

Analyse du fonctionnement biologique du sol par l'étude de la nématofaune : semis direct versus labour sur les hautes terres près d'Antsirabé (Madagascar)

C. Villenave⁽¹⁾, A. Oumar Ba⁽²⁾ et B. Rabary⁽³⁾

- 1) IRD UMR 210 ECO&SOLS, 2 place Viala, bâtiment 12, 34060 Montpellier cedex 1, France
- 2) IRD UMR 210 ECO&SOLS, LEMSAT - B.P. 1386, Dakar, Sénégal
- 3) FOFIFA URP SCRID c/o FOFIFA - B.P. 1690, Antananarivo, Madagascar

RÉSUMÉ

Les nématodes du sol possèdent des qualités multiples (abondance, diversité taxonomique et fonctionnelle, existence d'indices liés à l'état du sol) qui en font des indicateurs pertinents du fonctionnement du sol. Ils intègrent un grand nombre d'informations sur l'état de la micro-chaîne trophique du sol (compartiment microbien, microfaune et mésofaune) qui est responsable de la décomposition et de la minéralisation des nutriments.

La nématofaune a été analysée dans un essai comparant le semis direct avec restitution des résidus de récolte, au labour avec exportation des résidus de récolte dans une rotation soja / riz sur les hautes terres de Madagascar.

Les résultats obtenus durant les deux années d'étude (année en soja & année en riz) ne sont pas significativement différents pour une grande majorité de paramètres nématologiques ce qui signifie qu'à moyen terme de cette expérience (essai mis en place depuis 10 ans), les différences interannuelles liées à la culture sont très inférieures aux différences liées au travail du sol et à la fertilisation.

L'absence de travail du sol simultané à la restitution des résidus de récolte, ainsi que la fertilisation minérale et organique, induit une augmentation de l'abondance de la nématofaune tellurique. L'analyse de la composition de la nématofaune indique que les densités de nématodes phytophages d'une part et de nématodes omnivores et prédateurs d'autre part, sont significativement augmentées dans les systèmes en semis direct, alors que les fertilisations organiques et minérales induisent une augmentation de la plupart des groupes trophiques incluant également les microbivores (bactérovores et fongivores).

L'analyse des indices nématofauniques montre que le travail du sol ainsi que l'absence de fertilisation sont aussi responsables de la simplification qualitative de la micro-chaîne trophique du sol. Les systèmes en semis direct présentent une nématofaune plus complexe et moins opportuniste incluant des taxons sensibles aux perturbations contrairement au système labouré.

Mots clés

Sol, nématode, semis direct, agriculture de conservation, bio-indicateur.

SUMMARY**ANALYSIS OF THE SOIL BIOLOGICAL FUNCTIONING BY NEMATODE COMMUNITY STRUCTURE STUDY:****Direct seeding versus tillage in the upper lands near Antsirabe (Madagascar)**

Nematodes possess several qualities such as abundance in soil, taxonomic and functional diversity, availability of indices linked to soil functioning. Nematode community structure integrates a lot of information of the soil micro-food web (microbial compartment, microfauna and mesofauna) which is responsible for the decomposition and mineralization of nutrients through organic matter transformation. Soil nematofauna was analyzed in an experimental design comparing direct seeding with restitution of crop residues, to tillage with crop residues exportation, in rice / soybean rotation in the highlands of Madagascar.

The results obtained the two years of the study (Soya & Rice years) were not significantly different for most nematological parameters which means that over the medium term of the experiment (about 10 years) the interannual differences related to culture are much lower than the differences due to tillage or fertilization.

Conservation agriculture (no tillage, returning crop residues) and mineral and organic fertilization induced an increase of soil nematofauna abundance. Analysis of nematofauna composition indicates that plant-feeding nematodes on the one hand and omnivorous and carnivorous nematodes on the other hand were significantly increased in direct seeding systems. Organic and mineral fertilization led to an increase of most trophic groups including also microbivores (bacterial-feeding and fungal-feeding nematodes).

The nematode indices showed that tillage and absence of fertilization were responsible of the qualitative (composition of the community) and quantitative (density of nematodes) simplification of the soil micro-food web. Soils under conservation agriculture presented a more complex community; less opportunistic nematode taxa were present whereas taxa sensitive to disturbance were more abundant than in the ploughed soils.

Key-words

Soil, nematode, direct seeding, conservation agriculture, bio-indicator.

RESUMEN**ANÁLISIS DEL FUNCIONAMIENTO BIOLÓGICO DEL SUELO POR EL ESTUDIO DE LA NEMATOFUNA: Siembra directa versus labranza sobre las tierras altas cerca de Antsirabe (Madagascar)**

Los nematodos del suelo poseen calidades múltiples (abundancia, diversidad taxonómica y funcional, existencia de índices ligados al estado del suelo) que los hacen indicadores pertinentes del funcionamiento del suelo. Integran un gran número de informaciones sobre el estado de la microcadena trófica del suelo (compartimiento microbiano, microfauna y mesofauna) que está responsable de la descomposición y de la mineralización de los nutrientes.

Se analizó la nematofauna en un ensayo que compara la siembra directa con restitución de los residuos de cosecha, a la labranza con exportación de los residuos de cosecha en una rotación soja / arroz sobre las tierras altas de Madagascar.

Los resultados obtenidos durante los dos años de estudio (año con soja y año con arroz) no están significativamente diferentes para una grande mayoría de parámetros nematológicos lo que significa que a mediano termino de esta experiencia (ensayo puesto en lugar desde 10 años), las diferencias interanuales ligadas al cultivo están muy inferiores a las diferencias ligadas al trabajo del suelo y a la fertilización.

La ausencia de trabajo del suelo simultánea a la restitución de los residuos de cosecha, así que la fertilización mineral e orgánica induce un aumento de la abundancia de la nematofauna telúrica. El análisis de la composición de la nematofauna indica que las densidades de nematodos fitófagos de un lado y los nematodos omnívoros y predadores de otro lado, están significativamente aumentadas en los sistemas en siembra directa, mientras que las fertilizaciones orgánicas y minerales inducen un aumento de la mayoría de los grupos tróficos incluyendo igualmente los microbivoros (bacteriovoros y fungívoros).

El análisis de los índices nematofaunicos muestra que el trabajo del suelo así que la ausencia de fertilización están también responsables de la simplificación cualitativa de la microcadena trófica del suelo. Los sistemas en siembra directa presentan una nematofauna más compleja y menos oportunista incluyendo taxones sensibles a las perturbaciones al contrario al sistema arado.

Palabras clave

Suelo, nematodo, siembra directa, agricultura de conservación, bioindicador

INTRODUCTION

Le projet NEMAGECO-ICONES (Ecologie intégrative des nématodes: du fonctionnement de leurs populations à leurs fonctions dans les écosystèmes) a été soutenu par l'ADEME, et, au sein de ce projet, l'opération Indicateur ICONES (Interprétation des COmmunautés NEmatologiques du Sol: vers le développement d'une bio-indication des changements d'état du milieu) a eu pour objectif général d'évaluer la pertinence de l'utilisation de l'analyse des communautés de nématodes du sol pour caractériser qualitativement et quantitativement les impacts des usages des écosystèmes et de leur gestion, sur le fonctionnement biologique du sol.

La contribution de nématodes à différents processus ayant lieu dans le sol est importante du fait de leur abondance et de leur diversité trophique (Yeates *et al.*, 1993): décomposeurs secondaires (bactérovores, fongivores, omnivores), ils sont déterminants pour les flux de nutriments ou phytoparasites, déterminants de la productivité végétale (Bardgett *et al.*, 1999; Yeates & Bongers, 1999; Yeates, 2003). De plus, les différentes espèces de nématodes présentent des sensibilités variables aux polluants et aux perturbations anthropiques en fonction de leurs caractéristiques démographiques et physiologiques.

La connaissance de la structure de la communauté nématologique, et en particulier des groupes trophiques renseigne sur (1) l'intensité de différents processus se déroulant dans le sol tels que la décomposition de la matière organique, la minéralisation, la détoxification de polluants; (2) la structure du réseau trophique (non nématologique) dans le sol: compartiments bactérien et fongique, prédation; (3) l'état de stabilité du système (absence de stress ou de perturbation importants) caractérisé par la longueur de la micro-chaîne trophique du sol, les capacités de résistance et de résilience du sol (Bongers, 1990; Villenave *et al.*, 2004); (4) la biodiversité, définie par le nombre de taxons. L'ensemble des caractéristiques des nématodes du sol fait de la structure des communautés de nématodes un bioindicateur potentiellement pertinent pour l'étude des changements environnementaux (Ritz & Trudgill, 1999; Ferris *et al.*, 2001). Ils ont été déjà utilisés pour l'étude de l'état et du fonctionnement du sol dans différentes situations aussi bien tropicales que tempérées (Yeates, 2003; Pate *et al.*, 2000; Villenave *et al.*, 2001; Sanchez-Moreno et Ferris, 2007; Villenave *et al.*, 2009).

Le programme ICONES s'est attaché à développer cette approche en vue de la caractérisation des effets de changements de pratiques agricoles sur le fonctionnement du sol, en particulier dans des systèmes tropicaux en agriculture pluviale en définissant un set de paramètres nématologiques à mesurer.

Dans cette publication, nous présentons les résultats d'une étude conduite à Madagascar qui permet de faire un diagnostic du fonctionnement biologique du sol par l'analyse de la nématofaune dans un essai de longue durée comparant

des parcelles conduites en semis direct à d'autres labourées avec différents niveaux de fertilisation sur les hautes terres près d'Antsirabé.

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Le site d'étude de Bemasoandro est proche d'Antsirabé (12 km au nord de la ville), dans les hautes terres à Madagascar (température moyenne annuelle 16 °C et pluviométrie moyenne 1300 mm). Le sol est un sol ferrallitique fortement désaturé (classification française), typique, rajeuni, humifère, sur matériau volcanique acide. L'horizon A (environ 22 cm d'épaisseur) se caractérise par un pH_{eau} de 5,1, une teneur en C de 25 g kg^{-1} sol, un C/N de 15 et une texture comme suit: 72 % d'argile, 19,5 % de limons, et 8,5 % de sables.

Le dispositif étudié a été mis en place en 1996 par l'organisation non gouvernementale malgache TAny sy Fampandrosoana (TAFA) avec l'appui du CIRAD. Il s'agit d'un dispositif complètement randomisé comprenant 3 répétitions par traitement. La rotation culturale pratiquée est soja / riz une année sur deux. Le site a été échantillonné deux années de suite: en 2005 (soja) et en 2006 (riz) au mois de janvier.

Deux des traitements présents sur le dispositif ont été étudiés:

- 1) un système en labour conventionnel à une profondeur maximale de 20 cm (L) avec résidus de récolte exportés,
- 2) un système sans travail du sol, en semis direct sous couverture végétale morte (SD), résidus de récolte restitués.

Chacun de ces traitements est répété dans 3 parcelles. Ces parcelles sont coupées en quatre parties de taille égale (15 x 15 mètres) où ont été appliquées 4 modalités de fertilisation.

Trois niveaux de fertilisation par traitement ont été pris en considération dans cette étude:

- 1) F0: sans fertilisation,
- 2) F1: fumier (5 t ha^{-1}),
- 3) F2: 70N-30P-40K + fumier (5 t ha^{-1}).

Chaque année, 18 parcelles ont donc été échantillonnées: 2 traitements travail du sol x 3 traitements fertilisation x 3 parcelles par traitement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prélèvement des échantillons de sol

Au sein de chacune des 18 placettes correspondant à un traitement travail du sol croisé à un niveau de fertilisation, trois zones ont été délimitées en suivant la pente de la parcelle (haut, milieu, bas) et un échantillon de sol a été prélevé dans chacune de ces zones pour analyser la nématofaune.

Cet échantillon provient de 5 prélèvements élémentaires qui ont été réalisés sur la strate 0-5 cm à l'aide de cylindres de 250 cm^3

Tableau 1: Les indices nématofauniques calculés à partir de la composition des communautés de nématodes (identification au niveau de la famille) (Ferris *et al.*, 2001).

Table 1: Nematode Community Indices calculated from the composition of nematode communities (identification at the family level) Rice and Soybean: plants which were present the year of the sampling, L = tillage and SD = direct seeding; F: level of fertilization.

Formule	Signification et Interprétation
Indice de maturité $MI = \sum v_i \times p_i$	v_i est la valeur cp (colonisateur-persistant: valeur de 1 à 5 prédéterminée au niveau de la famille) du taxon i dans la communauté de nématodes non phytophages p_i est l'abondance relative du taxon i dans l'assemblage des nématodes non phytophages MI est une mesure des perturbations et des contaminations environnementales. La valeur de MI augmente avec la stabilité environnementale, MI varie de 1 à 5.
Indice de maturité des nématodes phytophages $PPI = \sum v_j \times p_j$	v_j est la valeur cp du taxon j dans la communauté de nématodes phytophages p_j est l'abondance relative du taxon j dans l'assemblage des nématodes phytophages Les valeurs de PPI sont comprises entre 2 et 5.
$EI = 100 \times \{e/(e+b)\}$	$e = \sum p_{ei} \times k_{ei}$ avec p_{ei} est l'abondance de la guildes i de la composante d'enrichissement (incluant certaines familles de bactérivores et de fongivores) k_{ei} est le coefficient assigné à la guildes i de la composante d'enrichissement $b = \sum p_{bj} \times k_{bj}$ avec p_{bj} est l'abondance de la guildes j de la composante basale (incluant certaines familles de bactérivores et de fongivores) k_{bj} est le poids assigné à la guildes j de la composante basale EI augmente avec la disponibilité en ressource; les valeurs de EI sont comprises entre 0 et 100.
Indice de structure $SI = 100 \times \{s/(s+b)\}$	$s = \sum p_{si} \times k_{si}$ avec p_{si} est l'abondance de la guildes i de la composante de structure (incluant certaines familles de bactérivores, fongivores, omnivores et prédateurs) k_{si} est le coefficient assigné à la guildes i de la composante de structure $b = \sum p_{bj} \times k_{bj}$ avec p_{bj} est l'abondance de la guildes j de la composante basale k_{bj} est le coefficient assigné à la guildes j de la composante basale SI augmente avec la stabilité environnementale et la complexité trophique du milieu; les valeurs de SI sont comprises entre 0 et 100.

et ont été rassemblés pour former un échantillon composite. Sur le site, le sol des 5 cylindres est homogénéisé manuellement. Sur chacun des 54 échantillons composites prélevés par année, une mesure de l'humidité du sol a été réalisée (séchage à 105 °C d'une aliquote de 10 g de sol environ) et la composition de la nématofaune a été analysée.

Analyse de la nématofaune

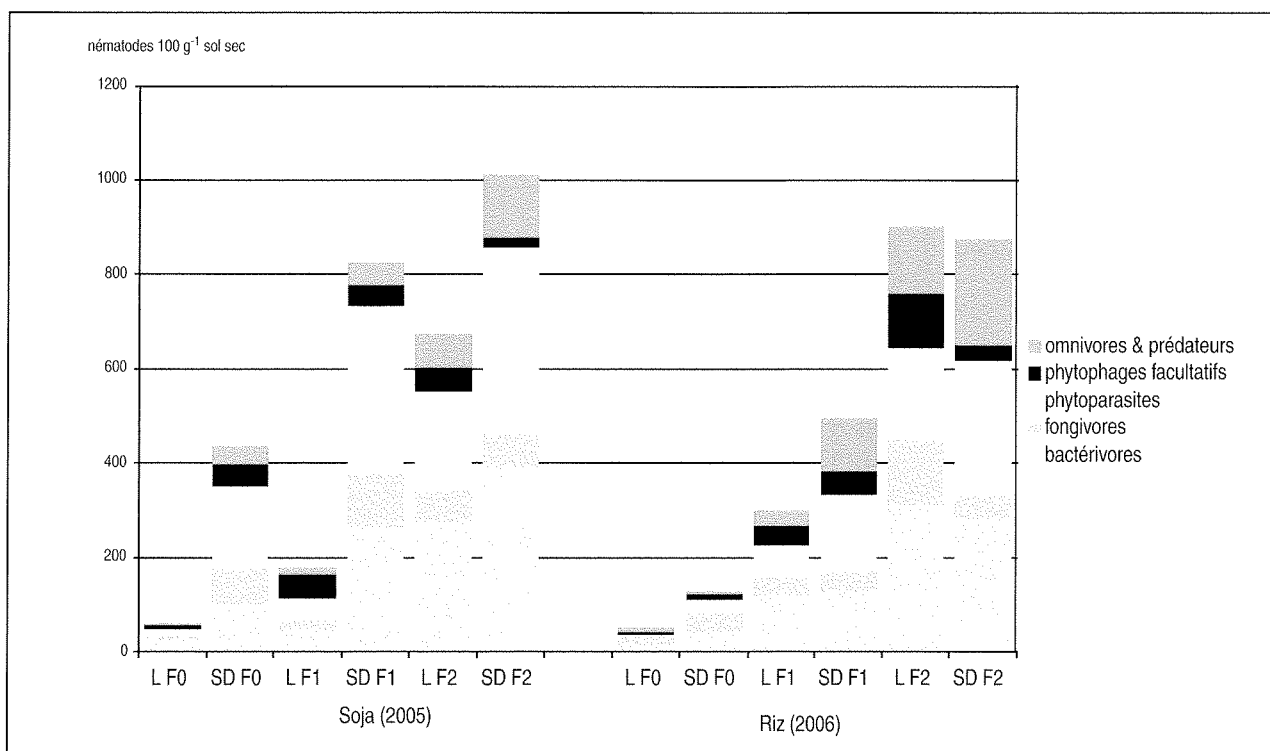
L'analyse de la nématofaune a été réalisée selon la norme ISO 23611-4 (février 2008) sur les 54 échantillons de sol frais prélevés chaque année. Les nématodes ont été extraits des échantillons de sol ayant une masse moyenne de $138,2 \pm 12,1$ g de sol sec par élutriation. L'élutriation permet de séparer les nématodes des particules minérales et organiques, de masses volumiques supérieures aux nématodes. Le produit de l'élutriation est filtré à

travers quatre tamis de maille de 50 µm, ce qui permet d'éliminer les particules fines (<50 µm) sachant que les nématodes ont une longueur supérieure à 200 µm.

Les nématodes et autres particules retenues sont alors placés sur un filtre en ouate monté sur un tamis de 1 000 µm. de maille placé pendant 2 jours sur une boîte de Pétri remplie d'eau. Les nématodes vivants traversent le filtre, se séparent des débris et sont retrouvés dans l'eau. Les suspensions sont alors concentrées par décantation et aspiration du surnageant dans un volume de 50 ml. Pour chaque échantillon, deux comptages indépendants sont réalisés sur 5 ml de suspension sous stéréomicroscope; la moyenne de deux comptages est la valeur retenue pour déterminer la densité totale de nématodes qui est exprimé en nombre de nématodes par gramme de sol sec.

Figure 1 : Densités de nématodes (individus pour 100 g sol sec⁻¹) en soja (2005) et riz (2006) en fonction du travail du sol et de la fertilisation dans le dispositif de Bémasoandro.

Figure 1 : Nematode densities (individuals per 100 g⁻¹ dry soil) in 2005 and 2006 in the different tillage and fertilization treatments in the experimental design of Bémasoandro.



Les nématodes sont ensuite fixés dans une solution formolée (formol 4 %). Chaque échantillon est monté dans une lame d'ensemble permettant d'observer environ 200 nématodes. En moyenne, 111 nématodes ont été identifiés par échantillon (famille ou genre) au microscope optique (x 400), en utilisant la clé d'identification des nématodes de Bongers (1994). Environ 12 000 nématodes ont donc été caractérisés sur l'expérience.

Les données obtenues sur les 49 taxons (genres ou familles) ont ensuite été regroupées selon des critères propres aux nématodes du sol. Le regroupement des taxons en fonction de leur comportements alimentaires (groupes trophiques: bactérivores, fongivores, phytoparasites, phytophages facultatifs, omnivores et prédateurs), de leurs traits d'histoire de vie (catégories colonisateurs-persistants), des guildes fonctionnelles (nématofaune basale, nématofaune d'enrichissement, nématofaune de structure) est particulièrement utile lorsqu'on s'intéresse aux conséquences des actions anthropiques sur le milieu (Ferris *et al.*, 2001, Villenave *et al.*, 2001). Dans cet article, nous présenterons uniquement les densités de nématodes issues de l'analyse des groupes trophiques. A partir de la définition de ces guildes, des indices ont été développés en particulier par Bongers (1990) et Ferris *et al.* (2001) permettant de synthétiser une grande partie de l'information complexe dans un

nombre plus réduit de variables que la liste des taxons présents. Dans cette étude, les indices suivants ont été calculés: MI: Maturity index, PPI: Plant Parasit Index, SI: Structure Index et EI: Enrichment Index. Ces indices sont calculés en se basant sur l'abondance relative de différents groupes de nématodes (tableau 1). Les regroupements de nématodes sont basés sur leurs traits d'histoire de vie (catégories colonisateurs-persistants), ou correspondent aux guildes fonctionnelles qui ont pu être définies en général au niveau de la famille.

Les résultats des analyses des trois échantillons élémentaires (haut, milieu, bas) par placette qui permettent d'intégrer l'hétérogénéité de la placette ont été moyennés, pour aboutir à 18 analyses par année.

Analyses statistiques

Les abondances absolues des groupes trophiques des nématodes ont été transformées en $\log_{10}(x+1)$ avant l'analyse de variance. Les analyses de variances (anova-3) ont été réalisées à l'aide du logiciel Superanova.

Des analyses multivariées ont été réalisées sur la structure des communautés de nématodes. Les données d'abondances

Tableau 2: Effet du travail du sol (labour L versus SD semis direct), de la fertilisation (F0, F1 & F2) et de l'année de la rotation (soja, 2005 & riz, 2006) sur l'humidité du sol (%) sur les densités des différents groupes trophiques de nématodes (ind 100 g⁻¹ sol sec) ainsi que sur les principaux indices nématofauniques (MI, PPI, EI, SI) évalués par anova-3, et sur la structure des communautés de nématodes évaluée par PERMANOVA.

Table 2: Effect of tillage (tillage L versus direct seeding SD) and fertilization (F0, F1 & F2) and the year of the rotation (soybean-2005, rice-2006) on soil moisture, and densities of different trophic groups of nematodes (100 ind g⁻¹ dry soil) and the main nematological indices (MI, PPI, EI, SI) measured by anova-3, and community structure of nematodes assessed by PERMANOVA.

Facteurs	Travail du sol		Fertilisation			Culture		Interaction entre facteurs			
	L	SD	F0	F1	F2	Soja	Riz	L vs F	L vs Pl	F vs Pl	L F Pl
(nb)	17	18	12	12	11	18	17				
Humidité du sol	31,4 a	33,9 b	30,7 a	32,4 a	35,2 b	38,4 b	26,7 a	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Bactérovores	121	199	47 a	133 a	316 b	182	139				
Fongivores	41	62	33 a	50 ab	74 b	56	47	*	n.s.	n.s.	n.s.
Phytoparasites	83 a	235 b	57 a	156 a	280 b	200	120	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Phytophages facultatifs	41	34	19	44	50	37	38	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Omnivores-Prédateurs	39 a	94 b	14 a	52 b	143 c	51 a	85 b	n.s.	n.s.	*	n.s.
Total	325 a	624 b	169 a	436 b	863 c	525	429	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
EI	34,2	36,6	33,0	31,3	42,7	35,5	35,4	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
SI	62,2 a	77,2 b	59,5 a	75,5 b	75,1 b	72,1	67,6	n.s.	n.s.	*	n.s.
MI	2,7 a	3,0 b	2,7	3,0	2,9	2,8	2,9	n.s.	n.s.	*	n.s.
PPI	2,8 a	3,3 b	3,0	3,0	3,2	3,1	3,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PERMANOVA											
Structure des communautés	a	b	a	a	b	b	a	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Remarque: Les échantillons correspondant à une parcelle riz, labouré, F2 ont été abimés et l'analyse de la nématofaune n'a pu être réalisée.

n.s. différences non significatives; Pour chaque traitement (travail du sol, fertilisation, culture) des lettres différentes signifient des différences significatives entre les modalités.

absolues des 48 taxons dans les 36 échantillons pour les deux années d'études ont été normalisées puis transformées en racine carrée (x) et la matrice de similarités (coefficient de Bray-Curtis) a été calculée à l'aide du logiciel PRIMER-E Ltd (Plymouth, Royaume-Uni). Un test Permanova (Analyse comparable à une anova réalisée sur la matrice de similarité liée aux données de structure des communautés) a été réalisée; ce test permet d'évaluer statistiquement les effets des traitements sur la communauté nématofaunique ainsi que les interactions éventuelles entre traitements.

La représentation MDS (Multi-Dimensional Scaling) est une carte respectant au mieux les rangs de similarité entre les échantillons. Le Stress de Kruskal permet de savoir si la représentation est fidèle. La valeur de 0,18 obtenue dans l'étude décrit une représentation satisfaisante (Clarke et Warwick, 2001).

Pour chacune des analyses, les différences sont considérées significatives lorsque la probabilité est inférieure à 5 %.

RÉSULTATS

La présence d'une couverture végétale et l'absence de labour permettent de conserver une plus forte humidité dans le sol (tableau 2); de même l'augmentation du niveau de fertilisation induit une humidité supérieure du sol.

Les densités de nématodes sont représentées sur la figure 1 pour les deux années d'étude dans chacune des 2 modalités « travail du sol » (SD versus L) et pour les 3 niveaux de fertilisation (F0, F1, F2). En 2005, quel que soit le niveau de fertilisation, la densité totale de la nématofaune tellurique est significativement plus faible dans le traitement L que dans le traitement SD. En 2006, sous riz, la différence n'est significative que pour le niveau F0.

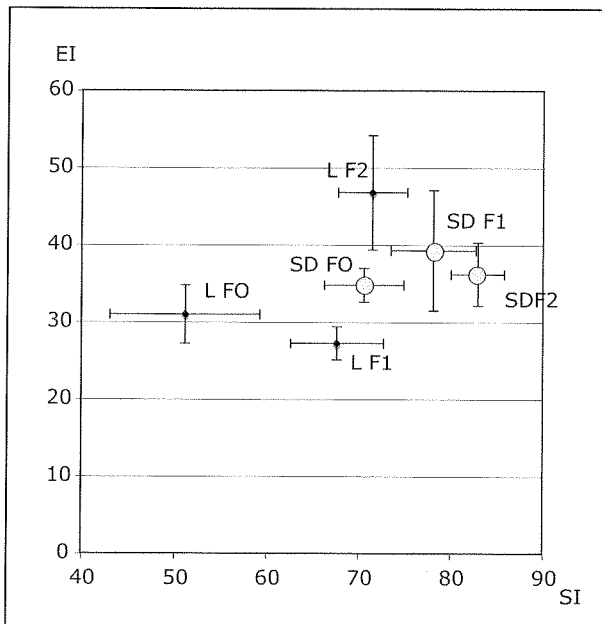
L'augmentation du nombre de nématodes dans les traitements SD est essentiellement liée à l'augmentation des densités de phytoparasites et omnivores et prédateurs (tableau 2); la densité de nématodes bactériovores tend également à être plus élevée en SD.

L'augmentation de la fertilisation conduit par contre à une augmentation de la densité de nématodes de l'ensemble des groupes trophiques de nématodes (significatifs pour tous sauf pour phytophages facultatifs sans doute en raison d'effectifs

Figure 2: Indice de Structure (SI) représenté en fonction de l'Indice d'Enrichissement (EI) pour les traitements Labour et semis direct aux trois niveaux de fertilisation étudiés.

Les barres d'erreur représentent les erreurs standard et le nombre de valeurs est égal à 18 (sauf exception valeurs manquantes).

Figure 2: Relation between Structure Index (SI) and table 2: Effet du travail du sol (labour L versus SD semis direct), de la fertilisation (F0, F1 & F2) et de l'année de la rotation (soja, 2005 & riz, 2006) sur l'humidité du sol (%) sur les densités des différents groupes trophiques de nématodes (ind 100 g⁻¹ sol sec) ainsi que sur les principaux indices nématofauniques (MI, PPI, EI, SI) évalués par anova-3, et sur la structure des communautés de nématodes évaluée par PERMANOVA.



faibles de ce groupe trophique pour tous les traitements). La culture n'a pas d'effet significatif sur les densités des différents groupes trophiques de nématodes sauf les omnivores et prédateurs qui sont moins abondants sous le soja que sous le riz.

Les indices nématofauniques ne sont pas significativement différents entre les cultures. Ils ne varient pas significativement en fonction de la fertilisation, sauf pour l'indice de structure (SI) qui est plus faible pour F0 que pour F1 et F2. Par contre, l'indice de structure (SI), tout comme l'indice de maturité (MI) et l'indice des parasites des plantes (PPI) présentent des valeurs significativement supérieures pour le semis direct comparé au labour (tableau 2), sans interaction avec la fertilisation ou la culture en place.

En l'absence d'interaction avec la culture en place, nous avons pu faire une représentation de la valeur des indices EI et

SI pour les traitements « labour » et « fertilisation » sur un plan (figure 2). Cette représentation montre que les nématofaunes des parcelles labourées et non fertilisées s'opposent sur l'axe SI aux parcelles en semis direct et avec une forte fertilisation. L'axe EI oppose les traitements labourés pour leur niveau de fertilisation: le niveau F2 présentant un EI plus élevé que les niveaux F0 et F1.

La Permanova indique que la structure des communautés est significativement différente en fonction du niveau de travail du sol, en fonction de la culture en place et permet de discriminer le niveau F2 de la fertilisation, des niveaux F0 et F1 (tableau 2). Ces résultats peuvent être visualisés sur la figure 3 où l'on observe une ségrégation des différents traitements sur le plan de l'analyse MDS (multi-dimensional scaling), plus particulièrement des traitements fertilisation et des traitements travail du sol. En effet, sur la partie droite et haute du graphique se situent toutes les placettes présentant le niveau de fertilisation F2 (figure 3). Pour le niveau de fertilisation F2 ainsi que pour les niveaux conjoints F0 et F1, les parcelles labourées se situent plus à gauche que les parcelles en semis direct. Il apparaît sur cette figure que pour une majorité de traitements, les trois répétitions sont bien regroupées (excepté pour le traitement L F0 lors de la culture de riz) ce qui montre la bonne cohérence des données et la bonne répétabilité des mesures nématologiques.

DISCUSSION

Il a été montré fréquemment que la densité, la diversité et l'activité de différents organismes du sol étaient favorisés par le semis direct sous couverture végétale (El Titi, 2003; Blanchart *et al.*, 2006 & 2007; Rabary *et al.*, 2008). Les raisons principales sont la modification du régime hydrique du sol (Coppens *et al.*, 2006) et de l'augmentation en surface de la concentration en matière organique du fait de la présence d'un mulch en surface et évidemment de la suppression des perturbations mécaniques du sol (El Titi, 2003).

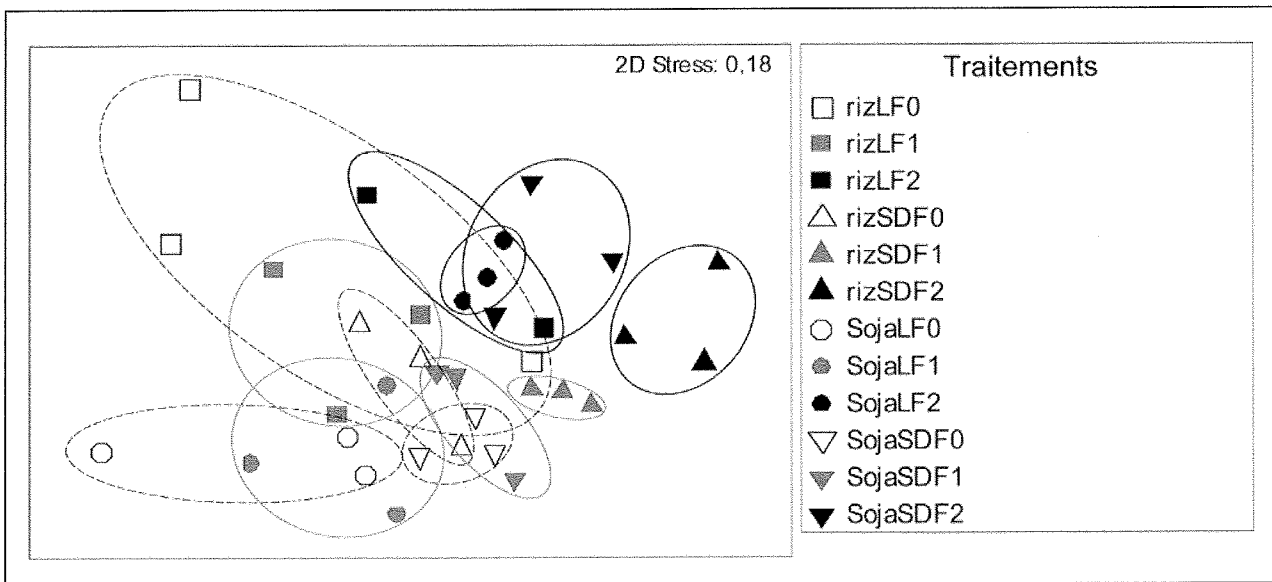
L'effet favorable de l'absence de labour et de la restitution des résidus de récolte est également mesuré dans cette étude sur les nématodes du sol. En effet, dans les traitements avec absence de fertilisation ou fertilisation organique exclusive (F0 et F1), la densité des nématodes du sol est toujours supérieure dans le traitement avec semis direct comparativement au labour et ce quelle que soit la culture. Ce n'est toutefois pas le cas pour le niveau de fertilisation le plus élevé (F2) où les densités de nématodes sont équivalentes avec ou sans labour. De plus, les densités de nématodes mesurées dans le traitement labouré et sans fertilisation sont extrêmement faibles; elles sont environ 20 fois plus faibles que dans le traitement en semis direct avec la plus forte fertilisation. Le même type de résultat a été obtenu par Fu *et al.* dans une étude au champ (2000). Ce résultat indique une quasi-absence d'activité biologique dans le sol labouré,

Figure 3: Représentation MDS de la structure des communautés de nématodes du sol dans les différents traitements du dispositif expérimental de Bémasoandro (Madagascar). La matrice de similarité de Bray Curtis a été calculée sur les données standardisées et transformées en racine carrée. Les ellipses regroupent les 3 répétitions d'un même traitement.

Riz & soja: plantes de la rotation présente l'année d'échantillonnage; L = Labour et SD = semis direct; F: niveau de fertilisation

Figure 3: MDS representation of community structure of soil nematodes in the different treatments at Bémasoandro (Madagascar). The matrix of similarity of Bray Curtis was calculated on the standardized and root-square transformed data.

Rice and Soybean: plants which were present the year of the sampling, L = Tillage and SD = direct seeding; F: level of fertilization.



sans restitution des résidus de récolte et sans fertilisation après 10 ans de rotation riz / soja. Toutefois, l'échantillonnage a été réalisé à une faible profondeur à une période où le peuplement végétal ne couvre pas la totalité du sol en particulier dans les traitements F0 et F1; les conditions microclimatiques du sol dans cette strate superficielle sont sûrement assez extrêmes et peuvent expliquer que les nématodes aient fui pour une strate légèrement plus profonde.

Les résultats obtenus les deux années d'étude (une année en soja et une année en riz) ne sont pas significativement différents pour une grande majorité de paramètres nématologiques, ce qui signifie que sur le moyen terme de cette expérience (essai mis en place depuis 10 ans), les différences interannuelles liées à la culture sont très inférieures aux différences liées au travail du sol et à la fertilisation. La culture en place influence évidemment les nématodes du sol; par exemple, les nématodes phytophages qui puisent leurs ressources des tissus végétaux et ont une spécificité plus ou moins forte à leurs hôtes, mais également les nématodes microbivores et plus particulièrement les bactériovores qui sont très présents dans la rhizosphère où ils trouvent des bactéries en abondance (Djigal *et al.*, 2004).

La densité de nématodes phytoparasites est significativement plus faible sous labour que sous semis direct comme dans d'autres études (Lenz & Eisenbeis, 2000); dans notre cas, cet

effet est sans doute grandement lié à la plus forte biomasse végétale produite en l'absence de travail du sol, clairement visible au moment de l'échantillonnage. Cependant, dans des systèmes sans labour avec résidus de récolte, d'autres auteurs ont mesuré des densités de nématodes phytoparasites plus faible qu'avec labour (Govaerts *et al.*, 2006). Compte tenu de ces effets variables en fonction des expériences, il est important de signaler que, plus que la densité de nématodes phytoparasites, la composition des peuplements de nématodes phytoparasites est importante. En effet, toutes les espèces n'induisent pas des dégâts sur les plantes cultivées, seulement certaines d'entre elles peuvent induire une perte de rendement lorsque leur densité dans le sol (et dans les racines pour les espèces endoparasites) est trop importante. Ces données sont disponibles et sont en cours de valorisation dans une autre publication.

L'analyse de la structure de la nématofaune nous indique que l'on peut discriminer les modalités des différents types de traitements: les densités des 49 taxons de nématodes du sol sont suffisamment différentes entre modalités et proches entre répétitions d'une même modalité pour discriminer les pratiques agricoles (en particulier labour versus semis direct); les modifications mesurées portent sur la structure de la communauté dans son ensemble et ne sont pas attribuables seulement à une ou deux espèces en particulier.

Les indices (EI et SI) montrent que la micro-chaîne trophique est plus diversifiée et plus complexe dans le traitement semis direct que dans le traitement labour: l'indice de structure est plus élevé en semis direct que dans le traitement labour. Ils indiquent également que la fertilisation pratiquée (F1 et F2) ne conduit à un enrichissement perceptible du milieu que dans le cas des traitements labour. Le niveau de fertilisation F2 se distingue de niveau F0 et F1 par une valeur de EI plus élevée. Dans le traitement SD, la fertilisation pratiquée ne conduit pas à des valeurs de EI différentes, c'est-à-dire ne conduit pas à une augmentation de l'abondance relative des nématodes opportunistes indiquant que le risque de lessivage des éléments nutritifs provenant de la fertilisation dans ces traitements est faible. Du fait de la plus grande complexité de la chaîne trophique, les nutriments apportés par la fertilisation minérale et/ou organique sont soit utilisés par les plantes en croissance, soit réorganisés par la biomasse microbienne et la micro-chaîne trophique du sol dans la matière organique du sol et sont alors protégés et potentiellement rendus accessibles par la suite, sur une plus grande période de temps.

CONCLUSION

À partir de cette étude, en présentant les résultats partiels des analyses nématofauniques réalisées à Bémasoandro, nous avons voulu montrer l'important potentiel informatif des données issues de l'analyse de la nématofaune et leur capacité à discriminer les pratiques culturales.

L'absence de travail du sol ainsi que la fertilisation minérale et organique induisent une augmentation de la densité totale de nématodes et plus particulièrement, en semis direct, des densités de nématodes phytophages d'une part et les nématodes omnivores et prédateurs. Les fertilisations organiques et minérales conduisent à une augmentation de la plupart des groupes trophiques incluant également les microbivores (bactérovores et fongivores). L'analyse des indices nématofauniques montre que le travail du sol ainsi que l'absence de fertilisation conduisent à une simplification qualitative de la micro-chaîne trophique du sol. Les systèmes en semis direct présentent une nématofaune plus complexe et moins opportuniste incluant des taxons sensibles aux perturbations contrairement au système labouré.

UTILISATION DES NÉMATODES DU SOL COMME INDICATEURS: BILAN DU PROJET ICONES

Au-delà de cette étude, l'ensemble des travaux conduits dans le cadre de ce programme nous conduit à proposer un set de paramètres nématofauniques pour caractériser le fonctionnement biologique du sol dans le prolongement de l'analyse faite par Ritz & Trudgill (1999):

- (1) Le premier paramètre que nous retenons est la densité de nématodes, ce paramètre est à mettre en relation avec les conditions générales de vie des nématodes: qualité de l'habitat (texture; structure), niveau de ressources organiques disponibles dans le sol; peu de ressources, peu de nématodes. Toutefois, il est indispensable de décomposer cette donnée en nématodes phytophages et nématodes non-phytophages (bactérovores, fongivores, omnivores et prédateurs), car les premiers interagissent essentiellement avec les racines présentes dans le sol alors que les derniers sont des acteurs dans le fonctionnement du sol. La densité de nématodes décomposeurs secondaires peut servir d'indicateur de la quantité de matière organique « disponible » pour la micro et la mésofaune.
- (2) L'abondance et la composition de la nématofaune phytoparasite est également importante car elle permet de mesurer le risque phytopathogène lié à ces organismes.
- (3) La connaissance de l'abondance et de la composition de la nématofaune bactérovore permet d'appréhender des différences de type et de qualité de matière organique disponible; en effet les différentes familles de nématodes, et au sein de chaque famille, les différents genres, présentent des préférences bactériennes différents susceptibles de refléter des communautés bactériennes différentes (Venette et Ferris, 1998; Villenave *et al.*, 2003; Blanc *et al.*, 2006).
- (4) L'indice de maturité permet de discriminer des situations perturbées et exploitées intensivement de situations plus naturelles, moins dégradées. Toutefois, cet indice peut avantageusement être remplacé par les indices d'enrichissement (EI) et de structure (SI) qui renseignent sur la complexité de la micro-chaîne trophique ainsi que sur la disponibilité des nutriments.

Les informations fournies par les indices sont qualitatives et doivent être couplées aux densités qui donnent une estimation plus quantitative de l'intensité des processus biologiques ayant lieu dans le sol.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce au financement de l'ADEME du projet NEMAGECO-ICONES (soumis à l'appel d'offre ECCO-ECOGER) coordonné par S. Morand, C. Villenave et M. Fargette ainsi qu'au financement du projet MUTEN (ACI ECCO) coordonné par Alain Brauman et du projet MICROBES (ANR Biodiversité) coordonné par J-L Chotte.

De plus, le dispositif expérimental que nous avons suivi a été conçu, mis en place et maintenu par les collègues du CIRAD et de l'ONG Tafa; nous remercions tout particulièrement Roger Michellon. Nous remercions également nos collègues à Montpellier et à Dakar ainsi qu'à Madagascar pour leur aide précieuse au cours des périodes d'échantillonnage et autres périodes de travail intense: Djibril Djigal, Bernard Barthes, Eric Blanchart, Alain Brauman, Jean-Luc Chotte, Patrice Coll (le tableau), Anne-Laure Pablo et Alain Ratnadass.

BIBLIOGRAPHIE

- Bardgett RD, Cook R, Yeates GW, Denton CS, 1999 - The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil* 212, pp. 23-33.
- Blanc, Sy M, Djigal D, Brauman A, Normand P and Villenave C, 2006 - Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil Bacterial community. *Eur J Soil Biol* 42, pp. 70-78.
- Blanchart E, Bernoux M, Sarda X, Sigleria Neto M., Cerri C.C., Piccolo M., Douzet JM, Scopel E, Feller C, 2007 - Effect of direct seeding mulched-based systems on soil carbon storage and macrofauna in central Brazil. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 72, pp. 81-87.
- Blanchart E, Villenave C, Vialloux A, Barthès B, Girardin C, Azontonde A, Feller C, 2006 - Effect of a cover plant (*Mucuna pruriens* var. *utilis*) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in South Benin. *Eur J Soil Biol* 42, pp. 136-144.
- Bongers T, 1994 - De nematofen van Nederland. K.N.N.V., Utrecht.
- Bongers T, 1990 - The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, pp. 14-19.
- Clarke K R, Warwick R M, 2001 - Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom.
- Coppens F, Garnier P, De Gryze S, Merckx R, Recous S, 2006 - Soil moisture, carbon and nitrogen dynamics following incorporation and surface application of labelled residues in soil columns. *Eur J Soil Sci* 57, pp. 894-905.
- Djigal D, Sy M, Brauman A, Diop TA, Mounport D, Chotte JL, Villenave C, 2004. Interactions between *Zeldia punctata* (Cephalobidae) and bacteria in the presence or absence of maize plants. *Plant Soil* 262, pp. 33-44.
- El-Titi A, 2003 - Effects of tillage on invertebrates in soil ecosystems. *Soil tillage in Agroecosystems* In: El-Titi A (eds). CRC, London.
- Ferris H, Bongers T, de Goede R, 2001 - A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl Soil Ecol* 18, pp. 13-29.
- Fu S, Coleman DC, Hendrix PF, Crossley Jr DA, 2000 - Responses of trophic groups of soil nematodes to residue application under conventional tillage and no-till regimes. *Soil Biol Biochem* 32, pp. 1731-1741.
- Govaerts B, Mezzalama M, Sayre KD, Crossa J, Nicol JM, Deckers J, 2006 - Long-term consequences of tillage, residue management, and crop rotation on maize/wheat root rot and nematode populations in subtropical highlands. *Appl Soil Ecol* 32, pp. 305-315.
- Lenz, R., Eisenbeis, G., 2000. Short-term effects of different tillage in a sustainable farming system on nematode community structure. *Biol Fertil Soils* 31, pp. 237-244.
- NORME ISO, 2008 - Qualité du sol - Prélèvement des invertébrés du sol - Partie 4: Prélèvement, extraction et identification des nématodes du sols. ISO 23611-4.
- Pate E, Ndiaye-Faye N, Thioulouse J, Villenave C, Bongers T, Cadet P, Debouzie D, 2000 - Successional trend in characteristics of soil nematode communities in cropped and fallow lands in Senegal (Sonkorong). *Appl Soil Ecol* 14, pp. 5-15.
- Ritz K, Trudgill DL, 1999 - Utility of nematode community analysis as an integrated measure of the functional state of soils: perspectives and challenges - Discussion paper. *Plant Soil* 212, pp. 1-11.
- Rabary B, Sall S, Letourmy P, Husson O, Ralambofetra E, Moussa N, Chotte J-L, 2008 - Effects of living mulches or residue amendments on soil microbial properties in direct seeded cropping systems of Madagascar. *Appl Soil Ecol* 39, pp. 236-243.
- Sanchez-Moreno S, Ferris H, 2007 - Suppressive service of the soil food web: Effects of environmental management. *Agriculture Ecosystems & Environment* 119, 75-87.
- Venette R, Ferris H - 1998 Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol Biochem* 30, pp. 949-960.
- Villenave C, Bongers T, Ekschmitt K, Djigal D, Chotte J-L, 2001 - Changes in nematode communities following cultivation of soils after fallow periods of different length. *Appl Soil Ecol* 17, pp. 43-52.
- Villenave C, Bongers T, Ekschmitt K, Fernandes P, Oliver R, 2003 - Changes in nematode communities after manuring in millet fields in Senegal. *Nematology* 5, pp. 351-358.
- Villenave C, Ekschmitt K, Nazaret S, Bongers T, 2004 - Interactions between nematodes and microbial communities in a tropical soil following manipulation of the soil food web. *Soil Biol Biochem*, pp. 2033-2043.
- Villenave C, Djigal D, Brauman A, Rouland-Lefevre C, 2009 - Nematodes, indicators of the origine of the soil used by termites to construct biostructures. *Pedobiologia* 52, pp. 301-307.
- Yeates GW, 2003 - Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biol Fertil Soils* 37, pp. 199-210.
- Yeates GW, Bongers T, 1999 - Nematode diversity in agroecosystems. *Agri Ecosyst & Environment* 74, pp. 113-135.
- Yeates GW, Bongers T, de Goede RGM, Freckman DW, Georgieva SS, 1993 - Feeding habits in soil nematode families and genera - An outline for soil ecologists. *J Nematol* 25, pp. 315-331.
- Yeates GW, 2003 - Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biol fertil Soils* 37, 199-210.