué un courant d'eau ascendant. Pendant 40 minutes, les nématodes et les particules fines flottent dans la colonne d'extraction, tandis que les particules plus lourdes se déposent dans la partie inférieure. Les nématodes sont ensuite rassemblés par passage de la suspension à travers une superposition de tamis de 50  $\mu\text{m}$ , et par un passage actif (c'est-à-dire dû à leur mobilité) pendant 48 heures au travers d'une double couche de papier filtre. La suspension contenant les nématodes est ensuite placée dans des tubes de comptage gradués de 50 ml pour la détermination de la densité totale de nématodes par unité de sol.

Chaque tube, contenant la suspension de nématodes pour un échantillon donné, est homogénéisé, et un volume de 5 ml est prélevé puis déposé sur la plaque pour un comptage direct sous loupe binoculaire ( $\times 40$ ). Pour chaque échantillon, deux comptages indépendants sont réalisés sur 5 ml de suspension et la moyenne de ces deux comptages est la valeur retenue pour déterminer la densité totale de nématodes dans l'échantillon. Les résultats sont exprimés en nombre d'individus par gramme de sol sec. Au bout d'une heure, il se forme dans les tubes de 50 ml laissés au repos un surnageant et un culot contenant les nématodes. Le surnageant est éliminé par aspiration via un courant d'eau. Le culot contenant les nématodes est récupéré dans un tube à hémolyse de 10 ml et les nématodes sont fixés dans du formaldéhyde (4 %) jusqu'à leur identification.

**Annexe 3 :** Indicateurs de chaque fonction du sol et la courbe de réponse utilisée pour la normalisation des données

Fonctions du sol	Indicateurs (unité)	Indicateurs	Courbe de réponse
Cycle des nutriments	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg kg <sup>-1</sup> )	NO3	Optimum <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (mg kg <sup>-1</sup> )	NH4	Optimum
	AMNO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg cm <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	AMNO3	Optimum
Transformation du carbone	Carbone oxydable au permanganate (mg kg <sup>-1</sup> )	POXC	Le plus est le mieux
	SituResp <sup>®</sup> (différence d'absorbance)	SituResp	Le plus est le mieux
	Lamina bait (% de dégradation jour <sup>-1</sup> )	Lamina	Le plus est le mieux
Maintien de la structure du sol	VESS (score)	VESS	Le moins est le mieux
	Stabilité des agrégats à 0-2 cm (score)	AggSurf	Le plus est le mieux
	Stabilité des agrégats à 2-10 cm (score)	AggSoil	Le plus est le mieux
	Beerkan (ml min <sup>-1</sup> )	Beerkan	Le plus est le mieux

<sup>a</sup> L'optimum d'un indicateur de sol a été définie comme sa valeur moyenne au mois 0 dans une zone donnée.

**Annexe 4** : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SAPH

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																			
				Hévéa 40 ans				R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
				0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24			
Alaimidae		<i>Ba_4</i>	Bactérovores	125	0	0	0	0	0	16	6	25	0	31	32	14	2	28	22	41			
Anatonchidae		<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0			
Anguinidae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	35	23	0	1	1	19	4	25	19	13	18	3	10	13	35	12	7			
Aphanolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	47	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	7	1	7	0	8	1			
Aphelenchidae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	63	17	3	1	1	5	18	3	88	14	23	41	42	6	30	47	70			
Aphelenchoididae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	0	22	3	3	1	11	0	22	14	9	25	60	9	9	15	45	23			
Aporcelaimidae		<i>Om_5</i>	Omnivores	26	118	16	3	1	157	461	158	8	54	549	81	8	119	336	114	20			
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimus spp.</i>	<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	73	0	0	0	159	0	84	0	5	0	9	0	133	0	32			
Aulolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Bastianiidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	26	0	0	0	0	0	4	0	0	1	10	1	0	4	21	5	0			
Belondiridae		<i>Fu_5</i>	Fongivores	14	0	0	0	0	1	0	0	0	13	0	0	0	2	0	0	0			
Bunonematidae		<i>Ba_1</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0			
	<i>Calcadoryla imus spp.</i>	<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	0	1	0	0	0	50	0	0	0	76	0	0	0	56	0			
Carcharolaimidae		<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0			
Cephalobidae		<i>Ba_2</i>	Bactérovores	1130	59	90	6	29	38	135	229	213	41	655	388	94	17	733	520	297			
Chromadoridae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0			
Chronogasteridae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0			
Criconematidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	24	22	13	0	0	2	46	25	527	0	286	119	0	0	129	74	1			
Cyatholaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	3	0	0	13	2			
Cylindrolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	3	0	0	25	0	0			
	Dauer*	<i>Ba_1</i>	Bactérovores	0	0	0	1	0	0	0	454	237	0	64	469	272	0	1530	726	249			
Diplogasteridae		<i>Ba_1</i>	Bactérovores	0	0	0	0	1	0	0	1	198	0	23	9	87	0	63	6	23			

**Annexe 4** : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SAPH (suite)

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																			
				Hévéas 40 ans					R0L0				R0L1				R1L1			R2L1			
				0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24			
Diploscapteridae		<i>Ba_1</i>	Bactérovores	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	73	0	2	0	254	23			
Dorylaimellidae		<i>Pf_5</i>	Herbivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0			
Dorylaimidae		<i>Om_4</i>	Omnivores	80	79	0	0	0	131	6	0	6	81	12	0	3	192	72	0	4			
	<i>Prodorylaimus spp.</i>	<i>Om_5</i>	Omnivores	0	0	3	0	0	0	11	0	97	0	112	0	10	0	123	0	43			
Ecphyadophoridae		<i>Pf_2</i>	Herbivores	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Hoplolaimidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	4	2	0	0	0	0	0	8	2	0	0	2	0	1	2	8	0			
Ironidae		<i>Pr_4</i>	Prédateurs	0	0	1	0	0	0	17	37	0	0	16	8	0	0	0	9	0			
Leptonchidae		<i>Fu_4</i>	Fongivores	271	29	0	0	0	28	0	41	4	19	0	6	0	40	3	2	6			
Longidorella		<i>Pf_4</i>	Herbivores	0	0	21	0	0	0	4	35	0	0	9	30	0	0	0	4	0			
Meloidogyne		<i>Pf_3</i>	Herbivores	130	0	0	0	0	0	41	594	123	0	491	108	18	0	0	5	15			
Monhysteridae		<i>Ba_2</i>	Bactérovores	4	0	0	0	0	6	3	0	0	1	8	12	0	0	14	0	26			
Mononchidae		<i>Om_5</i>	Omnivores	15	0	1	0	0	0	2	4	0	3	133	8	0	6	55	21	0			
	<i>Mononchus spp.</i>	<i>Pr_4</i>	Prédateurs	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0			
	<i>Mylonchulus spp.</i>	<i>Pr_4</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	37			
Neodiplogasteridae	<i>Mononchoides spp.</i>	<i>Pr_1</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0			
Nordiidae		<i>Om_4</i>	Omnivores	0	1	0	0	1	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0	2	4			
Nygolaimidae		<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0			
Ostellidae		<i>Ba_2</i>	Bactérovores	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Panagrolaimidae		<i>Ba_1</i>	Bactérovores	0	62	0	0	0	11	6	8	17	120	10	14	7	127	0	27	4			
Paratylenchidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	165	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
Plectidae		<i>Ba_2</i>	Bactérovores	7	9	0	1	0	1	23	13	25	14	80	48	0	16	15	68	12			
Pratylenchidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	0	3	4	0	0	0	8	0	0	1	6	0	0	0	6	0	0			
Prismatolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	3	13	4	9	0	69	120	73	1	210	85	10	0	66	66	5			

**Annexe 4** : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SAPH (suite et fin)

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																
				Hévéas	R0L0			R0L1			R1L1			R2L1						
				40 ans	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
Qudsianematidae		<i>Om_4</i>	Omnivores	56	25	1	5	0	19	2	176	2	35	26	128	0	57	29	337	9
	<i>Eudorylaimus spp.</i>	<i>Om_5</i>	Omnivores	0	0	1	0	0	0	7	0	115	0	119	0	11	0	42	0	25
	<i>Discolaimoides spp.</i>	<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	7
Rhabditidae		<i>Ba_1</i>	Bactérovores	737	20	0	0	1	12	0	45	56	42	173	189	103	141	15	1378	41
Rhabdolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	39	9	57	23	0	9	202	74	72	7	50	3	12	1	66	5	3
Teratocephalidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	3	36
Trichodoridae		<i>Pf_4</i>	Herbivores	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Tripylidae		<i>Pr_3</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	1	25	2	0
Tylenchidae		<i>Pf_2</i>	Herbivores	1478	5	2	2	0	1	1	62	84	43	372	50	23	26	118	63	97
Tylencholaimidae		<i>Fu_4</i>	Fongivores	0	2	9	0	1	0	74	100	147	0	128	44	8	0	106	26	51

**Annexe 5 : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SOGB**

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																			
				Hévéas 40 ans				R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
				0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24			
Actinolaimidae		<i>Pr_4</i>	Prédateurs	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	113	0	0	0	318	16			
Alaimidae		<i>Ba_4</i>	Bactérovore	59	0	14	0	52	0	5	0	32	0	27	0	59	0	0	0	24			
Anguinidae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	60	52	144	11	104	38	95	26	74	19	142	218	29	28	56	79	41			
Aphanolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	73	4	2	0	0	1	0	3	0	34	295	104	28	31	165	98	94			
Aphelenchidae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	128	0	8	3	0	20	0	2	0	0	0	5	2	3	3	15	34			
Aphelenchoididae		<i>Fu_2</i>	Fongivores	0	25	20	3	15	13	64	51	57	17	124	76	52	33	84	92	133			
Aporcelaimidae		<i>Om_5</i>	Omnivores	4	6	34	3	38	5	20	56	106	19	154	105	110	13	155	661	88			
	<i>Aporcelaimus spp.</i>	<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	16	0	71	0	67	0	66	0	21	0	54	0	14	0	118			
Aulolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	4	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0			
	<i>Axonchium spp.</i>	<i>Om_5</i>	Omnivores	0	0	40	0	36	0	52	34	24	0	161	390	240	0	95	112	43			
Bastianiidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	10	0	1	1	8	0	0	0	8	0	0	22	5	0	9	5	44			
Belonidiridae		<i>Fu_5</i>	Fongivores	103	8	1	0	0	22	26	25	7	27	42	291	3	13	4	133	0			
Bunonematidae		<i>Ba_1</i>	Bactérovore	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	24	0	0	0	10			
	<i>Calcadorylaimus spp.</i>	<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0			
Campydoridae		<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	5	0			
Carcharolaimidae		<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	40	0	0	0	167	0	0	0	402	0	0	0	1072	0			



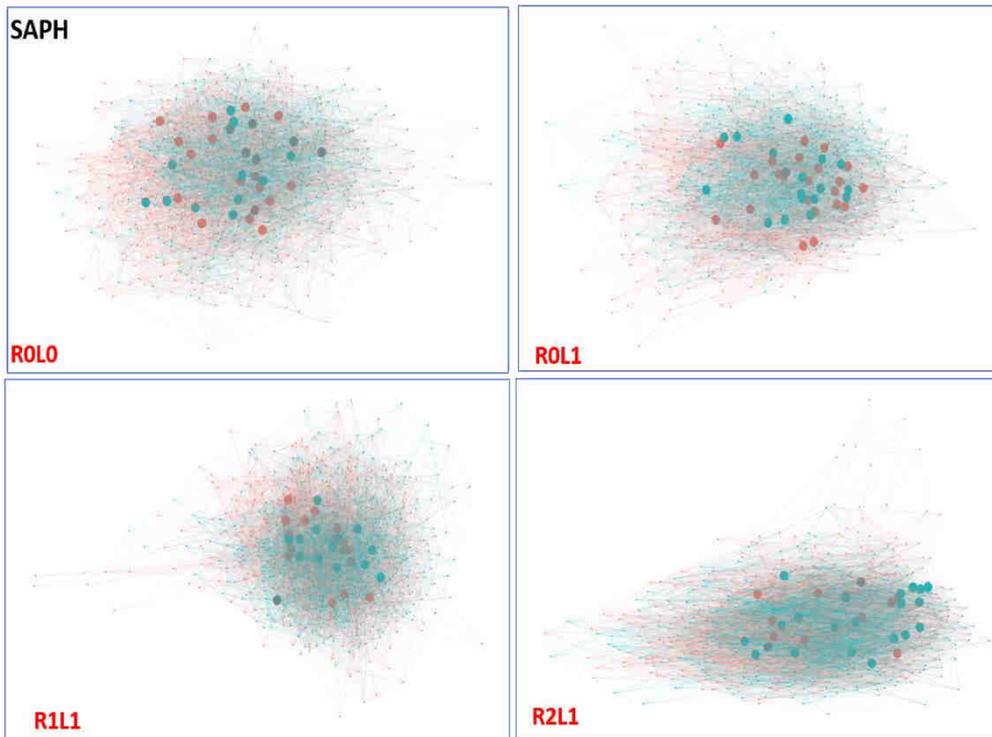
**Annexe 5 : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SOGB (suite)**

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																
				Hévéas 40 ans	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
				0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
Heteroderidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Hoplolaimidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	2	0	0	0	0	0	11	0	1	0	13	0	8	0	3	9	20
Ironidae		<i>Pr_4</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	12	0	0	0	10	0	38
Leptolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leptonchidae		<i>Fu_4</i>	Fongivores	50	33	3	3	75	25	0	8	312	48	31	119	128	41	43	100	60
Longidorella		<i>Pf_4</i>	Herbivores	0	0	0	0	1	0	6	0	5	0	0	0	0	0	3	0	0
Meloidogyne		<i>Pf_3</i>	Herbivores	10	0	0	17	949	0	150	1165	1522	0	32	810	245	26	795	2520	893
Monhysteridae		<i>Ba_2</i>	Bactérovore	5	0	0	0	0	1	0	0	2	4	4	16	0	5	0	11	51
Mononchidae		<i>Om_5</i>	Omnivores	4	2	24	0	0	15	23	0	0	11	53	0	0	46	126	0	0
	<i>Mononchus spp.</i>	<i>Pr_4</i>	Prédateurs	5	0	0	0	0	0	0	0	7	0	5	0	202	0	41	0	133
Mylonchulidae		<i>Pr_4</i>	Prédateurs	0	0	0	0	70	0	0	0	51	0	0	0	67	0	0	0	127
Nordiidae		<i>Om_4</i>	Omnivores	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	36	0	0	0	68	5
Onchulidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Panagrolaimidae		<i>Ba_1</i>	Bactérovore	12	11	6	23	0	38	0	32	0	42	18	104	0	74	5	145	0
Paratylenchidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	13	0	0	0
Plectidae		<i>Ba_2</i>	Bactérovore	8	0	11	4	31	0	10	19	12	3	29	57	29	5	32	29	91
Pratylenchidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	7	0	0	1	0	1	69	2	5	3	0	0	0	1	4	2	5
Prismatolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérovore	7	0	23	1	33	1	34	2	43	3	191	82	83	1	45	28	199
Qudsianematidae		<i>Om_4</i>	Omnivores	29	19	3	4	0	22	1	11	3	31	30	27	0	31	54	228	29
	<i>Eudorylaimus spp.</i>	<i>Om_5</i>	Omnivores	0	0	19	0	49	0	61	0	46	0	55	0	33	0	33	0	23

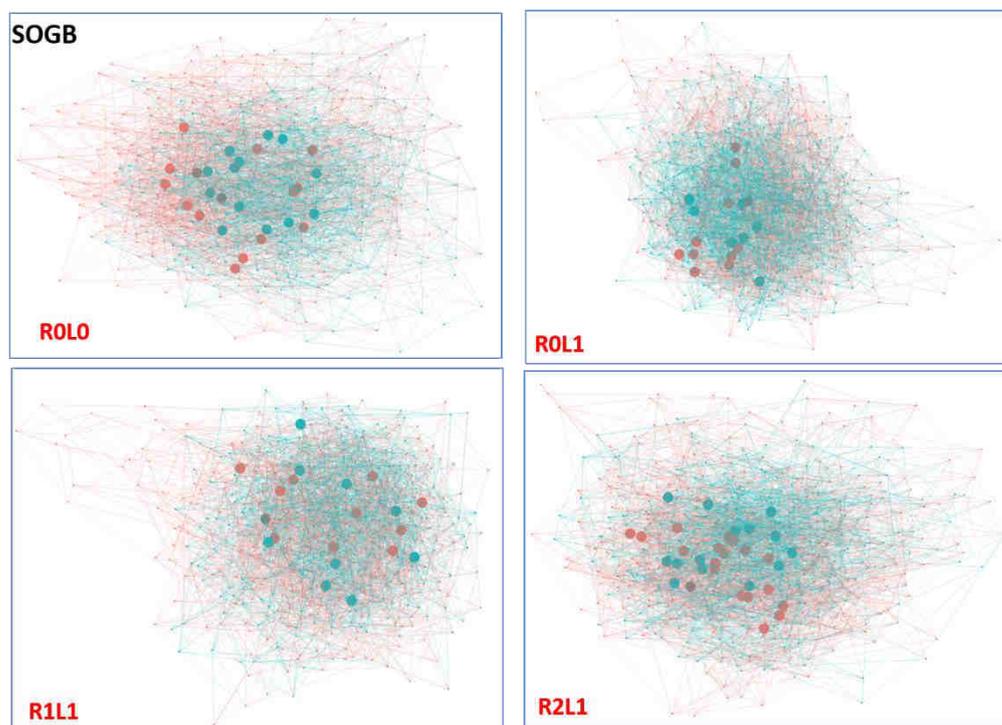
**Annexe 5 : Liste des taxons de nématodes collectés dans les différents traitements au cours du temps à la SOGB (suite et fin)**

Familles	Genres	Guildes trophiques	Groupes trophiques	Traitements (mois après abattage)																
				Hévéas 40 ans	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
				0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
	<i>Discolaimoides spp.</i>	<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0
	<i>Discolaimus spp.</i>	<i>Pr_5</i>	Prédateurs	0	0	0	0	75	0	0	0	30	0	0	0	16	0	0	0	73
Rhabditidae		<i>Ba_1</i>	Bactérivores	67	3	2	0	5	53	0	37	50	64	95	1	18	37	6	202	59
Rhabdolaimidae		<i>Ba_3</i>	Bactérivores	10	21	47	17	38	38	129	12	55	16	25	0	2	13	10	0	7
Telotylenchidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Teratocephalidae		<i>Ba_3</i>	Bactérivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0
Thornenematidae		<i>Om_5</i>	Omnivores	0	6	55	4	0	24	8	21	0	20	95	312	0	10	140	179	0
Trichodoridae		<i>Pf_4</i>	Herbivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	3	0	0	2
Tripylidae		<i>Pr_3</i>	Prédateurs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Tylenchidae		<i>Pf_2</i>	Herbivores	1189	12	23	7	60	15	49	10	31	68	705	223	145	11	669	178	184
Tylencholaimidae		<i>Fu_4</i>	Fongivores	0	0	15	0	75	0	85	0	111	0	213	15	53	0	210	0	227
Tylenchulidae		<i>Pf_3</i>	Herbivores	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	11	0	0	0
	<i>Tylenchus spp.</i>	<i>Pf_3</i>	Herbivores	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	145	0	0	0	27	0

**Annexe 6 :** Topologie des réseaux de co-occurrence microbiens après la mise en place des traitements à la SAPH



**Annexe 7 :** Topologie des réseaux de co-occurrence microbiens après la mise en place des traitements à la SOGB



### Annexe 8 : Changements temporels de l'humidité du sol et de la densité apparente à la SAPH

SAPH	Traitements (mois après abattage)																
	T0	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
Humidité (%)	18±02	10±01	11±01	9±02	11±01	10±04	12±04	8±04	15±04	11±04	14±01	10±04	14±03	14±08	15±06	13±05	22±10
Densité apparente	1,22±0,00	0,97±0,05	1,51±0,07	1,59±0,05	1,56±0,12	0,91±0,11	1,34±0,05	1,33±0,19	1,34±0,08	0,88±0,04	1,18±0,07	1,26±0,09	1,31±0,17	0,96±0,02	1,30±0,22	1,26±0,19	1,17±0,31

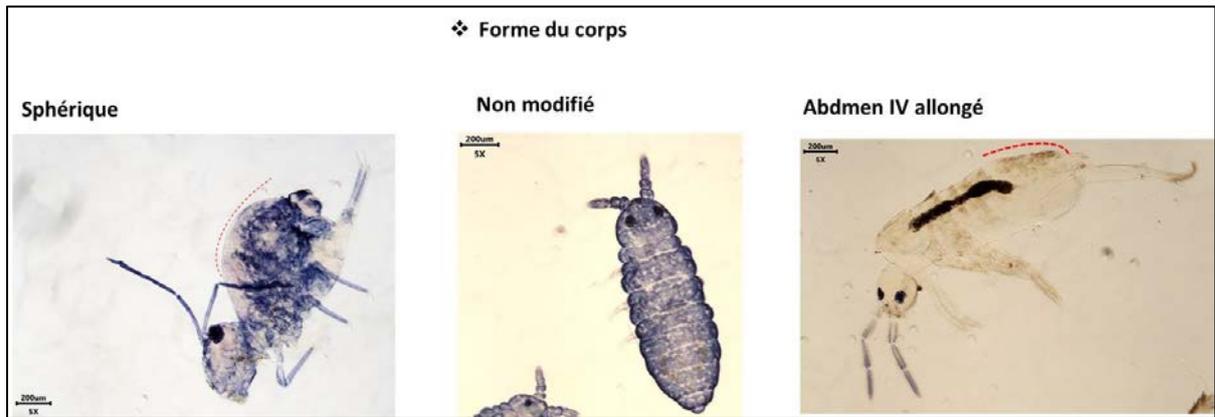
Moyenne ± écart type (n = 4). T0 : Avant abattage ; R0L0 = Pas de légumineuse ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

### Annexe 9 : Changements temporels de l'humidité du sol et de la densité apparente à la SOGB

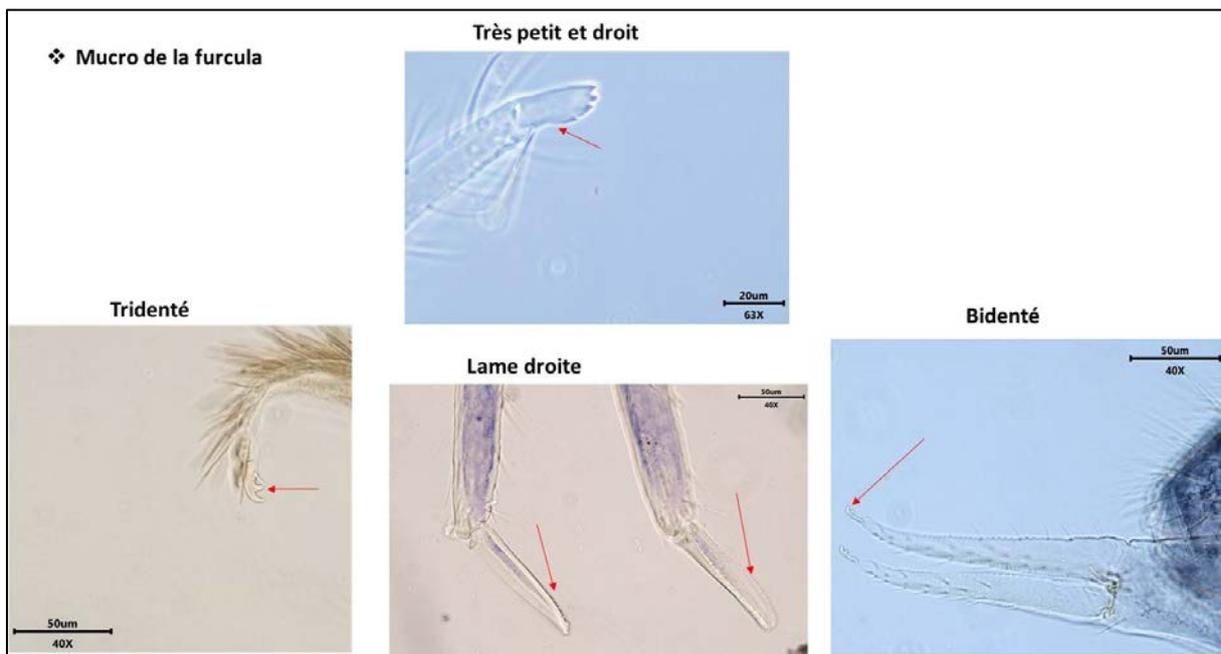
SOGB	Traitements (mois après abattage)																
	T0	R0L0				R0L1				R1L1				R2L1			
	0	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24	6	12	18	24
Humidité (%)	34±04	13±05	16±02	15±02	15±03	12±05	18±02	17±04	26±19	22±07	28±09	22±03	27±03	17±07	25±08	18±03	38±11
Densité apparente	1,26±0,00	1,17±0,09	1,42±0,10	1,52±0,08	1,41±0,09	1,26±0,10	1,40±0,09	1,47±0,10	1,32±0,16	1,13±0,07	1,07±0,06	1,19±0,10	1,15±0,24	1,23±0,20	1,13±0,23	1,19±0,18	1,08±0,18

Moyenne ± écart type (n = 4). T0 : Avant abattage ; R0L0 = Pas de légumineuses ni de résidus, R0L1 = Légumineuse (*Pueraria phaseoloides*), R1L1 = Souche + feuille + branches fines, R2L1 = R1L1+ tronc.

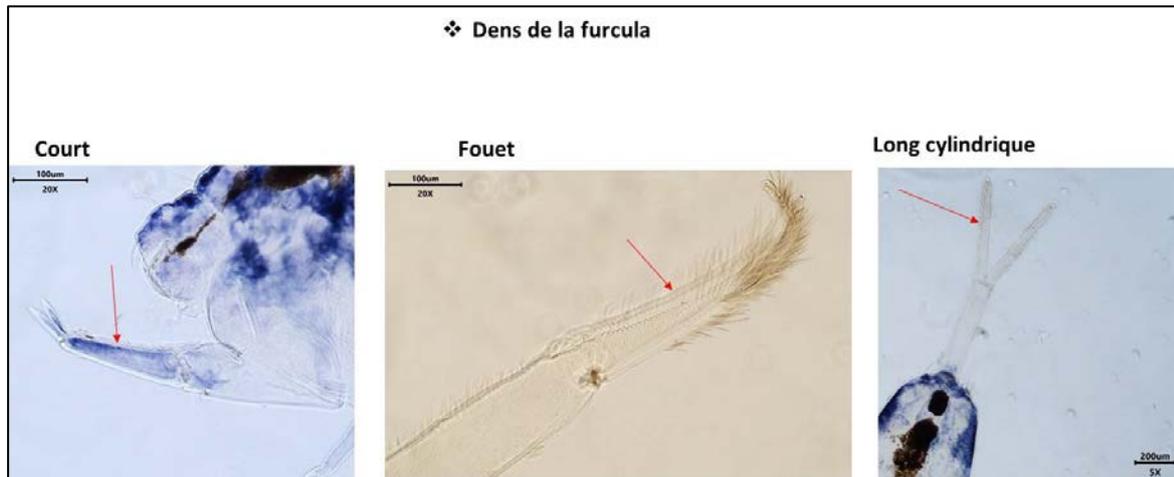
**Annexe 10 :** Différents attributs de la modification du corps observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



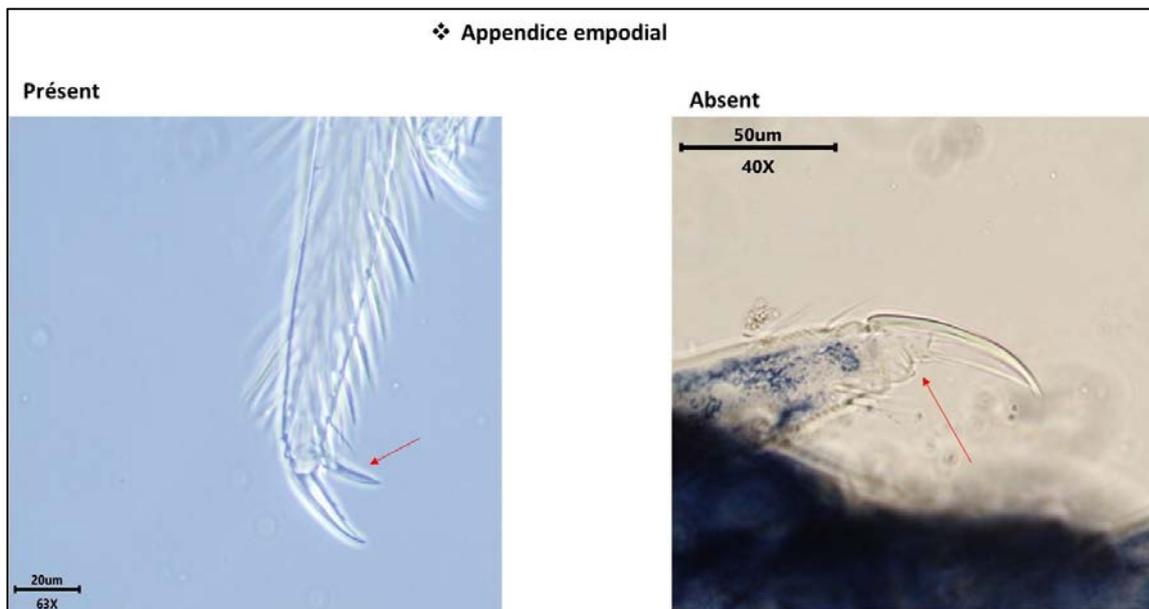
**Annexe 11 :** Différents attributs du mucro de la furca observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



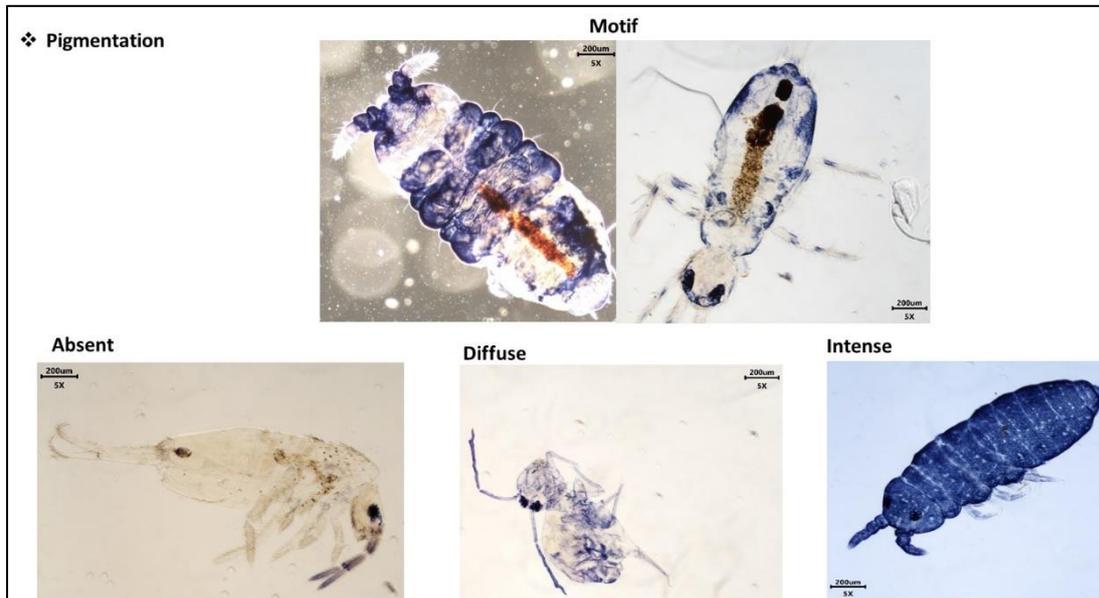
**Annexe 12 :** Différents attributs du dens de la furca observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



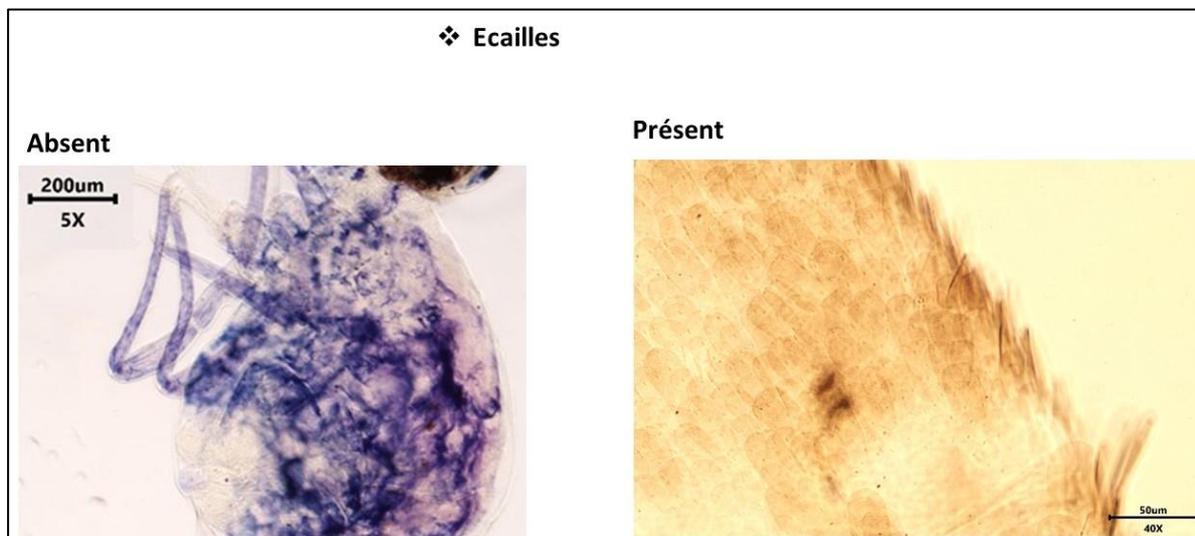
**Annexe 13 :** Différents attributs de l'appendice empodial observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



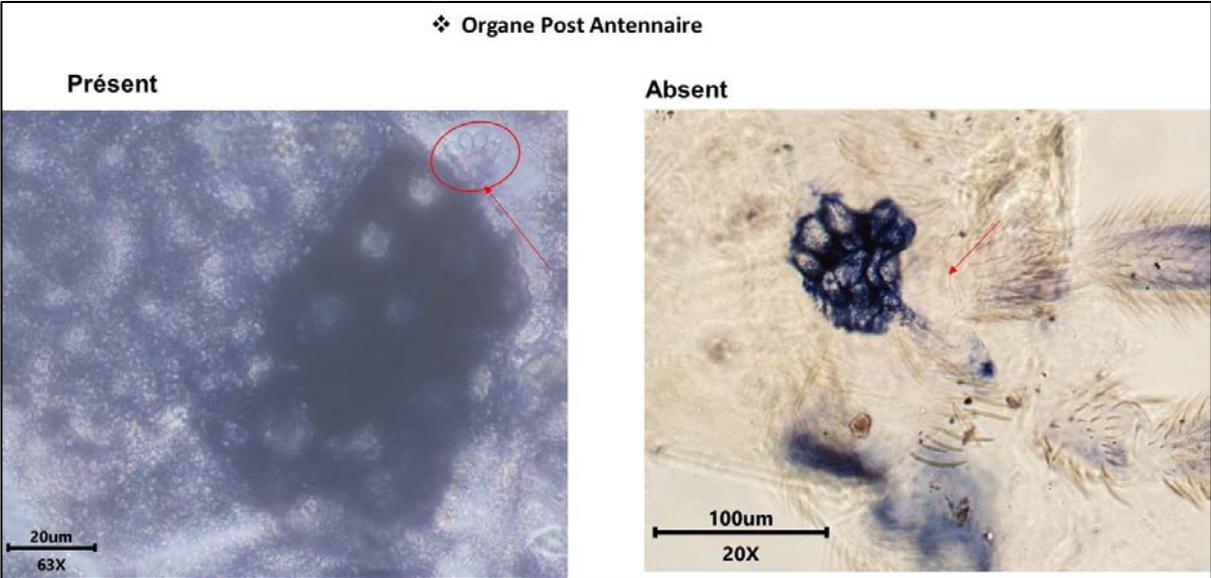
**Annexe 14** : Différents attributs de la pigmentation observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



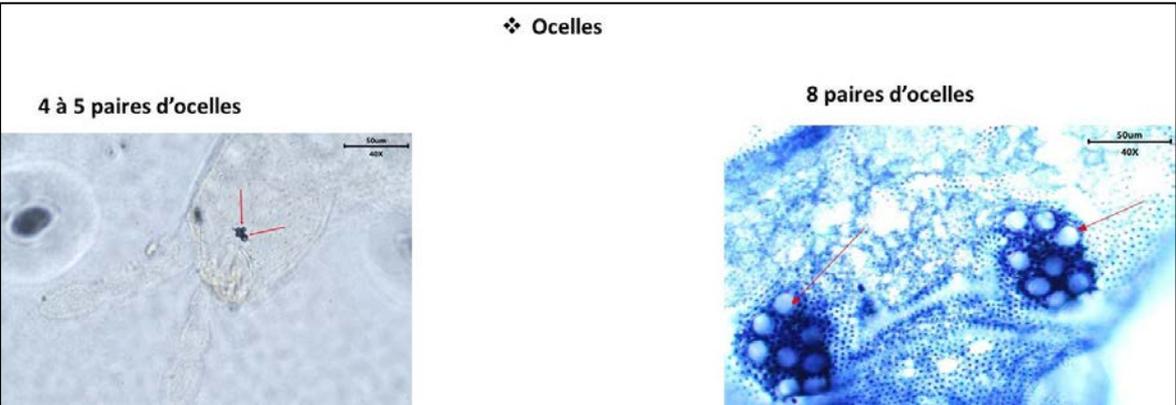
**Annexe 15** : Différents attributs des écailles observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



**Annexe 16 :** Différents attributs de l'organe post antennaires observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



**Annexe 17 :** Différents attributs d'ocelles observés chez les collemboles dans l'ensemble des traitements



# **PUBLICATIONS**

## ARTICLES ISSUS DE LA THESE

Kouakou, A.K., Cortet, J., Kolo, Y., Brauman, A. 2022. Using Trait-Based Approaches to Assess the Response of Epedaphic Collembola to Organic Matter Management Practices: A Case Study in a Rubber Plantation in South-Eastern Côte d'Ivoire. *Insects*, 13, 892. <https://doi.org/10.3390/insects13100892>

Perron T, Kouakou A, Simon C, Mareschal L, Frédéric G, Soumahoro M, Kouassi D, Rakotondrazafy N, Rapidel B, Laclau J-P, Brauman A. 2022. Logging residues promote rapid restoration of soil health after clear-cutting of rubber plantations at two sites with contrasting soils in Africa. *Science of The Total Environment* 816: 151526. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.151526

## Article

# Using Trait-Based Approaches to Assess the Response of Epedaphic Collembola to Organic Matter Management Practices: A Case Study in a Rubber Plantation in South-Eastern Côte d'Ivoire

Aymard Kouakou Kouakou <sup>1,2,\*</sup> , Jérôme Cortet <sup>3,\*</sup> , Yeo Kolo <sup>1</sup> and Alain Brauman <sup>2</sup> <sup>1</sup> Station D'écologie de Lamto, Université Nangui Abrogoua, Abidjan 02 BP 801, Côte d'Ivoire<sup>2</sup> Eco & Sols, University Montpellier, CIRAD, INRA, IRD, Montpellier SupAgro, F-34398 Montpellier, France<sup>3</sup> UMR CEFE 5175, University of Montpellier, EPHE, University Paul-Valéry Montpellier, Route de Mende, CEDEX, F-34199 Montpellier, France

\* Correspondence: aymard.kouakou@ird.fr (A.K.K.); jerome.cortet@univ-montp3.fr (J.C.)

**Simple Summary:** While studies based on the taxonomic facet of biodiversity have already proven their value in understanding soil functioning, studies focusing on the functional facet based on the traits of organisms are scarce in the Ivorian context. Among soil organisms, springtails play an important role in soil functioning and are a useful bioindicator for assessing the impact of land use change and agricultural practices on soil biodiversity. However, their taxonomy is very poorly known in Côte d'Ivoire. The functional trait approach is therefore a relevant alternative for assessing the response of springtails communities to organic matter management in tree plantations. The aim of this study was to determine how different input of organic matter in the form of logging residues and legumes influence the body size and functional diversity of springtails. Our results showed a high functional richness and body size of springtails in the practice with trunks and large branches (R2L1). Functional traits are useful to assess the effects of agricultural practices on springtails communities.

**Abstract:** We used trait-based approaches to reveal the functional responses of springtails communities to organic matter inputs in a rubber plantation in Côte d'Ivoire. Pitfall traps were used to sample springtails in each practice. The results showed that the total abundance of springtails increased significantly with the amount of organic matter (R0L0 < R2L1). Larger springtails (body length, furca and antennae) were observed in plots with high organic matter. Practices with logging residues and legume recorded the highest functional richness. The principal coordinate analysis showed different functional composition patterns between practices with logging residues (R1L1 and R2L1) and those without inputs (R0L0 and R0L1). This difference in functional composition (PERMANOVA analysis) was related to the effect of practices. These results highlight the pertinence of the functional trait approach in the characterization of springtail communities, a bioindicator of soil health, for organic matter management practice.

**Keywords:** collembola; morphotypes; bioindicators; rubber plantation; functional trait; organic matter



**Citation:** Kouakou, A.K.; Cortet, J.; Kolo, Y.; Brauman, A. Using Trait-Based Approaches to Assess the Response of Epedaphic Collembola to Organic Matter Management Practices: A Case Study in a Rubber Plantation in South-Eastern Côte d'Ivoire. *Insects* **2022**, *13*, 892. <https://doi.org/10.3390/insects13100892>

Academic Editor: Bernard M. Doube

Received: 28 July 2022

Accepted: 27 September 2022

Published: 30 September 2022

**Publisher's Note:** MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



**Copyright:** © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## 1. Introduction

Land-use change is the cause of biodiversity loss and the depletion of terrestrial ecosystems [1]. The effects of these changes are mostly driven by the conversion of natural ecosystems to agricultural lands. Indeed, the conversion of forests into agricultural land leads to a degradation of the physical and chemical quality of soils [2]. In West Africa, particularly in Côte d'Ivoire, land-use changes lead to a decrease of total organic carbon and soil pH [3], of the abundance, richness and diversity of litter and soil arthropods [4,5]. Furthermore, the conversion of primary or secondary forests to rubber plantations appears to reduce the diversity and density of soil macroinvertebrates [6–8].

Successive rubber plantation cycles of 25 to 40 years [9], lead to decline of soil functions [10] and a continuous loss of soil biodiversity [11]. One of the ways to mitigate soil degradation related to intensive land use is to add organic matter. Indeed, the addition of organic matter such as logging residues and legumes after a rubber plantation cycle promotes the resilience of the main soils functions (carbon transformation, soil structure maintenance and nutrient cycling [12]).

Soil biodiversity plays a crucial role in maintaining soil functioning and ecosystem services [13]. The return of organic matter to the soil provides a suitable microclimate, provides new ecological niches and resources to maintain this biodiversity [14]. However, the effects of organic matter restitution on soil biodiversity in tree plantations are still unclear. Thus, understanding the impacts of organic matter input on soil biodiversity can contribute to the development of a sustainable management program in tree plantations.

Among soil organisms, springtails are key bioindicators of soil functions [15] such as nutrient cycling [16,17] and organic matter decomposition [18]. Springtails are also considered as relevant bioindicators of land use change [19–21]. They are also used as biological indicators to assess the impact of different agricultural practices on soil biodiversity [22–25].

Africa is an immense reservoir of biodiversity, representing around a quarter of the world's biodiversity [26] due to its varied ecosystems (tropical forests, savannahs, deserts, mangroves and mountain grasslands). However, the problem of identification arises for many taxa that are still poorly known. Ecological research faces serious difficulties in identifying species due to the lack of identification keys for many species [27]. In Côte d'Ivoire, research has been conducted in this context to identify arthropod species on the basis of their taxonomy [28–31]. Concerning springtails communities, despite recent works by Zon et al. [32,33], their taxonomy is very poorly established in Côte d'Ivoire.

The functional traits refer to the characteristics of a species that can influence the performance of an individual, i.e., its growth, reproduction or survival [34]. These traits govern the responses of individuals to disturbances in their environment [34,35]. Approaches based on the use of functional traits can improve the understanding of the responses of soil invertebrates to environmental disturbances and provide complementary information to that provided by taxonomic approaches [20,36,37]. Functional traits also provide a better understanding of how abiotic factors determine the species assemblage of a soil community and predict how it will develop in response to changes in habitat [38].

Therefore, in the Côte d'Ivoire context, where the taxonomy is poorly known, the functional traits of springtails could be used as indicators of agricultural practices, particularly those linked to the management of organic matter, which is the basis of food webs, probably leading to functional community modifications.

The objective of this study was to determine how the input of organic matter, such as logging residues and legumes, modulates the functional responses of springtails. We hypothesized that (1) the massive presence of carbon would induce a greater abundance of springtails, as a result of increasing the amount of carbon and energy available for the soil food webs; (2) the high presence of organic matter on the surface is a preferential habitat for large individuals with a well-developed furca; (3) the presence of organic matter on the surface would increase the number of ecological niches and thus promote a higher functional richness and diversity. We conducted this study 12 months after the addition of logging residues and legumes in a large-scale field experiment in a rubber tree plantation in Côte d'Ivoire.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Study Site

This study was conducted in the South-East of Côte d'Ivoire on a rubber plantation. This plantation belongs to the "Société Africaine de Plantations d'Hévéas" (SAPH). The site is located (latitude 5°31'02.5" N, longitude 3°29'46.2" W) in the department of Grand Bassam with an area of 5503 ha. The climate of the region is sub-equatorial, adapted to rubber plantation, with four seasons. There is a large rainy season from April to June; a

small dry season from July to August; a small rainy season from September to October and a large dry season from November to March. Annual rainfall varies between 1700 mm and 1900 mm and the annual temperature varies between 24 and 27 °C. The soil has a sandy-silty texture with 11% clay and an acidic pH between 4 and 5 at 0–10 cm depth [12]. The topography is homogeneous with low slopes (<5%).

## 2.2. Experimental Design

We set up an experimental design after the clearcutting of the previous rubber plantation (40 years old) using bulldozers in November 2017. In this site, the natural rainforest was the previous land-use type, and the logged stand consisted of the first cycle of rubber trees. The experimental design has already been described by Perron et al. [12]. However, in this paper, only one site (SAPH) was considered. The experimental design includes 4 practices replicated in 4 random blocks, resulting in 16 plots as follows:

- R0L0: all rubber residues (R) removed from the plot, no legume (L);
- R0L1: all rubber residues removed from the plot, legume (*Pueraria phaseoloides*);
- R1L1: stumps, fine branches (less than 20 cm diameter) and leaves from the previous plantation left in the inter-row, legume (*Pueraria phaseoloides*);
- R2L1: no rubber tree residues removed (leaves, trunk and stumps left), legume (*Pueraria phaseoloides*).

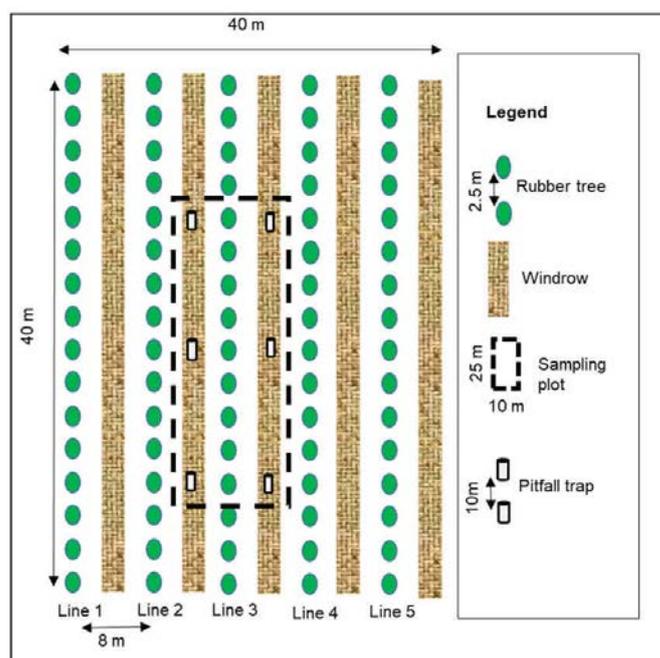
In the experimental setup described, only 3 blocks were studied in our case.

The practices defined in the experimental setup constitute an organic matter gradient. This gradient is related to the gradual increase in the amount of organic matter added between practices from R0L0 (no residues) to R2L1 (practice with the highest amount of residue) as well as to a gradual evolution of the quality in terms of C/N between R0L1, a practice with legume only (*Pueraria phaseoloides*) with a low C/N, and R2L1, which contains woods (trunks and branches) with a high C/N.

Rubber tree residues were put in the inter-rows. Before the tree logging, an inventory of living trees was realized. In «R1L1» and «R2L1» practices, logging residues were set up according to the results of this inventory in order to have a similar quantity of residues (leaves, trunk and stumps left) per practice in the 4 blocks and then guarantee the homogeneity of the experimental design. The number of trees per plot was 30 and 28, respectively, in R1L1 and R2L1 practice. The C stock in the practice with rubber residues was 36 t ha<sup>-1</sup> in R1L1 and 97 t ha<sup>-1</sup> in R2L1. The legume (*Pueraria phaseoloides*) was broadcast (10 kg ha<sup>-1</sup> of wet seed) in February 2018.

## 2.3. Sample Collection

Sampling was carried out in November 2018 (12 months after the practices were set up), when the rubber tree residues on the ground were fully decomposed and the legume well developed. Pitfall traps were chosen for the capture of springtails in each practice. This method is efficient for sampling the surface active springtails as already shown by different authors [39,40]. In this study, plastic cups of 3.5 cm diameter were used as pitfall trap. The volume of each pitfall trap was 300 mL and each one was filled to about 1/3 of its volume with 70% ethanol. The traps were left in activity for two days. Given the climatic constraints (intense rainfall) prevailing on this site, we shortened the activity times of pitfall to two days to avoid flooding with sands and water in the traps. However, usually, the activity time of the pitfall trap is longer [39,40]. A sampling plot (25 m × 10 m) was defined to limit border effects in each practice. In each sampling plot, six pitfall traps were placed in two lines of three traps, only in the windrows for sampling epedaphic or atmobiotic springtails [41]. In each line, the pitfall trap was spaced to 10 m and the distance between the lines was 8 m (Figure 1). A total of 6 samples were taken in each plot.



**Figure 1.** Sampling design in each plot.

#### 2.4. Measurement of the Springtails Traits

Springtails were characterized by morphotypes rather than species for functional trait measurements. The functional traits of springtails were measured directly on individuals collected in the field. We selected traits related to dispersal ability, life form and habitat preference of springtails [20,42,43]. The selected traits are summarized in Table 1. We used observed trait data to calculate the functional diversity (FD) indices proposed by Villéger et al. [44]. The functional diversity indices calculated in this paper are as follows:

- The functional richness (FRic) corresponds to the volume of functional space occupied by species (abundance is not involved);
- The functional divergence (FDiv) corresponds to a degree of niche differentiation among species within communities;
- The functional evenness (FEve) measures the regularity of the distribution of abundance in functional space;
- The functional dispersion (FDis) is a “pure” estimator of the dispersion in trait combination abundances.

#### 2.5. Statistical Analysis

Abundance data were transformed to  $\text{Log}(x + 1)$  for normal distribution and homogeneity of variances. One-way analysis of variance (ANOVA) and comparisons of measured traits and functional diversity indices were performed using Tukey’s test ( $p < 0.05$ ) with the agricolae package [45]. All variables were tested for normality and homogeneity of the variance of the data using Shapiro–Wilk and Levene tests, respectively. Quantitative measurements of body length, antenna length and furca length (in  $\mu\text{m}$  in Table 1) were used to characterize the size of the springtails. We used the dbFD function of the FD package [46] to compute functional diversity (FD). dbFD uses principal coordinates analysis (PCoA) to return PCoA axes, which are used as ‘traits’ to compute FD. dbFD computes FD indices, including the three indices of Villéger et al. [44]: functional richness (FRic), functional evenness (FEve) and functional divergence (FDiv). It also computes functional dispersion (FDis) [46] and the community-level weighted means of trait values (CWM), an index of functional composition. Following this computation, the results are presented in the form of one weighted sample for each practice per block. The CWM was calculated from the observed qualitative traits (Body modification, Dens, Mucro, Ocelli, Post Antennal Organ,

Pigmentation, Scales, Empodial appendage) and their different attributes. The calculation of the community-weighted mean trait attribute values was based on two matrices (practice by morphotype and morphotype by trait). The CWM were used in a principal coordinate analysis (PCoA) to explore the functional composition patterns of springtails according to practice types [47]. This analysis was based on a Euclidean distance matrix. Then, a non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) using the vegan package [48] was performed to test for differences in functional composition of springtails. All statistical analyses were performed with RStudio software, version 1.3.1093 [49].

**Table 1.** Description and attributes of morphological traits, considered for the trait-based approach of springtails communities.

Trait	Attribute
Body length	µm
Body modification	Body not modified Abdomen IV elongated Spherical body
Furca length	µm
Dens	Short Whip-shaped Long cylindric
Mucro	Very small straight Blade-like straight Bidentate Tridentate
Antenna length	µm
Ocelli	4 or 5 pairs of ocelli 6, 7 or 8 pairs of ocelli
Post Antennal Organ	Absent Present
Pigmentation	Absent Diffuse Intense Pattern
Scales	Absent Present
Empodial appendage	Absent Present

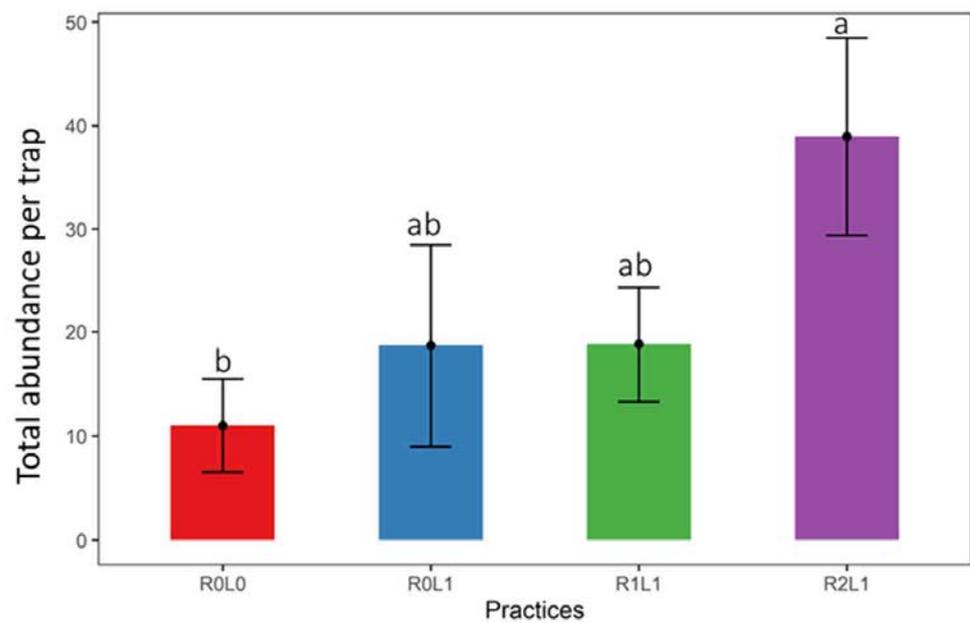
### 3. Results

#### 3.1. Variation of Total Springtails Abundance with Amount of Organic Matter

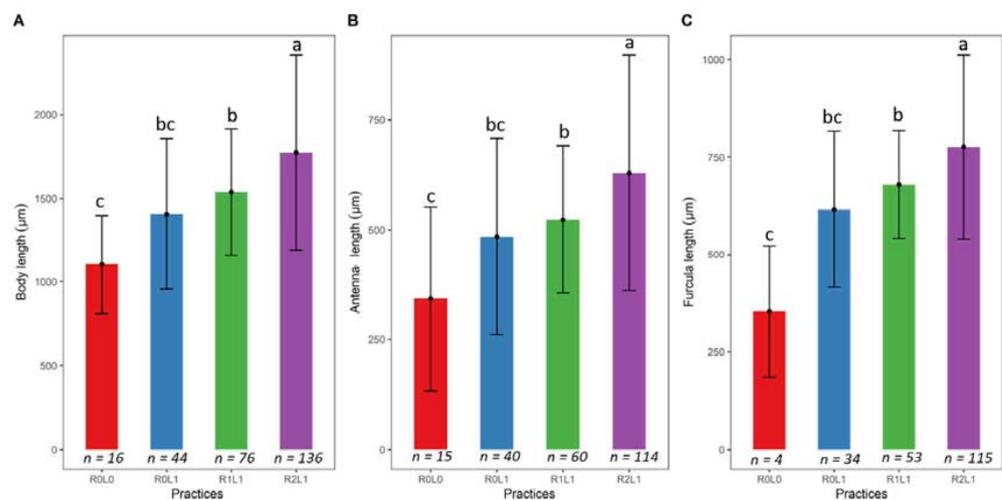
The total abundance of springtails varied significantly (ANOVA,  $F = 3.35$ ;  $Df = 3$ ;  $p = 0.02$ ) between the different practices (Figure 2). The abundance of springtails observed in the R2L1 practice was four times greater compared to the one observed in the practice without organic matter (R0L0). R0L1 and R1L1 presented intermediate abundance.

#### 3.2. Springtails Size Response to Logging Residue and Legume Input

The measured traits show that the size of the springtails increases with the amount of organic matter (Figure 3). A significant difference in body length (ANOVA,  $F = 13.41$ ;  $Df = 3$ ;  $p = 3.52 \times 10^{-8}$ ), antenna length (ANOVA,  $F = 9.54$ ;  $Df = 3$ ;  $p = 5.79 \times 10^{-6}$ ) and furca length (ANOVA,  $F = 10.41$ ;  $Df = 3$ ;  $p = 2.11 \times 10^{-6}$ ) of springtails was observed between the different practices (Figure 3A–C). The largest springtails sizes were observed in the R2L1 practice, intermediate in the R1L1 and R0L1 practices and smallest in the R0L0 practice (without residues).



**Figure 2.** Variation in total abundance of springtails between practices. Vertical lines represent standard errors for each practice ( $n = 18$ ). Different letters indicate significant differences according to the Tukey test. R0L0—no residue or legume in the plot, R0L1—Legume (*Pueraria phaseoloides*) only, R1L1—Legume + stump + leaf + fine branches, R2L1—R1L1 + trunk.

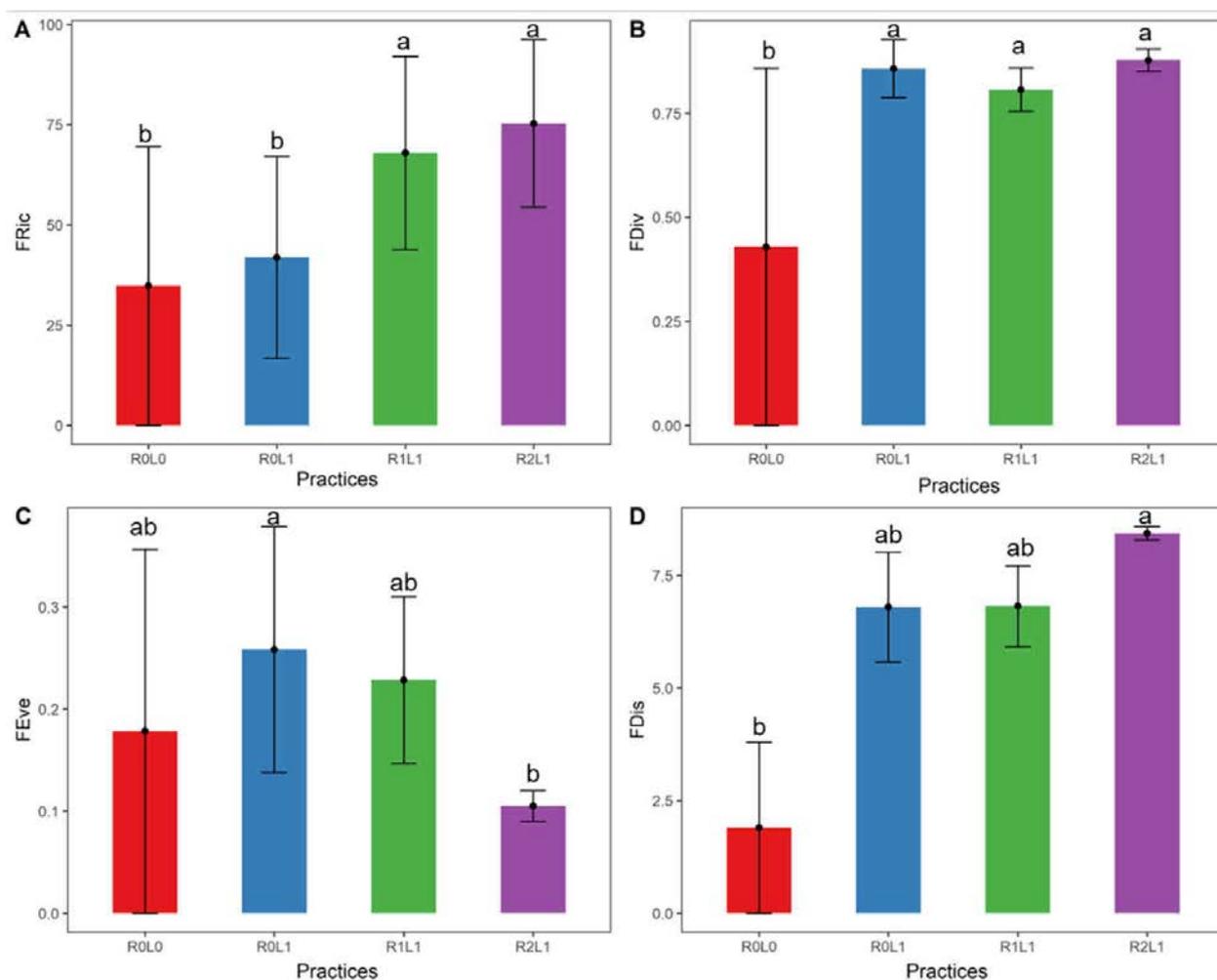


**Figure 3.** Average functional traits measured on the springtails according to the organic matter gradient. (A) Body length; (B) antenna length; (C) furca length. Different letters indicate significant differences according to the Tukey test. The vertical lines represent the standard error for each practice. R0L0—no residue or legume in the plot, R0L1—Legume (*Pueraria phaseoloides*) only, R1L1—Legume + stump + leaf + fine branches, R2L1—R1L1 + trunk.

### 3.3. Response of the Functional Diversity Indices of Springtails to Logging Residues and Legumes

Functional diversity indices varied significantly between practices (Figure 4). Significant differences (ANOVA,  $F = 5.47$ ;  $Df = 4$ ;  $p = 0.02$ ) in functional richness (FRic) were observed between practices with the highest values in practices with rubber residues (R1L1 and R2L1, Figure 4A). Significant difference in functional divergence (FDiv, ANOVA,  $F = 28.60$ ;  $Df = 4$ ;  $p = 1.98 \times 10^{-4}$ ) was observed between practices with residues and/ or legumes (R0L1, R1L1 and R2L1) and those without (R0L0, Figure 4B). A significant difference in functional evenness (FEve, ANOVA,  $F = 4.13$ ;  $Df = 4$ ;  $p = 0.04$ ) was also observed between practices with legumes only (R0L1) and residues (R2L1, Figure 4C). Functional

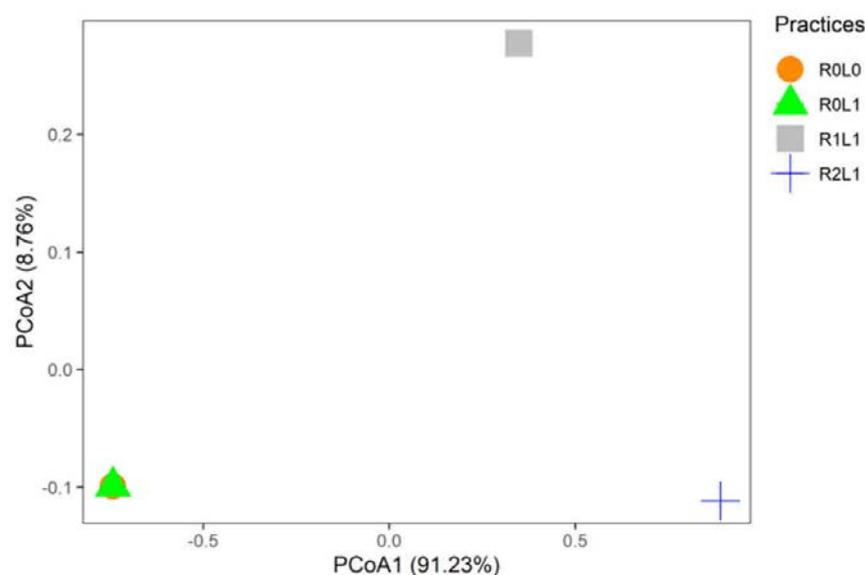
dispersion (FDis) was significantly different (ANOVA,  $F = 41.16$ ;  $Df = 4$ ;  $p = 5.97 \times 10^{-5}$ ) between practices with rubber residues (R2L1) and those without (R0L0, Figure 4D).



**Figure 4.** Average values of functional diversity indices of springtails according to practices. (A) FRic = functional richness; (B) FDiv = functional divergence; (C) FEve = functional evenness; (D) FDis = functional dispersion. Different letters indicate statistically significant differences between practices according to the Tukey test. The vertical lines represent the standard deviation for each practice ( $n = 3$ ). R0L0—no residue or legume in the plot, R0L1—Legume (*Pueraria phaseoloides*) only, R1L1—Legume + stump + leaf + fine branches, R2L1—R1L1 + trunk.

### 3.4. Response of the Functional Composition (CWM) of Springtails to the Organic Matter Gradient

The community weighted mean trait values (CWM) were grouped into an ordination diagram by applying a principal coordinate analysis (PCoA). The practices plotted in the Principal Coordinate Analysis represent plots where springtails were sampled. According to the PCoA analysis, the first axis explains 91.23% and the second axis explains 8.76% of the total variance. The functional composition patterns are separated by the absence (R0L0 and R0L1) and amount of rubber residues (R2L1, R1L1, Figure 5). The functional composition shows a significant difference between the practices (PERMANOVA,  $F = 1.95$ ,  $R^2 = 0.69$ ,  $p = 0.001$ ).



**Figure 5.** Principal coordinate analysis showing the patterns of functional composition of springtails communities in the different practices. This analysis is based on a Euclidean distance matrix. Points represent the centroid of replicates samples ( $n = 3$ ). R0L0—no residue or legume in the plot, R0L1—Legume (*Pueraria phaseoloides*) only, R1L1—Legume + stump + leaf + fine branches, R2L1—R1L1 + trunk.

#### 4. Discussion

This study evaluated the functional response of springtails communities to organic matter inputs such as logging residues and legumes after a rubber plantation cycle. The results indicate that the abundance, diversity and functional composition of springtails varied significantly with the amount of organic matter input.

The large abundance of springtails in the practice with rubber tree residues (R2L1) is believed to be the result of the high amount of organic matter in this plot. The large amount of OM can induce a microclimate favorable to many springtails. These favorable conditions would allow a very high colonization rate with a rapid increase in springtail populations [50]. Rubber tree residues (trunk, leaves, stump and fine branch) and the legume on the ground constitute large quantities of accumulated OM that can harbor a greater abundance of springtails [51]. In addition, this high OM presence may increase the resource heterogeneity necessary for increased springtail abundance [52]. In the R0L0 practice, the absence of OM leads to a degradation of the habitat quality, which prevents many springtails to colonize this habitat [53]. Indeed, in the absence of vegetation cover and OM, the soil is subject to high solar radiation and temperature, which can impact on the abundance of springtails [54].

The body size of springtails increased significantly with the amount of OM. Such size differences could reflect a high abundance of epedaphic springtails in the presence of a large amount of OM on the soil surface [55]. Our results are in accordance with the studies of Yu et al. [55], who showed that manure input affects the functional composition of the community, favoring more active and mobile species of springtails characterized by a well-developed furca. Our results suggest that after a cycle of rubber plantations, organic matter management practices can help increase the abundance of springtails [56]. The results also suggest that the quality and availability of resources, rather than their quantity, control springtail communities. Furthermore, the sampling method could have an influence on our results as pitfall traps tend to capture epedaphic and more mobile springtails. Trends might be different with other non-selective methods (soil sampling) or a combination of methods [39,57].

The amount of OM would probably be the main factor that determines springtails communities since we observed a significant difference in functional diversity indices

between practices in our study. The high functional richness (FRic) in practices R1L1 and R2L1 can be explained by the creation of new ecological niches in the presence of OM. These results would reflect that springtails occupy different amounts of niche space according to the practices. The functional divergence (FDiv) being different according to the practices seems to indicate that there are degrees of niche differentiation, and consequently, competition for the available resources. Indeed, the difference in body size of springtails in relation to the presence of OM can influence both the distribution of resources and trophic status within the food web [58]. The significant variation in functional evenness (FEve) would result from the difference in abundance of springtails between practices. This difference could influence the degree of distribution of springtails communities according to ecological niches to allow efficient use of the full range of available resources [59]. The significantly higher functional dispersion (FDis) in practices with residues than those without reflects a proportion of epedaphic springtails with the most extreme trophic niches in the community [41,60]. This variation in FDis would also be the result of variation in microclimate conditions in the practices, which influence species abundance. Some abiotic factors or changes in soil structure that we did not measure in this study could also have an influence on our results, as shown by Susanti et al. [61].

The functional composition of springtails communities was not significantly different in the two practices without rubber residues (R0L0 and R0L1). These results suggest that the springtails communities in these practices are functionally similar. Thus, the difference in practices between R0L0 and R0L1 is not sufficient to induce a significant functional change of the communities. An additional explanation for the non-differentiation in the functional composition of springtails in these two practices refers rather to the effects of adaptation and the range of ecological niches of the species, which may in fact decouple their distribution from environmental constraints [62]. The different functional composition in the practices with residues (R1L1 and R2L1) can be explained by the fact that the quantity and quality of OM, being both food and habitat for soil fauna, modulate this composition and the structure of the soil food web [63,64]. Differences in functional composition between practices would be associated with changes in trophic niches in springtails communities [41,60]. The differentiation of the trophic niches of springtails according to the practices could be explained by the regulatory power of the latter in relation to the microbial communities responsible for the decomposition of OM [65]. Indeed, depending on the amount of OM, the microbial biomass may differ from one practice to another and induce different springtail populations [66].

## 5. Conclusions

This study assessed the functional response of springtail communities to organic matter input after a 40-year rubber plantation cycle. Among the different practices, the one with trunks, branches and leaves, combined with the legume (R2L1) showed the greatest abundance of springtails. The results showed that in the presence of a large amount of organic matter, large springtails with a well-developed furca colonized the habitat. The presence of rubber tree residues (trunks, fine branches, leaves and stumps) induced a higher functional richness. The functional composition patterns showed that the springtail communities occupied different ecological niches. Functional trait analysis is a good alternative for studying springtails distribution and soil health. The study highlights the pertinence of the functional approach in the characterization of a community whose taxonomy is unknown.

**Author Contributions:** Conceptualization, A.K.K. and A.B.; Methodology, A.K.K. and A.B.; Software, A.K.K.; Validation, J.C., A.B. and Y.K.; Formal Analysis, A.K.K.; Investigation, A.K.K.; Resources, A.B., Y.K. and J.C.; Data Curation, A.K.K.; Writing—Original Draft Preparation, A.K.K.; Writing—Review and Editing, A.K.K., J.C., A.B. and Y.K.; Visualization, A.K.K.; Supervision, J.C., A.B. and Y.K.; Project Administration, A.B.; Funding Acquisition, A.B. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

**Funding:** This research was funded by the “Institut Français du Caoutchouc” (IFC), SIPH and MICHELIN (PFI 7250A1).

**Institutional Review Board Statement:** Not applicable.

**Informed Consent Statement:** Informed consent was obtained from all subjects involved in the study.

**Data Availability Statement:** Due to privacy reasons, the data presented in this study are not publicly available. These data can be available on request from the corresponding author.

**Acknowledgments:** We thank the financial companies SIPH and MICHELIN for supporting this project through the “FERTIM” program. We thank SAPH, who provided logistical and technical support, in addition to funding. This study was also supported by the “Institut Français du Caoutchouc” (IFC). Additional funding was provided by the IRD PhD Grant Program (ARTS, 2019).

**Conflicts of Interest:** The authors declare no conflict of interest.

## References

1. Newbold, T.; Hudson, L.N.; Hill, S.L.L.; Contu, S.; Lysenko, I.; Senior, R.A.; Börger, L.; Bennett, D.J.; Choimes, A.; Collen, B.; et al. Global Effects of Land Use on Local Terrestrial Biodiversity. *Nature* **2015**, *520*, 45–50. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
2. Tolimir, M.; Kresović, B.; Životić, L.; Dragović, S.; Dragović, R.; Sredojević, Z.; Gajić, B. The Conversion of Forestland into Agricultural Land without Appropriate Measures to Conserve SOM Leads to the Degradation of Physical and Rheological Soil Properties. *Sci. Rep.* **2020**, *10*, 13668. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
3. Yao, M.K.; Angui, P.K.T.; Konaté, S.; Tondoh, J.E.; Tano, Y.; Abbadie, L.; Benest, D. Effects of Land Use Types on Soil Organic Carbon and Nitrogen Dynamics in Mid-West Côte d’Ivoire. *Eur. J. Sci. Res.* **2010**, *40*, 211–222.
4. Kouadio, K.; Doumbia, M.; Jan, K.; Dagnogo, M.; Aidara, D. Soil/Litter Beetle Abundance and Diversity along a Land Use Gradient in Tropical Africa (Oumé, Ivory Coast). *Sci. Nat.* **2009**, *6*, 139–147. [[CrossRef](#)]
5. Yeo, K.; Konaté, S.; Tiho, S.S.; Camara, S.K. Impacts of Land Use Types on Ant Communities in a Tropical Forest Margin (Oumé–Côte d’Ivoire). *Afr. J. Agric. Res.* **2011**, *6*, 260–274. [[CrossRef](#)]
6. Gilot, C.; Lavelle, P.; Blanchart, E.; Keli, J.; Kouassi, P.; Guillaume, G. Biological Activity of Soil under Rubber Plantations in Côte d’Ivoire. *Acta Zool. Fenn.* **1995**, *196*, 186–189.
7. N’Dri, J.K.; N’Guessan, K.K. Modification of Topsoil Physico-Chemical Characteristics and Macroinvertebrates Structure Consecutive to the Conversion of Secondary Forests into Rubber Plantations in Grand-Lahou, Côte d’Ivoire. *J. Adv. Agric.* **2018**, *8*, 1235–1255. [[CrossRef](#)]
8. Tondoh, J.E.; Dimobe, K.; Guéi, A.M.; Adahe, L.; Baidai, Y.; N’Dri, J.K.; Forkuor, G. Soil Health Changes Over a 25-Year Chronosequence from Forest to Plantations in Rubber Tree (*Hevea Brasiliensis*) Landscapes in Southern Côte d’Ivoire: Do Earthworms Play a Role? *Front. Environ. Sci.* **2019**, *7*, 73. [[CrossRef](#)]
9. Oku, E.; Iwara, A.; Ekuinam, E. Effects of Age of Rubber (*Hevea Brasiliensis* Muell Arg.) Plantations on PH, Organic Carbon, Organic Matter, Nitrogen and Micronutrient Status of Ultisols in the Humid Forest Zone of Nigeria. *Kasetsart J.* **2012**, *46*, 684–693.
10. Panklang, P.; Thoumzeau, A.; Chiarawipa, R.; Sdoodee, S.; Sebag, D.; Gay, F.; Thaler, P.; Brauman, A. Rubber, Rubber and Rubber: How 75 Years of Successive Rubber Plantation Rotations Affect Topsoil Quality? *Land Degrad. Dev.* **2022**, *33*, 1159–1169. [[CrossRef](#)]
11. Panklang, P.; Thaler, P.; Thoumzeau, A.; Chiarawipa, R.; Sdoodee, S.; Brauman, A. How 75 Years of Rubber Monocropping Affects Soil Fauna and Nematodes as the Bioindicators for Soil Biodiversity Quality Index. *Acta Agric. Scand. Sect. B Soil Plant Sci.* **2022**, *72*, 612–622. [[CrossRef](#)]
12. Perron, T.; Kouakou, A.; Simon, C.; Mareschal, L.; Frédéric, G.; Soumahoro, M.; Kouassi, D.; Rakotondrazafy, N.; Rapidel, B.; Laclau, J.-P.; et al. Logging Residues Promote Rapid Restoration of Soil Health after Clear-Cutting of Rubber Plantations at Two Sites with Contrasting Soils in Africa. *Sci. Total Environ.* **2022**, *816*, 151526. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
13. Barnes, A.D.; Allen, K.; Kreft, H.; Corre, M.D.; Jochum, M.; Veldkamp, E.; Clough, Y.; Daniel, R.; Darras, K.; Denmead, L.H.; et al. Direct and Cascading Impacts of Tropical Land-Use Change on Multi-Trophic Biodiversity. *Nat. Ecol. Evol.* **2017**, *1*, 1511–1519. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
14. Carron, M.P.; Pierrat, M.; Snoeck, D.; Villenave, C.; Ribeyre, F.; Suhardi; Marichal, R.; Caliman, J.P. Temporal Variability in Soil Quality after Organic Residue Application in Mature Oil Palm Plantations. *Soil Res.* **2015**, *53*, 205. [[CrossRef](#)]
15. George, P.B.L.; Keith, A.M.; Creer, S.; Barrett, G.L.; Lebron, I.; Emmett, B.A.; Robinson, D.A.; Jones, D.L. Evaluation of Mesofauna Communities as Soil Quality Indicators in a National-Level Monitoring Programme. *Soil Biol. Biochem.* **2017**, *115*, 537–546. [[CrossRef](#)]
16. Kaneda, S.; Kaneko, N. Influence of Collembola on Nitrogen Mineralization Varies with Soil Moisture Content. *Soil Sci. Plant Nutr.* **2011**, *57*, 40–49. [[CrossRef](#)]
17. Filser, J. The Role of Collembola in Carbon and Nitrogen Cycling in Soil: Proceedings of the Xth International Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia* **2002**, *46*, 234–245. [[CrossRef](#)]

18. Cortet, J.; Joffre, R.; Elmholt, S.; Krogh, P.H. Increasing Species and Trophic Diversity of Mesofauna Affects Fungal Biomass, Mesofauna Community Structure and Organic Matter Decomposition Processes. *Biol. Fertil. Soils* **2003**, *37*, 302–312. [[CrossRef](#)]
19. Joimel, S.; Schwartz, C.; Hedde, M.; Kiyota, S.; Krogh, P.H.; Nahmani, J.; Pérès, G.; Vergnes, A.; Cortet, J. Urban and Industrial Land Uses Have a Higher Soil Biological Quality than Expected from Physicochemical Quality. *Sci. Total Environ.* **2017**, *584–585*, 614–621. [[CrossRef](#)]
20. Joimel, S.; Schwartz, C.; Bonfanti, J.; Hedde, M.; Krogh, P.H.; Pérès, G.; Pernin, C.; Rakoto, A.; Salmon, S.; Santorufo, L.; et al. Functional and Taxonomic Diversity of Collembola as Complementary Tools to Assess Land Use Effects on Soils Biodiversity. *Front. Ecol. Evol.* **2021**, *9*, 630919. [[CrossRef](#)]
21. de Filho, L.C.I.O.; Filho, O.K.; Baretta, D.; Tanaka, C.A.S.; Sousa, J.P. Collembola Community Structure as a Tool to Assess Land Use Effects on Soil Quality. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* **2016**, *40*, e0150432. [[CrossRef](#)]
22. Chang, L.; Wu, H.; Wu, D.; Sun, X. Effect of Tillage and Farming Management on Collembola in Marsh Soils. *Appl. Soil Ecol.* **2013**, *64*, 112–117. [[CrossRef](#)]
23. Coulibaly, S.F.M.; Coudrain, V.; Hedde, M.; Brunet, N.; Mary, B.; Recous, S.; Chauvat, M. Effect of Different Crop Management Practices on Soil Collembola Assemblages: A 4-Year Follow-Up. *Appl. Soil Ecol.* **2017**, *119*, 354–366. [[CrossRef](#)]
24. de Oliveira Filho, L.C.I.; Zeppelini, D.; Sousa, J.P.; Baretta, D.; Klauberg-Filho, O. Collembola Community Structure under Different Land Management in Subtropical Brazil. *Ann. Appl. Biol.* **2020**, *177*, 294–307. [[CrossRef](#)]
25. Kontschán, J. A Second Species of the Family Eutrachytidae (Acari: Uropodina) in Africa: *Mahnertellina Paradoxa* Gen. Nov., Sp. Nov. from the Ivory Coast. *Rev. Suisse Zool.* **2020**, *127*, 75–81. [[CrossRef](#)]
26. UNEP-WCMC. *The State of Biodiversity in Africa: A Mid-Term Review of Progress towards the Aichi Biodiversity Targets*; United Nations Environment Programme; UNEP-WCMC: Cambridge, UK, 2016; ISBN 978-92-807-3508-6.
27. Korb, J.; Kasseney, B.D.; Cakpo, Y.T.; Casalla Daza, R.H.; Gbenyedji, J.N.K.B.; Ilboudo, M.E.; Josens, G.; Koné, N.A.; Meusemann, K.; Ndiaye, A.B.; et al. Termite Taxonomy, Challenges and Prospects: West Africa, A Case Example. *Insects* **2019**, *10*, 32. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
28. Constantinescu, I.C.; Adam, C.; Yao, P.K.; Hilare, Y.-B.; Chişamera, G.B.; D’Amico, G.; Gherman, C.M.; Mihalca, A.D.; Sándor, A.D. Descriptions of Two New Species of Feather Mites (Acarina: Psoroptidia: Pteronyssidae) from Ivory Coast. *Syst. Parasitol.* **2018**, *95*, 281–292. [[CrossRef](#)]
29. Gómez, K.; Kouakou, L.M.; Fischer, G.; Hita-Garcia, F.; Katzke, J.; Economo, E.P. *Pheidole klaman* Sp. Nov.: A New Addition from Ivory Coast to the Afrotropical *Pulchella* Species Group (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *ZooKeys* **2022**, *1104*, 129–157. [[CrossRef](#)]
30. Kontschán, J.; Ermilov, S.G. The Second Species of the Genus *Ivoria* Kontschán, 2019: Description of *Ivoriaalourouai* Sp. Nov. from Ivory Coast (Acari, Mesostigmata, Urodinychidae). *Zookeys* **2022**, *1082*, 63–71. [[CrossRef](#)]
31. Kontschán, J. *Ivoria taiensis* Gen. Nov., Sp. Nov., a Remarkable New Mite Genus from West Africa (Acari: Mesostigmata: Urodinychidae). *Syst. Appl. Acarol.* **2019**, *24*, 1063–1070. [[CrossRef](#)]
32. Zon, D.S.; Thibaud, J.-M.; Yao, T. Stages of the Knowledge of the Collembolans of Ivory Coast (Western Africa) (Collembola). *Russ. Entomol. J.* **2013**, *22*, 91–96.
33. Zon, S.D.; Bedos, A.; D’Haese, C.A. Phylogeny of the Genus *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae) and Biogeography of the W. Buddenbrocki-Group with Description of a New Species from Ivory Coast (Western Africa). *Zootaxa* **2015**, *3980*, 230. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
34. Violle, C.; Navas, M.-L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* **2007**, *116*, 882–892. [[CrossRef](#)]
35. Pey, B.; Nahmani, J.; Auclerc, A.; Capowiez, Y.; Cluzeau, D.; Cortet, J.; Decaëns, T.; Deharveng, L.; Dubs, F.; Joimel, S.; et al. Current Use of and Future Needs for Soil Invertebrate Functional Traits in Community Ecology. *Basic Appl. Ecol.* **2014**, *15*, 194–206. [[CrossRef](#)]
36. Moretti, M.; Dias, A.T.C.; de Bello, F.; Altermatt, F.; Chown, S.L.; Azcárate, F.M.; Bell, J.R.; Fournier, B.; Hedde, M.; Hortal, J.; et al. Handbook of Protocols for Standardized Measurement of Terrestrial Invertebrate Functional Traits. *Funct. Ecol.* **2017**, *31*, 558–567. [[CrossRef](#)]
37. Reis, F.; Carvalho, F.; Martins da Silva, P.; Mendes, S.; Santos, S.A.P.; Sousa, J.P. The Use of a Functional Approach as Surrogate of Collembola Species Richness in European Perennial Crops and Forests. *Ecol. Indic.* **2016**, *61*, 676–682. [[CrossRef](#)]
38. Sanabria, C.; Barot, S.; Fonte, S.J.; Dubs, F. Do Morphological Traits of Ground-Dwelling Ants Respond to Land Use Changes in a Neotropical Landscape? *Geoderma* **2022**, *418*, 115841. [[CrossRef](#)]
39. Querner, P.; Bruckner, A. Combining Pitfall Traps and Soil Samples to Collect Collembola for Site Scale Biodiversity Assessments. *Appl. Soil Ecol.* **2010**, *45*, 293–297. [[CrossRef](#)]
40. Driessen, M.M.; Greenslade, P. Effect of Season, Location and Fire on Collembola Communities in Buttongrass Moorlands, Tasmania. *Pedobiologia* **2004**, *48*, 631–642. [[CrossRef](#)]
41. Potapov, A.A.; Semenina, E.E.; Korotkevich, A.Y.; Kuznetsova, N.A.; Tiunov, A.V. Connecting Taxonomy and Ecology: Trophic Niches of Collembolans as Related to Taxonomic Identity and Life Forms. *Soil Biol. Biochem.* **2016**, *101*, 20–31. [[CrossRef](#)]
42. Widenfalk, L.A.; Bengtsson, J.; Berggren, Å.; Zwiggelaar, K.; Spijkman, E.; Huyer-Brugman, F.; Berg, M.P. Spatially Structured Environmental Filtering of Collembolan Traits in Late Successional Salt Marsh Vegetation. *Oecologia* **2015**, *179*, 537–549. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

43. Salmon, S.; Ponge, J.F. Species Traits and Habitats in Springtail Communities: A Regional Scale Study. *Pedobiologia* **2012**, *55*, 295–301. [[CrossRef](#)]
44. Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Mouillot, D. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* **2008**, *89*, 2290–2301. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
45. De Mendiburu, F. *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. 2021. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae> (accessed on 27 July 2022).
46. Laliberté, E.; Legendre, P. A Distance-Based Framework for Measuring Functional Diversity from Multiple Traits. *Ecology* **2010**, *91*, 299–305. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
47. Legendre, P.; Legendre, L. *Numerical Ecology*; Elsevier: Amsterdam, The Netherlands, 2012; ISBN 978-0-444-53869-7.
48. Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Szoecs, E.; Wagner, H. *Community Ecology Package*; Version 2.5–4, R Package; Vegan, 2019.
49. RStudio Team. *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio; PBC: Boston, MA, USA, 2020.
50. Chauvat, M.; Wolters, V.; Dauber, J. Response of Collembolan Communities to Land-Use Change and Grassland Succession. *Ecography* **2007**, *30*, 183–192. [[CrossRef](#)]
51. Potapov, A.M.; Goncharov, A.A.; Semenina, E.E.; Korotkevich, A.Y.; Tsurikov, S.M.; Rozanova, O.L.; Anichkin, A.E.; Zuev, A.G.; Samoylova, E.S.; Semenyuk, I.I.; et al. Arthropods in the Subsoil: Abundance and Vertical Distribution as Related to Soil Organic Matter, Microbial Biomass and Plant Roots. *Eur. J. Soil Biol.* **2017**, *82*, 88–97. [[CrossRef](#)]
52. Harta, I.; Simon, B.; Vinogradov, S.; Winkler, D. Collembola Communities and Soil Conditions in Forest Plantations Established in an Intensively Managed Agricultural Area. *J. For. Res.* **2021**, *32*, 1819–1832. [[CrossRef](#)]
53. Trentini, C.P.; Villagra, M.; Gómez Pámies, D.; Bernava Laborde, V.; Bedano, J.C.; Campanello, P.I. Effect of Nitrogen Addition and Litter Removal on Understory Vegetation, Soil Mesofauna, and Litter Decomposition in Loblolly Pine Plantations in Subtropical Argentina. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *429*, 133–142. [[CrossRef](#)]
54. Trentini, C.P.; Campanello, P.I.; Villagra, M.; Ritter, L.; Ares, A.; Goldstein, G. Thinning of Loblolly Pine Plantations in Subtropical Argentina: Impact on Microclimate and Understory Vegetation. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *384*, 236–247. [[CrossRef](#)]
55. Yu, D.; Yao, J.; Chen, X.; Sun, J.; Wei, Y.; Cheng, Y.; Hu, F.; Liu, M. Ecological Intensification Alters the Trait-Based Responses of Soil Microarthropods to Extreme Precipitation in Agroecosystem. *Geoderma* **2022**, *422*, 115956. [[CrossRef](#)]
56. Tao, H.-H.; Snaddon, J.L.; Slade, E.M.; Henneron, L.; Caliman, J.-P.; Willis, K.J. Application of Oil Palm Empty Fruit Bunch Effects on Soil Biota and Functions: A Case Study in Sumatra, Indonesia. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2018**, *256*, 105–113. [[CrossRef](#)]
57. Jureková, N.; Raschmanová, N.; Miklisová, D.; Kováč, L. A Comparison of Collecting Methods in Relation to the Diversity of Collembola in Scree Habitats. *Subterr. Biol.* **2021**, *40*, 1–26. [[CrossRef](#)]
58. Woodward, G.; Hildrew, A.G. Body-Size Determinants of Niche Overlap and Intraguild Predation within a Complex Food Web. *J. Anim. Ecol.* **2002**, *71*, 1063–1074. [[CrossRef](#)]
59. Mason, N.W.H.; Mouillot, D.; Lee, W.G.; Wilson, J.B. Functional Richness, Functional Evenness and Functional Divergence: The Primary Components of Functional Diversity. *Oikos* **2005**, *111*, 112–118. [[CrossRef](#)]
60. Susanti, W.I.; Widyastuti, R.; Scheu, S.; Potapov, A. Trophic Niche Differentiation and Utilisation of Food Resources in Collembola Is Altered by Rainforest Conversion to Plantation Systems. *PeerJ* **2021**, *9*, e10971. [[CrossRef](#)]
61. Susanti, W.I.; Bartels, T.; Krashevskaya, V.; Widyastuti, R.; Deharveng, L.; Scheu, S.; Potapov, A. Conversion of Rainforest into Oil Palm and Rubber Plantations Affects the Functional Composition of Litter and Soil Collembola. *Ecol. Evol.* **2021**, *11*, 10686–10708. [[CrossRef](#)]
62. Bellino, A.; Baldantoni, D.; Milano, V.; Santorufo, L.; Cortet, J.; Maisto, G. Spatial Patterns and Scales of Collembola Taxonomic and Functional Diversity in Urban Parks. *Sustainability* **2021**, *13*, 13029. [[CrossRef](#)]
63. Fujii, S.; Berg, M.P.; Cornelissen, J.H.C. Living Litter: Dynamic Trait Spectra Predict Fauna Composition. *Trends Ecol. Evol.* **2020**, *35*, 886–896. [[CrossRef](#)]
64. Sayer, E.J.; Tanner, E.V.J.; Lacey, A.L. Effects of Litter Manipulation on Early-Stage Decomposition and Meso-Arthropod Abundance in a Tropical Moist Forest. *For. Ecol. Manag.* **2006**, *229*, 285–293. [[CrossRef](#)]
65. Babur, E.; Dindaroğlu, T.; Roy, R.; Seleiman, M.F.; Ozlu, E.; Battaglia, M.L.; Uslu, Ö.S. Chapter 9—Relationship between Organic Matter and Microbial Biomass in Different Vegetation Types. In *Microbial Syntrophy-Mediated Eco-enterprising: Developments in Applied Microbiology and Biotechnology*; Pratap Singh, R., Manchanda, G., Bhattacharjee, K., Panosyan, H., Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2022; pp. 225–245. ISBN 978-0-323-99900-7.
66. Coulibaly, S.F.M.; Winck, B.R.; Akpa-Vinceslas, M.; Mignot, L.; Legras, M.; Forey, E.; Chauvat, M. Functional Assemblages of Collembola Determine Soil Microbial Communities and Associated Functions. *Front. Environ. Sci.* **2019**, *7*, 52. [[CrossRef](#)]



## Logging residues promote rapid restoration of soil health after clear-cutting of rubber plantations at two sites with contrasting soils in Africa

Thibaut Perron<sup>a,b,c,d,\*</sup>, Aymard Kouakou<sup>e,f</sup>, Charlotte Simon<sup>e</sup>, Louis Mareschal<sup>c,e</sup>, Frédéric Gay<sup>a,b</sup>, Mouman Soumahoro<sup>d</sup>, Daouda Kouassi<sup>g</sup>, Nancy Rakotondrazafy<sup>e</sup>, Bruno Rapidel<sup>a,b</sup>, Jean-Paul Laclau<sup>c,e</sup>, Alain Brauman<sup>e</sup>

<sup>a</sup> CIRAD, UMR ABSys, F-34398 Montpellier, France

<sup>b</sup> ABSys, Univ Montpellier, CIHEAM-IAMM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

<sup>c</sup> CIRAD, UMR Eco&Sols, F-34398 Montpellier, France

<sup>d</sup> SAPH, Direction of Industrial Plantations (DPI), Côte d'Ivoire

<sup>e</sup> Eco&Sols, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, IRD, Montpellier, France

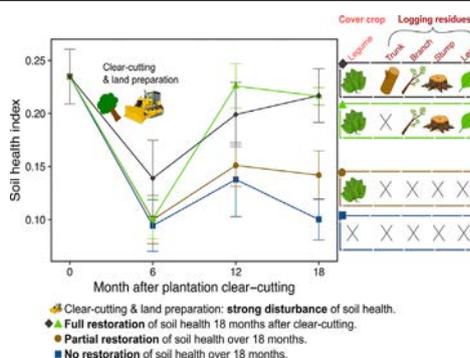
<sup>f</sup> Nangui Abrogoua University, Ecology and Sustainable Development Laboratory, Abidjan, Côte d'Ivoire

<sup>g</sup> SOGB, Agricultural Technique, Auditing and Organisation Department (DTAO), SOCFIN, Côte d'Ivoire

### HIGHLIGHTS

- First diachronic study of soil health restoration after rubber trees clear-cutting.
- Clear-cutting resulted in significant disturbances of all studied soil functions.
- Logging residues fully restored carbon transformation and soil structure functions.
- Soil macrofauna diversity was significantly and positively linked to soil health.
- Logging residues and legumes are appropriate practices in young rubber plantations.

### GRAPHICAL ABSTRACT



### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 15 June 2021

Received in revised form 4 November 2021

Accepted 4 November 2021

Available online 6 November 2021

Editor: Paulo Pereira

#### Keywords:

Rubber tree  
Soil health  
Soil biodiversity  
Logging residue

### ABSTRACT

Soil health is defined as the soil's capacity to deliver ecosystem functions within environmental constraints. In tree plantations, clear-cutting and land preparation between two crop cycles cause severe physical disturbances to the soil and seriously deplete soil organic carbon and biodiversity. Rubber, one of the main tropical perennial crops worldwide, has a plantation life cycle of 25 to 40 years, with successive replanting cycles on the same plot. The aim of this study was to assess the effects of clear-cutting disturbance on three soil functions (carbon transformation, nutrient cycling and structure maintenance) and their restoration after the planting of the new rubber crop, in two contrasting soil situations (Arenosol and Ferralsol) in Côte d'Ivoire. In this 18-month diachronic study, we intensively measured soil functions under different scenarios as regards the management of logging residues and the use or not of a legume cover crop. We investigated the relationship between soil macrofauna diversity and soil health. At both sites, clear-cutting and land preparation disturbed carbon transformation and nutrient cycling significantly and, to a lesser extent, structure maintenance function. When logging residues were applied, carbon transformation and structure maintenance functions were fully restored within 12 to 18 months after disturbance. By contrast, no restoration of nutrient cycling was observed over the study period.

\* Corresponding author at: CIRAD – Félix Houphouët-Boigny Cocody University, 01 BP 6483, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.  
E-mail address: [thibaut.perron@cirad.fr](mailto:thibaut.perron@cirad.fr) (T. Perron).

Disturbance  
Restoration  
Legume

A legume cover crop mainly improved the restoration of carbon transformation. We found a strong relationship ( $P \leq 0.001$ ;  $R^2 = 0.62-0.66$ ) between soil macrofauna diversity and soil health. Our overall results were very similar at the two sites, despite their contrasting soil conditions. Keeping logging residues in the plots and sowing a legume in the inter-row at replanting accelerated the restoration of soil functions after major disturbance caused by clear-cutting and land preparation. Our results confirm the necessity of taking soil macrofauna diversity into account in the management of tropical perennial crops.

© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Soils perform a wide range of essential functions such as nutrient cycling and organic matter decomposition; in this way they provide provisioning, regulating and supporting ecosystem services (Leemans and de Groot, 2003). Soil health is defined as “the capacity of soils to deliver multiple functional traits that are required to maintain ecosystem stability” (Pawlett et al., 2021). These functions emerge from complex interactions between the physical, chemical and biological parameters of the soil (Kibblewhite et al., 2008). In the tropics, soil organic matter contents and nutrient availabilities are commonly low, which make these soils particularly sensitive to disturbance. Human activities, and particularly agricultural practices such as tillage and crop residue removal, are likely to undermine the soil’s capacity to deliver numerous functions over the long term (Pawlett et al., 2021).

Rubber tree (*Hevea brasiliensis*) plantations, the main source of natural rubber, are a relevant model for studying the effects of crop management on soil functions in the tropics. In 2018, rubber plantations covered 12.5 million ha worldwide, mostly in South-East Asia, followed by Africa (FAO, 2020). A rubber stand lasts 25 to 40 years and the same plot is used for successive replanting cycles. Management practices in the period from planting to clear-cutting do not greatly disturb soil functioning. Many recent studies have reported an increase in soil health throughout the life of the stand (Gao et al., 2019; Peerawat et al., 2018; Thoumazeau et al., 2019a; Tondoh et al., 2019). By contrast, clear-cutting and land preparation (mainly windrowing and subsoiling) between two crop cycles involve the passage of heavy machinery on industrial plantations, as well as drastic changes in soil temperature, light conditions and soil cover which might greatly disturb soil functioning (Watson, 1964).

Degradation of soil physical properties caused by the passage of machinery has been extensively reported in various crop systems worldwide, especially as regards increased bulk density (Ampoorter et al., 2010) and decreases in pore volume, hydraulic conductivity and air permeability (Hartmann et al., 2014). Researchers have also demonstrated the negative impacts of clear-cutting on nutrient and carbon cycles (Christophel et al., 2015; Mayer et al., 2020; Siebers et al., 2018) and on faunal and microbial communities (Bottinelli et al., 2014; Frey et al., 2009; Hasegawa et al., 2014) in planted forests in various pedoclimatic conditions. Soil texture may significantly affect the way soil functions respond to disturbance. Hartmann et al. (2014) report that soil compaction had a stronger effect on the abundance and diversity of soil microorganisms in fine-textured soils than in coarse-textured soils in temperate forests. To maintain the crucial functions provided by soils, it is necessary to know how these functions respond to disturbance. Not enough is known about the disturbances caused by clear-cutting and land preparation in rubber tree plantations and other tropical perennial crops.

In the recent past, logging residues in rubber plantations (i.e. the trunks, branches, leaves and stumps of the old stand) were burnt after clear-cutting (Simorangkir, 2006). This method has been discontinued in many countries to avoid air pollution. Nowadays, the most common practice in commercial rubber plantations is to export some logging residues, mainly trunks and branches, for economic use (Hytönen et al., 2019). Given the large amounts of carbon and nutrients that accumulate in the tree throughout the plantation cycle, removing the residues might lead to a decrease in soil health over successive cycles (Perron

et al., 2021; Vrignon-Brenas et al., 2019). There is therefore a need for research to assess the sustainability of logging residue management practices in terms of soil function maintenance.

Soil organic carbon (SOC) is a recognized yardstick for assessing soil functioning in agricultural or forestry systems (Reeves, 1997). Retaining logging residues significantly increases both carbon stocks and nutrient availability in the soil (see Achat et al., 2015; Mayer et al., 2020 for complete reviews). In rubber plantations, the carbon stocks in the above- and belowground tree biomass at clear-cutting range from 78 to 154 t ha<sup>-1</sup> (Brahma et al., 2018; Hytönen et al., 2019). The time required for logging residues to decompose completely depends on the type of residue; with rubber trees in Malaysia, it ranges from about 6 months for leaves to 2.5 years for trunks (Yew, 2001). Such a fast release of carbon after clear-cutting is likely to promote soil biological activity and increase overall soil functioning in the first years after replanting. Soil health is therefore expected to recover quickly. Soil texture is known to have a strong impact on the restoration process, with faster restoration of soil microbial activity reported in fine-textured soils in both temperate and tropical conditions (Bach et al., 2010; Schimann et al., 2007). Although diachronic studies are the most appropriate way to clearly reveal the soil restoration process, they have been little used in field experiments. As a result, there is a considerable knowledge gap regarding the restoration of soil functions after clear-cutting and land preparation in tropical perennial crops. Yet information on the capacity of logging residues to restore soil functions could provide key management recommendations.

Ways to monitor soil health are still keenly debated in the scientific community (Bünemann et al., 2018; Janzen et al., 2021; Lehmann et al., 2020). Since the original definition of soil health is based on soil functions related to the soil’s biological assemblages (Kibblewhite et al., 2008), we used Biofunctool®, a new tool for assessing soil health by evaluating three soil functions: nutrient cycling, carbon transformation and structure maintenance (Thoumazeau et al., 2019b). Biofunctool® has been already used in rubber plantations to assess the effect of rubber plantations ageing on soil functioning (Thoumazeau et al., 2019a), and in annual tropical crops to distinguish conservation agriculture from conventional practices (Pheap et al., 2019). Biofunctool® contributes to an integrated approach to soil assessment that takes into consideration the complex interactions between soil physical-chemical properties and living organisms. Among these organisms, soil macrofauna play a major role in the direct provision of numerous soil functions (Barrios et al., 2018; Lavelle et al., 2006). A recent study showed that soil macrofauna diversity is particularly important for supporting these functions: the greater the diversity, the greater the provision of functions (Delgado-Baquerizo et al., 2020). That study showed that the relationship between soil macrofauna diversity and ecosystem functions followed a similar pattern to that between overall soil biodiversity (including 12 groups of soil organisms) and ecosystem functioning. Soil macrofauna diversity is therefore a relevant indicator of total soil biodiversity.

Our objectives were: (1) to quantify the effects of the disturbances resulting from clear-cutting and land preparation; (2) to assess the effects on soil restoration of different management practices regarding logging residues and the use or not of a legume cover crop; (3) to explore the relationships between soil macrofauna diversity and soil health during the restoration process. We conducted a diachronic study in large-scale field experiments in Côte d’Ivoire, measuring soil

functions just before plantation clear-cutting and then, 6, 12 and 18 months later, in two rubber plantations.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study sites

The study ran from October 2017 to April 2019 in two commercial rubber plantations in Côte d'Ivoire (Fig. 1). The Bongo plantation belongs to the *Société Africaine des Plantations d'Hévéas* (SAPH) and is located in the southeast of the country (latitude 5°30'32.364"N, longitude 3°32'51.755"W, altitude 96 m). The *Société de Caoutchouc de Grand-Béréby* plantation (SOGB) is located in the southwest of the country (latitude 4°43'9.696"N, longitude 7°6'41.795"W, altitude 34 m). Both plantations lie within the rainforest ecological zone, where a sub-equatorial climate favourable to rubber tree cultivation prevails. Rainfall in southern Côte d'Ivoire is divided between two rainy seasons, a major one from May to July and a minor one from October to November, with two dry seasons from December to April and from August to September. Average annual rainfall (2003 to 2018) was 1640 mm at SAPH and 1674 mm at SOGB. Monthly rainfall throughout the study period is presented in Supplementary Fig. 1.

The SAPH site is characterized by slight slopes (<5%). Its soil is classified as a yellow ferralic Arenosol in the FAO soil classification. The SOGB site features hilly areas (slopes of 10–25%), and its soil is classified as a red Ferralsol in the FAO classification. Soil texture is loamy sand at SAPH (10% clay in the topsoil) and sandy loam at SOGB (23% clay in the topsoil) (Table 1). The soils at both sites are acidic, with a  $pH_{H_2O}$  of 4.3 and 4.7 in the 0–10 cm horizon at SAPH and SOGB respectively. While total carbon and nitrogen are higher at SOGB, the concentration of available phosphorus in the 0–10 cm soil layer is higher at SAPH.

### 2.2. Experiment design and crop management

Measurements began on the old rubber stands, just before clear-cutting. The old rubber trees were felled by bulldozer in November

2017 (Supplementary Fig. 2). The stand at SAPH was 40 years old with 253 living trees  $ha^{-1}$ , and the one at SOGB was 38 years old with 233 living trees  $ha^{-1}$ . At both sites, the previous land use was tropical rainforest.

Experimental plots were set up from December 2017 to January 2018. The experimental design was the same at SAPH and SOGB. It consisted of four treatments replicated four times in randomized blocks, giving 16 plots per site. Each plot covered an area of 0.14 ha at SAPH and 0.16 ha at SOGB, with 80 trees at each site. The treatments were as follows (Fig. 2):

- R0L0: control treatment. All logging residues (R) removed from the plot. No legume (L) sown after clear-cutting.
- R0L1: all logging residues removed from the plot. The legume *Pueraria phaseoloides* sown after clear-cutting.
- R1L1: trunk removed from the plot. Twigs, leaves and stumps retained. The legume *Pueraria phaseoloides* sown after clear-cutting. This treatment is representative of the practice on most commercial rubber plantations in Africa.
- R2L1: no logging residue removed. Trunks, twigs, leaves and stumps left on-site. The legume *Pueraria phaseoloides* sown after clear-cutting.

The legume was sown broadcast in the R0L1, R1L1 and R2L1 treatments (10  $kg\ ha^{-1}$  of moistened seeds) in February 2018. Sowing *Pueraria phaseoloides* is a common practice on industrial rubber plantations while the trees are immature, especially to control soil erosion. Subsoiling to a depth of 60 cm, followed by an application of dolomite at 200  $kg\ ha^{-1}$  in the planting row, was carried out in early March 2018 in all treatments. At SOGB, young rubber trees were planted in May 2018 with the IRCA230 clone spaced at 8 × 2.5 m (i.e. 500 trees  $ha^{-1}$ ). At SAPH, planting took place in July 2018 with the IRCA41 clone spaced at 6 × 3 m (i.e. 555 trees  $ha^{-1}$ ). At planting, 40  $g\ tree^{-1}$  of N, P, K and Mg slow-release fertilizer (formulation: 15-8-9-3) was applied in the planting hole in all treatments.

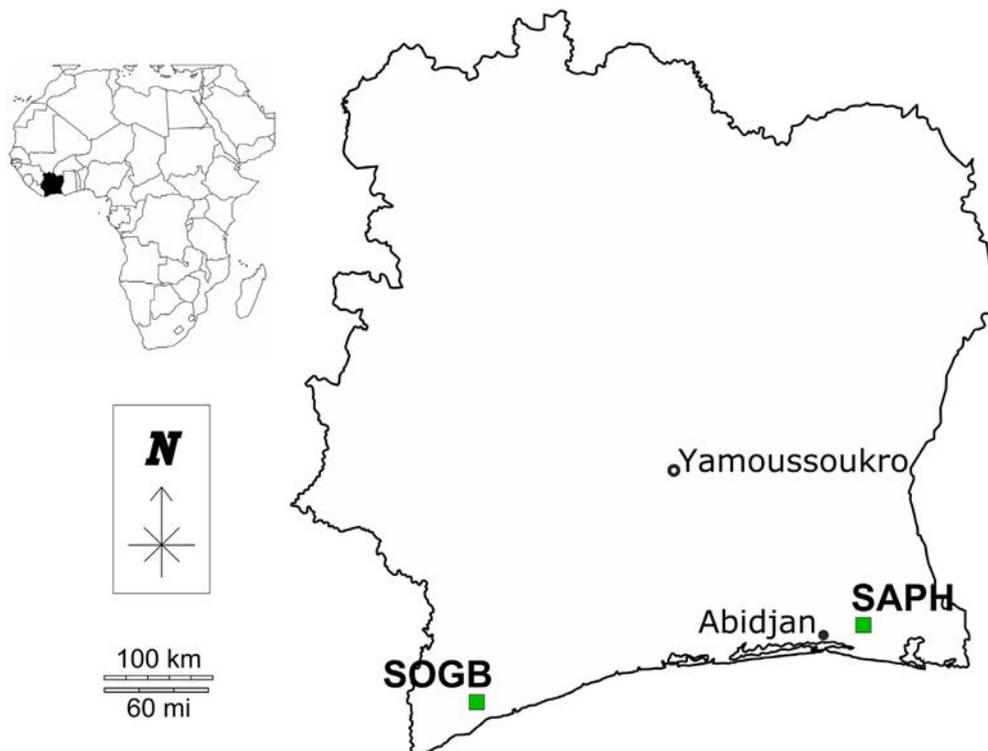


Fig. 1. Geographical location of the study sites.

**Table 1**  
Soil properties at SAPH and SOGB in the 0–10 cm layer. Data in brackets are standard deviations ( $n = 4$ ).

Site	pH <sub>H2O</sub>	Total C <sup>a</sup> (%)	Total N <sup>a</sup> (ppm)	Available P <sup>b</sup> (ppm)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)
SAPH	4.3 (0.2)	0.85 (0.22)	707 (155)	7.2 (1.6)	10 (1)	2 (1)	87 (5)
SOGB	4.7 (0.2)	1.28 (0.32)	974 (184)	5.2 (2.0)	23 (4)	10 (2)	67 (6)

<sup>a</sup> By elemental analyser (FlashSmart™, ThermoFisher).

<sup>b</sup> Extraction and determination with vanado-molybdate (Bray II method).

### 2.3. Biofunctool indicators

Biofunctool® consists in a core set of ten selected expert-based function indicators assessing three main soil functions: carbon transformation, nutrient cycling and soil structure maintenance (Thoumazeau et al., 2019b). Of the 10 Biofunctool® indicators (Table 2), three assess factors linked to carbon transformation. These are permanganate oxidizable carbon (Weil et al., 2003), basal soil respiration using the SituResp® method (Thoumazeau et al., 2017), and soil meso-fauna activity using the bait-lamina method (van Gestel et al., 2003). Three indicators assess nutrient cycling: available ammonium and nitrate from soil extraction with 1 M KCl, and nitrate adsorption on ion exchange membranes (Qian and Schoenau, 2002). The last four indicators assess soil structure maintenance. These are aggregate stability at 0–2 cm depth, aggregate stability at 2–10 cm depth (Herrick et al., 2001), water infiltration using the Beerkan method (Lassabatère et al., 2006), and visual evaluation of soil structure (VESS method) at 0–25 cm depth (Guimarães et al., 2011).

Soil samples were collected from the 0–10 cm soil layer, except for the VESS samples, which were assessed from the 0–25 cm soil layer according to the original protocol. Only the 0–10 cm layer was sampled because the soil functioning indicators in this study were selected from soil zones where treatment effects are expected to be highest. Logging residues are left on the soil surface during land preparation and their effect on soil functioning the first months after clear-cutting occur mainly in the 0–10 cm layer, as shown by successive measurements of soil properties down to a depth of 30 cm in the same plots (data not shown).

### 2.4. Assessment of soil biodiversity

Soil macrofauna were sampled using the standard Tropical Soil Biology and Fertility method (Anderson et al., 1993). This consists in hand-sorting macroinvertebrates visible to the naked eye from a soil monolith 25 × 25 cm in area and 10 cm deep. In the field, animals were placed in ethanol (96%). In the laboratory, invertebrates were identified as belonging to 20 taxonomic groups: Annelida, Anoplura, Arachnida,

Chilopoda, Coleoptera, Dermaptera, Dictyoptera, Diplopoda, Embioptera, Heteroptera, Homoptera, Hymenoptera, Isopoda, Isoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Neuroptera, Orthoptera, Thysanoptera and Thysanura. A “group” could be family, class or order, the purpose being to comprise a set of individuals of similar body plan. We used richness (i.e., the number of taxonomic groups) to assess macrofauna diversity, as it is the simplest and most widely used metric for biodiversity. At both sites, the richness of the soil macrofauna was highly correlated with the Shannon index (Pearson  $r = 0.83$ – $0.90$ ;  $P < 0.001$ ). This suggests that our simple soil biodiversity indicator was relevant for characterizing the effects of different management practices at replanting in rubber plantations.

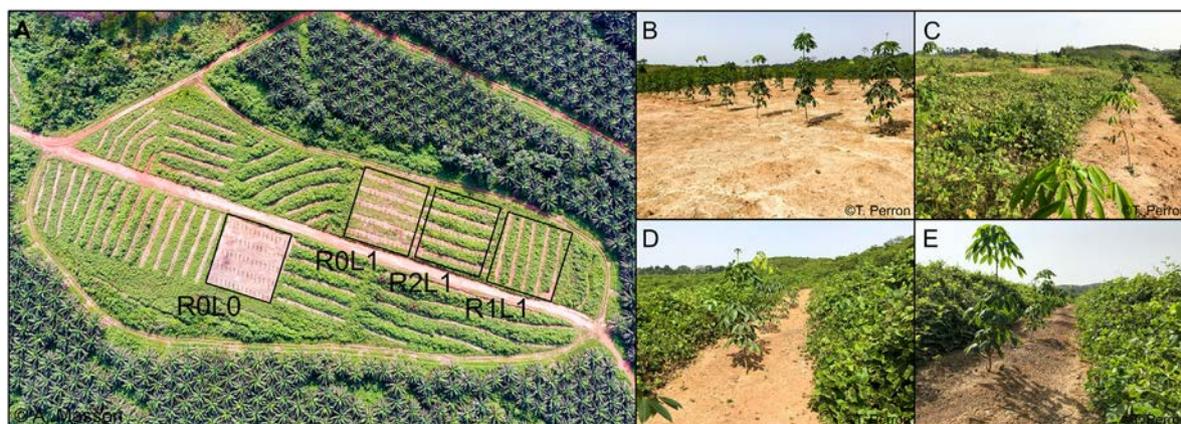
### 2.5. Diachronic assessment of soil health

Soil indicators were measured on 4 dates at both sites (Supplementary Fig. 2). The first sampling was performed in the old rubber stands, just before clear-cutting (October 2017, month 0). The others were performed at 6-month intervals, in April 2018 (month 6), October 2018 (month 12) and April 2019 (month 18). Soil macrofauna were collected at months 6, 12 and 18. This diachronic approach gave us an overview of soil disturbance and the progressive restoration of soil functions after clear-cutting and land preparation.

All samplings were undertaken in the middle of the inter-row (i.e., between two planting rows). This meant that the subsoiling carried out in March 2018 did not have a direct impact on our samplings. At month 0, the experimental plots had not yet been set up, so we collected one sample per block, i.e. 4 samples per site in total. At months 6, 12 and 18, the experimental plots having been set up, one sample per plot was taken for soil indicators (i.e. 4 samples per treatment, site and date). Macrofauna samples were taken close to the soil samples collected for soil indicators in three blocks.

### 2.6. Disturbance rate

Since soil health improves continually as the rubber stand ages (Peerawat et al., 2018; Thoumazeau et al., 2019a), the mature stand



**Fig. 2.** Photos of a block with the different treatments (A), treatment R0L0 (B), treatment R0L1 (C), treatment R1L1 (D) and treatment R2L1 (E) at SOGB. All photos were taken in February 2019.

**Table 2**

Soil indicators of each soil function in the 0–10 cm layer and the response curve used for data normalization. A detailed description of Biofunctool indicators is given in Thoumazeau et al. (2019b).

Soil function	Indicator description (unit)	Code	Response curve
Nutrient cycle	Concentration of NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg kg <sup>-1</sup> )	NO3	Optimum
	Concentration of NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (mg kg <sup>-1</sup> )	NH4	Optimum
	Adsorption rate of nitrate on ion exchange membranes (μg cm <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	AMNO3	Optimum
Carbon transformation	Labile organic carbon, Permanganate oxidizable carbon method (mg kg <sup>-1</sup> )	POXC	More is better
	Soil basal respiration, SituResp® method (absorbance difference)	SituResp	More is better
	Decomposition of organic matter, bait-lamina method (% of degradation day <sup>-1</sup> )	Lamina	More is better
Structure maintenance	Visual evaluation of soil structure (score)	VESS	Less is better
	Soil aggregate stability at 0–2 cm depth (score)	AggSurf	More is better
	Soil aggregate stability at 2–10 cm depth (score)	AggSoil	More is better
	Water infiltration capacity, Beerkan method (ml min <sup>-1</sup> )	Beerkan	More is better

before clear-cutting (i.e., month 0) was taken as the reference level. The sampling at the month 6 was regarded as the disturbed level, as it was the closest to the clear-cutting and land preparation operations (windrowing and subsoiling). A disturbance rate (*Dr*) was calculated for each soil function using the following formula (Chaer et al., 2009):

$$Dr(\%) = \frac{(F_{month\ 0} - F_{month\ 6})}{F_{month\ 0}} \times 100 \quad (1)$$

where *F* stands for a given soil function at month 0 or month 6. The higher the *Dr* the stronger the disturbance of a given function. For instance, a *Dr* of 50% would mean a 50% decrease in the soil function between month 0 and month 6.

The disturbance rates of a given soil function were averaged for each site, as the treatments showed no differences in their effects on soil functions at month 6, on either site ( $P > 0.05$ ). As a result, one disturbance rate per function and per site was computed.

## 2.7. Statistical analysis

### 2.7.1. Computation of soil indices

We calculated an index for each soil function (i.e., a nutrient cycle index, a carbon transformation index and a structure maintenance index), as per Obriot et al. (2016) and Thoumazeau et al. (2019b). Briefly, the 10 soil indicators were first normalized using a “more is better”, “less is better” or “optimum” response curve, depending on the indicator (Table 2). The “optimum” response curve was chosen for soil indicators related to nutrient availability (i.e. NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub> and AMNO<sub>3</sub>). The concentration of available nutrient at month 0 was chosen as the optimum value since mature rubber stands are often considered to be self-sustainable as regards nutrient cycling (Jessy et al., 2009; Sivanadyan et al., 1995). The “optimum” response curve for available soil nutrients has already been used to reflect the risk of environmental hazards, especially leaching, that high concentrations of available nutrients may entail (Obriot et al., 2016). Then, a weighted principal component analysis (PCA) based on correlation matrix was run to provide the same weight to each soil function. The indices were calculated from the relative contributions of the soil indicators to the principal components with eigenvalues > 1. A soil health index (SHI) was computed from the sum of the three indices, to reflect the multiple functions delivered by soils. All indices were calculated for each site separately, to avoid co-effects linked to the two sites' contrasting edaphic conditions.

### 2.7.2. Modelling

All statistical analyses were carried out using R software (V. 3.6.2). Level of statistical significance for all analysis was set at  $P < 0.05$ .

Analysis of variance (ANOVA) was used to assess whether land preparation led to significant differences between the disturbance rates of different soil functions. Student's *t*-test (*t*-test) was used to compare the disturbance rate of a given soil function to a theoretical mean  $\mu =$

0. A *t*-test resulting in a  $P < 0.05$  for a given soil function indicated a significant disturbance of that function.

To calculate the degree of soil function restoration, we investigated the trend of each soil function's index over time using mixed linear models with the *lme4* R package (Bates et al., 2020). The time variable (*month*) was used as a fixed effect while the plot was used as a random effect to take into account the repeated measurements over time. The effect of logging residues management on SHI and soil functions at month 18 was also investigated using one-way ANOVA. Finally, mixed linear models were used (*lme4* package) to assess the effect of soil biodiversity on SHI and soil functions after clear-cutting and land preparation. The models were fitted using the *treatment* variable as a random effect.

For the mixed linear models, the Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the random effects resulting in the most parsimonious models. All models were fitted for each site separately, as inherent parameters (soil texture especially) could hide the variability of the explanatory variables of interest. The normality of the residuals and the homoscedasticity of the variance residuals were checked. Where there was a significant effect ( $P < 0.05$ ), Tukey HSD multiple comparison of means (post-hoc test) was implemented, using the *agricolae* package (de Mendiburu, 2020) for ANOVA and the *emmeans* R-package for the mixed linear models (Lenth et al., 2020).

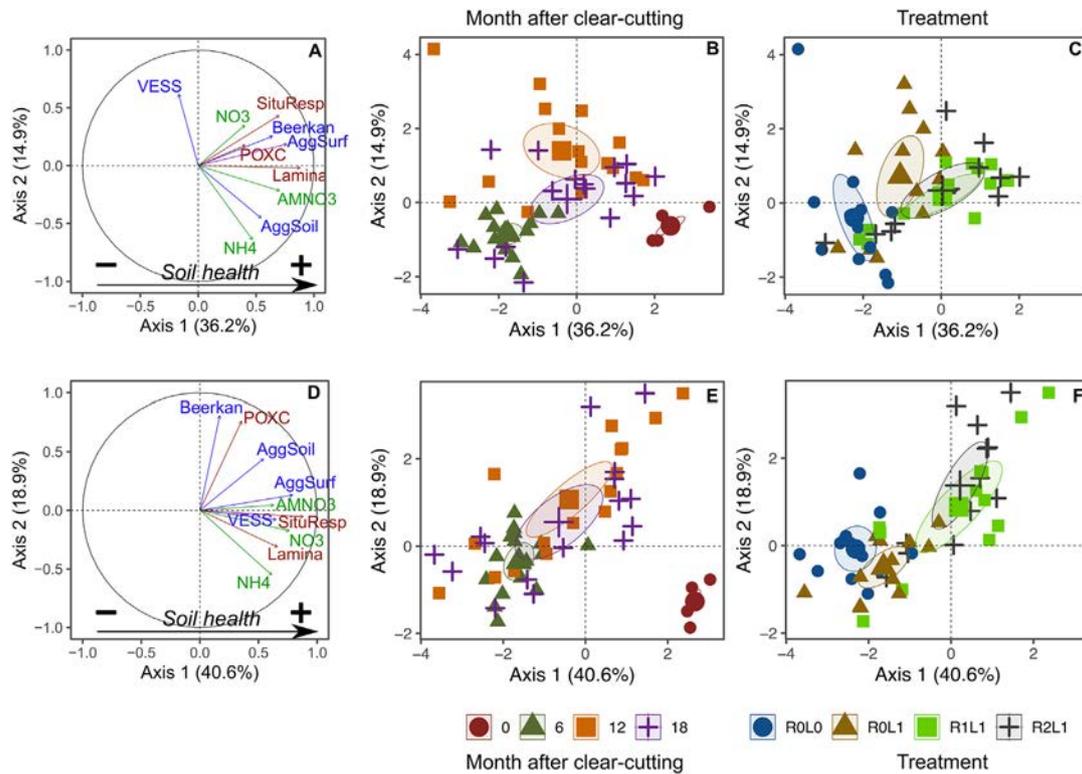
In the PCA, Pearson coefficient of correlation was used to assess the correlation between each variable and each axis using *FactoMineR* package (Lê and Husson, 2008). A *p*-value calculated from this coefficient makes it possible to tell whether a correlation was significant or not.

## 3. Results

### 3.1. Overview of the effects on soil indicators of time since clear-cutting and logging residue management

A principal component analysis incorporating the 10 soil indicators showed that soil health was strongly influenced by length of time since clear-cutting and by type of logging residue management and/or legume cover (Fig. 3). At both sites, 9 out of 10 indicators were positively and significantly correlated to axis 1, explaining 36.2% and 40.6% of the variability at SAPH and SOGB respectively (Fig. 3A; C). This pattern shows that axis 1 could be considered a gradient of soil health: individuals located to the left of axis 1 will exhibit a low level of soil health, while individuals to the right of axis 1 will exhibit a high level of soil health. At both sites, the distribution of the sampling dates on axis 1 was as follows, from lowest soil health to highest: month 6 < month 12 ≤ month 18 < month 0 (Fig. 3B; E). As regards treatments, their distribution on axis 1 was similar at the two sites, with the following order from the left side to the right side of axis 1: R0L0 < R0L1 < R1L1 ≤ R2L1 (Fig. 3C; F).

Axis 2 explained only 14.9% and 18.9% of the variability at SAPH and SOGB respectively. The soil indicators that contributed most to its construction were different between the two sites. The highest contributions were VESS and NH<sub>4</sub> at SAPH, but Beerkan and POXC at SOGB.



**Fig. 3.** Principal component analysis assessing the effects of time since clear-cutting and type of treatment on soil indicators at SAPH and SOGB ( $n = 52$ ). A: correlation circle at SAPH; B: graph of individuals at SAPH with the effect of time since clear-cutting; C: graph of individuals at SAPH with the effect of treatment type; D: correlation circle at SOGB; E: graph of individuals at SOGB with the effect of time since clear-cutting; F: graph of individuals at SOGB with the effect of treatment type. See Table 2 for the description of the soil indicator codes. In B, C, E and F: large symbols represent barycentres while small ones stand for individual measurements; ovals represent confidence ellipses for each time after clear-cutting (B, E) or each treatment (C, F). R0L0: all logging residues removed from the plot, no legume; R0L1: all logging residues removed from the plot, legume; R1L1: trunk removed from the plot (twigs, leaves and stumps left on-site), legume; R2L1: no logging residues removed (trunks, twigs, leaves and stumps remaining left on-site), legume.

### 3.2. Level of disturbance of soil functions after clear-cutting and land preparation

Disturbance rates were calculated to assess the disturbance of each soil function between month 0 (before clear-cutting) and month 6 (after clear-cutting and land preparation). Clear-cutting and land preparation resulted in significant disturbance to all soil functions at both sites ( $t$ -test:  $P < 0.001$ ), except for structure maintenance at SOGB ( $t$ -test:  $P > 0.05$ ) (Fig. 4). At both sites, disturbance rates were highest for nutrient cycling and carbon transformation, while structure maintenance exhibited the lowest disturbance rate.

### 3.3. Restoration of soil functions from 6 to 18 months after clear-cutting

#### 3.3.1. Carbon transformation function

In treatment R0L0 the carbon transformation index decreased significantly (SAPH) or was stable (SOGB) between month 6 and month 18 (Fig. 5A). In all others treatments, the carbon transformation index increased at both sites from month 6, although the differences were not always statistically significant. At SAPH, the index followed the same trend with treatments R0L1, R1L1 and R2L1. It ranged from 0.20 to 0.23 at month 18, these values being intermediate between those of month 0 (reference level) and month 6 (disturbed level). The index increased more, and faster, at SOGB in treatments with logging residues (R1L1 and R2L1 treatments); at month 12 it was not statistically different to month 0 and it then remained stable until month 18.

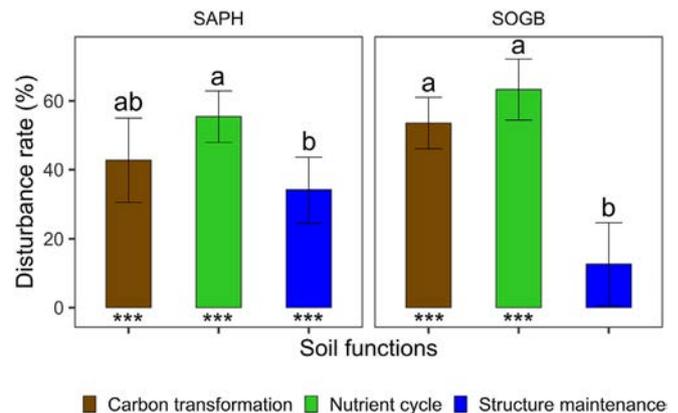
#### 3.3.2. Nutrient cycling function

From month 6, in almost all treatments and at both sites, the nutrient cycle index was fairly stable with no statistical differences at the

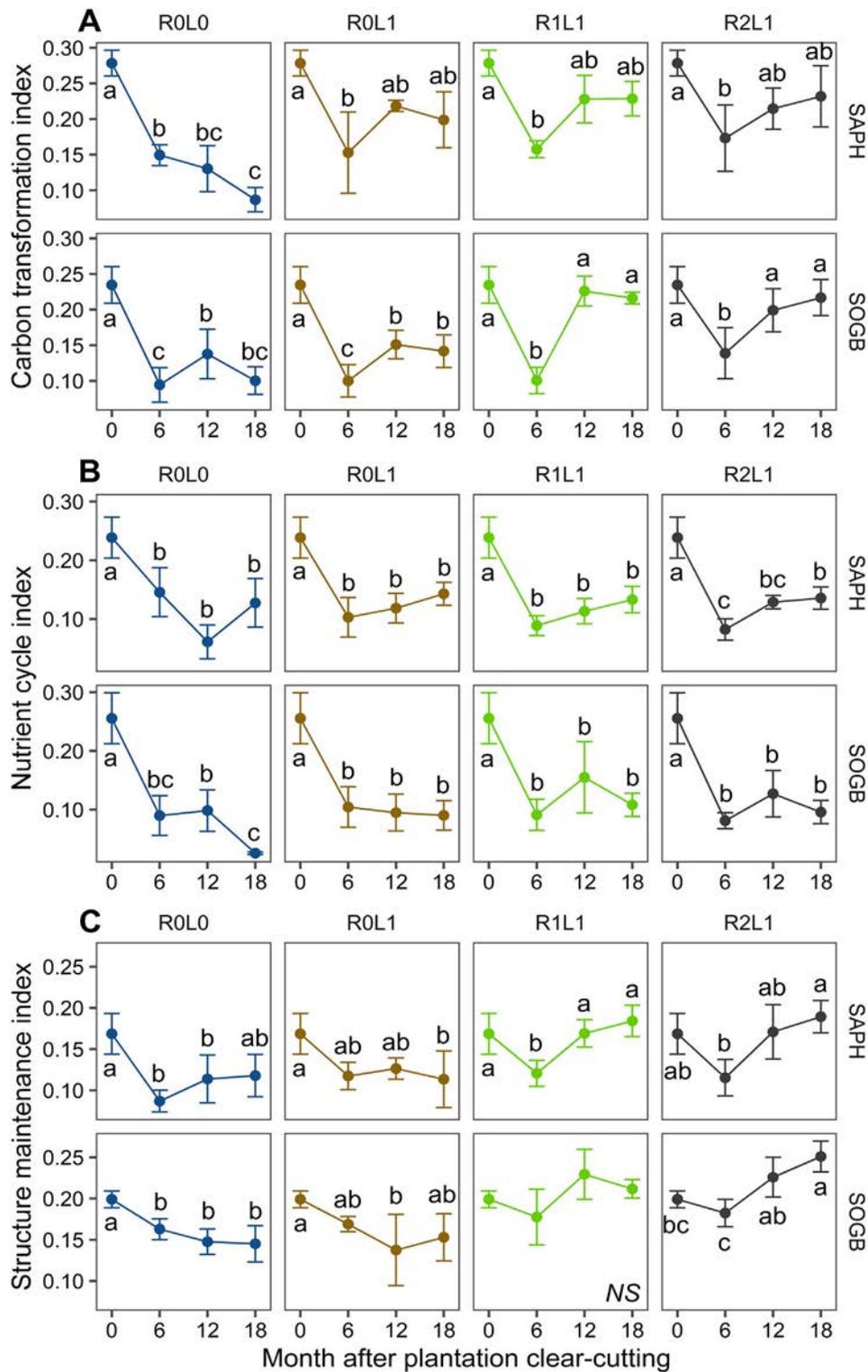
end of the study (month 18) compared to month 6 (Fig. 5B). There were 2 exceptions: in control treatment R0L0 at SOGB, the index continued to decrease significantly from month 6 to month 18, while in the R2L1 treatment at SAPH, this index was significantly higher at month 18 than at month 6.

#### 3.3.3. Structure maintenance function

The structure maintenance index after 18 month was not statistically different to month 0 in the R0L0, R1L1 and R2L1 treatments at



**Fig. 4.** Disturbance rates (%) of soil functions at SAPH and SOGB ( $n = 4$ ) between month 0 and month 6. Different letters indicate significant differences between soil functions at a given site after the Tukey post-hoc test with  $P < 0.05$ . Vertical bars correspond to standard deviation. Asterisks indicate the  $P$  values of the  $t$ -test comparing the mean of a given soil function to the theoretical value  $\mu = 0$ . \*\*\* $P < 0.001$ .

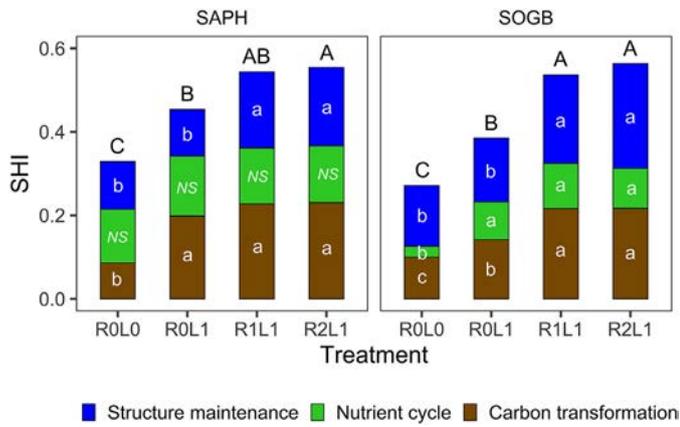


**Fig. 5.** Changes in the carbon transformation (A), nutrient cycling (B) and structure maintenance (C) functions over time at SAPH and SOGB with the four treatments (n = 4). Vertical bars correspond to standard deviation. Different letters indicate significant differences between months for a given site and treatment after the Tukey post-hoc test with  $P < 0.05$ . NS: non-significant differences among months at  $P < 0.05$ .

SAPH and in the R0L1 and R2L1 treatments at SOGB, attesting a full restoration of this function (Fig. 5C). In R0L1 at SAPH and R0L0 at SOGB, the structure maintenance index kept decreasing after clear-cutting and the value at month 18 was statistically different to month 0, attesting a continuous decline of this soil function. Finally, in R1L1 at SOGB, no statistical difference of the structure maintenance index among months was found.

### 3.4. Effect of treatments on soil health index 18 months after clear-cutting

The SHI at month 18 differed significantly among treatments at both sites, with the highest values in the treatments with logging residues (R2L1 and R1L1) and the lowest in R0L0 (Fig. 6). As with SHI, the carbon transformation, nutrient cycling and structure maintenance indices



**Fig. 6.** Soil health index (SHI) in the different treatments at month 18 at SAPH and SOGB ( $n = 4$ ). Different capital letters indicate significant differences of SHI between treatments at a given site after the Tukey post-hoc test ( $P < 0.05$ ). Different lower-case letters mean significant differences in soil functions between treatments at a given site after the Tukey post-hoc test ( $P < 0.05$ ). NS: non-significant difference among treatments at  $P < 0.05$ .

were significantly higher in the treatments with logging residues (R1L1 and R2L1) than in the control treatment (R0L0) at both sites, except for the nutrient cycle index at SAPH where there were no statistical differences between treatments.

### 3.5. Relationships between soil functions and soil macrofauna diversity

The diversity of the soil macrofauna increased radically from month 6 to month 12 and then remained stable between months 12 and 18 in all treatments at both sites, except for R0L0 where there was no change

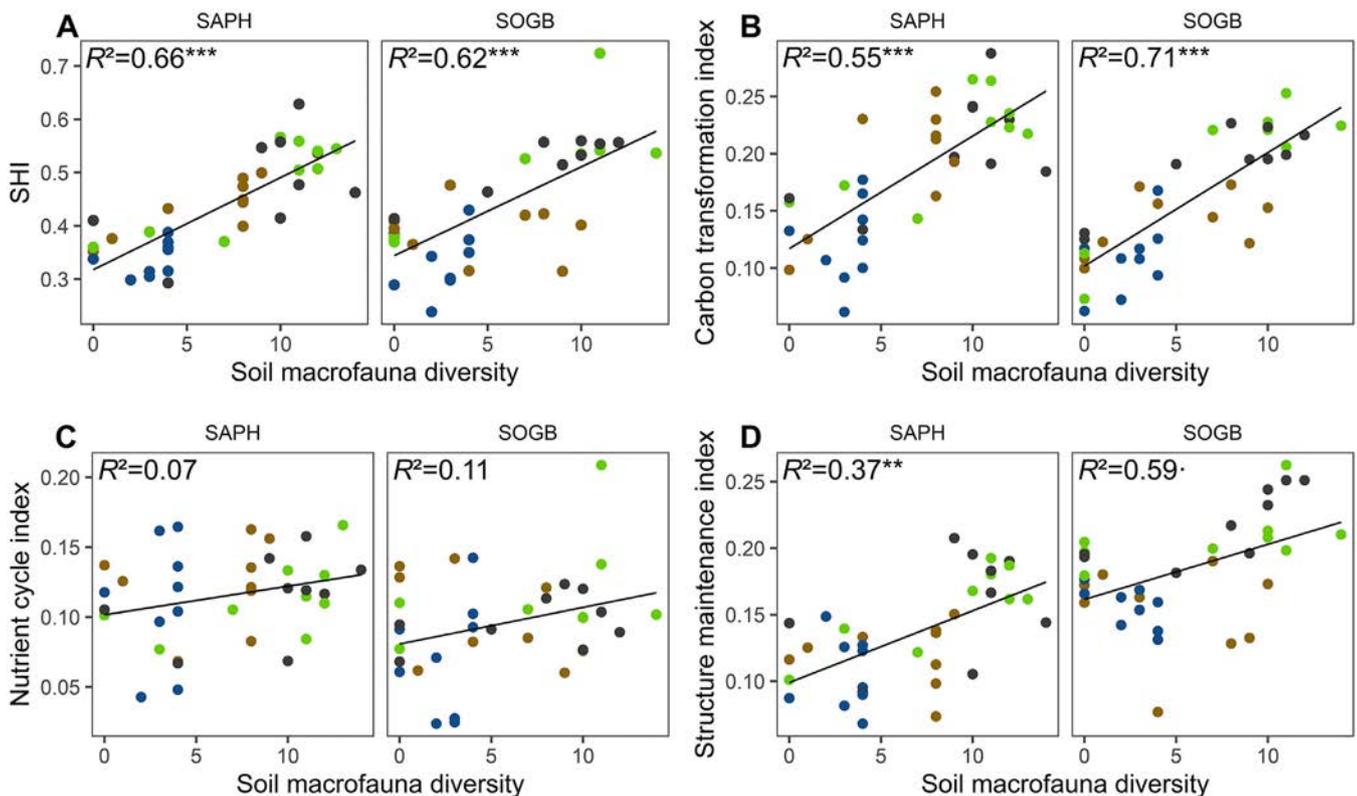
in diversity over time (Supplementary Fig. 3). At month 18, the treatments with logging residue input (R2L1 and R1L1) exhibited significantly higher soil macrofauna diversity than treatments without logging residues (R0L1 and R0L1), at both sites.

The relationships between soil macrofauna diversity and the SHI, carbon transformation index and structure maintenance index were positive and significant at both sites (Fig. 7A, B, D). The nutrient cycle index was an exception, showing a non-significant relationship at both sites (Fig. 7C). The model coefficients (intercept and slope) of the significant relationships were very similar between the two sites (Supplementary Table 1).

## 4. Discussion

### 4.1. How clear-cutting and land preparation impact soil functions

We have demonstrated that all the soil functions studied were significantly and negatively affected by clear-cutting and land preparation at both sites, except for structure maintenance at SOGB. At both sites, nutrient cycling was the function most strongly affected. Nitrate and ammonium concentrations in the topsoil increased sharply over the 6 months following clear-cutting (Supplementary Table 2). The nutrient cycle index was computed using the “optimum” response curve, with the concentration of mineral N at month 0 as optimum value. The increase in soil N concentration in month 6 resulted in a decrease in the nutrient cycling index. This confirms our choice of the “optimum” response curve for the computation of this index (Obriot et al., 2016), in that large amounts of ammonium and nitrate may be leached in the first years after replanting, when the rubber tree roots have not yet spread very far (Otolu, 1960). Soil solution samples collected in ceramic cup lysimeters at the SAPH site showed very high concentrations of mineral N throughout the soil profile to a depth of 2 m in treatments



**Fig. 7.** Relationships between soil macrofauna diversity (richness in taxonomic groups) and soil health index (A), carbon transformation (B), nutrient cycling (C) and structure maintenance (D) functions at SAPH and SOGB ( $n = 36$ ). Blue dots stand for treatment R0L0, orange dots for treatment R0L1, green dots for treatment R1L1 and grey dots for treatment R2L1.  $R^2$  values correspond to conditional  $R^2$ , taking into consideration both fixed and random effects.  $P \leq 0.10$ ,  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ , and  $P < 0.001$  are indicated by ·, \*, \*\*, \*\*\*, respectively.

ROL1 and R2L1 (data not shown) throughout the study period, which confirms the risk of nutrient leaching during this period. The sharp increase in soil mineral N after clear-cutting and land preparation could be due firstly to an increase in N mineralization linked to higher soil temperature after the clear-cut (Gutiñas, 2012). Secondly, it could be linked to a drop in N uptake by plants after the rubber trees were felled and the weeds removed during land preparation (Bergholm et al., 2015).

The significant disturbance to carbon transformation is consistent with previous studies dealing with the impact of plantation clear-cutting on soil indicators related to that function. Plantation clear-cutting has led to a reduction in microbial and fungal abundance after soil compaction during logging operations (Hartmann et al., 2014), a major decrease in soil organic carbon in the topsoil (Rab, 1994) and a decline in the abundance of macroarthropod communities (Blasi et al., 2013).

A drop in soil structure maintenance was expected after clear-cutting and land preparation since the use of heavy machinery is known to negatively influence soil physical properties. Surprisingly, structure maintenance was the least disturbed function at both sites. This cannot be explained by the decompacting effect of subsoiling, since the soil was sampled in the inter-rows and the subsoiling was carried out in the planting rows. It might be explained by the fact that soil structure had already started to be restored by month 6. High functional redundancy among soil macrofauna in their soil structure maintenance role could enable soil structure to recover faster than the other soil functions (cf. Section 4.3). The fact that this function was less disturbed at SOGB than at SAPH is not consistent with an earlier finding that fine-textured soils are more sensitive to vehicle-induced compaction than coarse-textured soils (Mariotti et al., 2020). We suggest, first, that higher rainfall at SAPH at the time when vehicles were passing (November 2017 for clear-cutting and March 2018 for subsoiling) may have caused greater disturbance to soil structure at that site, as high soil moisture increases the effects of vehicle-induced compaction (Shah et al., 2017). Secondly, the visibly faster growth of *Pueraria phaseoloides* after clear-cutting at SOGB could explain why soil structure disturbance was less at this site than at SAPH (data not shown), since legumes play a key role in enhancing soil physical properties in degraded systems (Salako et al., 2001). This highlights the importance of fast legume growth and of sowing as early as possible after plantation clear-cutting.

#### 4.2. Restoration of soil functions after disturbance: what is the best management strategy?

The management of logging residues and legume sowing consistently influenced soil restoration processes at both sites, with different patterns over time for the different soil functions. The soil functions that recovered most quickly as a result of adding logging residues were carbon transformation and structure maintenance, while little effect was detected on the restoration of nutrient cycling.

Many studies show that logging residues have a strong impact on soil indicators related to carbon transformation. In eucalypt plantations, keeping logging residues on the soil surface after clear-cutting increased the microbial biomass in Brazil (Maillard et al., 2019; Oliveira et al., 2021) and greatly increased soil carbon respiration (Epron et al., 2015; Versini et al., 2013). Importantly, in our study the application of low (R1L1) or high (R2L1) amounts of logging residues on the soil surface did not significantly influence the restoration of carbon transformation function. This could be due to differences in decomposition rate between residue components (trunks, twigs, leaves and stumps). Trunks, which differentiated treatment R2L1 from R1L1, are the slowest to decompose given their high carbon to nitrogen ratio and make up the largest proportion of the stand's total biomass at clear-cut, amounting to about 150 t ha<sup>-1</sup> (Perron et al., 2021). Trunks decompose completely in 29 months, while leaves and twigs decompose within 6 and 12 months respectively, according to the only reference that deals

with the decomposition of logging residues in rubber plantations (Yew, 2001). So our 18-month diachronic study was probably too short to detect the effects of trunk decomposition on soil functioning. We suggest that further samplings would be needed to detect a possible difference between treatments R1L1 and R2L1 with regard to carbon transformation and structure maintenance. Further research, addressing the decomposition dynamics of each type of logging residue, would be useful for gaining insight into SOC and nutrient releases.

When logging residues were exported from plots (in R0L0 and R0L1), the structure maintenance index was not restored within the first 18 months after clear-cutting at either site. By contrast, in treatments with logging residues (R1L1 and R2L1) full restoration of the index was observed over 18 months. This suggests that input of logging residues plays a major role in the improvement of this function, while legume cover has little effect. The addition of fresh organic matter (such as logging residues) is known to greatly enhance soil macrofauna activity (Bengtsson et al., 1997), which directly influences soil structure by improving macroporosity (Bottinelli et al., 2015). Carbon transformation, however, was strongly influenced by the cover crop in the plots without logging residues. Partial restoration of this function within 18 months was observed in R0L1, while it was still significantly disturbed in R0L0 at both sites at month 18. Our results confirm the crucial role of legume cover crops on soil indicators linked to carbon transformation in rubber plantations, as highlighted in previous studies (Broughton, 1977; Watson, 1957).

Interestingly, at SAPH, restoration of the carbon transformation index over 18 months after clear-cutting was not affected by the amount of logging residues on the soil surface in plots with the legume cover crop (i.e. comparing treatments R0L1, R1L1 and R2L1). *Pueraria phaseoloides* is characterized by high carbon accumulation in its above-ground biomass in the first year after replanting rubber trees (3.6 t ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>), with 50% of the carbon in its litter released within 7 days (Clermont-Dauphin et al., 2016). So the considerable carbon input to the soil through legume litter could have been enough to mask the effect of logging residues on the carbon transformation index at SAPH.

The nutrient cycling function was not restored within our study period in any treatment at either site, except for treatment R2L1 at SAPH, where a significant increase was observed at month 18. After a peak at month 6, concentrations of mineral N in the topsoil decreased steadily (Supplementary Table 2). The concentration of nitrate remained higher than the initial optimum value (month 0), while the concentration of ammonium decreased below the initial optimum value at both sites. This trend in mineral N concentration, characterized by a nitrate to ammonium ratio > 1, indicates large amounts of available N and an open N cycle, as reported in a post-agricultural succession (Xiao et al., 2018). The low nutrient cycling index 6 months after clear-cutting and onward points to a risk of N losses through leaching and environmental issues, such as eutrophication. This hypothesis is corroborated by the high N concentrations to a depth of 2 m, which we found in soil solutions collected over the study period using ceramic cup lysimeters in R2L1 and R0L1 plots at SAPH (data not shown). An increase in the nutrient cycling index is expected at a later date, through (1) a decrease in N mineralization after logging residue decomposition (Mendham et al., 2004; O'Connell, 2004), and (2) a strong increase in the rubber trees' demand for N (Perron et al., 2021) with a concomitant exploration of the upper soil layers by rubber tree roots.

Finally, the similarity in restoration patterns between the two sites for nutrient cycling and structure maintenance with the different treatments suggests that moderate differences in soil texture have little effect on the restoration of these soil functions. On the other hand, the carbon transformation function was restored faster at SOGB (clay + silt content: 33%) than at SAPH (clay + silt content: 12%) with treatments R0L1, R1L1 and R2L1. Faster restoration of soil microbial functions in clay soils than in sandy soils has already been reported in the tropics (Schimann et al., 2007). Our result is consistent with this, given that higher clay content in a soil entails higher SOC, a key soil component

closely linked to soil indicators related to carbon transformation (i.e. labile carbon, soil basal respiration and mesofauna activity) (Swift et al., 1991, 2004).

#### 4.3. What is the role of soil macrofauna diversity in providing soil functions?

While the key role of soil biodiversity in soil functioning is frequently pointed out (e.g. Bardgett and van der Putten, 2014), field studies showing relationships between soil biodiversity and soil functions are scarce. Most of the relationships highlighted through linear regressions in the literature suffer from low explanatory power (Delgado-Baquerizo et al., 2020; Li et al., 2020). Here, we demonstrate with highly significant models ( $P \leq 0.01$ ;  $R^2 = 0.37\text{--}0.71$ ) at two experimental sites that soil macrofauna diversity is linked to soil health and soil functions. We found positive relationships between soil macrofauna diversity and the indices of carbon transformation, at both study sites. The nutrient cycling index, however, was not significantly linked to soil macrofauna diversity. The indicator used in our study relates to N cycling, which mainly depends on soil microorganisms (Horz et al., 2004). In future studies the soil biodiversity index should include soil bacteria and archaea diversities to be more representative of soil biodiversity as a whole.

A steeper slope in the carbon transformation model than in the structure maintenance model indicates that the loss of one macrofauna taxonomic group would result in a greater loss of carbon transformation than of structure maintenance. This pattern suggests that the soil macrofauna has less functional redundancy for providing carbon transformation than for structure maintenance. High functional redundancy may act as buffer against the impact of biodiversity loss on soil functioning after disturbance (Griffiths and Philippot, 2012). Greater functional redundancy of the soil macrofauna with regard to structure maintenance would be consistent with the low level of disturbance of this function after land preparation at both sites in our study. High functional redundancy in the macrofauna with regard to soil structure has already been demonstrated in microcosm and field experiments (Davidson and Grieve, 2006). However, further investigation is needed to assess the distinct functional contributions of different soil organisms (bacteria, fungi, nematodes, etc.) to soil restoration after clear-cutting in rubber plantations, to identify key taxonomic groups that provide critical soil functions.

The model parameters for the relationship between SHI and macrofauna richness were similar at SAPH and SOGB. This suggests that environmental features and inherent soil conditions such as texture do not significantly affect the way soil biodiversity drives soil functions. A decrease in macrofauna species richness can therefore result in a loss of soil functions to the same degree in any rubber plantation. This is consistent with the finding in a recent study exploring the role of soil biodiversity on ecosystem multifunctionality across 5 continents and 83 locations (Delgado-Baquerizo et al., 2020).

#### 4.4. Consequences for plantation management

Currently, logging residues are seldom burnt in commercial rubber plantations, the trunks and branches being mainly exported commercially for timber or fuelwood. Even though this practice removes large amounts of carbon and nutrients from the plots (Perron et al., 2021), in our study soil function restoration was the same whether trunks were exported (R1L1) or not (R2L1). So far, and given the increasing worldwide demand for biomass energy (Krukanont and Prasertsan, 2004), this result suggests that trunks would be best used for power production rather than leaving them on the plot. However, the large amounts of carbon and nutrients stocked in the trunks ( $\sim 400$ , 100 and 200 kg ha<sup>-1</sup> of N, P and K respectively) at the clear-cut stage are very likely to benefit both soil functioning and rubber tree nutrition once they have decomposed completely (Perron et al., 2021). Keeping all logging residues on-site could stimulate the biogeochemical cycling of

nutrients, as already demonstrated in eucalypt plantations (Versini et al., 2014), and reduce the need for mineral fertilization at the start of the rotation (Vrignon-Brenas et al., 2019). Further studies in young rubber plantations are needed to confirm or refute this hypothesis.

The substantial disturbance of soil functions through clear-cutting and land preparation in our study calls for a change in management practices to reduce such disturbance. For the clear-cutting, bulldozers might be replaced by lighter machinery such as a combination of chain-saw to fell the tree and excavator to remove the stump. This is already the practice on some commercial plantations. Subsoiling, which also involves a bulldozer, may be unnecessary in light, sandy soil conditions such as at SAPH. The effect on soil functioning of not removing the stumps could also be investigated, as stump removal is very likely to cause severe soil disturbance. In a such case, the development of root rot disease on the young rubber trees should be carefully monitored at the beginning of the plantation cycle (Nandris et al., 1987).

Finally, the land preparation phase when the ground is left bare should be as short as possible, as shown by the lack of soil function restoration in the R0L0 treatment. To this end, we suggest (1) reducing the gap between clear-cutting and replanting as much as possible, (2) sowing the legume as early as possible after clear-cutting and (3) spreading the logging residues over a larger area of the plot.

## 5. Conclusion

This study emphasizes the beneficial role of logging residues and a legume ground cover in restoring soil functions after severe disturbance caused by clear-cutting and land preparation in rubber plantations. The main results were similar at both study sites despite their contrasting soil properties: (1) clear-cutting severely disturbed the carbon transformation and nutrient cycling functions; (2) leaving logging residues on the ground improved the restoration of carbon transformation and structure maintenance, but showed no impact on nutrient cycling; (3) the relationship between soil macrofauna diversity and soil health is both strong and positive.

The severe disturbance of soil functions during clear-cutting and land preparation suggests that alternatives that cause less disturbance, such as not removing stumps or not subsoiling in light soil conditions, should be investigated. The similarities between the two sites in their patterns of soil function restoration suggest that adding large amounts of organic matter, by spreading logging residues and/or sowing a legume, is essential for supporting soil functions and hence for the sustainability of rubber plantations. Our findings provide evidence that soil macrofauna diversity is crucial for maintaining soil health across different tropical soil conditions. In rubber plantations, more thorough knowledge of soil biodiversity and soil health is needed to help design more sustainable plantation management systems, especially as regards the clear-cutting and land preparation periods.

## CRedit authorship contribution statement

**Perron Thibaut:** Conceptualization, Methodology, Data curation, Formal analysis, Investigation, Visualization, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Kouakou Aymard:** Data curation, Investigation, Writing – review & editing. **Simon Charlotte:** Data curation, Writing – review & editing. **Mareschal Louis:** Methodology, Conceptualization, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Gay Frédéric:** Methodology, Conceptualization, Project administration, Funding acquisition, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Soumahoro Mouman:** Data curation, Resources. **Kouassi Daouda:** Data curation, Resources. **Rakotondrazafy Nancy:** Resources. **Rapidel Bruno:** Writing – review & editing. **Laclau Jean-Paul:** Methodology, Conceptualization, Writing – review & editing, Validation. **Brauman Alain:** Conceptualization, Methodology, Validation, Writing – review & editing, Supervision, Project administration.

## Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

## Acknowledgments

We especially wish to thank the managers of the SAPH and SOGB plantations for providing all facilities and labour during the sampling operations. We thank Antoine Manizan at SOGB and Jean-Marc Toto at SAPH for their great help in the supervision of the fieldwork. We are grateful to Alexis Thoumazeau for his useful advice on the use of the Biofunctool® method. We would also like to thank the laboratory staff of the UMR Eco&Sols in Montpellier for the analysis of soil samples. This work benefited from the support of the ECOTROP platform of UMR Eco&Sols, with the support of LabEx CeMEB, an ANR "Investissements d'avenir" program (ANR-10-LABX-04-01).

## Funding information

This study was carried out as part of the FERTIM project funded by the *Institut Français du Caoutchouc* (IFC) and by the Michelin, SIPH and SOCFIN companies.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151526>.

## References

- Achat, D.L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., Augusto, L., 2015. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – a meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 348, 124–141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.042>.
- Ampoorter, E., Van Nevel, L., De Vos, B., Hermy, M., Verheyen, K., 2010. Assessing the effects of initial soil characteristics, machine mass and traffic intensity on forest soil compaction. *For. Ecol. Manag.* 260, 1664–1676. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.002>.
- Anderson, J.M., Ingram, J.S.I., International Union of Biological Sciences, International Society of Soil Science (Eds.), 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods*, 2. ed. CAB International, Wallingford.
- Bach, E.M., Baer, S.G., Meyer, C.K., Six, J., 2010. Soil texture affects soil microbial and structural recovery during grassland restoration. *Soil Biol. Biochem.* 42, 2182–2191. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.014>.
- Bardgett, R.D., van der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>.
- Barrios, E., Valencia, V., Jonsson, M., Brauman, A., Hairiah, K., Mortimer, P.E., Okubo, S., 2018. Contribution of trees to the conservation of biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes. *Int.J.Biodivers.Sci.Ecosyst.Serv.Manag.* 14, 1–16. <https://doi.org/10.1080/21513732.2017.1399167>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J., Bauer, A., Krivitsky, P., 2020. *Package "lme4"*. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2657-2>.
- Bengtsson, J., Persson, T., Lundkvist, H., 1997. Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids. *Journal of Applied Ecology* 34, 1014. <https://doi.org/10.2307/2405290>.
- Bergholm, J., Olsson, B.A., Vegerfors, B., Persson, T., 2015. Nitrogen fluxes after clear-cutting. Ground vegetation uptake and stump/root immobilisation reduce N leaching after experimental liming, acidification and N fertilisation. *For. Ecol. Manag.* 342, 64–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.01.009>.
- Blasi, S., Menta, C., Balducci, L., Conti, F.D., Petrini, E., Piovesan, G., 2013. Soil microarthropod communities from Mediterranean forest ecosystems in Central Italy under different disturbances. *Environ. Monit. Assess.* 185, 1637–1655. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2657-2>.
- Bottinelli, N., Capowiez, Y., Ranger, J., 2014. Slow recovery of earthworm populations after heavy traffic in two forest soils in northern France. *Appl. Soil Ecol.* 73, 130–133. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.08.017>.
- Bottinelli, N., Jouquet, P., Capowiez, Y., Podwojewski, P., Grimaldi, M., Peng, X., 2015. Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? *Soil Tillage Res.* 146, 118–124. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.01.007>.
- Brahma, B., Nath, A., Sileshi, G., Das, A., 2018. Estimating biomass stocks and potential loss of biomass carbon through clear-felling of rubber plantations. *Biomass Bioenerg.* 115, 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2018.04.019>.
- Broughton, 1977. Effect of various covers on soil fertility under Hevea Brasiliensis and in growth of the tree. *Agro-Ecosystems* 3, 147–170.
- Bünemann, E.K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R.E., De Deyn, G., de Goede, R., Fleskens, L., Geissen, V., Kuyper, T.W., Mäder, P., Pulleman, M., Sukkel, W., van Groenigen, J.W., Brussaard, L., 2018. Soil quality – a critical review. *Soil Biol. Biochem.* 120, 105–125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>.
- Chaer, G., Fernandes, M., Myrold, D., Bottomley, P., 2009. Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils. *Microb. Ecol.* 58, 414–424. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9508-x>.
- Christophel, D., Höllerl, S., Priezel, J., Steffens, M., 2015. Long-term development of soil organic carbon and nitrogen stocks after shelterwood- and clear-cutting in a mountain forest in the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 134, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0877-z>.
- Clermont-Dauphin, C., Suvannang, N., Pongwichian, P., Cheylan, V., Hammecker, C., Harmand, J.-M., 2016. Dinitrogen fixation by the legume cover crop Pueraria phaseoloides and transfer of fixed N to Hevea brasiliensis—impact on tree growth and vulnerability to drought. *Agric. Ecosyst. Environ.* 217, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.002>.
- Davidson, D.A., Grieve, I.C., 2006. Relationships between biodiversity and soil structure and function: evidence from laboratory and field experiments. *Appl. Soil Ecol.* 33, 176–185. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.11.002>.
- de Mendiburu, P., 2020. *Package "agricolae"*.
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P.B., Trivedi, C., Eldridge, D.J., Abades, S., Alfaro, F.D., Bastida, F., Berhe, A.A., Cutler, N.A., Gallardo, A., García-Velázquez, L., Hart, S.C., Hayes, P.E., He, J.-Z., Hseu, Z.-Y., Hu, H.-W., Kirchmair, M., Neuhauser, S., Pérez, C.A., Reed, S.C., Santos, F., Sullivan, B.W., Trivedi, P., Wang, J.-T., Weber-Grullon, L., Williams, M.A., Singh, B.K., 2020. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nat.Ecol.Evol.* 4, 210–220. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y>.
- Epron, D., Mouanda, C., Mareschal, L., Koutika, L.-S., 2015. Impacts of organic residue management on the soil C dynamics in a tropical eucalypt plantation on a nutrient-poor sandy soil after three rotations. *Soil Biol. Biochem.* 85, 183–189. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.010>.
- FAO, 2020. FAOSTAT [WWW Document]. URL (accessed 4.24.20) <http://www.fao.org/faostat/en/#home>.
- Frey, B., Kremer, J., Rüdter, A., Sciacca, S., Matthies, D., Lüscher, P., 2009. Compaction of forest soils with heavy logging machinery affects soil bacterial community structure. *Eur. J. Soil Biol.* 45, 312–320. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.05.006>.
- Gao, J., Zhang, Y., Song, Q., Lin, Y., Zhou, R., Dong, Y., Zhou, L., Li, J., Jin, Y., Zhou, W., Liu, Y., Sha, L., Grace, J., Liang, N., 2019. Stand age-related effects on soil respiration in rubber plantations (Hevea brasiliensis) in Southwest China. *Eur. J. Soil Sci.* 70, 1221–1233. <https://doi.org/10.1111/ejss.12854>.
- Griffiths, B.S., Philippot, L., 2012. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiol. Rev.* 18.
- Guimarães, R.M.L., Ball, B.C., Tormena, C.A., 2011. Improvements in the visual evaluation of soil structure: visual evaluation of soil structure. *Soil Use and Management* <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2011.00354.x> no-no.
- Gutiérrez, M.E., 2012. Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: a laboratory study. *Eur. J. Soil Biol.* 8.
- Hartmann, M., Niklaus, P.A., Zimmermann, S., Schmutz, S., Kremer, J., Abarenkov, K., Lüscher, P., Widmer, F., Frey, B., 2014. Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. *ISME J.* 8, 226–244.
- Hasegawa, M., Ito, M.T., Yoshida, T., Seino, T., Chung, A.Y.C., Kitayama, K., 2014. The effects of reduced-impact logging practices on soil animal communities in the Deramakot Forest Reserve in Borneo. *Appl. Soil Ecol.* 83, 13–21. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.07.008>.
- Herrick, J.E., Whitford, W.G., de Souza, A.G., Van Zee, J.W., Havstad, K.M., Seybold, C.A., Walton, M., 2001. Field soil aggregate stability kit for soil quality and rangeland health evaluations. *Catena* 44, 27–35. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00173-9](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00173-9).
- Horz, H.-P., Barbrook, A., Field, C.B., Bohannan, B.J.M., 2004. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 15136–15141. <https://doi.org/10.1073/pnas.0406616101>.
- Hytönen, J., Nurmi, J., Kaakkurivaara, N., Kaakkurivaara, T., 2019. Rubber tree (Hevea brasiliensis) biomass, nutrient content, and heating values in southern Thailand. *For. Sci.* 638. <https://doi.org/10.3390/f10080638>.
- Janzen, H., Janzen, D., Gregorich, E., 2021. The 'soil health' metaphor: Illuminating or illusive? *Soil Biol. Biochem.* 159, 108–167.
- Jessy, M.D., Nair, A.N.S., Bai, M.M., Rajendran, P., Punnoose, K.I., 2009. Self-sustainability of phosphorus cycle in rubber (Hevea brasiliensis) plantations: annual recycling through litter and removal through latex. *J. Plant. Crops* 37, 177–184.
- Kibblewhite, M.G., Ritz, K., Swift, M.J., 2008. Soil health in agricultural systems. *Philos. Trans.R.Soc.B Biol.Sci.* 363, 685–701. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2178>.
- Krukanont, P., Prasertsan, S., 2004. Geographical distribution of biomass and potential sites of rubber wood yred power plants in Southern Thailand. *Biomass Bioenergy* 13.
- Lassabatère, L., Angulo-Jaramillo, R., Soria Ugalde, J.M., Cuenca, R., Braud, I., Haverkamp, R., 2006. Beerkan estimation of soil transfer parameters through infiltration experiments –BEST. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70, 521. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0026>.
- Lavelle, P., Decaens, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur. J. Soil Biol.* 42, S3–S15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>.
- Lê, S., Husson, F., 2008. FactoMineR: a package for multivariate analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Leemans, R., de Groot, R.S., 2003. *Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: A Framework for Assessment*. Island Press.
- Lehmann, J., Bossio, D., Kögel-Knabner, I., Rillig, M., 2020. The concept and future prospects of soil health. *Nat. Rev. Earth Environ.* 1 (10), 544–553.

- Lenth, R., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Riebl, H., Singmann, H., 2020. Package "emmeans".
- Li, S., Huang, X., Lang, X., Shen, J., Xu, F., Su, J., 2020. Cumulative effects of multiple biodiversity attributes and abiotic factors on ecosystem multifunctionality in the Jinsha River valley of southwestern China. *For. Ecol. Manag.* 472, 118281. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118281>.
- Maillau, F., Leduc, V., Bach, C., de Moraes Gonçalves, J.L., Androte, F.D., Saint-André, L., Laclau, J.-P., Buée, M., Robin, A., 2019. Microbial enzymatic activities and community-level physiological profiles (CLPP) in subsoil layers are altered by harvest residue management practices in a tropical *Eucalyptus grandis* plantation. *Microb. Ecol.* 78, 528–533. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1298-6>.
- Mariotti, B., Hoshika, Y., Cambi, M., Marra, E., Feng, Z., Paoletti, E., Marchi, E., 2020. Vehicle-induced compaction of forest soil affects plant morphological and physiological attributes. A meta-analysis. 462, 9.
- Mayer, M., Prescott, C.E., Abaker, W.E.A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G.W.D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J.A., Vanguelova, E.I., Vesterdal, L., 2020. Tamm review: influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: a knowledge synthesis. *For. Ecol. Manag.* 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>.
- Mendham, D.S., Kumaraswamy, S., Balasundaran, M., Sankaran, K.V., Corbeels, M., Grove, T.S., O'Connell, A.M., Rance, S.J., 2004. Legume cover cropping effects on early growth and soil nitrogen supply in eucalypt plantations in south-western India. *Biol. Fertil. Soils* 39, 375–382. <https://doi.org/10.1007/s00374-004-0719-5>.
- Nandris, D., Nicole, M., Geiger, J.P., 1987. Root rot diseases. *Plant Dis.* 71, 298–306.
- O'Connell, A., 2004. Impact of harvest residue management on soil nitrogen dynamics in *Eucalyptus globulus* plantations in south western Australia. *Soil Biol. Biochem.* 36, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.08.017>.
- Obriot, F., Stauffer, M., Goubard, Y., Cheviron, N., Peres, G., Eden, M., Revallier, A., Vieublé-Gonod, L., Houot, S., 2016. Multi-criteria indices to evaluate the effects of repeated organic amendment applications on soil and crop quality. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232, 165–178. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.004>.
- Oliveira, F.C.C., Ferreira, G.W.D., Dungait, J.A.J., Araújo, E.F., Soares, E.M.B., Silva, I.R., 2021. Eucalypt harvest residue management influences microbial community structure and soil organic matter fractions in an afforested grassland. *Soil Tillage Res.* 205, 104787. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104787>.
- Otoul, E., 1960. Le système racinaire de l'hévéa dans les conditions écologiques de Yangambi.
- Pawlett, M., Hannam, J.A., Knox, J.W., 2021. Redefining soil health. *Microbiology* 167. <https://doi.org/10.1099/mic.0.001030>.
- Peerawat, M., Bland, A., Trap, J., Chevallier, T., Alonso, P., Gay, F., Thaler, P., Spor, A., Sebag, D., Choosai, C., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Brauman, A., 2018. Rubber plantation ageing controls soil biodiversity after land conversion from cassava. *Agric. Ecosyst. Environ.* 257, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.034>.
- Perron, T., Mareschal, L., Laclau, J.-P., Defontaine, L., Delepote, P., Masson, A., Cauchy, T., Gay, F., 2021. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations established on two soil types: implications for nutrient management over the immature phase. *Ind. Crop. Prod.* 159, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113084>.
- Pheap, S., Lefèvre, C., Thoumzeau, A., Leng, V., Boulakia, S., Koy, R., Hok, L., Lienhard, P., Brauman, A., Tivet, F., 2019. Multi-functional assessment of soil health under conservation agriculture in Cambodia. *Soil Tillage Res.* 194, 104349. <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104349>.
- Qian, P., Schoenau, J.J., 2002. Practical applications of ion exchange resins in agricultural and environmental soil research. *Can. J. Soil Sci.* 9–21.
- Rab, M.A., 1994. Changes in physical properties of a soil associated with logging of *Eucalyptus regnans* forest in southeastern Australia. *For. Ecol. Manag.* 70, 215–229.
- Reeves, D.W., 1997. The role of soil organic matter in maintaining soil quality in continuous cropping systems. *Soil Tillage Res.* 43, 131–167.
- Salako, F.K., Hauser, S., Babalola, O., Tian, G., 2001. Improvement of the physical fertility of a degraded Alfisol with planted and natural fallows under humid tropical conditions. *Soil Use Manag.* 17, 41–47.
- Schimann, H., Joffre, R., Roggy, J.-C., Lensi, R., Domenach, A.-M., 2007. Evaluation of the recovery of microbial functions during soil restoration using near-infrared spectroscopy. *Appl. Soil Ecol.* 37, 223–232. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.07.001>.
- Shah, A.N., Tanveer, M., Shahzad, B., Yang, G., Fahad, S., Ali, S., Bukhari, M., Tung, S., Hafeez, A., Souliyanonh, B., 2017. Soil compaction effects on soil health and cropproductivity: an overview. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 24, 12.
- Siebers, N., Bauke, S., Tamburini, F., Amelung, W., 2018. Short-term impacts of forest clear-cut on P accessibility in soil microaggregates. An oxygen isotope study. *Geoderma* 315, 59–64.
- Simorangkir, D., 2006. Fire use: is it really the cheaper land preparation method for large-scale plantations? *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 12, 147–164. <https://doi.org/10.1007/s11027-006-9049-2>.
- Sivanadyan, K., Ghandimathie, H., Haridas, G., 1995. Rubber, a unique crop: the mature hevea stand as a nutritionally self-sustaining ecosystem in relation to latex yield. *J. Agric. Sci.* 126, 522.
- Swift, M.J., Kang, B.T., Mulongoy, K., Woomer, P., 1991. Organic-matter management for sustainable soil fertility in tropical cropping systems. Evaluation for Sustainable Land Management in the Developing World: Proceedings of the International Workshop on Evaluation for Sustainable Land Management in the Developing World.
- Swift, M.J., Izac, A.-M.N., van Noordwijk, M., 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions? *Agric. Ecosyst. Environ.* 104, 113–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.013>.
- Thoumzeau, A., Gay, F., Alonso, P., Suvannang, N., Phonginda, A., Panklang, P., Tiphaine, C., Bessou, C., Brauman, A., 2017. SituResp®: a time- and cost-effective method to assess basal soil respiration in the field. *Appl. Soil Ecol.* 121, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.10.006>.
- Thoumzeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Panklang, P., Puttaso, P., Peerawat, M., Heepngoen, P., Polwong, P., Koonklang, N., Sdoodee, S., Chantuma, P., Lawongsa, P., Nimkingrat, P., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019a. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part B: investigating the impact of land management of rubber plantations on soil quality with the Biofunctool® index. *Ecol. Indic.* 97, 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.028>.
- Thoumzeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Trap, J., Marichal, R., Mareschal, L., Decaëns, T., Bottinelli, N., Jaillard, B., Chevallier, T., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019b. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecol. Indic.* 97, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.023>.
- Tondoh, J.E., Dimobe, K., Guéi, A.M., Adahe, L., Baidai, Y., N'Dri, J.K., Forkuor, G., 2019. Soil health changes over a 25-year chronosequence from Forest to plantations in rubber tree (*Hevea brasiliensis*) landscapes in Southern Côte d'Ivoire: do earthworms play a role? *Front. Environ. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00073>.
- van Gestel, C.A.M., Kruidenier, M., Berg, M.P., 2003. Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity. *Biol. Fertil. Soils* 37, 115–123. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0575-0>.
- Versini, A., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Kinana, A., Mareschal, L., Zeller, B., Ranger, J., Epron, D., 2013. The manipulation of organic residues affects tree growth and heterotrophic CO<sub>2</sub> efflux in a tropical eucalyptus plantation. *For. Ecol. Manag.* 301, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.045>.
- Versini, A., Zeller, B., Derrien, D., Mazoumbou, J.-C., Mareschal, L., Saint-André, L., Ranger, J., Laclau, J.-P., 2014. The role of harvest residues to sustain tree growth and soil nitrogen stocks in a tropical eucalyptus plantation. *Plant Soil* 376, 245–260. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1963-y>.
- Vrignon-Brenas, S., Gay, F., Ricard, S., Snoeck, D., Perron, T., Mareschal, L., Laclau, J.-P., Gohet, É., Malagoli, P., 2019. Nutrient management of immature rubber plantations. A review. 39. <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0554-6>.
- Watson, C.A., 1957. Cover plants in rubber cultivation. *J. Rubb. Res. Inst. Malay* 18, 123–308.
- Watson, G.A., 1964. Maintenance of soil fertility in the permanent cultivation of *Hevea brasiliensis* in Malaya. *Outlook Agric.* 4, 103–109.
- Weil, R.R., Islam, K.R., Stine, M.A., Gruver, J.B., Samson-Liebig, S.E., 2003. Estimating active carbon for soil quality assessment: a simplified method for laboratory and field use. *Am. J. Altern. Agric.* 18, 3–17.
- Xiao, K., Li, D., Wen, L., Yang, L., Luo, P., Chen, H., Wang, K., 2018. Dynamics of soil nitrogen availability during post-agricultural succession in a karst region, southwest China. *Geoderma* 314, 184–189. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.018>.
- Yew, F.K., 2001. Impact of zero burning on biomass and nutrient turnover in rubber replanting. *Malays. J. Soil Sci.* 5, 19–26.

# COMMUNICATIONS ORALES ET POSTERS

## Présentations orales :

**Aymard K. Kouakou**, Kolo Yéo, Jean Trap, Thibaut Perron, Sidy Diakhaté, Frédéric Gay, and Alain Brauman, 2022. Resistance and resilience of soil biodiversity after tree logging : case studies in rubber plantation in Ivory Coast. EGU General Assembly 23-27 mai, Vienne, Autriche.

**Aymard K. Kouakou**, Kolo Yéo, Frédéric Gay, Alain Brauman, 2021. Résistance et résilience de la biodiversité du sol après abattage des arbres : cas de l'hévéaculture en Côte d'Ivoire Journées thématiques biodiversité des Montpellier Global Days for Science and Education : Africa, 04-07 octobre Montpellier, France.

**Aymard K. Kouakou**, Yéo Kolo, Thibaut Perron, Frédéric Gay, Alain Brauman, 2021. La restitution des résidus d'hévéas après abattage de la précédente plantation améliore la restauration de la faune du sol. 15<sup>èmes</sup> Journées d'Etudes des Sols, 21-25 juin Orleans, France.

**Aymard K. Kouakou**, 2019. Importance et préservation de la biodiversité du sol, suivi d'une démonstration pratique à la loupe binoculaire de la reconnaissance des organismes du sol. Animation d'atelier à la 5ème édition du Salon de l'Agriculture et des Ressources animales d'Abidjan (SARA), 22 novembre au 1er décembre Abidjan, Côte d'Ivoire.

## Présentations posters :

**Aymard K. Kouakou**, Thibaut Perron, François Gatignol, Kolo Yeo, Alain Brauman, 2023. La matière organique accélère la résilience de la biodiversité et des fonctions du sol dans les replantations d'hévéas en Côte d'Ivoire. 16<sup>èmes</sup> Journées d'Etudes des Sols, 26-29 juin Dijon, France.

**Aymard K. Kouakou**, Brauman Alain, Yéo Kolo, Dramé Fatoumata, Perron Thibaut, Gay Frédéric, Konaté Souleymane, Masse Dominique, 2019. Biodiversité des sols : cas de l'hévéaculture en Côte d'Ivoire. 5ème édition du Salon de l'Agriculture et des Ressources animales d'Abidjan (SARA), 22 novembre au 1er décembre Abidjan, Côte d'Ivoire.

**Aymard K. Kouakou**, Perron Thibaut, Simon Charlotte, Yéo Kolo, Konaté Souleymane, Hedde Mickael, Gay Frédéric, Brauman Alain, 2019. Logging residues management after disturbance improve the resilience of soil biodiversity and functions : a case study in rubber plantations in Côte d'Ivoire. 2nd Conference on Sustainable Intensification *Sustainable Intensification levers for agroecological transition of production systems in sub-Saharan Africa*, 8-9-10 octobre Dakar Sénégal.

EGU22-9895

<https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-9895>

EGU General Assembly 2022

© Author(s) 2022. This work is distributed under the Creative Commons Attribution 4.0 License.



## Resistance and resilience of soil biodiversity after tree logging: case studies in rubber plantation in Ivory Coast

**Aymard Kouakou**, Kolo Yéo, Jean Trap, Thibaut Perron, Sidy Diakhaté, Frédéric Gay, and Alain Brauman

French National Research Institute for Sustainable Development (IRD), UMR Eco&Sols, Montpellier, France  
([aymard.kouakou@ird.fr](mailto:aymard.kouakou@ird.fr))

### Abstract

After a Rubber plantation cycle (25 to 40 years), the greatest risk of soil degradation occurred during the replanting period which extends from the clear cutting of an old plantation to the planting of young rubber trees. During this period, the soil is subject to numerous disturbances mainly related to (1) the opening up of the environment following clear cutting (2) the export of organic matter with machines and (3) the practice of deep subsoiling by heavy machinery. These practices may affect directly or indirectly biodiversity and the delivery of soil functions (Missanjo and Kamanga-Thole 2014).

To mitigate soil degradation after one or more plantation cycles, some agricultural practices are commonly used, such as the implementation of a cover crop in the inter-rows at planting (Gao et al. 2017; Liu et al. 2018). Another alternative to restore soil functions is to leave the logging residues (i.e. trunk, branches, leaves and roots of the logged plantation) on the plot, given the high amount of carbon and nutrients accumulated in the tree at the clear-cut stage (Perron et al. 2021). The positive impact of crop residues has been demonstrated on soil fauna resilience (Lassauce et al. 2012; Carron et al. 2015), soil organic carbon and nutrients (Alam et al. 2018). However, so far, this agroecological practice has never been tested in rubber plantations and the effect of the restitution of logging residues on soil functioning has never been addressed.

We set up a field experiment after logging of the previous old RP in two industrial rubber plantations in Ivory Coast with contrasting soil types. In each RP, different type of logging residues and legume were added after clear cutting to determine their respective impact on the resilience of soil biodiversity. We hypothesized that (i) the input of logging residues and legumes after a clear-cutting will promote the resilience of soil biodiversity (microbial, nematode and macrofauna) (ii) soil types will affect the level of resistance and resilience of the soil biodiversity.

In both sites, we observed a significant loss of soil biodiversity, 6 months after clear-cutting and land preparation. The negative impact of mechanical disturbance on the dynamics of soil biodiversity has been revealed by lower abundance, richness, beta diversity, ecological indexes and co-occurrence networks. For example, soil macrofauna density significantly dropped by 36.04

and 93.65% at sandy and clay site respectively. Macrofauna diversity decreased significantly by 60.6% at sandy site and 91.39% at clay site. Practices with logging residues contributed to higher resilience of macrofauna density (~ 360% in clay site and 300% in sandy site) and diversity (134–154% in clay site and 58-73% in sandy site) than practice without residues (75–97% in clay site and 35-38% in sandy site). The application of logging residues and legume was the most efficient practice to promote soil biodiversity and to mitigate the negative impact of clear-cutting in rubber monocultures after a 40 years' rotation.

Key words: Soil biodiversity, Rubber plantation, Restoration, Logging residues



Lundi 04 octobre 2021 – 9h55 - 10h15

## **Resistance and resilience of soil biodiversity after tree logging: case studies in rubber plantation in Ivory Coast**

2a - Authors, apart from your name as presenter you can add co-authors if you wish.

Aymard K. KOUAKOU, Kolo YEO, Frédéric GAY, Alain BRAUMAN

2b- a brief presentation of your conference in a few lines, maximum 223 characters including spaces (title not included)

The effect of tree plantations on soil biological functions when tree plantations replace tropical forests is known to be detrimental. However, the most current trend is to repeat tree plantations on the same land after clear cutting with probable strong disturbance on soil functions. We addressed this question in rubber plantation, one of the world's important tropical perennial crops by using the soil biodiversity (microbial, nematode and macrofauna) as an indicator that provided information on soil functioning. We hypothesized that (i) the restitution of logging residues of previous plantation will foster the resilience of the soil biodiversity; (ii) this resilience will depend on soil types. An experimental design with different levels of logging residues of the previous rubber plantation and legumes (*Pueraria phaseoloides*) has been set up in two rubber plantations in Ivory Coast with contrasting soil types. The response of soil biodiversity to clear cutting has been monitored every 6 months over 24 months. The negative impact of mechanical disturbance on the dynamics of soil biodiversity has been revealed by lower abundance, richness, beta diversity, ecological indexes and co-occurrence networks. Our analysis suggests that soil biodiversity parameters were significantly more resilient in fields amended with logging residues. However, this resilience is more dependent on local site conditions, probably by soil texture, rather than the gradient of logging residues input.

2c- a presentation of your conference (a little longer): 400 characters including spaces

Rubber plantation (RP) are widely used with a rotation period of 25 to 40 years (Oku et al. 2012). After a RP cycle, the greatest risk of soil degradation occurred during the replanting period which extends from the clear cutting of an old plantation to the planting of young rubber trees. During this period, the soil is subject to numerous disturbances mainly related to (1) the opening up of the environment following clear cutting (2) the export of organic matter with machines and (3) the practice of deep subsoiling by heavy machinery. These practices may affect directly or indirectly biodiversity and the delivery of soil functions (Missanjo and Kamanga-Thole 2014).

To mitigate soil degradation after one or more plantation cycles, some agricultural practices are commonly used, such as the implementation of a cover crop in the inter-rows at planting (Gao et al. 2017; Liu et al. 2018). Another alternative to restore soil functions is to leave the logging residues (i.e. trunk, branches, leaves and roots of the logged plantation) on the plot, given the high amount of carbon and nutrients accumulated in the tree at the clear-cut stage (Perron et al. 2021). The positive impact of crop residues has been demonstrated on soil fauna resilience (Lassauce et al. 2012; Carron et al. 2015), soil organic carbon and nutrients (Alam et al. 2018). However, so far, this agroecological practice has never been tested in rubber plantations and the effect of the restitution of logging residues on soil functioning has never been addressed.

To determine the importance of the organic matter input depending to the soil type, we set up a field experiment after logging of the previous old RP in two industrial rubber plantations in Ivory Coast with contrasting soil types. In each RP, different type of logging residues and legume were added after clear cutting to determine their respective impact on the resilience of soil biodiversity. We hypothesized that (i) the input of logging residues and legumes after a clear-cutting will promote the resilience of soil biodiversity (ii) soil types will affect the level of resistance and resilience of the soil biodiversity.

In both sites, we observed a significant loss of soil biodiversity, 6 months after clear-cutting and land preparation. For example, soil macrofauna density significantly dropped by 36.04 and 93.65% at sandy and clay site respectively. Macrofauna diversity decreased significantly by 60.6% at sandy site and 91.39% at clay site. Practices with logging residues contributed to higher resilience of macrofauna density (~ 360% in clay site and 300% in sandy site) and diversity (134–154% in clay site and 58-73% in sandy site) than practice without residues (75–97% in clay site and 35-38% in sandy site). The application of logging residues and legume was the most efficient practice to promote soil biodiversity and to mitigate the negative impact of clear-cutting in rubber monocultures after a 40 years' rotation. However, the soil types determine both the level of resistance and resilience of the soil biodiversity.

2d- a biographical sketch in a few lines of 300 characters spaces included

I am Aymard K. KOUAKOU of Ivorian nationality. I am Phd student (3rd year) at the University NANGUI ABROGOUA at the Laboratory of Ecology and Sustainable Development. My thesis is carried out in partnership between the IRD (UMR&SOLS, Montpellier) and my University. I am interested in soil biodiversity (bacteria, fungi, nematodes, springtails, macrofauna). I focus on these communities and their relationships with soil functioning. I also work on microbial networks to analyse co-occurrences and interactions between soil microbial community members. I also study the ecological and biological traits of soil organisms.

2e- full name of your lab or institution + possibly a link to a site where your publications are listed and/or accessible (for example HAL).

UMR Eco&Sols Écologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et agro-écosystèmes (Montpellier France),  
Université NANGUI ABROGOUA (Laboratoire d'Écologie et de Développement Durable, Abidjan Côte d'Ivoire).

# Résistance et résilience de la biodiversité du sol après abattage des arbres : cas de l'hévéaculture en Côte d'Ivoire

2a-

Aymard Kouakou KOUAKOU, Kolo YEO, Frédéric GAY, Alain BRAUMAN

2b-

La transformation des forêts tropicales en plantations d'arbres entraîne des impacts négatifs considérables sur le fonctionnement biologique du sol. Cependant, la tendance actuelle est de répéter les plantations d'arbres sur le même sol après une coupe à blanc, avec une forte perturbation probable des fonctions du sol. Nous avons abordé cette question dans les plantations d'hévéas, en utilisant la biodiversité du sol (microbienne, nématode et macrofaune) comme indicateur qui fournit des informations sur le fonctionnement du sol. Nous avons émis l'hypothèse que (i) la restitution des résidus d'abattage de la précédente plantation favorisera la résilience de la biodiversité du sol ; (ii) cette résilience dépendra des types de sol. Un dispositif expérimental avec différents niveaux de matières organiques sous forme de résidus d'abattage et de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) a été mis en place dans deux plantations d'hévéas en Côte d'Ivoire aux conditions pédoclimatiques contrastées. La réponse de la biodiversité du sol à la coupe à blanc a été suivie tous les 6 mois pendant 24 mois. L'impact négatif de la perturbation mécanique sur la dynamique de la biodiversité du sol a été révélé par une baisse de l'abondance totale, de la richesse taxonomique, de la diversité bêta, des indices écologiques et des réseaux de co-occurrence. Notre analyse a montré que les paramètres de la biodiversité du sol étaient significativement plus résilients dans les parcelles avec résidus d'abattage que celles sans apports. Cependant, cette résilience dépend davantage des conditions locales du site, probablement de la texture du sol, plutôt que de la quantité de résidus apportées.

2c-

Les plantations d'hévéas sont largement exploitées sur une période de rotation de 25 à 40 ans (Oku et al. 2012). Après un cycle d'hévéaculture, le risque le plus important de dégradation du sol survient pendant la phase de replantation qui s'étend de l'abattage d'une ancienne plantation à la plantation de jeunes hévéas. Durant cette période, le sol est soumis à de nombreuses perturbations principalement liées à (1) l'ouverture du milieu suite à l'abattage des arbres (2) l'exportation de la matière organique avec des machines et (3) la pratique du sous-solage par des engins lourds. Ces pratiques peuvent affecter directement ou indirectement la biodiversité et la délivrance des fonctions du sol (Missanjo et Kamanga-Thole 2014).

Pour atténuer la dégradation des sols après un ou plusieurs cycles de plantation, certaines pratiques agricoles sont couramment utilisées, comme la mise en place d'une plante de couverture dans les inter-rangs lors de la plantation (Gao et al. 2017 ; Liu et al. 2018). Une autre alternative pour restaurer les fonctions du sol consiste à laisser les résidus d'abattage (c'est-à-dire le tronc, les branches, les feuilles et les racines de la précédente plantation) sur la parcelle, étant donné la quantité élevée de carbone et de nutriments accumulés dans l'arbre au stade de la coupe à blanc (Perron et al. 2021). L'impact positif des résidus de culture a été démontré sur la résilience de la faune du sol (Lassauce et al. 2012 ; Carron et al. 2015), le carbone organique et les nutriments du sol (Alam et al. 2018). Cependant, jusqu'à présent, cette pratique agroécologique n'a jamais été testée dans les plantations d'hévéa et l'effet de la restitution des résidus d'abattage sur le fonctionnement des sols n'a jamais été abordé.

Pour déterminer l'importance de l'apport de matières organiques en fonction du type de sol, nous avons mis en place un dispositif expérimental après l'abattage de l'ancienne plantation dans deux plantations industrielles d'hévéas en Côte d'Ivoire aux types de sol contrastés. Dans chaque plantation, différents types de résidus d'abattage et de légumineuses ont été ajoutés après la coupe à blanc afin de déterminer leur impact respectif sur la résilience de la biodiversité du sol. Nous avons émis l'hypothèse que (i) l'apport de résidus d'abattage et de légumineuses après une coupe à blanc favorisera la

résilience de la biodiversité du sol (ii) les types de sol affecteront le niveau de résistance et de résilience de la biodiversité du sol.

Dans les deux sites, nous avons observé une perte significative de la biodiversité du sol, 6 mois après la coupe à blanc et la préparation du terrain. Par exemple, la densité de la macrofaune du sol a diminué de manière significative de 36 et 93% sur les sites sableux et argileux respectivement. La diversité de la macrofaune a baissé de manière significative de 60% sur le site sableux contre 91% sur le site argileux. Les traitements avec résidus d'abattage ont contribué à une résilience plus élevée de la densité de la macrofaune (~360% dans le site argileux et 300% dans le site sableux) et de la diversité (134-154% dans le site argileux et 58-73% dans le site sableux) que les traitements sans résidus (75-97% dans le site argileux et 35-38% dans le site sableux). L'application de résidus d'abattage et de légumineuses serait la pratique la plus efficace pour promouvoir la biodiversité du sol et atténuer l'impact négatif de la coupe à blanc dans les monocultures d'hévéas après une rotation de 40 ans. Cependant, les types de sol déterminent à la fois le niveau de résistance et de résilience de la biodiversité du sol.

2d-

Je suis Aymard K. KOUAKOU de nationalité ivoirienne. Je suis en 3<sup>e</sup> année de doctorat à l'Université NANGUI ABROGOUA d'Abidjan au Laboratoire d'Ecologie et de Développement Durable. Ma thèse se fait en coencadrement entre l'IRD (UMR&SOLS, Montpellier) et mon Université. Je m'intéresse à la biodiversité du sol (Bactéries, champignons, nématodes, collembolles, macrofaune). Je m'intéresse à ces communautés ainsi que leurs relations avec le fonctionnement du sol. Je m'intéresse aussi aux réseaux d'interactions des communautés microbiennes. Je travaille également sur les traits écologiques et biologiques des organismes du sol.

2e-

UMR Eco&Sols Ecologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et agro-écosystèmes (Montpellier France),  
Université NANGUI ABROGOUA (Laboratoire d'Ecologie et de Développement Durable, Abidjan Côte d'Ivoire).



Association Française  
pour l'étude du sol



2021

**ACTES**  
**des**  
**15<sup>èmes</sup>** **Journées d'Étude des Sols**

**Programme**

**Résumés des communications**

**Semaine du 21 au 25 juin**



International Union of Soil Sciences



**International  
Decade of Soils**  
2015-2024

## La restitution des résidus d'hévéas après abattage de la précédente plantation améliore la restauration de la faune du sol

Kouakou K. Aymard<sup>1,2</sup>, Yéo Kolo<sup>1</sup>, Thibaut Perron<sup>3</sup>, Frédéric Gay<sup>3</sup>, Alain Brauman<sup>2</sup>

<sup>1</sup>University NANGUI ABROGOUA, Abidjan, Côte d'Ivoire

<sup>2</sup>IRD, UMR Eco&Sols, Montpellier, France

<sup>3</sup>CIRAD, UMR Eco&Sols, Montpellier, France

*Mots-Clés* : résidus d'hévéa, légumineuses, perturbation, restauration, biodiversité du sol

Le changement d'usage des terres est à l'origine de modifications des écosystèmes, provoquant la perte de nombreuses espèces et entraînant leur substitution par d'autres espèces ayant des traits différents. Dans les plantations d'hévéas, le maintien et la restauration de la biodiversité après des rotations successives est indispensable pour assurer la durabilité fonctionnelle des sols. L'objectif de cette étude était d'évaluer l'effet d'apport de matières organiques sur la restauration de la diversité faunique du sol. Pour cela, un dispositif expérimental impliquant différents niveaux de matières organiques sous forme de résidus d'hévéas issus de la plantation précédente (*Hevea brasiliensis*) et de légumineuses (*Pueraria Phaseoloides*) a été mise en place dans 2 plantations industrielles d'hévéas (SAPH et SOGB) en Côte d'Ivoire. Les micro-organismes du sol ont été évalués par la mesure des profils moléculaires via un séquençage haut débit de l'ADN16S (bactéries) et de l'ADN18S (champignons) et des profils métaboliques via la technique de Microresp<sup>TM</sup>. Les nématodes du sol ont été caractérisés par la méthode modifiée de Seinhorst. Les mesures de diversité de la macrofaune ont été effectuées par la méthode TSBF. Six mois après l'abattage de la précédente plantation, une baisse de la densité (87% à la SOGB et 30% à la SAPH) et de la diversité (14% à la SOGB et 40% à la SAPH) de la macrofaune du sol a été observée. Vingt-quatre mois après l'abattage, la densité et la diversité des bactéries, des nématodes et de la macrofaune du sol ont montré une restauration plus rapide dans les pratiques avec résidus d'hévéas et légumineuses par rapport au contrôle. A la SOGB par exemple, la densité de la macrofaune du sol a été restaurée de 200 à 300 % dans les pratiques avec résidus d'hévéas et de 8 à 100 % dans les pratiques sans résidus et avec légumineuses. Tandis que la diversité a été restaurée de 130 à 150% dans les pratiques avec résidus contre 75 à 97 % dans les pratiques sans apports. A la SAPH, une restauration de de 300% de la densité de la macrofaune a été observée dans les pratiques avec résidus contre 70% dans les pratiques sans résidus. La diversité a été restaurée de 58 à 74 % dans les pratiques avec résidus d'hévéa contre 35 à 39% dans les pratiques avec légumineuses et sans résidus. Le taux de renouvellement dans la composition taxonomique des bactéries, des nématodes et de la macrofaune était influencé aussi bien par les dates d'échantillonnage que les pratiques au sein de chaque site. Ces résultats montrent que la restauration de la biodiversité du sol aux pratiques n'est pas générique et dépend des sites (climat et texture du sol). Cette étude montre que l'apport de matières organiques constitue le levier principal de la restauration de la biodiversité du sol dans les plantations d'hévéas lors de la phase immature.

Aymard KOUAKOU<sup>1,2</sup>, Thibaut PERRON<sup>3</sup>, François GATIGNOL<sup>1,4</sup>, Kolo YEO<sup>2</sup>, Alain BRAUMAN<sup>1</sup>

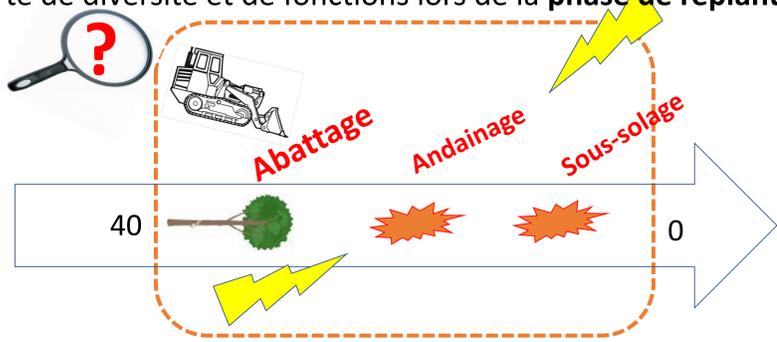
<sup>1</sup>IRD, UMR Eco&Sols ; <sup>2</sup> Université NANGUI ABROGOUA, Côte d'Ivoire ; <sup>3</sup> Cirad, UMR ABSys ; <sup>4</sup> AgroParisTech

Contact: [aynard.kouakou@ird.fr](mailto:aynard.kouakou@ird.fr) (Université NANGUI ABROGOUA) ; [alain.brauman@ird.fr](mailto:alain.brauman@ird.fr) (IRD -UMR Eco&Sols)

IFC

## Introduction : impact des plantations d'hévea sur le sol

1) Le problème : Nos études précédentes (approche synchronique) ont montré une perte de diversité et de fonctions lors de la phase de replantation de l'hévea



Années après la plantation (Panklang et al., 2021, 2022)

2) Solution envisagée : restitution de résidus d'abattage et semis d'une légumineuse pour restaurer la biodiversité et les fonctions du sol



## Méthodologie



### Suivi diachronique sur 24 mois après abattages

Evaluations à 0, 6, 12, 18 et 24 mois après l'abattage



Macrofaune



Nématodes

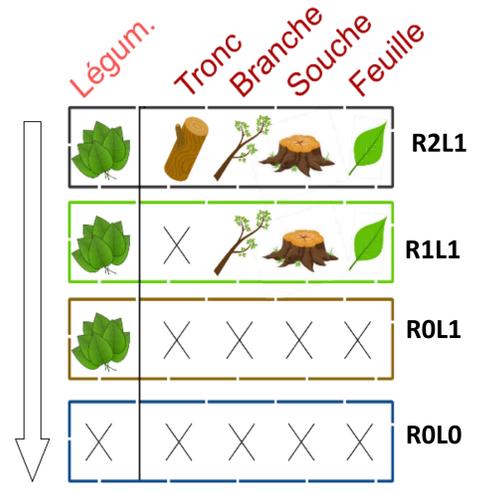


Micro-organismes (méthodes moléculaires)



Fonctions du sol (Biofunctool®)

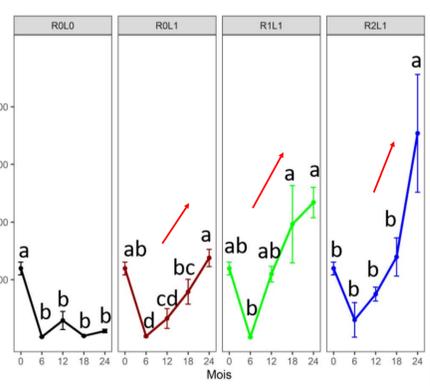
### 4 modalités de gestion étudiées



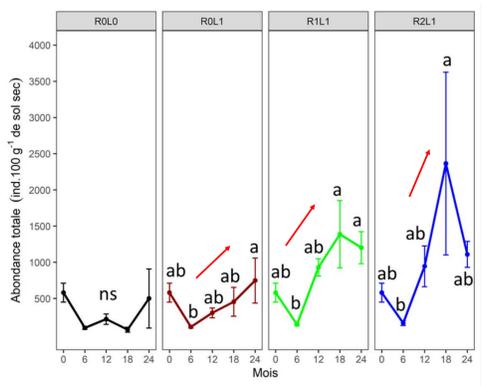
## Résultats



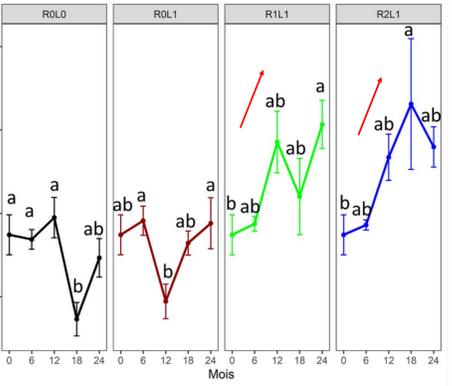
Densité totale (ind.m<sup>-2</sup>)



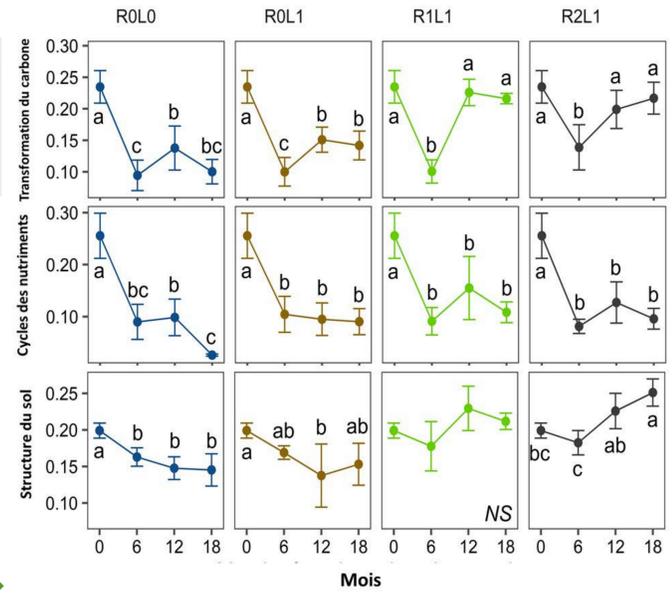
Abondance totale (ind.100 g<sup>-1</sup> de sol sec)



Biomasse microbienne (µgC.gsol<sup>-1</sup>)



Restauration rapide des 3 composantes de la biodiversité du sol en présence de légumineuse et de résidus d'abattage



Restauration totale en présence de résidus d'abattage

Pas de restauration en présence ou absence de résidus d'abattage

Restauration partielle en présence de résidus d'abattage

## Conclusion

- Résidus d'abattage couplés à la légumineuse permettent une restauration plus rapide de la biodiversité quel que soit l'organisme étudié.
- Restauration plus rapide de la structure du sol et du carbone par rapport au cycle des nutriments.
- Effet plus qualitatif que quantitatif de la matière organique apportée sur la résilience fonctionnelle du système sol.



# SARA 2019

SALON INTERNATIONAL DE L'AGRICULTURE  
ET DES RESSOURCES ANIMALES D'ABIDJAN  
DU 22 NOV. AU 01 DÉC.

## Agriculture intelligente & Innovations technologiques

Quelles perspectives pour l'agriculture africaine?

DES OPPORTUNITÉS D'INVESTISSEMENTS



French National Research  
Institute for Sustainable  
Development



Institut de Recherche  
pour le Développement  
FRANCE

# GUIDE PRATIQUE DE L'IRDIEN

*STAND IRD, PROGRAMMATION, STATION DE TRAVAIL START-UP*

# 3 POSTERS

## Le Stand de l'IRD *Les sols*

**Plus de carbone organique dans les sols pour  
une agriculture durablement productive et  
pour faire face aux changements climatiques**

Dominique MASSE

[Dominique.Masse@ird.fr](mailto:Dominique.Masse@ird.fr)

**Biodiversité des sols**

*Cas de l'hévéaculture en Côte d'Ivoire*

Aymard KOUAKOU

[Aymard.Kouakou@ird.fr](mailto:Aymard.Kouakou@ird.fr)

**BIOFUNCTOOL®**

**Un set d'indicateurs pour évaluer l'impact  
des pratiques agricoles sur la qualité des sols**

Alain BRAUMAN

[Alain.Brauman@ird.fr](mailto:Alain.Brauman@ird.fr)



**+** Démonstration à l'aide d'une  
loupe binoculaire avec  
possibilité pour le public de  
manipuler des échantillons  
d'insectes présents dans les sols



Jeu des 7  
familles  
IRD

# Biodiversité des sols

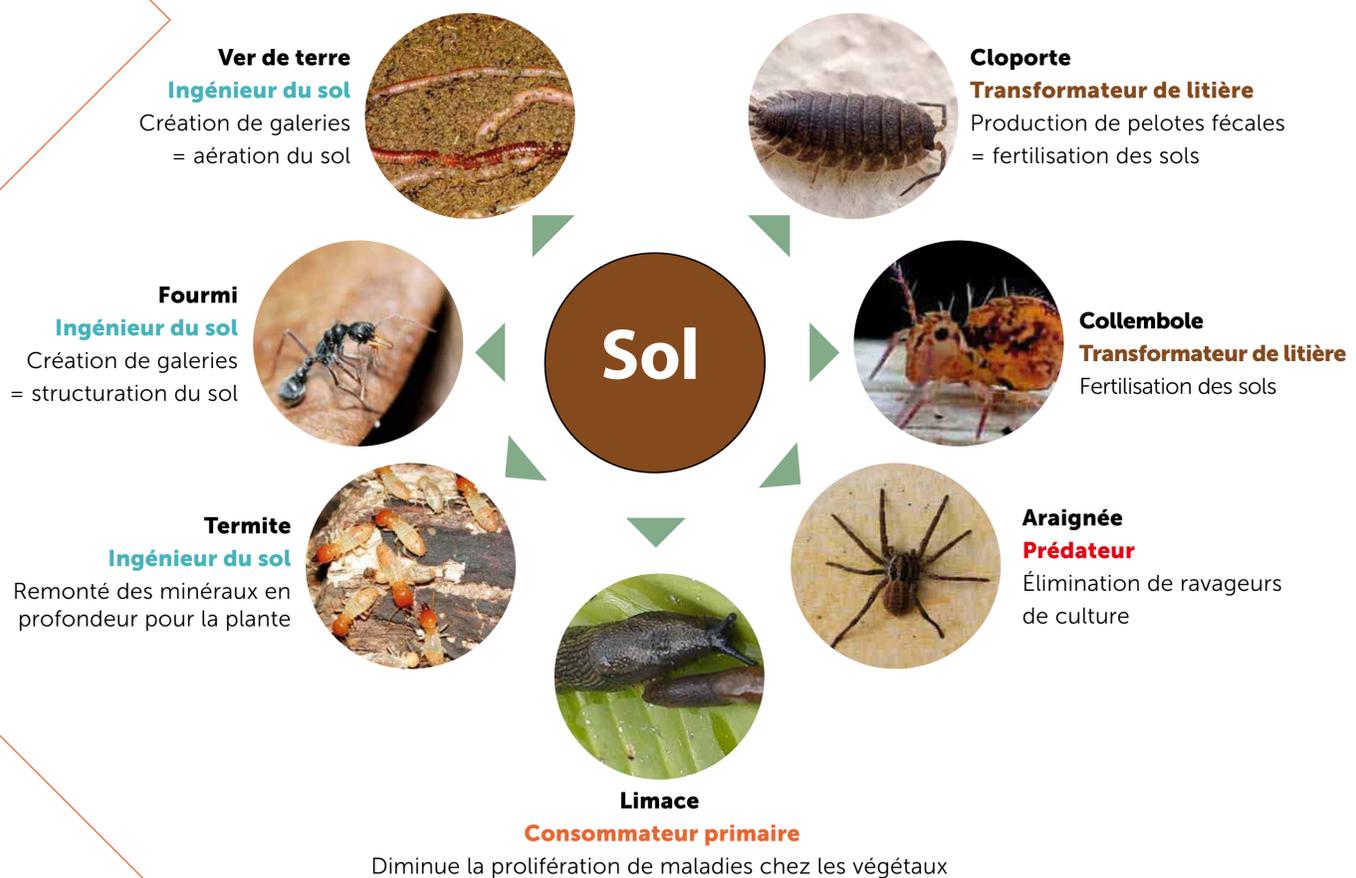
## Cas de l'hévéaculture en cote d'ivoire

Kouakou K. Aymard, Brauman Alain, Yéo Kolo, Dramé Fatoumata, Perron Thibaut,  
Gay Frédéric, Konaté Souleymane, Masse Dominique

Les sols de la Côte d'Ivoire abritent une grande diversité d'organismes. Ils regorgent d'invertébrés mais savez vous réellement qui ils sont et ce qu'ils font ? Ce projet s'inscrit dans la caractérisation temporelle de la biodiversité du sol dans les replantations d'hévéa

Le mot « **biodiversité** » est aujourd'hui couramment utilisé, mais de quoi s'agit-il ?  
« La **quantité** et la **composition** des espèces (les différents organismes) ainsi que leur **rôle enregistré** dans tous les milieux ».

### Qui sont-ils et que font-ils ?



### Contact

Aymard.Kouakou@ird.fr  
Université Nangui Abrogoua

alain.brauman@ird.fr  
IRD UMR ECO&SOLS

### Comment les trouver ?



Chaque espèce a son importance dans le sol. Il est donc plus que nécessaire de maintenir cette biodiversité et d'essayer de mieux comprendre ce monde souterrain fragile qui nous rend de nombreux services

# 2<sup>ème</sup> Conférence

## Intensification Durable



8 – 10 oct. 2019  
Dakar • Sénégal



### Leviers d'intensification pour une transition agroécologique des systèmes de production en Afrique Sub-Saharienne

2<sup>nd</sup> Conference on Sustainable Intensification

*Sustainable Intensification levers for agroecological transition of production systems in sub-Saharan Africa*

# Logging residues management after disturbance improve the resilience of soil biodiversity and functions: a case study in rubber plantations in Côte d'Ivoire

Kouakou K. Aymard\*, Perron Thibaut, Simon Charlotte, Yéo Kolo, Konaté Souleymane, Hedde Mickael, Gay Frédéric, Brauman Alain

Contact: [Aymard.Kouakou@ird.fr](mailto:Aymard.Kouakou@ird.fr), University Nangui Abrogoua, [alain.brauman@ird.fr](mailto:alain.brauman@ird.fr), IRD UMR ECO&SOLS



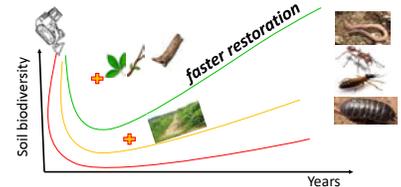
## 1-Tree Plantations and soil biodiversity and functions

\*Loss of soil fertility and biodiversity after logging

\*Loss of soil fertility and biodiversity after several rotations



## 2-Our Hypothesis



❖ Addition of organic matter after logging will increase the resilience of the soil biodiversity : diachronic approach

## 3-Methodologies

Where ?

South-West of Côte d'Ivoire (Grand Bébéry)



How ?

❖ Soil functions



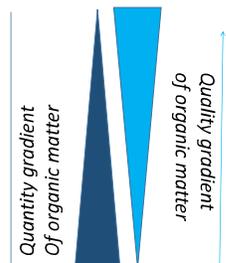
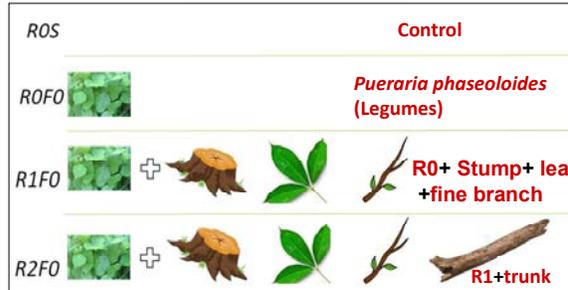
BIOFUNCTOOL® (Thoumazeau et al., 2019)

❖ Soil Biodiversity

✓ macrofauna

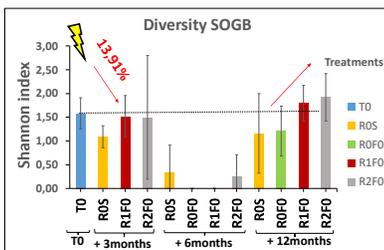
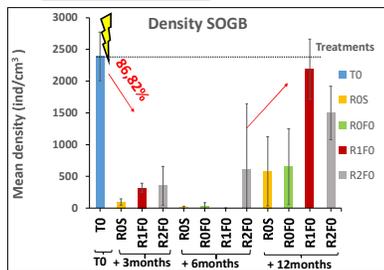


Experimental design



## 4-Results

Fig.1-Soil macrofauna

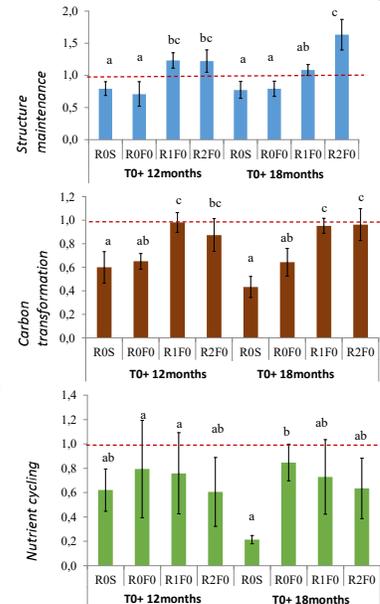


❖ Low **resistance** of macrofauna density

❖ High **resistance** of macrofauna diversity

❖ Faster **Resilience** for soil macrofauna biodiversity than for soil functioning

Fig.2-Soil functions



## 5-Conclusion

- Positive impact of organic residues on restoration of soil macrofaunal biodiversity
- Significant correlation between biodiversity loss and soil functioning
- Rate of recovery after logging differs among soil biodiversity and soil functioning

## RESUME

La restauration de la santé des sols après la fin de vie d'une plantation constitue un enjeu majeur pour lutter contre la pression foncière et la déforestation. L'objectif de cette thèse était d'évaluer les effets de la restitution de matières organiques sur le fonctionnement biologique du sol lors du processus de replantation des hévéas. Cette étude avait pour ambition de tester quatre hypothèses principales : (i) la résistance des organismes du sol à la perturbation varie en fonction de leur affiliation taxonomique ; (ii) l'apport de matières organiques favorise la résilience de la biodiversité du sol après l'abattage des hévéas ; (iii) les approches basées sur les caractéristiques fonctionnelles sont pertinentes pour caractériser le rôle fonctionnel des organismes du sol ; (iv) il existe des liens étroits entre les différents organismes étudiés et le fonctionnement du sol dans le contexte de la culture de l'hévéa. Pour tester ces hypothèses, nous avons mis en place une expérience sur 5 hectares dans deux plantations industrielles d'hévéas en Côte d'Ivoire, caractérisées par des propriétés édaphiques différentes. Nous avons mis en place différents niveaux de matières organiques sous forme de résidus d'abattage et de légumineuses (*Pueraria phaseoloides*) dans chaque site. La réponse des communautés d'organismes du sol, comprenant les micro-organismes, les nématodes, les collemboles et la macrofaune, a été évaluée à intervalles de six mois pendant une période de 24 mois dans chaque traitement. La macrofaune du sol a été échantillonnée à l'aide de la méthode des monolithes, tandis que les collemboles ont été capturés à l'aide de pièges fosses. Des échantillons de sol ont été prélevés dans les interlignes, dans la couche supérieure du sol (0-10 cm), pour extraire les nématodes libres selon la méthode modifiée de Sheinhort, et pour analyser les communautés microbiennes grâce à des analyses moléculaires (ADNr 16S et 18S). En parallèle, nous avons mesuré *in situ* les fonctions du sol, telles que la transformation du carbone, le cycle des nutriments et le maintien de la structure du sol, à l'aide de la méthode biofuntool. Les résultats de l'étude ont révélé une diminution importante de l'abondance, de la biomasse et des modifications de la composition taxonomique et fonctionnelle des différents groupes d'organismes du sol après l'abattage des hévéas, quel que soit le site. Toutefois, l'application de résidus d'abattage combinée à la légumineuse a eu un effet positif sur les caractéristiques des communautés de certains organismes du sol dans les deux sites. De plus, nous avons constaté que la diversité fonctionnelle des collemboles augmentait en fonction de la quantité de matières organiques restituée au sol. Des corrélations positives significatives ont été observées entre la densité des nématodes, la diversité de la macrofaune, la biomasse microbienne et certaines fonctions du sol. Cette étude confirme que l'apport de matières organiques joue un rôle central dans la résilience du fonctionnement biologique du sol lors des replantations d'hévéas. Cependant, cette résilience dépend à la fois des propriétés édaphiques du sol et de la quantité de matières organiques appliquée. Il est possible que la période de suivi de 24 mois ne soit pas suffisante pour permettre une restauration complète de la structure initiale des communautés. Des études supplémentaires seront nécessaires pour évaluer les effets à long terme de l'apport de matières organiques, couvrant ainsi les 6 années de la phase immature de plantation d'hévéas.

**Mots clés** : Biodiversité, Sol, Matière organique, Hévéa, Replantation, Résilience, Côte d'Ivoire.

## ABSTRACT

Restoring soil health after a planting's life cycle is an important challenge in the response to land pressure and deforestation. The objective of this thesis was to assess the effects of organic matter restoration on the biological functioning of the soil during the rubber tree replantation process. This study aimed to test four main hypotheses: firstly, that the resistance of soil organisms to disturbance varies according to their taxonomic classification; secondly, that the addition of organic matter promotes the resilience of soil biodiversity after rubber tree felling; thirdly, that approaches based on functional traits are relevant for characterizing the functional role of soil organisms; and finally, that there are close relationships between the different organisms studied and soil functioning in the context of rubber tree cultivation. To test these hypotheses, we conducted an experiment on 5 hectares within two industrial rubber tree plantations in Côte d'Ivoire, each characterized by different soil properties. We implemented varying levels of organic matter in the form of logging residues and legumes (*Pueraria phaseoloides*) in each site. The response of soil organism communities, including microorganisms, nematodes, collembolans, and macrofauna, was evaluated at six-month intervals over a period of 24 months in each treatment. Soil macrofauna was sampled using monoliths, while springtails were captured using pitfall traps. Soil samples were taken from the interrows in the upper soil layer (0-10 cm), where free-living nematodes were extracted using a modified Sheinhort method, and microbial communities were analyzed through molecular techniques (16S and 18S rRNA). Additionally, we measured *in situ* soil functions, such as carbon transformation, nutrient cycling, and soil structure maintenance, using the biofuntool method. The study's results revealed a significant decrease in abundance, biomass, and alterations in the taxonomic and functional composition of various soil organism groups after rubber tree felling, regardless of the site. However, the application of felling residues combined with leguminous plants had a positive effect on the characteristics of some soil organism communities in both sites. Furthermore, we observed that the functional diversity of collembolans increased with the quantity of organic matter returned to the soil. Significant positive correlations were also observed between nematode density, macrofauna diversity, microbial biomass, and certain soil functions. This study confirms that the addition of organic matter plays a central role in the resilience of soil biological functioning during rubber tree replantation. However, this resilience depends on both soil edaphic properties and the quantity of organic matter applied. It is possible that the 24-month monitoring period may not be sufficient to fully restore the initial structure of soil communities. Additional studies will be required to assess the long-term effects of organic matter application, covering the 6-year immature phase of rubber tree plantation.

**Key words** : Biodiversity, Soil, Organic matter, Hevea, Replanting, Resilience, Côte d'Ivoire.