



HAL
open science

Influence de l'utilisation de plantes de services sur les communautés de nématodes et les fonctions du sols dans un agroécosystème bananier en phase d'interculture

Camille Chauvin

► To cite this version:

Camille Chauvin. Influence de l'utilisation de plantes de services sur les communautés de nématodes et les fonctions du sols dans un agroécosystème bananier en phase d'interculture. Ecosystèmes. Université Montpellier, 2015. Français. NNT : 2015MONT049 . tel-01549049

HAL Id: tel-01549049

<https://theses.hal.science/tel-01549049>

Submitted on 28 Jun 2017

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'Université de Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE

**Et de l'unité de recherche UPR GECO du CIRAD :
Fonctionnement écologique et gestion durable des
agrosystèmes bananiers et ananas**

Spécialité : Ecosystèmes et Sciences Agronomiques

Thèse dirigée par Marc Dorel et Jean-Michel Risède

Présentée par Camille Chauvin

**Influence de l'utilisation de plantes de
services sur les communautés de
nématodes et les fonctions du sol dans un
agroécosystème bananier en phase
d'interculture**

Soutenue le 10 décembre 2015 devant le jury composé de

Mme. Sylvie RECOUS, Directrice de recherche, INRA

Rapporteur

M. Manuel BLOUIN, Maître de conférences,
Université Paris-Est Créteil

Rapporteur

M. Amadou BÂ, Professeur, Université des Antilles
et de la Guyane

Examineur

M. Philippe HINSINGER, Directeur de recherche,
INRA

Examineur

M. Jean-Michel RISEDE, Directeur de l'unité de
recherche GECO, CIRAD

Co-Directeur de Thèse

Mme. Cécile VILLENAVE, ELISOL, ex-IRD

Invitée



Plowing a field and putting manure in it (...) is one of the oldest experiments in ecology.

R. Margalef - 1963

Remerciements

Une page se tourne, mais le livre demeure ouvert. Qui aurait pu croire que tant d'étapes se cachaient derrière ce sujet de thèse à commencer par toutes ces nouvelles rencontres, tous ces nouveaux lieux, toutes ces nouvelles cultures, cette nouvelle cheville...avec en dénominateur commun le partage de l'instant et bien souvent le partage de délicieux mets que l'homme sait cultiver, récolter, cuisiner, mettre en bouteilles et bonifier. Je ne le cache pas, la cuisine créole a fortement contribué à l'inspiration de cette thèse.

Au terme de ce cheminement, je souhaite remercier profondément toutes les personnes qui, de manière intentionnelle ou non, m'ont aidé à porter ce projet jusqu'au bout.

Je voudrais tout d'abord remercier mes directeurs de thèse, Marc et Jean-Michel, pour les conditions de travail qu'ils m'ont offertes, la confiance qu'ils m'ont accordée et l'autonomie dont j'ai pu profiter. Marc, merci pour tes précieux conseils aussi bien théoriques que techniques et pour ta volonté qui ne recule devant rien. Merci de m'avoir intégré chez les producteurs des bananes antillais me permettant de mieux comprendre et réaliser les problématiques actuelles qui jonchent le sol guadeloupéen. Merci d'avoir su m'envoyer de l'aide lorsque, paniqué, j'entrais dans ton bureau parce que des Acacias étaient en train de mourir dans la serre, que des fourmis manioc attaquaient mes essais en microcosmes ou lorsque je battais en retraite après mes longues heures de désherbage manuel des sols témoins de l'essai au champ. Le sol nu est une aberration biologique, une nécessité expérimentale et bien malheureusement pour moi une énorme charge de travail surtout si on veut le faire sans herbicide et en milieu tropical... Jean-Michel, merci pour avoir toujours veillé à ce que toutes les conditions matérielles soient réunies pour que je puisse travailler, merci de m'avoir poussé à toujours améliorer mes raisonnements et merci pour ta grande patience notamment face à mes pérégrinations orthographiques. Grâce à vous j'ai beaucoup appris sur le fonctionnement de la recherche, sur la manière pragmatique de poser une hypothèse et sur les problématiques agroécologiques qu'il va falloir traiter... dès demain.

Je tiens à remercier chaleureusement la délégation guadeloupéenne de l'UR26 métamorphosée en GECO au cours de ma thèse. Un grand merci à Paul Meynard qui m'a aidé sur l'ensemble des expérimentations de cette thèse, de l'échantillonnage de la terre à la gestion des plants en pépinière. Merci Paul pour tes nombreux conseils et pour ta calme gentillesse qui n'a aucun égal, surtout le matin. Merci à Rony Saint Hilaire, Dimitri Ramdaya pour les sessions d'échantillonnages en bonne humeur. Puis de l'échantillonnage au laboratoire, je tiens à remercier promptement Maryse Tobal,

Kelly Lakhia qui m'ont initié à la nématologie et en sachant travailler « pwop mêm ! ». Leurs présences accompagnent l'ensemble des échantillons de ce travail que j'espère pouvoir leur présenter bientôt. Merci à Mylène Ramassamy pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et pour son soutien de tout moment. Avec une équipe de techniciens pareille, on est sûr de tirer quelques choses de toutes expérimentations. Merci aussi à Hoa Tran-Quoc qui m'aura montré le potentiel des couverts végétaux en agriculture. Ta bonne humeur, les petits plats chez « la Syrienne » et tes conseils avisés pour gérer mes couverts végétaux ont été indispensables. Gaëlle, je te remercie également pour ton accompagnement et ton soutien permanent envers les docteurs de l'équipe. Enfin, je voudrais remercier Xavier Le Clanche qui a assuré de nombreux échantillonnages durant son stage de césure tandis que j'étais en convalescence. Un grand merci à toute l'équipe pour l'avoir accompagné alors que je ne pouvais donner des directives que par téléphone.

Je remercie également toutes les personnes de Neufchâteau qui m'ont permis d'accéder aux différents laboratoires me permettant de passer du champ, aux extractions de nématodes des sols, à la paillasse pour préparer les échantillons, et au microscope pour les analyser.

Je remercie Philippe Tixier, Myriam Carrère et Dominique Carval pour leurs précieuses aides sur les analyses statistiques et leurs curiosités jusqu'au bout des analyses.

Je profite aussi de ce message pour adresser mes amitiés à de nombreuses personnes, dont la liste (heureusement) trop longue, ne peut pas figurer sur cette page, mais qui ont assuré immanquablement de grands moments de bonheur au cours de cette thèse. Je tiens néanmoins à faire un clin d'œil à toutes les connaissances qui elles aussi sont parties dans l'aventure de la thèse : Johan, Renaud, Florence, Robin, Clara, Gaëlle, Arnaud... J'ai aussi une pensée spéciale à Al, qui malgré lui apparaît de nombreuses fois dans ce travail.

Je voudrais exprimer une profonde et indéfinissable gratitude envers l'ensemble des membres de ma famille. Vous m'avez toujours soutenu et vous avez même participé à cette aventure (relecture, création d'image...). C'est promis, je vous délivrerai mes secrets du poulet Colombo créole et d'autres recettes ultimes que ma voisine/grand-mère guadeloupéenne m'a délivré en secret.

Je voudrais aussi faire un clin d'œil à Laura qui a su me pousser jusqu'au bout de ce projet.

Merci pour ta présence.

Enfin, je dédie cette thèse à des personnes parties (beaucoup) trop vite pour pouvoir la lire. Je dédie cette thèse à Christina Racel, qui a assuré l'analyse de nombreux échantillons dans ce travail.

A Serge Aubert et à sa passion pour les plantes qu'il a su me transmettre.

À mes grands-parents qui m'ont soutenu dès le début de ce projet.

Table des matières

Avant-propos.....	9
INTRODUCTION GENERALE	11
Chapitre I. Analyse bibliographique : Lutte contre les nématodes phytoparasites dans les systèmes de culture de la banane export : Enjeux et nouvelles perspectives agroécologiques	21
1. Importance économique et sociale de la culture de la banane	23
2. Stratégie de contrôle des nématodes parasites des bananiers et nouvelles orientations agroécologiques	31
3. L'apport de l'analyse des communautés de nématodes à la bio-indication des réseaux trophiques et du fonctionnement des sols	43
4. Effets des plantes et de leurs couverts sur les communautés de nématodes du sol	60
5. Objectifs et démarche de la thèse	76
Chapitre II : Sélection de plantes de services pour la régulation des populations de nématodes parasites et la stimulation de la décomposition de la matière organique durant l'interculture en bananeraie antillaise : Criblage en fonction du statut d'hôte et de la composition biochimique des litières	79
I. Criblage et typologie de 35 plantes de services pour l'interculture en bananeraie antillaise	82
II. Effets des couverts et des apports de litières de <i>Paspalum notatum</i> , <i>Crotalaria zanzibarica</i> et <i>Acacia auriculiformis</i> sur les communautés de nématodes – Etude bibliographique -	107
Chapitre III : Effet de litières de composition contrastées et de plantes vivantes sur les communautés de nématodes et la décomposition des matières organiques dans les sols de bananeraie : Etude en microcosmes.	117
I. Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, organic matter decomposition, and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil	121
II. Influence de plantes vivantes sur les communautés de nématodes d'un sol de bananeraie en phase d'interculture – Cas d'étude des espèces <i>Paspalum notatum</i> , <i>Crotalaria zanzibarica</i> et <i>Acacia auriculiformis</i>	147

CHAPITRE IV : Effet de l'implantation de couverts de plantes de services sur la structure, la diversité et la distribution des communautés de nématodes dans le sol d'une parcelle de bananeraie en phase d'interculture175

- I. Le statut d'hôte, la composition biochimique des litières et la production primaire des couverts de plantes de services déterminent leurs effets sur les communautés de nématodes et les flux d'azote dans le sol d'un agrosystème bananier **179**
- II. L'implantation de plantes de services modifie la distribution spatiale horizontale des potentiels infectieux des sols en nématodes parasites du bananier **209**

Chapitre V : DISCUSSION GENERALE, CONCLUSION ET PERSPECTIVES : Des traits fonctionnels et des plantes de services pour le fonctionnement des sols agricoles.....235

- 1. Les apports de la thèse **237**
- 2. Retour critique sur les méthodes d'analyses utilisées au cours de la thèse **246**
- 3. CONCLUSION GENERALE..... **249**
- 4. Perspectives **250**

BIBLIOGRAPHIE.....259

Avant-propos

Les interactions biotiques au sein des écosystèmes orientent leur fonctionnement (Chapin et al., 1997) et les nombreux processus écologiques qui en découlent sont essentiels pour l'activité agricole. Développer des systèmes de culture valorisant les interactions biotiques qui sous-tendent le fonctionnement des agroécosystèmes et contribuant à la satisfaction de services écosystémiques apparaît prometteur pour augmenter leur durabilité. L'introduction de diversité végétale et notamment de plantes de services dans les agroécosystèmes est un levier majeur pour atteindre un tel objectif.

Les systèmes intensifs de culture de bananes destinés à l'exportation ont historiquement été conçus sur la base d'une forte dépendance aux intrants chimiques, et notamment aux pesticides (Lassoudière, 2007). Aux Antilles Françaises, l'heure est à la transition vers des systèmes de culture plus écologiques et plus durables, limitant l'utilisation des pesticides et valorisant donc les principes de la protection intégrée des cultures et de l'agroécologie. La régulation des nématodes parasites du bananier sans recours aux intrants chimiques représente un enjeu majeur pour la durabilité de cette culture.

Cette thèse propose une démarche agroécologique pour la sélection de plantes de services permettant la régulation des nématodes phytoparasites tout en prenant en compte leurs effets sur le fonctionnement du sol. Celui-ci a été appréhendé par une analyse fonctionnelle des communautés de nématodes en tant que bio-indicateurs des réseaux trophiques du sol comme proposé par Bongers et Bongers (1998). L'objectif principal de ce travail a été de tester le lien entre différents traits fonctionnels des plantes de services et les effets de celles-ci sur le fonctionnement du sol à travers l'étude des communautés de nématodes libres ou phytoparasites. Ce travail débute par une analyse bibliographique qui retrace le contexte agronomique de la culture bananière et récapitule les connaissances actuelles sur les interactions entre plantes et réseaux trophiques du sol. Puis nous avons ensuite cherché à définir et à tester des traits fonctionnels d'espèces végétales utilisables comme plantes de services en lien avec leurs effets sur les communautés de nématodes du sol. Enfin, nous avons évalué les effets de plantes de services présentant des valeurs de traits contrastés dans une série d'expérimentations en milieu contrôlé (microcosmes) et au cours d'un essai au champ.

Ce travail a donné lieu à 2 publications (1 acceptée, 1 à soumettre) et 2 présentations de posters dans des séminaires internationaux :

Publications scientifiques

Chauvin. C, Dorel. M, Villenave. C, Roger-Estrade. J, Thuriès. L, Risède. J.-M. (2015). Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, decomposition of organic matter and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil. *Applied Soil Ecology* 96 (2015) p 131-140. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.013> (acceptée et parue).

Chauvin. C, Dorel. M, Villenave. C, Carrere. M, Risède. J.-M. (2015). Cover-crops culture following by litter inputs improves soil food webs structure and their relative's functions in banana field: effect of cover identity and biochemical composition of litter. (à soumettre à *Soil Biology and Biochemistry*).

Communications à congrès internationaux sous forme de posters

Chauvin. C, Dorel. M, Risède. J.-M. (2014). Do and how cover crops alter soil food web and root-feeding nematode communities in a banana cropping systems ? International Symposium on Agroecology for Food and Nutrition Security », September 18 -19th 2014, Rome, Italy.

Chauvin. C, Dorel. M, Risède. J.-M. (2014). Cover-crop litter quality affects regulation of parasitic nematodes and soil food web in a banana field. 13th European Society for Agronomy Congress- August 25-29th, 2014, Debrecen, Hungary.

INTRODUCTION GENERALE

L'urgence de diminuer l'usage des pesticides en agriculture

Entre les années 1960 et 2015, la population mondiale a plus que doublé passant de 2,9 milliards à près de 7 milliards d'individus. Par conséquent, la demande mondiale en produits agricoles pour l'alimentation a plus que triplé durant cette même période (FAO, 2015 ; Wik et al., 2008). Le développement de l'agriculture industrielle, basée sur de fortes quantités d'intrants dérivés de l'énergie fossile et sur le machinisme, connue sous le terme de « révolution verte », a permis de répondre à cette demande. Ces objectifs de production ont pu être atteints, notamment dans les pays industrialisés grâce à une organisation des filières et des marchés ainsi qu'à une coopération de recherches au niveau national et international (Pingali et Prabhu, 2012). Le développement et l'usage de pesticides utilisés dans la lutte contre les ravageurs et les pathogènes des cultures a également été un facteur important (Gregory et George, 2011).

L'effet d'un pesticide est rarement confiné à l'organisme ciblé. Dès les années 1950, l'usage massif et généralisé de pesticides a montré des effets toxiques sur les agriculteurs avec notamment des intoxications aiguës suite à des expositions directes lors des traitements (Jas, 2010). Le monde civil est également exposé avec la présence de résidus de pesticides dans les produits agricoles mis sur le marché (EFSA, 2010 ; DGCCRF, 2010) et dans les eaux potables (ANSES, 2010). En parallèle, les études d'écotoxicologie suggèrent que les expositions chroniques à de petites doses de pesticides peuvent avoir des répercussions sur le développement du cerveau des nourrissons (Rauh et al., 2012) et ainsi accroître les risques de maladie neurodégénérative (Kamel, 2013). De plus, l'usage de pesticides tels que les molécules organochlorées ont entraîné des pollutions à long terme des sols agricoles et des cours d'eau riverains avec également de forts impacts sur les organismes de ces milieux (voir revue de Garvilescu, 2005). La diminution de la taille des habitats naturels et de leur connectivité dans les paysages agricoles ont également impacté de nombreuses espèces végétales et animales (voir revue de Tschardt et al., 2005). Ces actions combinées ont entraîné des pertes globales de biodiversité dans les zones cultivées en agriculture conventionnelle et dans les zones riveraines (Foley et al., 2005 ; Köhler and al., 2013 ; Tilman et al., 2002) et sont en partie responsables des fortes pertes de biodiversité mondiale (Chapin et al., 2000, Vitousek et al., 1997)

Dans un contexte de croissance démographique mondiale importante et de changements climatiques, accroître les approvisionnements alimentaires tout en minimisant l'impact environnemental de l'agriculture est aujourd'hui reconnu comme un défi majeur (Foley et al., 2011 ; Gregory et Georges, 2011 ; Tilman et al., 2002). Cependant, il apparaît que le modèle actuel de systèmes de culture intensifs, recourant de façon systématique et généralisée aux pesticides, ne permettra pas l'approvisionnement alimentaire sans induire d'impacts sanitaires, environnementaux et sociétaux importants (Foley et al., 2005, Matson et al., 1997 ; Stokstad et al., 2013).

Encadré 1 : Définitions

Ecosystème : Ensemble formé d'organismes vivants en interaction (biocénose) et du milieu physico-chimique dans lequel ces interactions se développent (biotope) et avec lequel les organismes interagissent (Frontier et al., 2004 ; Tansley, 1935). L'écosystème peut être représenté comme un système dynamique composé de différents compartiments à travers lesquels l'énergie et la matière circulent. Par exemple, les communautés d'espèces, la matière organique et les sols représentent des compartiments à travers lesquels le carbone circule. Ce système est ouvert et permet l'échange d'énergie et de matière avec d'autres systèmes (Frontier et al., 2004).

Propriétés des écosystèmes : inclus à la fois l'ensemble des compartiments de l'écosystème et la vitesse des processus par lesquels l'énergie et la matière circulent entre ces compartiments. Les écosystèmes se différencient par le nombre et la taille ainsi que par les flux de matières et d'énergie entre les compartiments (Hooper et al., 2005). La diversité et la structure des communautés d'espèces influent sur les flux de matières et d'énergie au sein de l'écosystème et sont donc des paramètres à prendre en compte dans les propriétés des écosystèmes (Duffy et al., 2007 ; Brussaard et al., 2007 ; Chapin et al., 1997).

Processus écologiques : Ensemble des processus biologiques, chimiques et physiques qui lient les organismes entre eux et avec leur environnement dans un écosystème (Frontier et al., 2004). Les processus écologiques sont dépendants des propriétés de l'écosystème, c'est-à-dire de la présence et de la taille des différents compartiments impliqués dans les flux de matière et d'énergie. Par exemple le processus de lixiviation des litières est un processus physique, chimique et hydrologique par lequel les flux d'eau entraînent les composés solubles des litières dans les couches plus profondes du sol. Il dépend essentiellement du compartiment sol (facteurs édaphiques) et de l'hydrosphère. La fragmentation des litières est un processus physique et biologique impliquant des effets mécaniques (broyage et piétinement par exemple) et l'activité de nombreux organismes saprophytes du sol, ce processus dépend de la biocénose et des matières organiques présentes.

Fonctions écosystémiques : Ensemble des processus écologiques qui affectent l'abondance des populations des organismes ou influencent les flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème (Ferris, 2012, Schulze and Mooney, 1994). Par exemple la fonction de décomposition de la matière organique dépend entre autres des processus de lixiviation, de fragmentation, d'incorporation et de stabilisation de la matière organique. La fonction de régulation biologique dépend de nombreux processus biologiques, mais également de nombreuses interactions biologiques (prédation, parasitisme, mutualisme compétition...).

Biens des écosystèmes: Ensemble des propriétés des écosystèmes qui ont des valeurs directement marchandes (produits à valeur alimentaire et/ou économique, matériaux, produits médicaux et cosmétiques, plantes ornementales, animaux de compagnie, stock/réserves de gènes, tourisme, aspects récréatifs) (Hooper et al., 2005).

Agrosystème ou Agroécosystème:

L'agrosystème est un écosystème naturel modifié par l'homme dans des fins de production de biomasses à utilité alimentaire mais également matérielle, médicale, cosmétique ou ornementale. Dans ces systèmes, les introductions d'espèces animales ou végétales sont planifiées et favorisées par le biais de pratiques qui influencent le milieu ou biotope (labour, irrigation, fertilisation...) et la biocénose de l'écosystème (désherbage, pesticide, refuge...). Selon Jackson et collaborateurs (2007), les espèces introduites (biodiversité planifiée) et les espèces associées aux cultures qui influencent la production agricole au sens large par le biais de processus écologiques (biodiversité non-planifiée) constituent l'agrobiodiversité. Une autre des différences majeures entre écosystème naturel et agrosystème est l'exportation de la quasi-totalité de la biomasse produite lors des récoltes. Le fonctionnement des agrosystèmes est régi les sélections des processus naturels par les pratiques des agriculteurs

La lutte intégrée : une combinaison de stratégies

Développer et combiner les méthodes de lutte pour favoriser les régulations naturelles et limiter l'usage des pesticides est l'objectif de base sous-tendant le concept de lutte intégrée qui a été développé dès les années 1950 (voir encadré 1). Ce concept se définit aujourd'hui comme «un système d'aide à la décision pour la sélection et l'utilisation de tactiques de lutte contre les bioagresseurs, seules ou harmonieusement coordonnées dans une stratégie de gestion, basée sur des analyses coûts/avantages qui prennent en compte les intérêts et les impacts sur les producteurs, la société et l'environnement » (Bajwa et Kogan, 1997). La lutte intégrée repose non plus sur un usage systématique de pesticides, mais sur un ensemble de méthodes de lutte de nature variée (culturales, prophylactiques, génétiques, biologiques, physiques...), qui permettent de ralentir, de retarder ou de rompre les cycles de vie des bioagresseurs des cultures. Ce concept repose sur la notion de seuil de tolérance des populations de ravageurs avec l'objectif de maintenir leurs populations à des niveaux qui ne causent pas de dommages économiques. En général, les méthodes de lutte considérées individuellement n'ont qu'une efficacité limitée, mais c'est le choix de combinaisons de méthodes complémentaires et compatibles dans le temps et l'espace qui permet une lutte plus opérationnelle et un recours minimum aux pesticides (Ferron, 1999 ; Kogan, 1998). L'usage de produits phytosanitaires peut ainsi faire partie d'une stratégie de lutte intégrée qui privilégie une approche préventive en tenant compte des mécanismes de régulations naturelles. Le recours aux pesticides notamment est décidé à partir d'observations de terrain et fait l'objet d'avertissements phytosanitaires (Ferron, 1999 ; Deguine et Ferron, 2004).

Bien que le concept ait été défini dans la directive européenne pour instaurer un cadre d'actions communautaires d'utilisation des pesticides compatible avec le développement durable dès 1991 (Directive 1991/414/CEE), la lutte intégrée est faiblement pratiquée en Europe et souvent réduite à une utilisation « raisonnée » des pesticides (Deguine et Ferron, 2004 ; Elher, 2006). Toutefois, l'approche intégrée de la protection des cultures a apporté un nouveau cadre conceptuel, qui a amené à reconsidérer les interactions entre les ravageurs des cultures et les autres composantes de l'agrosystème. Cette vision plus systémique amène logiquement vers une prise en compte plus globale des interactions biotiques et des dimensions spatio-temporelles du fonctionnement des agrosystèmes. Aujourd'hui, il s'agit d'intégrer rationnellement l'activité agricole dans le fonctionnement des écosystèmes.

Encadré 2 : Les interactions biotiques déterminent le fonctionnement des écosystèmes

Les écosystèmes sont le siège de nombreux processus physiques, chimiques et biologiques qui opèrent conjointement pour assurer les phénomènes de stockage, de transformation, et de transfert de matière ou d'énergie qui sous-tendent leur fonctionnement (Ponge, 2012 ; Tanley, 1935). A travers leur rôle dans de nombreux processus, les interactions biotiques sont déterminantes pour la mobilisation de nombreuses fonctions écosystémiques et ainsi dans le fonctionnement des écosystèmes (Altieri, 1999 ; Brussaard et al., 1997 ; Chapin et al., 1997 ; De Deyn et Van der Putten, 2005 ; Hopper et al., 2005). La richesse, la diversité et les caractéristiques fonctionnelles des espèces sont ainsi des paramètres primordiaux de ce fonctionnement (Hooper et al., 2005 ; Naeem et al., 2012). Ces paramètres influencent notamment les propriétés des écosystèmes : cycles biogéochimiques, capacité de rétention des nutriments (Tilman et al., 2004), régulations des pathogènes (Brussaard et al., 1997 ; Lavelle et al., 2006), productivité primaire (Tilman et al., 1997) mais également la stabilité et la résilience des écosystèmes (Cf. la capacité du système à retrouver un état d'équilibre suite à une perturbation) (Altieri et Nicholls, 2005 ; Ives et Carpenter, 2007 ; Loreau et al., 2003). Ce constat indique que la biodiversité des écosystèmes est fortement liée à leur fonctionnement et à leur capacité à produire des services écosystémiques. Il apparaît donc nécessaire de préserver la biodiversité dans les zones agricoles pour mobiliser des services écosystémiques au bénéfice des cultures. Une telle démarche assurera la durabilité des systèmes de culture.

Dans ce schéma issu de Chapin et al. (1997) (figure 1), les auteurs proposent de différencier les fonctions écosystémiques selon l'échelle à laquelle ils s'appliquent : par exemple, les fonctions des écosystèmes incluent la productivité et le recyclage des éléments. Les fonctions à l'échelle régionale incluent les flux de gaz entre le sol et l'atmosphère et les flux de nutriments entre les systèmes terrestres et aquatiques. Ces processus écologiques sont à la base des services écosystémiques dont l'homme bénéficie.

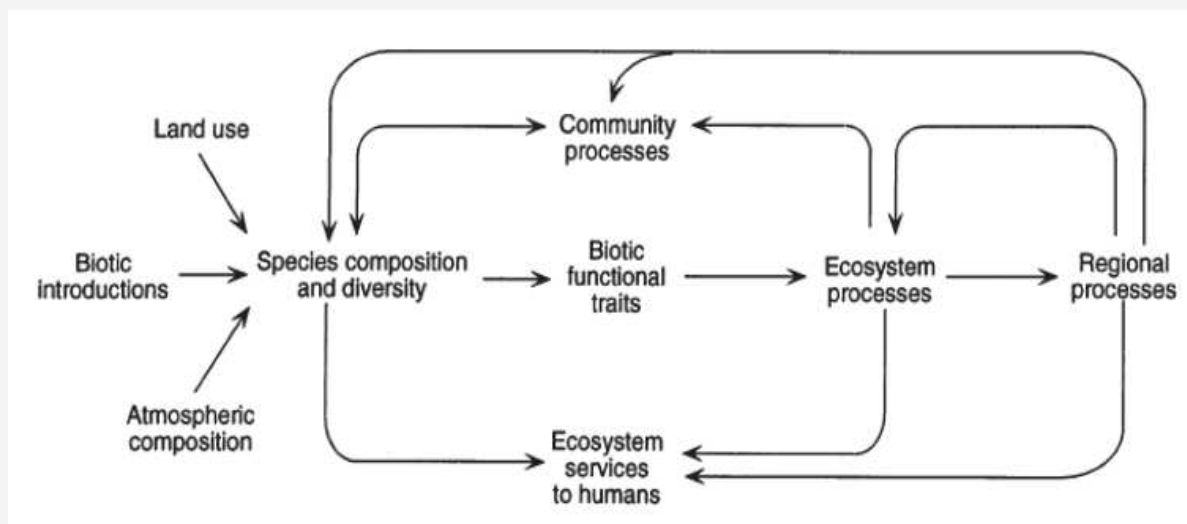


Figure 1 : Liens entre la composition spécifique des communautés, la diversité des espèces et les fonctions des écosystèmes.

L'Agroécologie : s'appuyer sur les interactions biotiques dans les agroécosystèmes

Les recherches en écologie de ces dernières décennies ont pu montrer comment les interactions biotiques au sein des écosystèmes déterminent leur fonctionnement (voir encadré 1 et 2). L'agroécologie est une approche scientifique interdisciplinaire qui se présente dans la continuité des principes de lutte intégrée en proposant l'étude systémique et la valorisation des interactions biotiques au sein de l'agroécosystème (Altieri, 1983 ; Dalgaard et al., 2003, Gliessman, 1998). Cette science propose ainsi d'intégrer l'ensemble des interactions entre plantes cultivées, animaux élevés, plantes non cultivées, bioagresseurs et organismes non nuisibles aux espèces cultivées impliquées dans les processus écologiques de l'agroécosystème pour mieux en piloter le fonctionnement. L'objectif étant de déterminer des leviers d'actions pour mobiliser des processus écologiques cibles, et développer ainsi des systèmes de culture qui s'appuient sur les fonctions écosystémiques assurées par les agroécosystèmes.

L'agroécologie repose sur différents principes mis en œuvre pour la création et la gestion des agroécosystèmes. Si les concepts sont déjà anciens, les premières propositions diffusées à grande échelle dans le monde scientifique ont été énoncées plus récemment par Miguel Altieri (Altieri and Nichols, 2004 ; Altieri, M.A, 1995). Dans ces articles, les auteurs proposent 5 leviers d'action à mettre en œuvre par l'intermédiaire de pratiques agricoles :

- Favoriser le recyclage des biomasses et optimiser les flux de nutriments (matière organique, cycle des nutriments) en minimisant l'usage d'intrants chimiques exogènes.
- Augmenter l'activité biologique des sols, notamment par l'usage de matières organiques, pour apporter des conditions favorables à la croissance des plantes.
- Limiter les pertes d'énergie, d'eau, de nutriments et de ressources génétiques.
- Diversifier les espèces et les ressources génétiques dans le temps et l'espace (de la parcelle au territoire).
- Renforcer les interactions biologiques bénéfiques et synergiques entre les différentes composantes de l'agrobiodiversité.

Une approche multi-échelles

A terme, l'application de ces principes permettra de développer de nouvelles pratiques pour des systèmes de culture durables et « écologiquement intensifs » (Griffon, 2010). L'agroécologie dépasse les enjeux technico-économiques de la parcelle agricole. Ainsi, Francis et al. (2003) proposent d'élargir le champ de l'agroécologie à la conception des systèmes alimentaires intégrants, de ce fait, les dimensions sociales et économiques aux objectifs environnementaux et de production. Wezel et Soldat (2009) voient l'agroécologie comme une démarche associant les dimensions scientifiques sociales et pratiques pour organiser des synergies. Les principes historiques de

l'agroécologie ont ainsi été remaniés et amendés avec des principes issus des sciences économiques et sociales, de la conception des systèmes alimentaires et de la recherche participative (Mendez et al., 2013 ; Wezel et al., 2011).

Ces changements d'échelle (de la pratique agricole aux systèmes alimentaires) mettent en avant la multifonctionnalité des agroécosystèmes ayant à la fois des fonctions de production, de gestion environnementale et de lien social (Lovell et al., 2010 ; Holt-Giménez et Altieri, 2013). Ces différentes dimensions et échelles d'application qui constituent l'agroécologie aujourd'hui définissent autant d'approches à développer et à adapter à la diversité des agroécosystèmes existants (Dalgaard et al., 2003).

La diversité des processus, garante de la diversité et de la pérennité des services

A l'échelle de l'agroécosystème, il apparaît essentiel de se concentrer sur les processus écologiques et les conditions environnementales qui influencent les productions agricoles (Bommarco et al., 2013 ; Tilman et al., 2002). Parmi celles qui sont favorables aux productions végétales, on peut citer les processus de décomposition et de minéralisation des matières organiques, de fixation de l'azote atmosphérique, de bioturbation des sols, mais également les interactions biotiques comme la prédation, la compétition et le parasitisme qui sont liés aux services « support » et de « régulation » au sens du Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005 ; voir encadré 3). La diversité des habitats, des espèces végétales et animales joue un rôle déterminant pour assurer et stimuler les processus écologiques et ainsi favoriser les services écosystémiques dans les agroécosystèmes (Altieri, 1999 ; Balvanera et al, 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Lavelle et al, 2006). De plus, la biodiversité renforce la capacité de résilience des agroécosystèmes face à de nouvelles incertitudes telles que le changement climatique tout en optimisant leurs capacités de production (Gliessman, 2015). Les plantes jouent un rôle de ressource primaire dans les écosystèmes terrestres et leur diversité influence la structure des communautés d'espèces animales (Hooper et al., 2005 ; Van der Putten et Wardle, 2005), les interactions trophiques qui en découlent (Hooper et al., 2000 ; Shreebber et al., 2010) et ainsi le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al, 2011 ; Isbel et al., 2011 ;). C'est à partir de ces constats que le concept de « plante de service » a émergé. Il consiste à introduire de la biodiversité végétale dans l'objectif de favoriser un ou plusieurs services écosystémiques ciblés dans l'agroécosystème (Damour et al., 2014 ; 2015 ; Malézieux et al., 2009). Cette méthode apparaît performante et envisageable pour mobiliser des fonctions et des services écosystémiques à l'échelle de la parcelle et du territoire, et ainsi augmenter la durabilité des systèmes de culture (Damour et al., 2015 ; Jannoyer-Lesueur et al., 2011). Son développement est cependant encore limité par un manque de connaissances des interactions entre communautés végétales, communautés animales et fonctionnement des sols.

Encadré 3 : Les services écosystémiques

Le concept de service écosystémique a été popularisé en 2005 par le Millénium Ecosystem Assessment (MEA, 2005). Ce concept propose de mettre sur le même plan les biens et les propriétés d'un écosystème ou d'un assemblage d'écosystèmes qui affectent directement ou indirectement les activités et le bien-être des hommes. A l'inverse des propriétés des écosystèmes, la notion de service écosystémique est subjective, et intègre l'ensemble des propriétés et des produits de l'écosystème auquel l'Homme attache de la valeur.

Les travaux du MEA proposent 4 catégories de services (Figure 2) :

- **Services de support** : ensemble des services nécessaires à la mobilisation des autres services. Ces services sont liés à la mise en place de conditions favorables au développement de la vie (Eg. Formation des sols, production primaire, cycles biogéochimiques).
- **Services d'approvisionnement** : ensembles des biens des écosystèmes que l'homme peut obtenir d'un écosystème (production alimentaire, de matières premières, d'eau douce...)
- **Services de régulation** : ensemble des propriétés des écosystèmes à valeur non-marchande et issues des processus écologiques de l'écosystème dont l'homme bénéficie. Ces services modèrent ou régulent notamment les phénomènes naturels (eg. régulation des bio-agresseurs, régulation du climat, contrôle de l'érosion, purification de l'eau)
- **Services culturels** : Ensemble des bénéfices non matériels que l'humanité peut tirer des écosystèmes, à travers un enrichissement spirituel et récréatif (patrimoine, loisirs, éducation...)

Il existe aussi des **dis-services** qui impactent négativement l'activité et le bien-être des hommes. En agriculture, il s'agit notamment du développement des bio-agresseurs, des maladies ou de phénomènes climatiques extrêmes (Zhang et al., 2007).

Les services écosystémiques peuvent être considérés comme la résultante des processus physiques, chimiques et biologiques qui opèrent conjointement pour le fonctionnement des écosystèmes. Les interactions biotiques, intégrant les activités de l'homme, jouent un rôle déterminant dans de nombreux processus écologiques et sont ainsi indispensables pour produire des services écosystémiques (voir encadré 2). Les activités de l'homme affectant les services écosystémiques incluent la prédation, la pollution mais aussi la gestion de la biodiversité notamment dans les milieux protégés et dans les milieux cultivés.

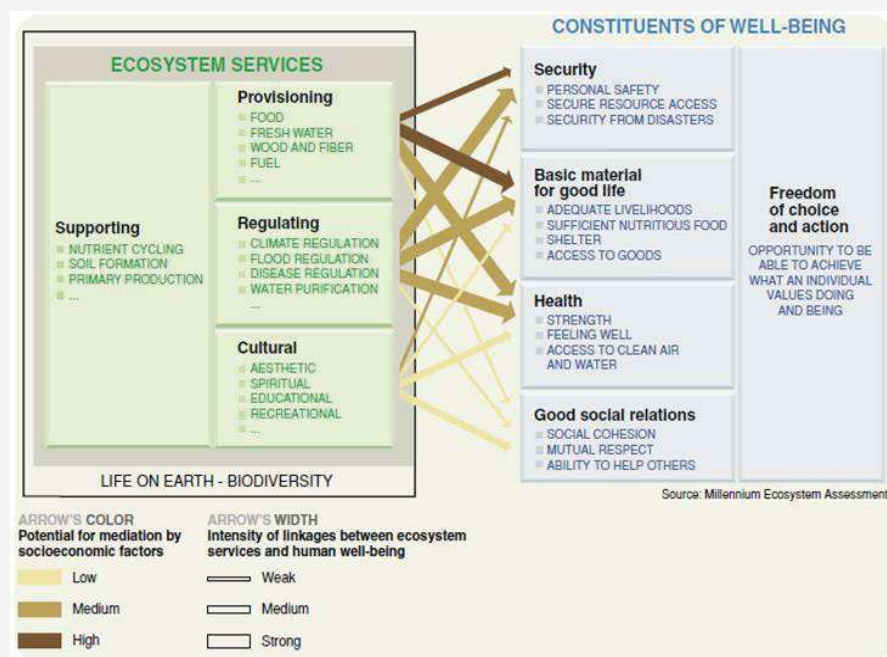


Figure 2 : Représentation des services écosystémiques proposé par le Millenium Ecosystem Assessment (2005)

Le cas des bananeraies d'export

Les systèmes intensifs de culture de bananes destinées à l'exportation ont historiquement été conçus sur la base d'une forte dépendance aux intrants chimiques, et notamment aux pesticides (Lassoudière, 2007). Ces systèmes de culture peuvent avoir de graves répercussions sur l'environnement et la santé humaine notamment lorsqu'ils sont pratiqués dans des zones insulaires sensibles comme aux Caraïbes (Risède et Tézenas du Montcel, 1997). Dans les Antilles Françaises, la situation est devenue critique et les services de recherche et de développement agronomiques cherchent à accompagner la transition écologique vers des systèmes de culture plus durables, limitant l'utilisation des pesticides. Aujourd'hui, le défi pour donner corps à cette démarche repose sur l'intégration de principes agroécologiques avec notamment l'introduction de biodiversité dans les parcelles par l'implantation de plantes de services.

Le travail qui suit propose une démarche agroécologique pour sélectionner des plantes de services destinées aux systèmes de culture bananiers et évaluer les conséquences de leur implantation sur les communautés de nématodes et le fonctionnement du sol. Cette démarche s'initie dans le chapitre suivant par une analyse bibliographique sur le contexte, les caractéristiques et le fonctionnement des systèmes actuels de culture bananière.

**Chapitre I. Analyse bibliographique : Lutte contre les
nématodes phytoparasites dans les systèmes de culture de
la banane export : Enjeux et nouvelles
perspectives agroécologiques.**

1. Importance économique et sociale de la culture de la banane

La banane est la quatrième denrée alimentaire au niveau mondial (derrière le riz, le blé et le maïs) et joue par conséquent un rôle majeur en matière de sécurité alimentaire, notamment dans les régions les plus pauvres d’Afrique, d’Asie, d’Amérique latine et des Caraïbes (FAO, 2015 ; INIBAP, 2010). Les consommateurs distinguent généralement deux grands types de bananes : les bananes à cuire (dont les bananes plantains) qui sont des fruits riches en amidon et qui se tiennent à la cuisson ; et les bananes dessert qui présentent une chair sucrée, riche en vitamine B6, et qui sont consommées directement à maturité sous forme de fruits frais. En 2013, la production mondiale de bananes s’élevait à près de 134 millions de tonnes, dont environ 40 % (soit près de 55 millions de tonnes) de variétés de banane à cuire (plantain et autres types) et 60 % (environ 79 millions de tonnes) de variétés de banane dessert. De fait, la banane est aussi la première production fruitière mondiale. La consommation de bananes dans les pays tempérés (Amérique et Europe) a entraîné à la fin du XIXe siècle le développement d’un commerce international, qui n’a cessé de croître. Les deux types de bananes font l’objet d’un commerce international, à grande majorité de banane dessert (880 000 tonnes de banane plantain contre 21 millions de tonnes de banane dessert en 2013, FruiTrop, 2015).

Les principaux pays exportateurs de banane dessert sont l’Equateur, les Philippines et le Costa-Rica, majoritairement en direction des Etats-Unis, du Japon et de l’Europe respectivement (Figure 3). Aujourd’hui, la banane dessert se place en première place en volume parmi les échanges de fruits mondiaux et en seconde place en valeur derrière les agrumes (FruiTrop, 2015). La culture de la banane dessert fait l’objet d’une filière très organisée allant de la production, l’emballage et le transport en bateau à la commercialisation des fruits sur les marchés des pays importateurs. Elle constitue une source de revenus importante pour les pays producteurs (Loeillet, 2005).

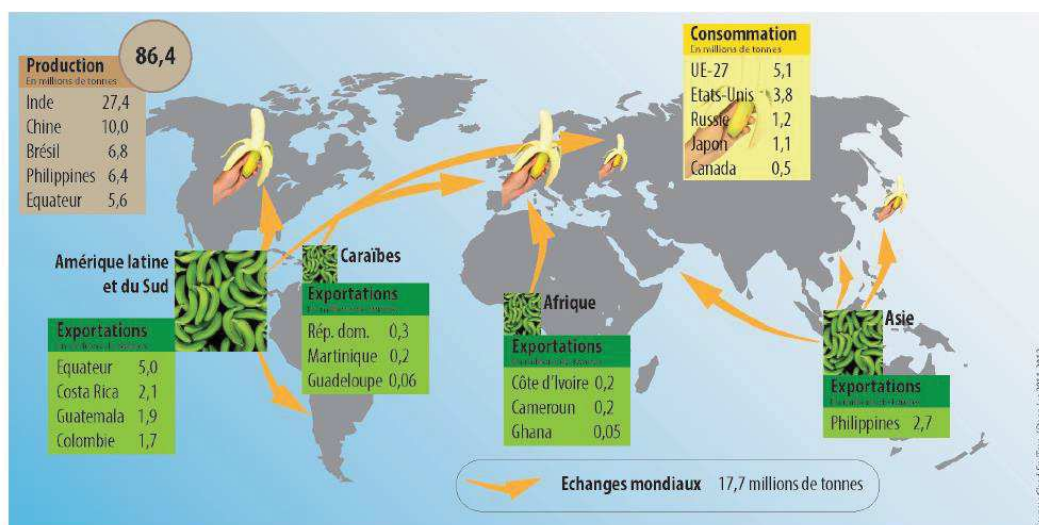


Figure 3 : Production, exportation et consommation mondiale de la banane dessert sur la période 2011-2012. En 2013, la production mondiale s’élève à 88,8 millions de tonnes. Source : Cirad

1.1. Caractéristiques botaniques, écologiques et domestication des bananiers

Originaires d'Asie du Sud-est, les bananiers (*Musa* spp.) sont cultivés depuis plus de 7 000 ans (Lassoudière, 2010). Ces « herbes géantes » sont des monocotylédones à croissance rapide, de plusieurs mètres de hauteur, avec une production importante de fruits (de 20 à 50 kg annuels par pied, en une fois, selon les variétés). La plante possède de grandes feuilles oblongues et lancéolées dont la surface foliaire peut atteindre plusieurs mètres carrés. Les feuilles sont émises à partir d'un rhizome souterrain en forme de bulbe, centre vital et lieu de formation des rejets, qui assurent la multiplication végétative de la plante à partir de ramifications latérales. Les gaines des feuilles s'imbriquent en spirale au fur et à mesure de leur émergence et forment un pseudo-tronc qui permet à la plante d'avoir un port érigé. A la floraison, la plante produit une inflorescence qui se développe depuis le bulbe et qui remonte dans le pseudo-tronc avant d'apparaître à sa cime. Les premières fleurs de cette inflorescence sont femelles et leurs ovaires donnent les fruits, puis apparaissent les fleurs mâles. L'ensemble de l'inflorescence et des fruits constituent le régime de bananes (Figure 4). Chaque pseudo-tronc donne une inflorescence unique et dépérit par la suite, les cycles suivants étant assurés par les rejets qui assureront le relais une fois la plante mère récoltée (Figure 5).

Les bananiers sont des plantes exigeantes en éléments minéraux, en eau et en température. Une pluviométrie mensuelle de 180 mm et des températures supérieures à 14 °C sont nécessaires à leur culture. Leur aire de répartition recouvre la ceinture tropicale ainsi que quelques zones périphériques en région subtropicale, à des altitudes variant entre 0 et 3000m (Lassoudière, 2007). Le genre *Musa* se divise en espèces séminifères à fruits peu comestibles et réservés à des usages textiles ou ornementaux, et en espèces ou variétés à fruits charnus sans graines et comestibles dits parthénocarpiques (Lassoudière, 2010). Historiquement, la domestication des bananes à usage alimentaire par l'homme a commencé par la sélection de variétés de l'espèce *Musa acuminata* (génome AA) qui présentaient de bonnes aptitudes à donner des fruits parthénocarpiques (Perrier et al, 2011 ; Lassoudière, 2010). Au cours des âges, les processus de sélection massale¹ par l'homme ont favorisé la diversification de l'espèce, et la multiplication végétative des variétés a favorisé la stérilité parmi les variétés cultivées (Perrier et al., 2011). Les mouvements migratoires et les échanges de matériel végétal entre les différents peuples d'Asie du Sud-Est ont favorisé les croisements entre espèces *Musa acuminata* et *Musa balbisiana* (génome BB) qui ont donné naissance à des variétés triploïdes possédant des génomes de type AAA, AAB ou ABB.

¹ La sélection massale correspond à la sélection des semences sur les individus qui correspondent le mieux aux critères des paysans. Cette sélection contribue à améliorer les performances des cultures mais en induit une diversité phénotypique et génétique intra et inter variétale. Par conséquent les cultures peuvent être hétérogènes et variables d'une semence à une autre

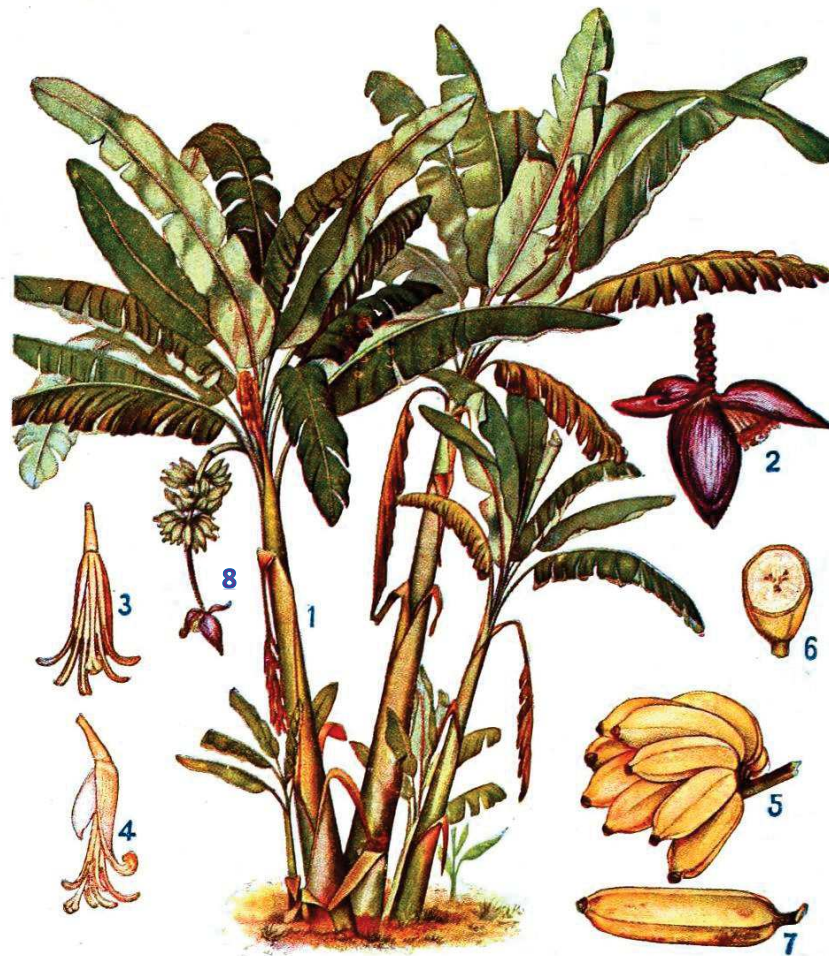


Figure 4: Anatomie d'un bananier (*Musa paradisiaca*). 1 : Pseudo-tronc ; 2 : Fleur ou popotte ; 3, 4 : Fleur femelle isolée (avec et sans pétale) ; 5, 6, 7 : Fruit ; 8 : Régime. Source : Elementary indian botany (1916).

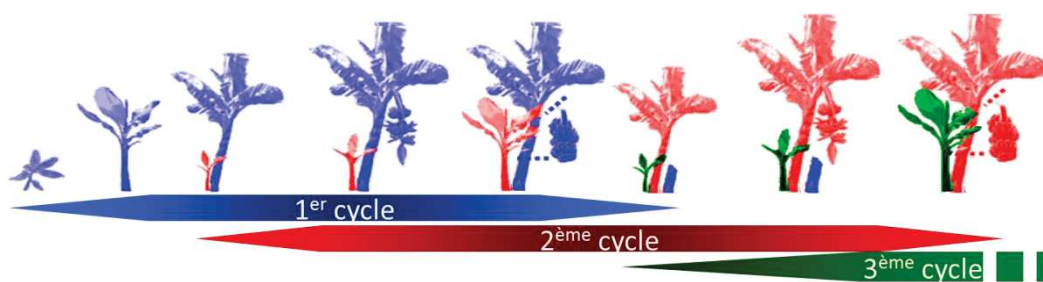


Figure 5 : Emission et sélection de rejets au cours des cycles de culture du bananier. A la récolte du régime, le pied mère est coupé au niveau du pseudo-tronc et un rejet fils présélectionné assure le cycle de production suivant. Source : Tixier et al., 2004.

Ces variétés présentent une plus grande vigueur et des fruits plus volumineux, tout en conservant la stérilité des fleurs femelles. Ces différentes étapes de domestication du bananier ont favorisé une forte diversification du genre *Musa* et a permis de développer plus de 1000 variétés de banane (Lassoudière, 2010, FruiTrop, 2003).

1.2. Les systèmes de culture de la banane dessert d'export

La production de bananes dessert destinée à l'export s'appuie généralement sur une culture intensive mécanisée monovariétale, centrée sur le sous-groupe Cavendish (groupe AAA). La variété commercialisée la plus répandue est la variété Grande-Naine du sous-groupe Cavendish (AAA). Cette variété présente de fortes capacités productives (plus de 50 t/ha/an commercialisables) et gustatives avec une bonne aptitude au transport de longue distance. La culture de la banane dessert repose généralement sur une culture monovariétale de plants issus de reproduction végétative massive en laboratoire (vitroculture). Ainsi, l'ensemble des bananiers composant une parcelle de banane dessert destinée à l'export sont fréquemment des clones du sous-groupe Cavendish, et ce dans toutes les zones de production du monde. Les bananiers y sont cultivés à des densités moyennes de 1800 à 2000 pieds/Ha (Lassoudière, 2007, Figure 6).

Les bananiers du sous-groupe Cavendish nécessitent des conditions de culture exigeantes en termes d'éléments nutritifs, d'ensoleillement et d'eau. Ils sont particulièrement sensibles aux conditions d'enracinement. Par conséquent, les itinéraires techniques de la culture impliquent souvent un travail du sol pour son ameublissement et de nombreux apports de fertilisants, généralement apportés sous forme d'engrais chimiques ou plus rarement d'amendements organiques (100 Kg/Ha/an d'azote en moyenne). C'est également un sous-groupe sensible à de nombreuses maladies et parasites qui sont majoritairement gérés par l'utilisation de pesticides. Cette pression parasitaire, même lorsque l'on tente de la contrôler par des traitements systématiques de pesticides, entraîne dans certains contextes de sol et de climat des pertes de rendement conséquentes, jusqu'à 100% dans le cas de la fusariose vasculaire.



Figure 6: Bananeraie en Martinique. Les bananiers sont plantés à des densités moyennes de 1800 plants à l'hectare

1.3. Les principaux bioagresseurs de la culture de la banane dessert

Les maladies du bananier les plus communes sont des maladies fongiques. Actuellement, les cercosporioses jaune et noire (dues respectivement à *Mycosphaerella musicola* et à *Mycosphaerella fijiensis*) qui affectent le système foliaire sont très répandues dans le monde. La gestion de ces maladies fongiques est généralement effectuée par des applications de fongicides de contact sur les feuilles des bananiers dans le cadre de traitements systématiques hebdomadaires. Ces applications sont généralement réalisées par voie aérienne. Dans certaines zones de culture (Antilles françaises) des stratégies de déclenchement des traitements en fonction de l'état d'évolution de la maladie, recourant à des fongicides systémiques, ont été développées (de Lapeyre de Bellaire et al., 2010).

La fusariose vasculaire du bananier ou maladie de Panama est une maladie fongique d'origine tellurique liée au développement du champignon phytopathogène *Fusarium oxysporum* sp. *cubense*. Ce dernier se développe dans les tissus vasculaires de la plante, entraînant sa mort. Cette maladie a été responsable de fortes pertes de production mondiale dans les années 1960. La variété 'Grande naine' avait alors remplacé les bananes du sous-groupe Gros Michel, décimées par la race 1 de la maladie de Panama. En revanche, la variété 'Grande naine' n'est pas résistante à la race 4 tropicale de la maladie de Panama (TR4), actuellement en phase d'extension de l'Asie vers l'Afrique (Poeltz et Randy, 2006).

De nombreux phytovirus, diffusés par des vecteurs (insectes suceurs/piqueurs) sont également responsables de fortes pertes de rendement. Parmi ceux-ci le Banana Bunchy Top Virus (BBTD) et le Banana Streak Virus (BSV) sont transmis respectivement par le puceron *Pentalonia nigronervosa* et par trois espèces de cochenilles (*Planococcus citri*, *Dysmicoccus brevipes* et *Saccharicoccus sacchari*). Le BSV a la particularité de pouvoir intégrer une partie de son génome à celui des plantes qu'il infecte.

Des parasites sont également à l'œuvre dans les bananeraies. Le charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*) est un insecte dont la larve se développe dans les rhizomes du bananier en creusant des galeries qui affaiblissent l'ancrage de la plante et peuvent provoquer sa chute (Figure 7). Des techniques de piégeages de masse et de gestion des déchets de la culture précédente permettent de limiter le développement des populations de cet insecte, mais le recours aux insecticides est encore la méthode la plus répandue.

Enfin, les nématodes phytoparasites sont de petits vers microscopiques qui parasitent les racines du bananier et dont le développement entraîne des nécroses du système racinaire. Parmi les espèces de nématodes parasites du bananier, *Radopholus similis* (Figure 7) et *Pratylenchus spp* sont les plus dommageables. Ces organismes sont responsables des principales pertes de production dans les agrosystèmes bananiers (de 20 à plus de 75% selon les cas ; Sarah, 1999 ; Sasser, 1989 ;). Des

méthodes de prophylaxie comme le recours à la jachère alliée à l'utilisation de plants sains issus de vitroculture, permettent de modérer le développement des populations de ces nématodes. Cependant, dans les conditions de monoculture, la gestion des nématodes phytoparasites est encore souvent effectuée par l'application de traitements nématicides (2 à 4 traitements annuels). Les nématodes constituent aujourd'hui un des principaux problèmes phytosanitaires à résoudre dans les systèmes de culture bananiers.

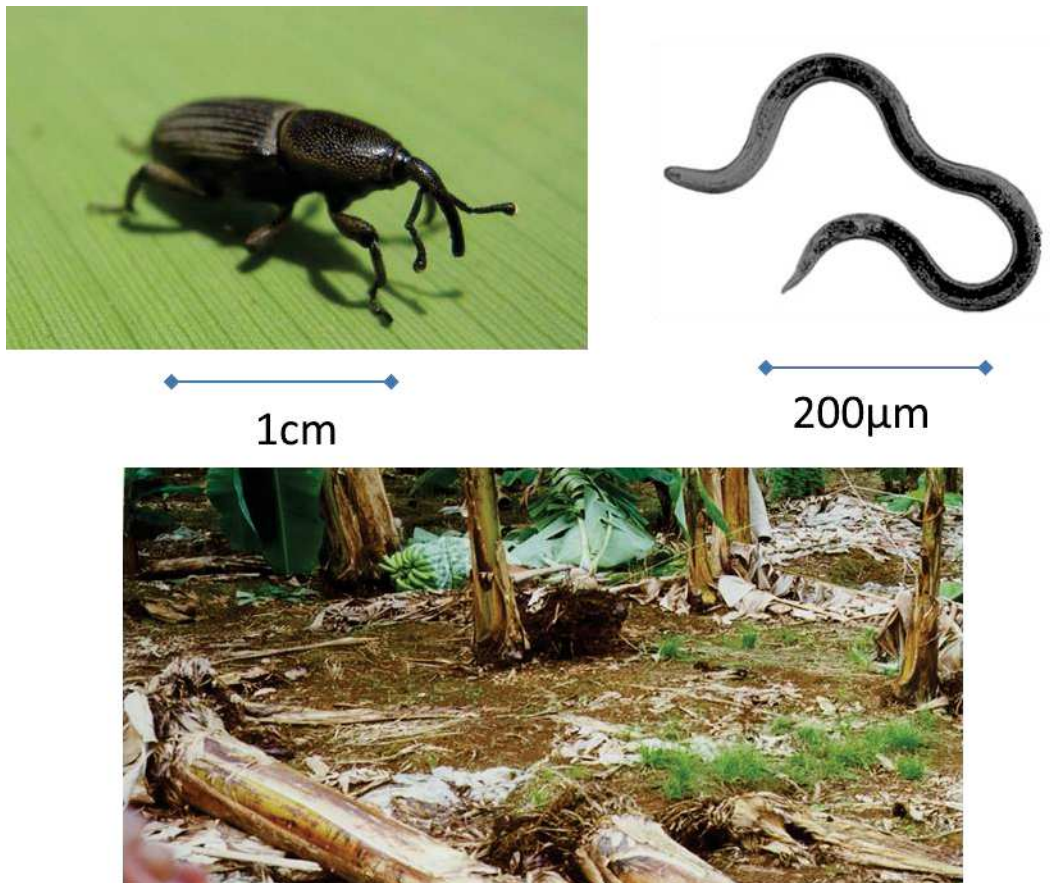


Figure 7 : *Cosmopolites sordidus* et *Radopholus similis*, les deux principaux parasites respectivement des bulbes et des racines du bananier induisent une diminution de l'ancrage des bananiers qui peuvent alors chuter au moindre coup de vent. Clichés : Fabrice Vinatier ; Jean-Michel Risède.

1.4. Lutte chimique, impacts environnementaux et crises sanitaires dans les bananeraies

La gestion des différents bioagresseurs du bananier est aujourd'hui principalement effectuée par l'application de divers biocides. Ces traitements permettent de diminuer l'impact des bioagresseurs sur les cultures et de maintenir les niveaux de production. Cependant, ces pratiques ont également des impacts environnementaux importants qui touchent autant la santé humaine (agriculteurs ou riverains) que la biodiversité des milieux cultivés et des zones riveraines (Castillo et al., 2000, Henriques et al., 1997 ; Risède et Tezenas du Montcel, 1997).

Dans les années 1990, des milliers de travailleurs des bananeraies d'Amérique latine (principalement Costa-Rica et Nicaragua) ont porté plainte contre leurs employeurs pour les conséquences sur leur santé de l'usage du DPCB (1,2-dibromo-3-chloropropane). Ce nématicide vendu sous le nom de Nemagon est soupçonné d'être responsable de problèmes de stérilité chez les travailleurs agricoles des bananeraies (Clark et Snedeker, 2005 ; Thrupp, 1991). Aux Antilles françaises, c'est la « crise de la Chlordécone » du début des années 2000 qui a cristallisé cette prise de conscience. On a en effet mis en évidence à cette époque de fortes pollutions des sols, des eaux, et des espèces aquatiques des bassins de production bananier de Guadeloupe et de Martinique par la Chlordécone, un produit phytosanitaire utilisé pour lutter contre le charançon du bananier et interdit aux Antilles depuis 1993 (Beaugendre, 2007 ; Joly, 2010). Aujourd'hui, plusieurs études toxicologiques et épidémiologiques menées par l'ANSES et l'INSERM sont en cours pour déterminer l'impact sur la santé des populations d'une exposition chronique à ce pesticide à forte rémanence, par ailleurs suspecté d'être cancérigène (Kadhel et al., 2014). Plus récemment, les traitements fongicides aériens réalisés dans le cadre du contrôle des cercosporioses ont fait polémique entre le monde civil et le monde agricole. Des associations de protection de la nature et des collectifs de résidents ont pointé du doigt les risques de dérives des produits pulvérisés au-delà des limites requises entre zones traitées et zones habitées (Figure 9). Leur argumentaire reposait notamment sur les effets potentiels des fongicides sur la faune et la santé humaine. Aux Antilles françaises, cette mobilisation a donné lieu à l'arrêt définitif en 2014 des épandages aériens qui étaient autorisés par dérogation préfectorale depuis 2009 (Ordonnance du Conseil d'état du 6 Mai 2014). Ces constats poussent aujourd'hui la recherche agronomique à développer des stratégies de suivi et de gestion des pollutions environnementales, tout en développant des pratiques de cultures permettant de diminuer le recours aux pesticides, sans baisser la production. A l'heure actuelle, l'usage de nématicides à base d'organophosphorés reste encore un des moyens de lutte les plus courant dans le monde. Pourtant, ces molécules présentent de forte toxicité pour la santé humaine et pour l'environnement (ministère de l'agriculture, e-phy.gouv). La diminution de ces traitements constitue donc une priorité dans les agrosystèmes bananiers.



Figure 8 : Aux Antilles française, le parcellaire morcelé et l'imbrication des zones de culture et des zones habitées induit une forte proximité entre les traitements aériens fongicides pour le contrôle des cercosporioses et les habitations. En 2013, une partie de la société civile locale s'est positionnée et a manifesté contre les traitements aériens en argumentant notamment que les distances de sécurité n'étaient pas suffisantes, et en avançant des suspicions sur la nocivité des produits épandus. Cette question de l'arrêt du traitement aérien qui a profondément agité la société antillaise illustre les attentes fortes du monde civil pour une agriculture moins dépendante de l'utilisation des pesticides

2. Stratégie de contrôle des nématodes parasites des bananiers et nouvelles orientations agroécologiques

2.1. Les nématodes phytoparasites du bananier

2.1.1. Les grands types de nématodes parasites du bananier

Les nématodes sont des métazoaires (vers ronds non-segmentés), pluricellulaires, de petite taille (de quelques dizaines de micromètres à quelques millimètres) et à l'allure filiforme (nématode viens du Grec *nêma*, *nématos* = fil et de *-eidos*= aspect, apparence). Parmi les 27 000 espèces recensées environ 4500 sont phytoparasites et sont responsables de 8 à 14% des pertes agricoles mondiales, toutes cultures confondues (Mateille et Tavoillot, 2013 ; Singh et al., 2014 ;). Les nématodes phytoparasites possèdent un stylet et des glandes sécrétrices d'enzymes de digestion au niveau de leur cavité buccale, qui leur permettent de consommer les contenus cellulaires voire de s'introduire dans les tissus végétaux (Figure 9). Leur identification s'appuie généralement sur des critères morphologiques, moléculaires et de pouvoir pathogène.

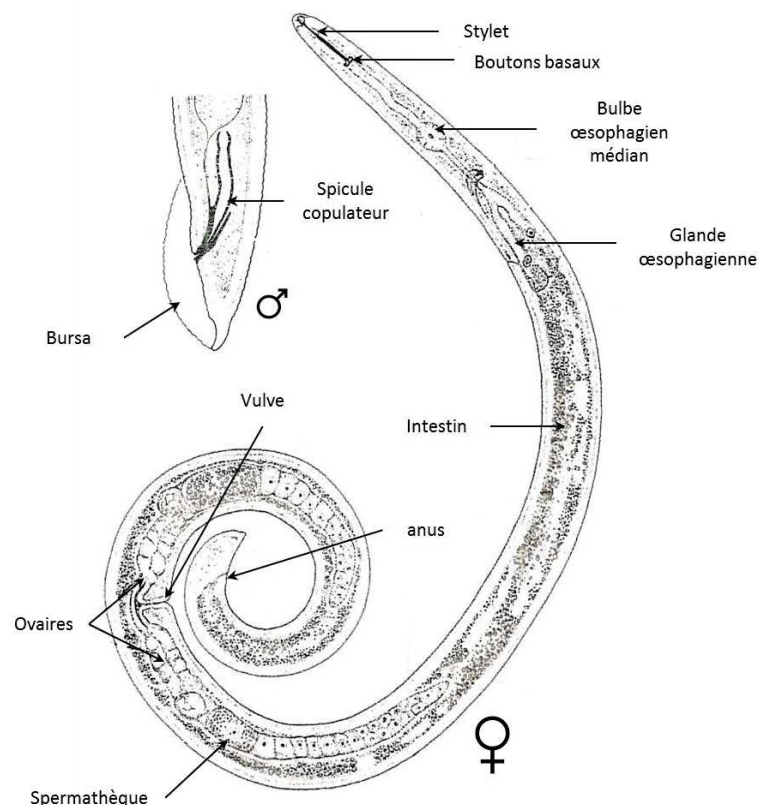


Figure 9 : Principales caractéristiques des nématodes phytoparasites et différences des parties caudales entre mâle et femelle. Adapté de Luc et al, 2005.

Les nématodes phytoparasites du bananier présentent différentes stratégies de parasitisme et génèrent différents niveaux de dégâts (Fargette et Quénéhervé, 1988, Lassoudière, 2007) (Figure 10).

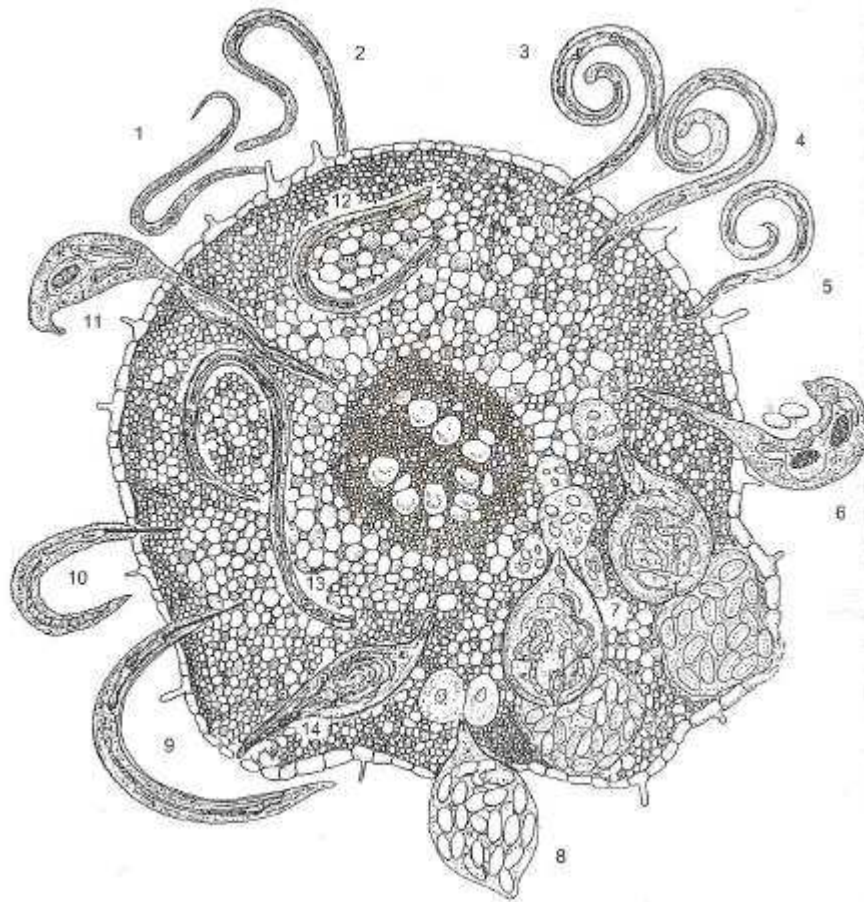


Figure 10 : Représentation des différents types de nématodes phytoparasites de l'ordre des *Tylenchida* et présentant différents types de parasitisme des tissus racinaires. 1. *Ditylenchus*, 2. *Tylenchorhynchus*, 3. *Rotylenchus*, 4. *Hoplolaimus*, 5. *Helicotylenchus*, 6. *Rotylenchulus*, 7. *Meloidogyne*, 8. *Heterodera*, 9. *Hemicycliophora*, 10. *Criconemoides*, 11. *Tylenchus*, 12. *Pratylenchus*, 13. *Hirschmanniella*, 14. *Nacobbus* (source : Gowen et al., 2005, dessin de Siddiqi, 1986). Les genres soulignés ont été rencontrés dans ce travail de thèse.

On distingue parmi les nématodes phytoparasites :

- Les endoparasites migrants :

Ce sont principalement les espèces *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae* et *Pratylenchus goodeyi* qui sont les plus dommageables pour le bananier. Elles peuvent induire des réductions de rendement de plus de 50% (Sarah, 1989 ; Jones et al, 2013). Ces nématodes ont la capacité de pénétrer le parenchyme cortical des racines et de s'y déplacer. Mis à part les mâles de *Radopholus similis*, qui présentent une atrophie du stylet buccal, les quatre stades du cycle biologique de ces nématodes sont infectieux. La ponte et les différents stades de leur cycle biologique se déroulent dans la même racine (Jones et al., 2013). Les nécroses générées par le développement de leurs populations facilitent l'entrée de saprophages et de parasites secondaires, notamment des champignons (Jones et al., 2013 ; Risède et al., 2004 ; Sarah, 189). Il en résulte une altération du système racinaire et une diminution de sa capacité racinaire à alimenter les bananiers en eau et en

éléments minéraux, mais également une fragilisation de l'ancrage au sol, ce qui peut entraîner la chute de la plante (Figure 7 et 11). *Pratylenchus goodeyi* est une espèce que l'on retrouve beaucoup en altitude tandis que *Pratylenchus coffeae* est plus présent en plaine. *Radopholus similis*, quant à lui, est cosmopolite des zones tropicales. Ces nématodes sont capables de parasiter d'autres espèces que le bananier, mais leur capacité de survie dans un sol sans plantes hôtes est limitée. Ainsi, dans une expérience en microcosme, Chabrier et al, 2010 ont évalué à 17 jours la demi-vie (temps nécessaire pour observer une diminution de moitié de la population initiale) de *Radopholus similis* dans un andosol saturé d'eau et à 32 jours pour *P. coffeae*. Ce dernier a cependant la capacité d'entrer en anhydrobiose durant plusieurs mois à un an (Tsai, 2008). Tarjan et al. (1961) ont par ailleurs montré que *R. similis* ne pouvait pas survivre plus de 6 mois dans un sol sans hôte.

L'espèce *Helicotylenchus multicinctus*, a également un comportement endoparasite chez le bananier et affecte surtout les premières couches cellulaires du parenchyme cortical. Les lésions causées par ce nématode sont donc souvent plus superficielles que celles dues à *P. coffeae* et *R. similis*, mais en cas d'infestation massive, ce nématode peut entraîner des nécroses plus importantes du cortex (Gowen, 1979). Les deux sexes sont infectieux et ce nématode est également capable d'effectuer toutes les étapes de son cycle de vie dans les racines (Mc Sorley et Parrado, 1986).

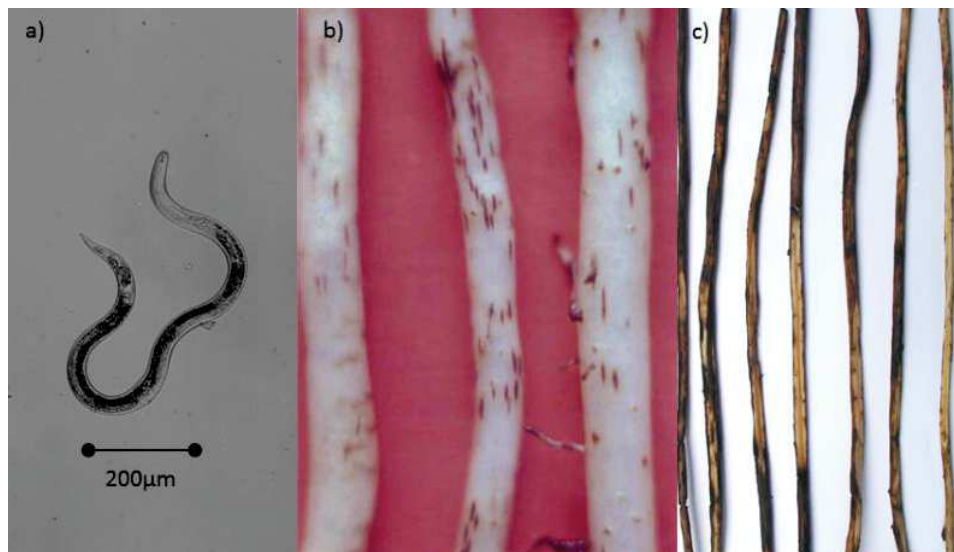


Figure 11 : *Radopholus similis* et dégâts racinaires dus à l'activité de ce nématodes A) *Radopholus similis* observé au microscope (l'échelle est donnée à titre indicative) B) et C) Lésions racinaires dû à l'activité de *Radopholus similis* dans des racines de bananiers. Crédit Photos : Jean-Michel Risède.

- Les semi-endoparasites migrants

Seule la partie antérieure du corps de ces nématodes pénètre sous l'épiderme des racines et dans les premières couches du parenchyme cortical. Ces espèces peuvent se nourrir à la fois de manière endoparasite et ectoparasite. A la différence d'*Helicotylenchus multicinctus* qui est un endoparasite, la plupart des espèces du genre *Helicotylenchus* présentent cette stratégie de parasitisme. *Hoplolaimus seinhorsti* est également un semi-endoparasite migrant du bananier. Son

cycle de vie peut se dérouler aussi bien dans les racines que dans le sol (Bridge et Starr, 2007). Cette espèce a également la capacité d'entrer en anhydrobiose (Baujar et Martiny, 1995). Elle n'est pas considérée comme très dommageable pour le bananier.

- Les endoparasites sédentaires

Le terme sédentaire fait référence au fait qu'une fois que la larve infectieuse a pénétré dans les tissus racinaires, elle s'y fixe et n'est plus mobile. Le genre *Meloidogyne* rassemble des nématodes connus sous le nom de nématodes à galles, qui pénètrent les apex racinaires puis qui établissent dans les racines des sites permanents de nutrition. Les juvéniles du second stade sont infectieuses, et à la dernière mue, les mâles retournent dans le sol alors que les femelles restent fixées dans les racines où elles poursuivent leur développement (Gowen et al., 2005). Ce genre est considéré comme peu dommageable au bananier dans les conditions des Antilles, mais, pour certains auteurs, des populations abondantes peuvent causer de fortes pertes sur le bananier (Gowen et al., 2005). La plupart des espèces de *Meloidogyne* se reproduisent par parthénogénèse et les œufs sont généralement déposés dans les sols dans des gangues de gélatine protectrices qui leur confèrent une capacité de survie longue lors de conditions défavorables.

- Les semi-endoparasites sédentaires

Les larves de *Rotylenchulus reniformis* ne pénètrent pas entièrement dans les racines, mais causent de nécroses superficielles des racines. Les mâles de *Rotylenchulus reniformis* sont non-infectieux et présentent un tube digestif dégénéré alors que les femelles établissent des sites de nutrition permanents dans les racines (Robinson et al., 1997). En absence d'hôte et dans des sols secs, *Rotylenchulus reniformis* est capable d'entrer en anhydrobiose et d'étendre son cycle de vie sur une durée de deux ans. Les œufs de ces nématodes sont déposés dans les sols et dans des gélatines protectrices et peuvent survivre plus de 2 semaines dans le sol (Wang, 2013). Des études génétiques récentes sur les différentes races de *R. reniformis* ont mis en évidence des différences génétiques entre populations parthénogénétiques et non-parthénogénétiques, suggérant la présence de deux espèces au sein des populations (Leach et al., 2012).

2.1.2. Interactions au sein de la communauté de nématodes phytoparasites du bananier

En général, les racines des bananiers sont parasitées simultanément par différentes espèces de nématodes (Barekye et al., 2000, Moens et al., 2006). La composition des communautés de nématodes phytoparasites varie en fonction du type de sol et du climat (Duyck et al., 2012) mais également en fonction des stratégies de colonisation influant sur la compétition entre les différents taxons (Mateille et al., 2008). Par exemple, comme *H. multincinctus* et *R. similis* parasitent des zones

différentes des racines du bananier, ils peuvent coexister avec de faibles compétitions. Au champ, on retrouve en général *R. similis* dans les zones peu nécrosées et *H. multincinctus* dans les zones déjà nécrosées (Quénéhervé, 1990, Moens et al., 2006). Cependant les dégâts de *H. multincinctus* sont plus importants en l'absence de *R. similis* (Mc Sorley et Parrado, 1986). *R. similis* et *M. incognita* se nourrissent sur les mêmes zones racinaires et rentrent généralement en compétition. La présence de *M. incognita* induit généralement une diminution des populations de *R. similis* même si celui-ci reste majoritaire numériquement (Quénéhervé, 1990). Il en est de même pour *P. coffeae* et *R. similis* (Gowen et al., 2005).

2.1.3. Voie de contamination des parcelles de bananier par les nématodes parasites

Les nématodes ont des capacités de migration actives limitées (quelques mm par jour) et ont des structures de communauté plutôt agrégées (Wallace, 1973). Cependant, leur petite taille et leur capacité de survie leur permettent de s'associer aux déplacements d'autres objets (animaux, sol, eau en ruissellement, engins agricoles) et d'avoir des capacités de dispersion importantes par migration passive. La première voie de contamination des parcelles de bananeraie est l'implantation de matériel végétal déjà infesté (Gowen et al., 2005 ; Lassoudière, 2007). Effectivement, la replantation des parcelles de bananeraie est encore quelquefois effectuée à partir de rejets prélevés par œilletonnage dans des parcelles déjà en place. Dans le cas où les plantes mères sont parasitées par des nématodes phytoparasites, les rejets transplantés jouent un rôle de vecteurs et induisent la contamination de la nouvelle parcelle. Les nématodes parasites du bananier sont polyphages et peuvent parasiter des espèces végétales adventices qui leur servent de refuge dans les parcelles sans bananier (Quénéhervé et al., 2006 ; Duick et al., 2009). L'historique botanique des parcelles est donc fortement relié aux populations de nématodes phytoparasites présents dans les sols, et inversement. L'eau de ruissellement en surface des parcelles de bananeraie lors d'épisodes pluvieux est également une voie de dispersion importante pour ces organismes (Chabrier et al., 2008, 2009 ; Wallace et al., 1973). D'autre part, le passage d'engins agricoles et l'utilisation d'outils non nettoyés favorisent également le transfert des nématodes entre les parcelles.

2.2. Les méthodes de lutte contre les nématodes phytoparasites du bananier

2.2.1. Les méthodes de lutte chimique : Principaux types de nématicides, mode d'application et impacts environnementaux

Aujourd'hui, dans de nombreuses régions du monde la lutte contre les nématodes phytoparasites en bananeraie reste encore principalement chimique. Les nématicides se présentent généralement sous forme de granulés ou en formulations liquides. Il en existe deux types principaux :

les Carbamates (ex : Aldicarbe) et les Organophosphorés (ex : Cadusafos). Ces nématicides agissent par inhibition de la cholinestérase, une enzyme impliquée dans la neurotransmission. Sur la base de 2 à 4 traitements annuels, les nématicides en granulés sont enfouis au pied des bananiers et les traitements liquides sont pulvérisés à la surface des sols. Les molécules nématicides ont généralement un pouvoir pénétrant dans les racines et ont l'avantage d'avoir une action sur les nématodes endoparasites qui sont déjà en place dans les racines des plantes.

Les nématicides sont généralement des pesticides à large spectre ayant également des effets insecticides et/ou acaricides (ex : le Cadusafos est un nématicide et un insecticide). Ces molécules sont très toxiques pour l'homme, la faune aquatique et les oiseaux (contact, inhalation et ingestion, e-phy.gouv.). Par ailleurs, ces molécules ont tendance, selon leur nature, soit à rester stockées dans les sols en se fixant aux matières organiques, soit à être lessivées par les pluies. Par exemple, les molécules d'Aldicarbe ont tendance à rester stockées dans les 30 premiers cm du sol (Jamet et al, 1984) tandis que les molécules de Cadusafos ont tendance à être lessivées lors d'épisodes pluvieux (Charlier et al., 2009). D'autre part, des études mettent en avant la faible efficacité des nématicides à diminuer les populations de nématodes sur le long terme (Cavelier, 1987). Elles mettent en évidence des phénomènes de réversibilité des effets sur les nématodes et des fortes capacités de reproduction des nématodes à partir d'une population très réduite.

En réponse aux risques sur la santé humaine et sur l'environnement, la réglementation sur les nématicides s'est durcie en Europe ces dernières années et a donné lieu à de nombreuses interdictions (Carbofuran en 1996 aux Antilles, Cadusafos en 2009). Aujourd'hui, les nématicides autorisés sur le marché européen sont à base de Fosthiazate (organophosphorés ; e-phy.gouv.fr). Par ailleurs, les réglementations sur les phytosanitaires étant variables selon les zones considérées, ces restrictions ne concernent que les zones de production européennes (Antilles françaises, Canaries, Grèce).

2.2.2. La lutte intégrée pour la régulation des nématodes phytoparasites du bananier

Le tableau 1 présente les principales méthodes de lutte contre les nématodes parasites du bananier qui sont utilisées ou qui sont en cours de développement dans les systèmes de culture de banane dessert d'export (Barker et Koening, 1998 ; Risède et al., 2010).

La composante « utilisation de variétés de bananier résistantes » pourrait être un élément très efficace de la lutte intégrée. Cependant, les variétés résistantes aux nématodes parasites actuellement disponibles ne répondent pas suffisamment aux besoins de la filière en termes de productivité et de qualité. Cette voie de recherche constitue un axe important, d'autant plus que les mécanismes de résistance développés par les nématodes phytoparasites sont de mieux en mieux

compris (Hölscher et al., 2014) et que le séquençage du génome du bananier ouvre la voie de la sélection assistée par marqueurs (D'Hont et al, 2012).

La combinaison des différentes méthodes individuelles de lutte permet néanmoins une lutte intégrée efficace. Par exemple, la mise en place de jachères assainissantes est fortement préconisée par le CIRAD depuis les années 2000 (Lassoudière, 2007). En effet, la priorité pour la lutte contre les nématodes est d'effectuer l'assainissement du sol des parcelles avant plantation de matériel végétal sain. La jachère assainissante consiste à implanter une culture non-hôte durant la phase d'interculture que constitue la période allant de la destruction d'une ancienne bananeraie à la replantation d'une nouvelle, afin d'induire une rupture du cycle biologique des nématodes phytoparasites. En l'absence d'hôtes, les principaux nématodes du bananier *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* ont une durée de survie limitée (voir 2.1.1). La jachère est généralement déclenchée dès qu'une parcelle présente des taux d'infestation induisant de trop fortes pertes de rendement (Ternisien et Ganry, 1990). Son efficacité doit être vérifiée par des tests biologiques permettant de mesurer les populations de nématodes phytoparasites présents dans le sol de la parcelle : des plants de bananier sains issus de culture in-vitro sont plantés dans des échantillons de sol de la parcelle et mis sous serre. Après 2 mois, un dénombrement des nématodes présents dans les racines des bananiers-tests permet d'estimer l'assainissement de la parcelle et de décider ou non d'une replantation. La parcelle est ensuite replantée avec des plants sains issus de multiplication clonale en laboratoire (vitroplants), garants de l'absence de nématode et d'autres bioagresseurs (Marie et al., 1993, Lassoudière, 2007). Lorsqu'elle est bien menée, cette pratique associant matériel sain de plantation et sol assaini vis-à-vis des nématodes phytoparasites permet d'éviter les traitements nématicides pendant une à plusieurs années.



Figure 12 : Jachère assainissante en Guadeloupe : parcelle de bananeraie en phase d'interculture et couverte de *Brachiaria decumbens* pour la régulation des nématodes phytoparasites du bananier.

Tableau 1 : Principales méthodes de lutte contre les nématodes parasites du bananier utilisées ou en cours de développement pour les systèmes de culture de banane d'export. Les méthodes sont présentées par type de lutte. Ces méthodes peuvent être combinées pour constituer une stratégie de lutte intégrée.

Type de lutte	Pratique	Efficacité	Méthode ou état de développement de la pratique	Publication
Lutte génétique	Choix de variété résistante	Forte	En développement pour les cultures d'export	Holser et al., 2014
			Disponible pour les cultures pour le marché local	Quénéhervé et al., 2012
Lutte culturale	Rotation culturale	Forte	Rotation Banane/Taro ; banane/ananas ; Banane/Canne à sucre	Chabrier et al., 2005
	Matériel végétal sain	Moyenne	Disponible sous forme de vitroplant	Marie et al., 1993
	Jachère assainissantes à base de plante non-hôtes et/ou à propriétés nématocides	Forte	Implantation de plante non-hôtes et/ou à propriétés nématocides sur des périodes de 6 à 12 mois	Dorel et al., 2011 Van der Veken et al., 2008 Chabrier et al., 2010 Chabrier et Quénéhervé, 2003
	Culture en association	Moyenne	En cours de diffusion, mise en place d'un couvert non-hôte en association des bananiers	Djigal et al., 2012 Chitamba et al., 2013
	Amendement organique	Variable	Apport de matières organiques sur les cultures ou en fin de jachère	Tabarant et al., 2011 Pattisson et al., 2011 Oka, 2010
Lutte biologique	Inoculation de faune antagoniste	Faible à moyenne	En développement notamment pour les nématodes prédateurs et les mycorhizes	Khan and Kim, 2006 Jonathan et al., 2000 Adriano-Anaya et al., 2011
	Eliciteur de résistance	Moyenne	En développement	De Ascensao et dubery, 2003 Thakker et al., 2011
Lutte physique	Isolation physique des parcelles	Moyenne	Détournage des parcelles par des fossés limitant les migrations par effets de ruissellements des eaux de pluie	Chabrier et al., 2008
Lutte chimique	Usage de nématocide	Forte	Préconisée à partir du seuil 1000 nématodes pour 100g de racines fraîches de bananier	Dorel et al., 2011

La sélection des espèces végétales implantées durant la phase d'interculture repose sur leur statut d'hôte. Cette mesure est réalisée en laboratoire et représente l'aptitude de la plante à multiplier un inoculum de nématodes d'une espèce donnée. Des mesures du statut d'hôte ont permis d'identifier une vingtaine de plantes non-hôtes de *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae* ou *Meloidogyne sp* (Dorel et al., 2011 ; Germani et Plenchette, 2005 ; Van der Veken et al, 2008 ; Wang et al., 2002). Parmi celles-ci *Brachiaria decumbens* présente de bons résultats (Figure 12). Durant la jachère assainissante, les couverts végétaux non-hôtes peuvent être plurispécifiques et intégrer des espèces à propriétés nématicides : c'est-à-dire des plantes allélopathiques ayant la capacité d'exsuder des molécules nématotoxiques par les racines ou de libérer ces molécules dans le sol lors de la dégradation de leur litière, (Chitwood, 2002). On y trouve les genres *Crotalaria*, *Brassica*, *Tagetes*, qui ont un fort potentiel pour assurer l'assainissement des sols vis à vis des nématodes phytoparasites du bananier (Chitwood, 2009 ; Oka, 2010). Lorsque l'installation d'une plante est reliée à un ou plusieurs services écosystémiques (eg. Services de régulation, services de support), cette plante est dite « plante de services » (Malézieux et al., 2009 ; Damour et al., 2015).

Les rotations Banana/Taro, Banane/Ananas et banane/canne à sucre présentent également de bons résultats avec de bonnes compatibilités entre les cultures (Chabrier et al., 2005). Cependant, l'assainissement de *P. coffeae* par la rotation Banane/Canne est parfois limité, surtout à la Guadeloupe (Risède, com. pers.). De plus, les rotations culturales nécessitent que les parcelles puissent être mécanisées pour les travaux de préparation du sol dans le cas de l'ananas et du taro, et de récolte dans le cas de la canne à sucre.

Les amendements organiques peuvent également être une technique complémentaire pour l'assainissement des parcelles pendant la culture des bananiers ou durant l'interculture. L'apport de matières organiques peut entraîner une suite de processus biologiques liés à sa dégradation, susceptibles de diminuer directement ou indirectement les populations de nématodes phytoparasites dans le sol (Oka, 2010). Théoriquement, un apport de matières organiques peut favoriser l'activité des organismes du sol, notamment des organismes responsables de la décomposition de la matière organique, et des organismes prédateurs des nématodes parasites (Hunter and Price, 1992 ; Oka, 2010 ; Post, 2002). Cependant, les apports de matières organiques présentent généralement des résultats variables sur les populations des nématodes phytoparasites (Mc Sorley, 2011 ; Tabarant et al., 2011,). Leurs effets dépendent de leur composition, mais aussi des quantités apportées. Par exemple, dans un essai en microcosme, Tabarant et al. (2011) ont observé de plus faibles populations de *Pratylenchus coffeae* dans les sols à la suite d'apports de bagasse de canne à sucre ou de résidus de taille d'arbres, ce qui n'était pas le cas avec un apport de boues de stations d'épuration. Les boues présentaient de fortes teneurs en azote (C/N = 7) et en éléments labiles (carbohydrates simples, protéines, lipides...), tandis que les autres matières présentaient des

teneurs en azote plus faibles (C/N = 39 et 25 respectivement) avec de plus fortes teneurs en éléments résistants (hémicellulose, cellulose, lignine). Les matières organiques peuvent également avoir des propriétés nématocides notamment si elles sont issues de litières de plantes à propriétés nemato-toxiques comme c'est le cas pour le genre *Brassica*. Des apports de litières de *Brassica hirta* et de *Brassica juncea* induisent une diminution des populations de *Meloidogyne incognita* (Zasada and Ferris, 2004). Les auteurs ont noté des variabilités de résultats en fonction de la teneur en glucosinolates des variétés, les glucosinolates étant des précurseurs de l'isothiocyanate, molécule responsable des propriétés némato-toxique de ces litières. Ces variations ainsi que les différences de types de sol ou de conditions climatiques peuvent être à l'origine d'une variabilité des résultats lors d'essais au champ (Doré et al., 2006). Par ailleurs, l'apport de matières organiques aux sols, notamment leurs compositions biochimiques, influence également les flux d'azote minéral dans le sol, élément indispensable à la croissance des plantes (Lashermes et al., 2010).

En fin de jachère assainissante, la destruction des couverts végétaux et la restitution des litières au sol peuvent également constituer un apport de matière organique conséquent (> 10 T MS/Ha) qui favorise ces effets. Cependant des manques de connaissances sur les effets de la composition des matières organiques limitent l'efficacité de cette méthode au champ. Des études supplémentaires, notamment sur la qualité des matières les plus efficaces, sont donc nécessaires pour le développement de cette méthode et son intégration dans la lutte intégrée. L'étude des effets de la composition des litières des couverts végétaux sur les communautés de nématodes parasites et la fertilité des sols de bananeraies pourrait compléter ces connaissances et participer à l'efficacité des jachères assainissantes.

2.3. La lutte intégrée contre les nématodes phytoparasites dans les bananeraies des Antilles Françaises

Aux Antilles Françaises, la mise en œuvre de systèmes de culture innovants basés sur les principes de la lutte intégrée avec un accompagnement scientifique² et institutionnel des producteurs a été engagée depuis les années 2000 (Chabrier et al., 2005, Dorel et al., 2011, Risède et al., 2010). Les systèmes de culture ainsi développés ont été basés sur le principe « matériel végétal sain sur sol sain » présenté précédemment. En associant diverses techniques comme la destruction des bananiers par injection de glyphosate pour débiter l'interculture des parcelles infestées, l'implantation de plantes non-hôtes de *Radopholus similis* telle que *Brachiaria decumbens* durant la période d'interculture, le suivi des populations de nématodes phytoparasites dans les sols par tests biologiques, le recours aux vitroplants et la mise en place de fossés autour des parcelles, les

² CIRAD, INRA, DAAF, IRSTEA

producteurs de Martinique ont par exemple réussi à diminuer de 60% le tonnage de matières actives épandues en Martinique sur la période 1997-2004 (Chabrier et al., 2005).

Aujourd'hui le CIRAD ne préconise plus l'usage de nématicides dans la conduite des parcelles de bananier, cependant la pratique sert encore d'ajustement à certains producteurs. Il est à noter que l'intégration de ces méthodes de lutte a également été accompagnée d'un soutien financier des agriculteurs relevant de la Politique Agricole Commune (PAC) sous forme de Mesures Agro-Environnementales (MAE) notamment pour la mise en jachère des parcelles et l'achat de vitroplants. La démarche pour la diminution de l'usage des pesticides en bananeraies se poursuit aujourd'hui avec l'ambition d'intégrer des principes de l'agroécologie dans les systèmes de culture bananiers. Elle vise à être encore plus ambitieux dans les objectifs de respect de l'environnement et de développement de systèmes de culture durables aux Antilles Françaises.

2.4. Vers le développement des principes agroécologiques dans les systèmes de culture bananiers : l'exemple des Antilles françaises

2.4.1. Le projet Plan Banane Durable aux Antilles

Un partenariat étroit des producteurs, des centres de recherche et des instituts techniques dans la diminution des intrants chimiques dans les bananeraies antillaises a donné lieu au Plan Banane Durable (2008-2019)³. Ce projet de recherche/développement avait l'objectif de réduire de plus de 50% l'utilisation de pesticides dans les systèmes de culture bananiers aux Antilles françaises en intégrant et développant de nouvelles méthodes de gestion des bioagresseurs dans ces systèmes de culture. Il avait également pour objectif de développer des prototypes de systèmes de cultures en concertation avec des planteurs et avec l'appui de l'outil de modélisation. Aujourd'hui, le Plan Banane Durable a atteint ces objectifs et se poursuit avec notamment l'appui des chercheurs du CIRAD, celui des techniciens de l'IT2, et le soutien des producteurs en s'orientant vers la généralisation de plantes de services dans les agrosystèmes bananiers.

2.4.2. Les plantes de services, des plantes pour satisfaire des services écosystémiques dans les bananeraies

Le concept de plantes de services correspond à l'introduction de plantes additionnelles cultivées en associations ou en rotations culturales dans le but de mobiliser divers processus écologiques des sols et services écosystémiques, favorables à la culture principale que représente la culture du bananier. Ces plantes peuvent être considérées comme des cultures auxiliaires dans le sens où elles ne seront pas forcément récoltées, mais que leur présence est susceptible de bénéficier au fonctionnement de l'agrosystème. Ce concept découle des principes agroécologiques de

³ Partenaire du Plan Banane Durable : CIRAD ; INRA ; LPG ; IT² ; IRSTEA ;

diversification des espèces et des ressources génétiques dans le temps et dans l'espace, et de renforcement des interactions biologiques entre les différentes composantes de l'agrobiodiversité (Altieri et Nicholls, 2004, Altieri, 1995). Il repose sur l'aptitude de certaines plantes à mobiliser des fonctions spécifiques reliées à différents services écosystémiques (voir Figure 2 et encadré 2). Ces plantes favorisent en général des services de types agro-environnemental tels que la régulation des bioagresseurs (notamment les nématodes phytoparasites), l'amélioration de la fertilité des sols, le contrôle des adventices ou la réduction des processus érosifs (Malézieux et al., 2009). Ces effets bénéfiques peuvent apparaître sur le court, moyen ou long terme (Damour et al., 2015 ; Malézieux et al., 2009). Une plante de services peut favoriser plusieurs services et avoir une influence multifonctionnelle sur les sols.

En bananeraie, il apparaît essentiel de favoriser les fonctions de régulation des nématodes phytoparasites du bananier et de décomposition de la matière organique pour restaurer la fertilité des sols. Ces fonctions sont assurées par de nombreux organismes des sols et dépendent de leur abondance et de leur diversité (Altieri, 1999 ; Chapin et al., 1997 ; Wagg et al., 2014 ; Lavelle et al., 2006). Les plantes assurent un rôle de producteurs primaires dans les écosystèmes terrestres et assurent ainsi des apports importants de matières organiques indispensables au développement des organismes du sol (Bais et al., 2006 ; Cardinale et al., 2011 ; Wardle et al., 2004 ;). Augmenter la diversité des espèces végétales dans les agrosystèmes peut être un moyen de favoriser la diversité et l'activité des organismes des sols (Hooper et al., 2000 ; Shreebber et al., 2010) et ainsi de satisfaire des services écosystémiques au bénéfice des cultures (Damour et al., 2015 ; Giller et al., 1997 ; Malézieux et al., 2009, 2012 ; Ratnadass et al., 2012).

L'implantation de plantes de services constitue donc une voie prometteuse pour favoriser des services écosystémiques dans les agrosystèmes. Cependant, leur usage est encore limité par les connaissances actuelles des interactions entre plantes et fonctionnement des sols. Ce sujet constitue actuellement un front de recherche particulièrement important : il est indispensable de mieux comprendre les liens entre plantes, organismes du sol et services écosystémiques dans les agroécosystèmes pour mieux gérer l'intégration des plantes de services dans les systèmes de culture. Cette préoccupation alimente l'ensemble du travail de thèse présenté dans ce manuscrit.

3. L'apport de l'analyse des communautés de nématodes à la bio-indication des réseaux trophiques et du fonctionnement des sols

Pour étudier les interactions plantes/organismes du sol et fonctionnement des écosystèmes, il est essentiel de bien définir ce qu'est le sol et comment les nombreux organismes qu'il abrite influent sur son fonctionnement. L'étude de ce milieu complexe a amené les chercheurs à effectuer des représentations simplifiées sous forme de réseaux de communautés, et en regroupant des organismes sous l'hypothèse qu'ils peuvent partager une même activité biologique ou un même régime alimentaire. Nous verrons dans ce chapitre que cette schématisation est étroitement liée à l'usage de la bio-indication pour l'étude de la diversité et du fonctionnement des sols.

3.1. Les organismes du sol influencent le fonctionnement des écosystèmes

3.1.1. Le sol, support de la biodiversité

Le sol (ou pédosphère) est un milieu complexe résultant des interactions entre la lithosphère, l'atmosphère, l'hydrosphère et la biocénose (cf. ensemble des organismes vivant) (Frontier et al, 2004). Dans ce milieu, les processus physiques, chimiques et biologiques opèrent conjointement pour assurer les phénomènes de stockage, de transformation, et de transfert de matière ou d'énergie qui sous-tendent le fonctionnement des écosystèmes (Ponge, 2012 ; Tanley, 1935). Les types de sols diffèrent par leurs qualités physiques (texture, structure, porosité) et chimiques dont les caractéristiques varient en fonction des conditions climatiques et géologiques des milieux. Ces caractéristiques varient également sous l'activité des organismes qui y trouvent leur habitat (Bruand, 2009). Si la pédogénèse dépend avant tout de la nature de la roche mère et des conditions climatiques, l'activité des organismes des sols telles que l'activité racinaire, la minéralisation des matières organiques, la bioturbation ou la production d'excréments modifie continuellement la structure des sols, leur porosité, leur fonctionnement et ainsi leur formation. (Barros et al., 2001 ; Chauvel et al., 1999 ; Davidson et Grieve, 2006). La diversité et l'hétérogénéité spatiale des conditions physico-chimiques des sols participent à formation de nombreux habitats pour les organismes du sol. En conséquence, l'activité biologique du sol est également hétérogène. On distingue des zones de forte diversité et de haute activité biologique nommées « hot spots », qui constituent différentes niches écologiques dans les sols (Figure 13).

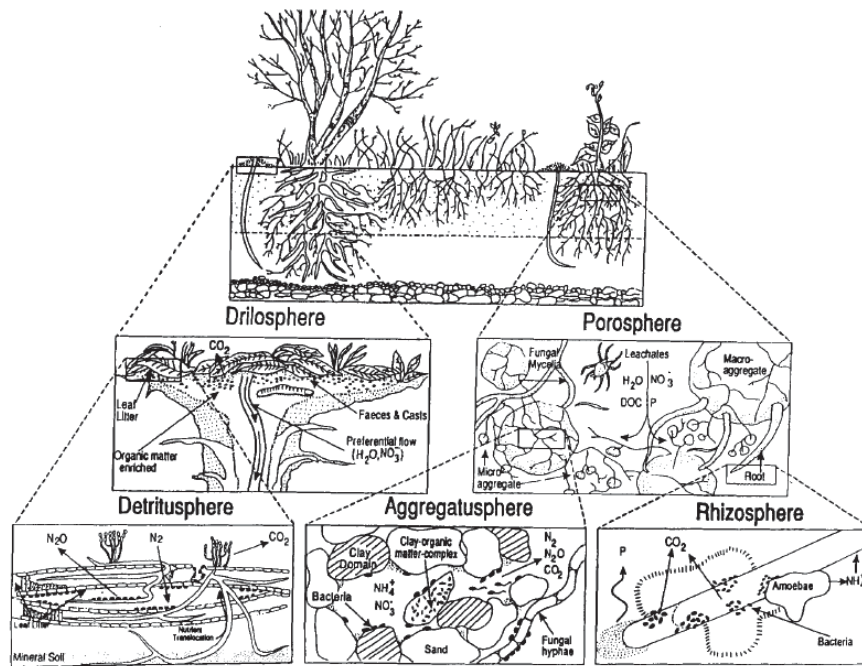


Figure 13 : Présentations des différentes niches écologiques du sol (Extrait de Beare et al, 1995 ; Dessin de Terry Moore)

Ces zones, restreintes dans l'espace du sol, sont particulièrement favorables à l'activité des organismes du sol, grâce notamment à d'importants apports de composés organiques. Les « hot spots » sont les lieux de processus de transformation biochimique intenses où le rôle des organismes dans le fonctionnement des sols s'exprime pleinement (Beare et al., 1995 ; Stotsky et al., 1997). Parmi les hot spots des sols on distingue par exemple la rhizosphère (zone d'influence des racines) et la détritosphère (zone de d'influence des résidus organiques). Le sol est ainsi un réservoir d'organismes vivants très abondants et diversifiés, et est considéré comme l'habitat majeur de la biosphère terrestre. Les différents organismes du sol sont souvent présentés en fonction de leur taille et de leurs activités dans le Tableau 2. Malgré leur petite taille, les micro-organismes constituent 70 % de la biomasse du sol. Ces informations restent cependant lacunaires, la biodiversité des sols étant encore loin d'être complètement appréhendée et décrite (Decaens et al., 2006, Purvis et Hector, 2000).

Tableau 2 : Présentation des principaux organismes du sol en fonction de leur taille avec une indication sur leurs rôles trophiques au sein des réseaux du sol (d'après Stockdale et Brookes (2006)). Remarque : les nématodes font partie de la micro et de la méso-faune, mais ont été classés dans la microfaune dans ce tableau.

Groupement par taille	Groupes d'organismes	Type d'organisme	Taille moyenne	Rôle trophique
Micro-organisme <1µm	Bactéries	Procaryotes (unicellulaire)	<1µm	Décomposeurs primaires
	Champignons	Eucaryotes pluricellulaires	Hyphe de 2 et 10 µm de diamètre, quelques mètres à plusieurs kilomètres de longueur	Décomposeurs primaires
Microfaune <200µm	Protozoaires	Eucaryotes unicellulaires Hétérotrophes	Diamètre < 50µm	Bactérovores Fongivores
	Nématodes	Vers ronds non segmentés	Diamètre < 50µm	Bactérovores Fongivores Phytoparasites Carnivores Omnivores
Mésofaune 100 à 200µm de diamètre	Acariens	Arthropodes	<1mm	Bactérovores Fongivores Phytoparasites Carnivores Détritviores
	Collemboles	Insectes	<6mm	Bactérovores Fongivores Détritviores
	Enchytraeides	Oligochaetes	0,1 à 2mm de diamètre	Bactérovores Fongivores Détritviores
Macrofaune >2mm de diamètre	Vers de terre	Annélides	>2mm de diamètre	Détritviores
	Géophile Cloportes Araignées Coléoptères (larves et adultes) Fourmis Escargots	Très divers: Myriapodes Crustacés Arachnides Insectes Mollusques	>2mm	Bactérovores Fongivores Phytoparasites Carnivores Omnivores

3.1.2. Biodiversité et fonctionnement des sols en milieux naturels et agricoles

De nombreuses études ont montré que les interactions biotiques sont déterminantes pour le fonctionnement des écosystèmes (Altieri, 1999 ; Brussaard et al., 1997 ; Chapin et al., 1997 ; De Deyn et Van der putten, 2005 ; Hopper et al., 2005 ;). L'activité des organismes du sol implique d'importants transferts d'énergie et de matière et participe ainsi aux nombreuses fonctions et services écosystémiques des sols (Figure 14).

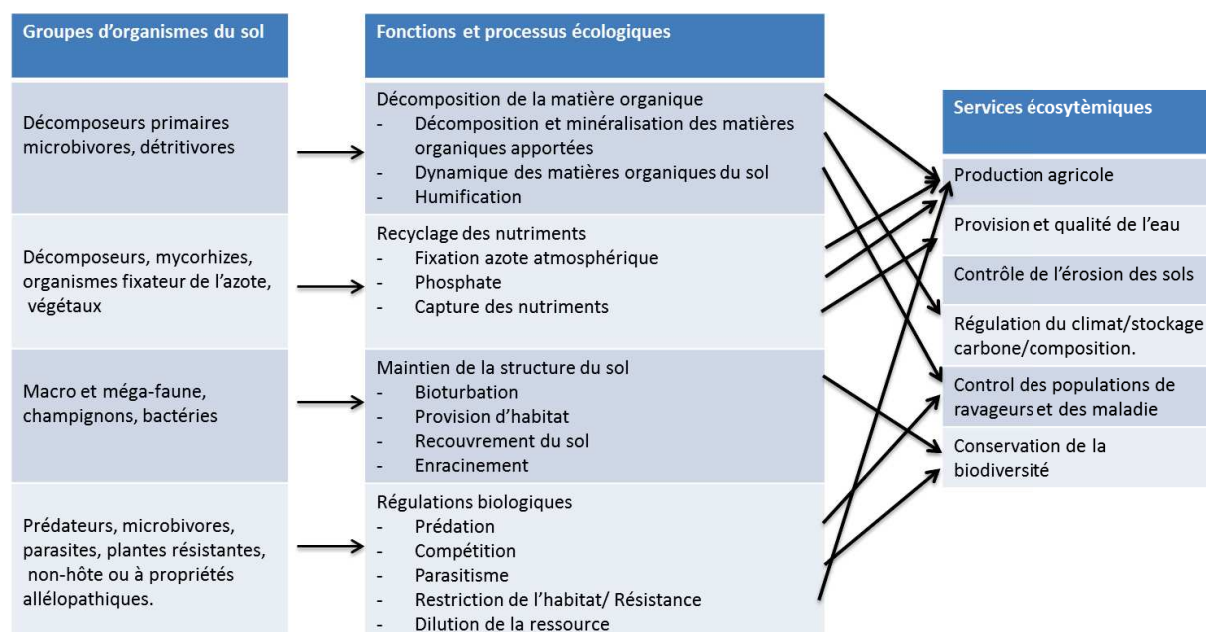


Figure 14 : Exemples de liens entre l'activité des différents groupes d'organismes du sol, les processus écologiques, les fonctions et les services écosystémiques dans les sols à l'échelle de la parcelle agricole. (Inspiré de Kibblewhite et al., 2008).

Plus l'activité biologique d'un sol est importante, diverse et structurée, plus le sol a la capacité de maintenir les populations d'organismes invasifs, parasites ou infectieux à des niveaux faibles (Altieri et Nicholls, 2004 ; Ghorbani et al., 2008). Les mécanismes impliqués relèvent généralement de la compétition pour la ressource, ou de la prédation (Garbeva et al., 2002 ; Lavelle, 2002) En parallèles, de nombreuses études mettent en évidence une détérioration de la biodiversité et des interactions biotiques dans les sols des zones cultivées par rapport à des zones naturelles (Chapin et al., 2000 ; MAE, 2005 ; Moore et al., 1991, Neher, 1999). On observe une diminution voire une perte de services écosystémiques dans ces zones aux dépens des cultures (Sanchez-Moreno et al., 2007 ; Tilman et al., 2002 ; Zangh et al., 2006). Cependant, l'impact des pratiques agricoles sur la biodiversité et le fonctionnement des sols diffère en fonction de leur niveau d'intensification. De manière générale, on observe une biodiversité des sols moindre dans les agroécosystèmes en monoculture annuelle, où l'usage d'engrais minéraux, de pesticides de synthèse et la pratique du labour sont courants (Giller et al., 1997 ; Mader et al., 2002, Matson et al., 1997 ; Wardle et al.,

1999). Au contraire les systèmes multi-espèces à usage modéré d'intrants chimiques, et reposant sur la mise en place de couverts végétaux et la pratique du non-labour apparaissent plus favorables au maintien de la biodiversité et des interactions biotiques dans les sols, et par conséquent à la satisfaction de services écosystémiques (Birkhofer et al., 2008 ; Postma-Blaauw et al., 2010).

Il apparaît donc essentiel de définir l'influence d'une pratique agricole sur la biodiversité et le fonctionnement des sols, en plus de son influence sur les productions pour assurer la durabilité des systèmes de culture. Parmi les interactions biotiques, les interactions trophiques entre les différents organismes du sol jouent un rôle déterminant dans le fonctionnement des écosystèmes (Duffy et al., 2007 ; De Ruiter et al., 1995). La représentation des communautés du sol en fonction de leurs habitudes alimentaires, c'est-à-dire en réseaux trophiques, permet ainsi une d'interprétation du fonctionnement des sols.

3.2. Réseaux trophiques et fonctionnement des sols

3.2.1. Présentation du concept de réseaux trophiques du sol

Les réseaux trophiques constituent l'ensemble des relations alimentaires liant les organismes d'un écosystème. Ils permettent d'établir le lien entre dynamique des populations et flux d'énergie et de matières. Cinq niveaux trophiques intégrant chacun des organismes partageant les mêmes habitudes alimentaires (=groupes trophiques) sont généralement distingués dans les sols (Holtkamp et al., 2009 ; Moore et al., 1991). Chaque niveau trophique consomme le niveau trophique précédent (Figure 15):

1^{er} niveau trophique : Les producteurs primaires sont des organismes photosynthétiques capables de capter le carbone et autres éléments nécessaires à leur développement à partir de matière minérale (autotrophie). Dans les réseaux trophiques du sol, ce sont majoritairement des plantes, mais également quelques algues et certaines bactéries. Les plantes jouent un rôle essentiel, car elles représentent la principale voie d'entrée de matières organiques, apportée sous forme de litières mortes et de rhizodépôts (De Deyn and Van der Putten, 2005). De plus, les réseaux trophiques du sol sont majoritairement détritivores, d'où le rôle déterminant des communautés végétales et de leurs apports de matières organiques dans ces réseaux (Moore, 1994).

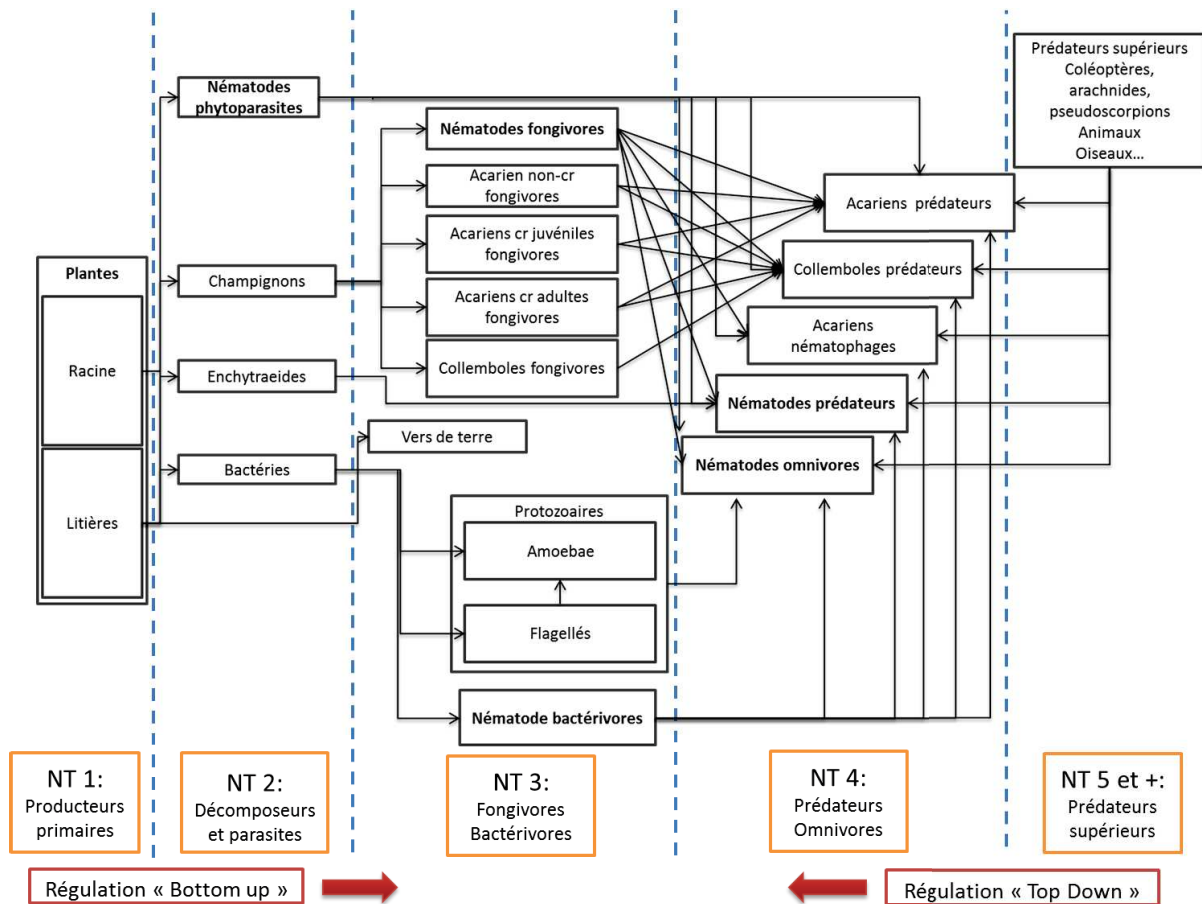


Figure 15 : Exemple de structure des réseaux trophiques du sol. Les flèches représentent les liens trophiques avec les pointes tournées vers le prédateur. Les nématodes ont été mis en gras pour illustrer leur présence à tous les niveaux trophiques du réseau. NT : niveau trophique, cr. : cryptostigmatique = signifie que l'acarien possède quatre paires de stigmates (=orifice respiratoire) positionnées sous la base de chaque patte. Le nombre et la position des stigmates sont des critères de classification. (Inspiré de Holtkamp et al, 2008, De Ruiter et al, 1995 et de Fischesser et Dupuis, 1996)

2^{ème} niveau trophique : Les décomposeurs, majoritairement représentés par les bactéries et champignons sont responsables de la décomposition des matières organiques du sol (litières mortes, excréments des organismes et autres résidus organiques) et forment le second niveau trophique. Ils jouent un rôle majeur dans le recyclage des éléments (Beare et al., 1995 ; Hattenschwiler et al., 2005). Les vers de terre et les petits arthropodes qui ont une activité uniquement détritivore font également partie de ce niveau trophique.

Les bioagresseurs peuvent être inclus dans ce niveau trophique (Holtkamp et al., 2008). Les parasites des plantes, tels que les nématodes parasites, se nourrissent, s'abritent et se reproduisent aux dépens des plantes. Ils s'opposent aux symbiotes, comme les mycorhizes, qui s'associent durablement aux plantes au profit d'un bénéfice commun.

3^{ème} niveau trophique : Les organismes bactériovores et fongivores s'alimentent de bactéries et de champignons et forment le 3^{ème} niveau trophique. Par leur activité de prédation, ils modifient continuellement les dynamiques des populations de décomposeurs et leurs activités de

décomposition des matières organiques (Ingham et al., 1985 ; Zelenev et al., 2004). Il s'agit en général de nématodes, de petits arthropodes, d'acariens et d'enchytraeïdés.

4^{ème} niveau trophique : L'ensemble des organismes de la méso- et micro faune (taille < 2mm) et qui présentent des habitudes alimentaires carnivores et omnivores forment le 4^{ème} niveau trophique. Ils sont considérés comme des prédateurs intermédiaires. L'activité de ces organismes régule fortement celle des groupes inférieurs. Certains organismes présentent des régimes alimentaires mixtes mélangeant détritiques et organismes des niveaux trophiques inférieurs (Omnivorie). Ce niveau trophique rassemble majoritairement des nématodes, des acariens, des arthropodes et des collemboles.

5^{ème} niveau trophique : L'ensemble des macro-organismes qui présentent des régimes alimentaires carnivores forment le 5^{ème} niveau trophique et sont considérés comme des prédateurs supérieurs. Ces organismes ont une activité de prédation sur l'ensemble du réseau trophique et sont constitués d'arthropodes, de coléoptères d'arachnides, de myriapodes...

Il existe deux grandes voies de circulation de l'énergie et de la matière au sein des réseaux trophiques, qui prennent forme à travers deux types de régulation (De Ruiter et al., 1995, Post, 2002). Lorsque la diminution ou la disparition d'une ressource induit une diminution de son consommateur il s'agit d'une régulation par la ressource ou régulation « Bottom-Up » : la diminution des abondances d'un niveau trophique induit une diminution des abondances du niveau trophiques supérieur. Au contraire, l'augmentation d'une ressource favorisera l'augmentation des populations de ses consommateurs et en retour une régulation par la consommation ou régulation « Top-Down » : la présence d'un niveau trophique supérieur induit une régulation des abondances du niveau trophique inférieur. Les régulations « Top Down » sont plus importantes lorsque les abondances des organismes des niveaux trophiques supérieurs augmentent. Mais la ressource peut alors devenir rare, enclenchant une régulation « Bottom-up » des niveaux trophiques supérieurs. Les abondances des populations d'organismes dans les différents groupes trophiques sont ainsi la résultante des régulations « Top Down » et « Bottom Up », qui à l'extrême peuvent alterner de façon cyclique comme dans le modèle prédateur-proie de Lotka (1925) et Volterra (1926). La « connectance » d'un réseau trophique est le nombre moyen de relations trophiques par groupe trophique dans le réseau trophique. La nature et l'abondance des espèces présentes au sein des différents groupes trophiques définissent la structure des réseaux trophiques.

La comparaison des abondances d'organismes issus des différents groupes trophiques (bactérovores, fongivores, parasites, carnivores) permet de définir les voies majoritaires de transfert d'énergie qui ont lieu dans le sol (De Ruiter et al., 1995). La structure des réseaux trophiques permet ainsi de

caractériser le fonctionnement d'un sol et, dans le cas d'un suivi temporel, de déterminer l'impact d'une modification de l'environnement sur son fonctionnement (Moore et al., 1991 ; Holtkamp et al., 2007). On remarque qu'il existe d'autres relations que les relations trophiques entre les organismes du sol (e.g. facilitation, commensalisme, symbiose) mais celles-ci ne sont pas considérées dans les réseaux trophiques.

3.2.2. Deux fonctions écosystémiques majeures assurées par les réseaux trophiques du sol

L'activité des réseaux trophiques influe sur de nombreux processus dans les sols et contribue ainsi à de nombreuses fonctions écosystémiques. Elle joue par exemple un rôle majeur dans le recyclage des éléments en assurant la décomposition de la matière organique, mais également dans les régulations biologiques.

La décomposition de la matière organique correspond à l'ensemble des processus biologiques par lesquels les molécules organiques sont dégradées et restituées au milieu sous forme minérale. Les décomposeurs (bactéries et champignons) sont les principaux acteurs de ces processus, mais l'activité de l'ensemble des acteurs des réseaux trophiques, qui agissent en interaction continue, joue également un rôle prépondérant (Encadré 4, Figure 16) (Wardle, 1999). La vitesse de la minéralisation des matières organiques est dépendante de trois grands facteurs en interaction : les conditions physico-chimiques, la nature des substrats, l'activité et la diversité des réseaux trophiques du sol (Corbeels, 2001 ; Gartner et Cardon, 2004 ; Hattenschwiler et al., 2005 ; Osanai et al., 2012 ; Swift et al., 1979).

L'activité des réseaux trophiques des sols peut influencer sur la régulation des nématodes phytoparasites. La diminution ou la disparition de la ressource primaire, c'est-à-dire d'une plante hôte, est la voie de régulation la plus efficace, car elle impacte directement la capacité d'alimentation de l'organisme (régulation « Bottom Up ») (Cadet et Floret, 1999 ; Chabrier et al., 2010 ; Villenave et al., 2001). Cependant, les nématodes ont généralement des capacités de parasitisme sur un spectre de plantes large (Duick et al., 2009 ; Gowen et al., 2005 ; Jones et al., 2013). Le statut d'hôte des plantes présentes dans le réseau trophique joue donc un rôle déterminant dans la régulation de ces organismes. Les organismes omnivores et prédateurs participent également à la régulation des nématodes phytoparasites (régulation « Top Down »). Parmi ceux-ci, on distingue des nématodes, des acariens, des tardigrades, des arthropodes mais également des champignons nématophages (Encadré 4, Figure 17). Des compétitions pour la ressource au sein du complexe parasitaire peuvent également aboutir à une réduction des populations de certains nématodes phytoparasites, car ceux-ci n'arrivent pas à atteindre la ressource (Mateille et al., 2008 ; Villenave et al., 2001).

Encadré 4 : Présentation du rôle des réseaux trophiques du sol dans deux fonctions majeures.

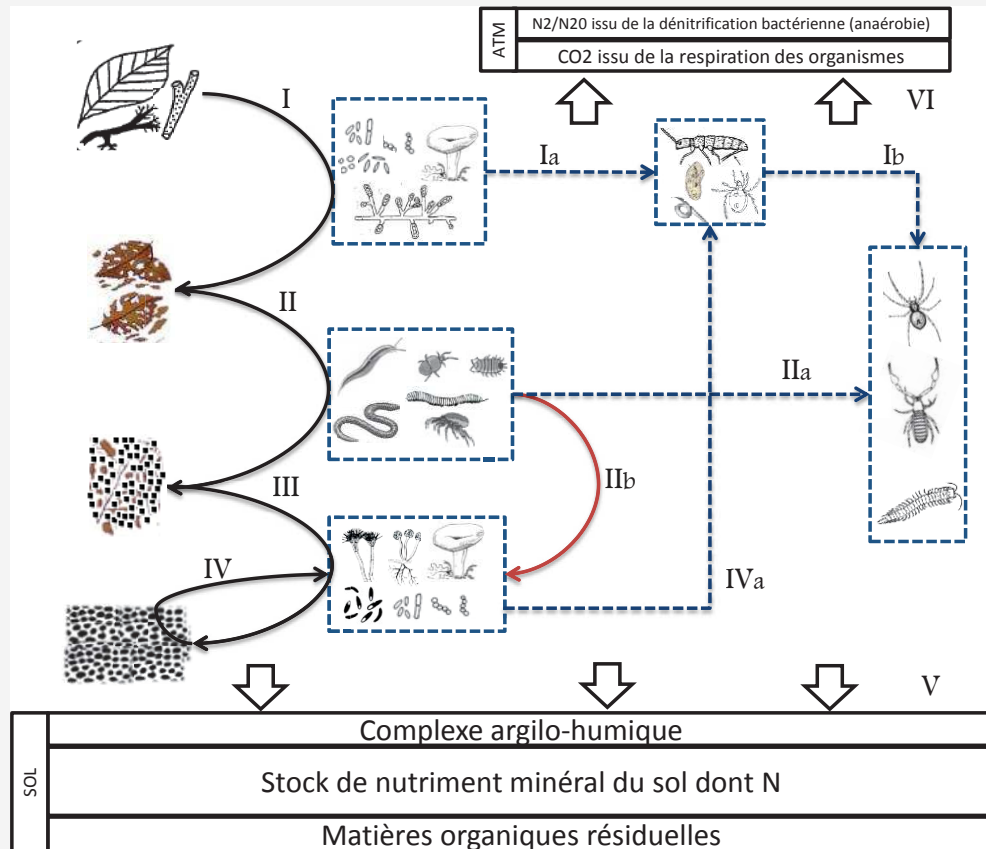


Figure 16: Schéma illustrant les processus de décomposition dans les sols. Les réseaux trophiques sont les principaux acteurs de la fonction de décomposition des matières organiques dans les sols. (Inspiré de Brussaard et al, 1997 et de Fischesser et Dupuis, 2007, illustrations extraites de Deprince, 2003 ; Duvigneaud, 1980).

I : Colonisation des résidus organiques par les populations de décomposeurs : bactéries et champignons. Fractionnement faible, immobilisations des nutriments.

II : Broyage et fractionnement des matières organiques par la macrofaune et la mésofaune détritroce (ex : annélides, mollusques, larves d'insectes, acariens, isopodes, diplopodes)

III : Colonisation secondaire des fragments de matière organiques par les colonies de bactéries et de champignon (Chambertain et al., 2006, Culliney, 2013)

IV : Colonisation tertiaire et succession écologique au sein des colonies de bactéries et de champignons

Ia et IVa : Les colonies de champignons et de bactéries constituent une ressource pour les organismes bactériovores et fongivores (ex : Protozoaires, nématodes, acariens, collemboles). L'activité de ces organismes stimule la croissance des populations de décomposeurs et participent à la minéralisation des matières organiques par leurs excréments (Ingham et al., 1985 ; Chen and Ferris, 2000 ; Becquer et al., 2014)

Ib et IIa : La prédation exercée par les organismes des niveaux trophiques supérieurs module les populations des niveaux inférieurs et modifie ainsi leurs activités (ex : arthropodes, nématodes, myriapodes, arachnides, insectes...). (De Ruiter et al., 1995 ; Sanchez-Moreno et Ferris., 2007)

IIb : L'activité des organismes détritroces impacte la distribution des colonies de décomposeurs dans les matières organiques et apportent de nouvelles ressources sous forme de fèces (Anderson, 1988).

V : La décomposition des matières organiques par les organismes du sol et les excréments des organismes prédateurs produit des molécules minérales qui rejoignent le stock de nutriment du sol et peuvent être bio-disponibles pour les plantes. C'est le cas de l'ammonium (NH₄⁺) transformé en nitrates (NO₃⁻) par les bactéries nitrifiantes, la principale source d'azote des plantes (Robertson et al., 1999).

VI : l'activité des organismes du sol dégage du CO₂ et du N₂O.

Encadré 4 (suite).

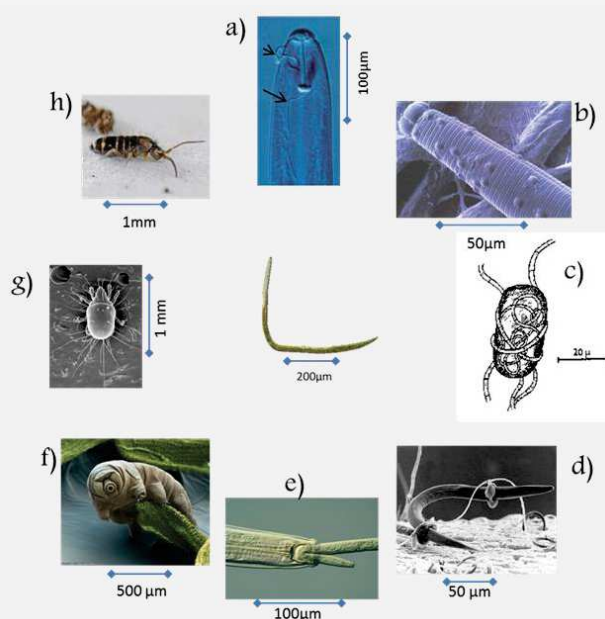


Figure 17: Exemple de différents organismes du sol antagonistes des nématodes phytoparasites. Les réseaux trophiques sont les principaux acteurs des régulations biologiques dans les sols. Les échelles de tailles sont données à titre indicatif et ne sont pas respectée entre les organismes.

a) : nématode parasité par le champignon *Hirsutella rhossiliensis*. Les flèches indiquent la position de la conidie adhésive et de l'hyphe dans le corps du nématode. Il existe d'autres espèces telles que : *Catenaria anguillulae*, *Meristacrum asterospermum*, *Nematoctonus leiosporus*. Crédit photos : Bruce Jaffee, UC-Davis.

b) : Nématode (*Belonolaimus*) parasité par *Pasteuria usgae*. Cette bactérie produit des endospores qui se fixent sur la cuticule du nématode au stade J2 et qui germent et pénètrent dans le nématode où il se ramifie et forme un thalle. Ce thalle donnera naissance à de nombreuses spores qui seront libérées dans le sol. Les endospores sont viables très longtemps dans le sol. Cette bactérie est considérée comme élément constitutif des sols dits suppressifs. (Chen et Dickson, 1998). Crédit photos : R.M. Giblin, UC-Davis.

c) : *Paecilomyces lilacinus* est un champignon parasite des œufs de nématodes. Il perce la coque de l'œuf grâce à des enzymes appropriées, puis pénètre à l'intérieur et parasite l'embryon (Cayrol et al., 1992).

d) : *Arthrobotrys irregularis* est un champignon prédateur de nématodes qui dispose des pièges avec leurs hyphes dans le sol. Le champignon piège le nématode puis se développe à l'intérieur du corps de ces derniers. Ces champignons ont la capacité d'être saprophytes ou prédateurs selon la disponibilité des ressources du milieu. Il existe plusieurs espèces du genre *Arthrobotrys*. (Jaffee et al., 1998 ; Yang et al., 2011). Crédit photos : George Barron, université de Guelph.

e) : Nématode prédateur de la famille des Anatonchidae en train de consommer un nématode phytoparasite. Les nématodes prédateurs consomment également d'autres espèces que les nématodes et certains présentent des préférences alimentaires. Les nématodes prédateurs de la famille des Diplogasteridae présentent de bons potentiels pour la régulation des nématodes parasites. (Khan et Kim, 2006, Sanchez-Moreno et Ferris, 2007 ; Small, 1979). Crédit photos : Roy Nelson.

f) : Les tardigrades (Tardigrada) ou « oursins d'eau » présentent plus de 1000 espèces dont certaines sont prédateurs des nématodes. (Sanchez-Moreno et al., 2008). Crédit photos : Nicole Ottawa et Oliver Mecke

g) : Exemple parmi les nombreuses espèces d'acariens prédateurs : *Tyrophagus putrescentiae* (Bilgrami, 1994). Crédit photo : grainscanada.gc.ca

h) : Exemple parmi les nombreuses espèces de collemboles prédateurs des nématodes : *Tomocerus vulgaris* (Heideman et al., 2014; Castano-Meneses et al., 2004). Crédit photo : Baas, A.H.

Le rôle des réseaux trophiques dans les fonctions écosystémiques du sol, illustré à travers ces deux exemples, met en évidence l'importance de la gestion de la biodiversité des sols dans les écosystèmes. En milieu agricole, la décomposition des matières organiques et la régulation biologique des nématodes phytoparasites constituent respectivement une voie pour la fertilisation des cultures et une voie pour la protection des cultures. Favoriser ces deux fonctions écosystémiques pour obtenir des effets bénéfiques sur les cultures, c'est-à-dire pour satisfaire un service écosystémique au sens des MAE, nécessite un travail d'interaction continu et piloté, entre les organismes du sol et les agriculteurs à travers les pratiques agricoles.

L'étude des réseaux trophiques du sol permet en partie de tester l'influence des pratiques agricoles et leurs impacts sur le fonctionnement des sols. Cependant, l'étude d'un réseau trophique complet intégrant l'ensemble des organismes du sol reste complexe et s'appuie souvent sur la mobilisation de bio-indicateurs (Doran et Zeiss, 2000 ; Pankhurst et al., 1997).

3.3. Bioindication de la structure des réseaux trophiques du sol par les communautés de nématodes libres du sol

Le concept de bioindication est fondé sur la capacité de certaines espèces ou communautés d'espèces à révéler par leur présence, leur absence ou leur comportement démographique les caractéristiques et l'évolution d'un milieu (Blandin, 1986). Des méthodes de bioindication du fonctionnement des sols ont été développées à partir des communautés d'arthropodes (Van Straalen, 1996 ; Ruf, 1998), de vers de terre (Paoletti, 1999 ; Pelosi et al., 2009) ou de nématodes (Bongers, 1990 ; Bongers et Ferris, 1999). Les communautés de nématodes présentent pour cela plusieurs avantages : D'un point de vue biologique, elles offrent une information très complète sur le fonctionnement des sols, et d'un point de vue pratique, elles sont faciles à échantillonner, (relativement) faciles à identifier au microscope, et leur forte abondance dans les sols permet d'acquérir une information importante à partir d'un seul échantillon. De plus, les analyses en routine permettent d'obtenir les informations rapidement (Bonger et Ferris, 1999).

3.3.1. Caractéristiques biologiques et écologiques des nématodes libres

Les nématodes libres se distinguent des nématodes phytoparasites par le fait qu'ils n'ont pas d'activité parasitaire vis-à-vis des plantes. Ce sont des organismes aquatiques qui vivent dans les eaux pelliculaires et interstitielles du sol et des matières organiques. Avec plusieurs dizaines de millions d'individus par m³, les nématodes constituent l'un des taxa les plus abondants des invertébrés du sol. Ils présentent de nombreuses caractéristiques biologiques et écologiques qui leur confèrent le statut de bioindicateurs de qualité : Ils sont ubiquistes et présents en abondance dans l'ensemble des milieux terrestres. Ils ont une capacité de migration faible et sont donc dépendants

des conditions de leur milieu, auquel ils sont très sensibles car faiblement protégés par leur cuticule perméable. Ils présentent des capacités de multiplication rapide (de quelques jours à quelques semaines) et répondent rapidement à une perturbation du milieu, qu'elle soit d'origine biotique ou abiotique. Ils sont très divers (20 000 espèces estimées) avec des traits de vie variés qui leur attribuent des sensibilités spécifiques aux perturbations des milieux. Enfin, ils sont facilement isolables à partir d'échantillons de terre ou d'eau et leur taxonomie est (relativement) facilitée par la transparence de leur corps. D'autre part, les nématodes libres occupent des positions clés dans les réseaux trophiques du sol en ayant à la fois des rôles de détritivores, de prédateurs des micro-organismes, de prédateurs de nématodes mais également de proies pour les niveaux trophiques supérieurs (Heideman et al., 2014 ; Yeates, 2003). Par cette diversité de types trophiques, les nématodes participent activement aux divers processus du sol notamment par leur influence sur la biomasse, la composition et l'activité des communautés microbiennes du sol, ainsi que sur la minéralisation des matières organiques (Ferris and Bongers, 2006 ; Ferris, 2010 ; Yeates, 2003). Par ailleurs, la présence des différents types trophiques de nématodes indique la présence de nombreux autres organismes qui présentent les mêmes activités trophiques. L'étude des communautés de nématodes libres du sol permet d'estimer l'importance des différents types trophiques dans les réseaux trophiques du sol (bactérovores, fongivores, omnivores, carnivores). Les communautés de nématodes libres ont ainsi un rôle d'indicateur de la structure et du fonctionnement global des réseaux trophiques du sol.

3.3.2. Méthode de classification fonctionnelle des nématodes libres

En se basant sur la morphologie de la cavité buccale et de l'appareil digestif, Yeates et al. (1993) a défini cinq groupes trophiques principaux : bactérovores, fongivores, phytoparasites, omnivores et carnivores (Figure 18).

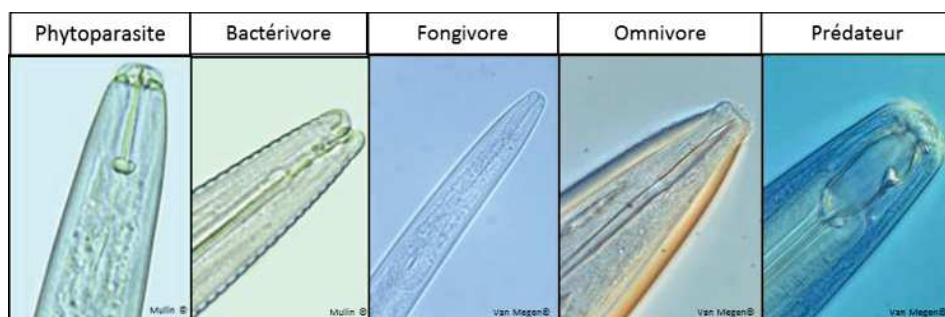


Figure 18: Morphologie de la cavité buccale reliée au régime alimentaire des différents groupes trophiques des nématodes. De gauche à droite : *Pratylenchus penetrans*, *Cephalobus* sp., *Aphelenchus avenae*, *Dorylaimus* sp. ; *Mononchus truncatus*. Crédit Photo: H. Van Megen, Wageningen University, Netherlands; Peter Mullin, National University of Ireland (Maynooth).

Les taxons de nématodes peuvent également être différenciés par leur durée de vie, leur taux de fécondité et leur capacité de dispersion. Les travaux de Bongers (1990) ont permis de distinguer 5

classes de stratégies démographiques qui s'organisent sur une échelle « c-p » comptant 5 échelons et allant de stratégie colonisateur ou stratégie « r » (cp1) à stratégie « compétiteur » ou stratégie « K » (cp5). Les nématodes classés cp-1 sont généralement de petite taille, présentent un développement rapide et ont de fortes capacités de reproduction avec des temps de génération courts. Ils ont de fortes capacités de dispersion et sont adaptés aux milieux instables ou perturbés avec notamment l'aptitude à rentrer en diapause (*dauer larvae*). Les nématodes cp-5 sont au contraire de grands nématodes (jusqu'à quelques mm) et présentent un développement lent avec des temps de génération longs et des taux de fécondité faibles. Ils sont fortement sensibles aux perturbations environnementales et leur présence est un indicateur de la stabilité des milieux (Ferris, 2001). Les échelons de 1 à 5 de l'échelle c-p représentent un gradient entre ces deux stratégies démographiques opposées, les nématodes des classe cp1 et 2 étant indicateurs de milieux perturbés et enrichis et ceux des classes cp3 à 5 étant des indicateurs de milieux stables et de réseaux trophiques structurés Bongers (1990).

La combinaison des groupes trophiques et des classes c-p détermine des guildes fonctionnelles décrites par Bongers et Bongers (1998) (Tableau 3). Celles-ci constituent donc des assemblages d'espèces présentant des traits de vie, des habitudes alimentaires et des réponses similaires aux conditions environnementales (Ferris et al., 2001).

Les perturbations du sol modifient les abondances d'individus dans les différentes guildes fonctionnelles mais aussi la diversité spécifique et la structure des communautés de nématodes. Ces modifications de structure des communautés de nématodes peuvent être relevées par différents indicateurs et permettent de caractériser les effets d'une perturbation sur le fonctionnement des sols dans le temps et dans l'espace.

Tableau 3 : Présentation des différentes guildes fonctionnelles déterminées par la combinaison des groupes trophiques avec les traits de vies décrites par l'échelle cp. Bongers et Bongers (1998)

	cp-1	cp-2	cp-3	cp-4	cp-5
Phytoparasite (PP)	-	PP2	PP3	PP4	PP5
Bacterivore (Ba)	Ba1	Ba2	Ba3	Ba4	Ba5
Fongivore (Fu)		Fu2	Fu3	Fu4	Fu5
Prédateurs (Pr)	-	-	Pr3	Pr4	Pr5
Omnivore (Om)				Om4	Om5

3.3.3. Les indices écologiques utilisés en nématologie pour la bioindication du fonctionnement des sols

Différents indices basés sur la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de nématodes ont été développés pour définir les conditions et le fonctionnement du sol (Neher et al., 2001)

1) Les indices de diversité

Ces indices ont été développés pour les analyses de diversité dans les communautés. Les principaux types d'indices utilisés pour les analyses des communautés de nématodes sont présentés ici :

- L'indice de richesse spécifique

C'est un indice qui renseigne sur le nombre d'espèce présente dans un milieu considéré :

S = nombre d'espèces observées

- L'Indice de diversité de Shannon

Cet indice a été proposé par Shannon (1948). C'est une mesure d'incertitude sur la probabilité qu'un individu tiré aléatoirement parmi les individus d'un échantillon appartienne à une espèce donnée. Cet indice prend en compte à la fois la notion d'équitabilité (similitude des proportions des diverses espèces dans le milieu) et la notion de richesse (nombre d'espèces) :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

i : une espèce de l'échantillon

P_i : Proportion d'une espèce i par rapport au nombre total d'espèces (S) dans l'échantillon ($p(i)=n_i/N$)

où (n_i) est le nombre d'individus pour l'espèce i et N est l'effectif total.

- Indice de diversité de Simpson

Cet indice, complémentaire de celui de Shannon, a été proposé par Simpson, E. H. en 1949. Il mesure la probabilité que deux individus tirés aléatoirement dans un échantillon appartiennent à la même espèce, et correspond à une mesure de dominance dans l'échantillon.

$$D = \sum_{i=1}^S n_i(n_i-1)/N(N-1)$$

n_i : nombre d'individus d'une espèce donnée

N : nombre total d'individus

S = nombre total d'espèces dans l'échantillon

A l'inverse, le calcul de 1- D permet de mesurer la probabilité que deux individus tirés aléatoirement n'appartiennent pas à la même espèce, et donne une mesure de diversité.

2) Les indices écologiques de fonctionnement du sol

Ces indices se basent sur la proportion des abondances d'individus des différentes stratégies démographique (échelle c-p) ou des guildes fonctionnelles au sein des communautés de nématodes.

- Maturity Index (MI)

L'indice MI proposé par Bongers (1990) est un indice écologique de l'état du milieu, basé sur les proportions de nématodes appartenant aux différents échelons de l'échelle c-p pour un échantillon donné. Plus l'indice MI est élevé, plus il indique un milieu stable avec de fortes proportions de nématodes appartenant aux échelons supérieurs (cp3 à 5). A l'inverse, plus l'indice MI est faible, plus il indique un milieu perturbé et instable avec une forte proportion de nématodes appartenant aux échelons inférieurs (cp 1 et 2).

$$MI = \sum_{i=1}^n v(i) * f(i)$$

V(i) = la valeur de l'échelon cp du taxon i (déterminé par Bongers, 1990)

f(i) = la fréquence du taxon dans l'échantillon

n= nombre de taxa de l'échantillon

L'indice MI est adapté pour l'étude des gradients de perturbations et comparer des séries d'échantillons. Cependant les valeurs de référence de l'indice MI pour un état « non-perturbé » varient en fonction des écosystèmes et des sols (climat, texture, humidité, pH du sol). Cet indice ne permet donc pas de comparer des échantillons provenant de milieux différents.

- Structure Index (SI), Enrichment Index (EI), Basal Index (BI)

Ces trois indices développés par Ferris et al. (2001) informent sur la structure des communautés de nématodes et sur les conditions du milieu. Leurs calculs se basent sur les proportions de chaque guildes fonctionnelle au sein des communautés de nématodes :

$$BI=100 \times b/(b+e+s) ;$$

$$EI=100 \times e/(e+b) ;$$

$$SI=100 \times s/(s+b),$$

e : abondance pondérée des individus des guildes Ba1 et Fu2,

b : abondance pondérée des individus des guildes Ba2 et Fu2

s : abondance pondérée des individus des guildes Ba3 à 5, Fu 3-5, Om 4 à 5, Pr 3 à 5

Ba : bactérivores ; Fu : fungivores ; Om : Omnivores ; Pr : Prédateurs

L'indice BI informe sur la proportion des nématodes des guildes fonctionnelles Ba1, Ba2 et Fu2 dans la communauté de nématodes. Ces guildes fonctionnelles sont microbivores et sont les premières à coloniser les milieux et à répondre à un apport de ressource organique, ils constituent les niveaux basaux des communautés de nématodes (niveau 2 du réseau trophique). L'indice EI informe sur la présence de nouvelles ressources dans le milieu à travers les populations de nématodes des niveaux basaux. L'indice SI informe sur la structure et la complexité du réseau trophique formé par la nématofaune. Il intègre la connectance dans le réseau trophique ainsi que la présence de nématodes indicateurs de milieux stables (cp 3-5). Plus cet indice est élevé et plus le milieu peut être considéré comme stable.

L'analyse des indices EI et SI se combine et permet de produire un graphique de profil de la nématofaune (Ferris et al., 2001). L'analyse de ce graphique permet de classer les sols étudiés en fonction des conditions des réseaux trophiques : (A) Enrichi et Perturbé, (B) Enrichi et stable, (C) structuré, (D) dégradé (Figure 19).

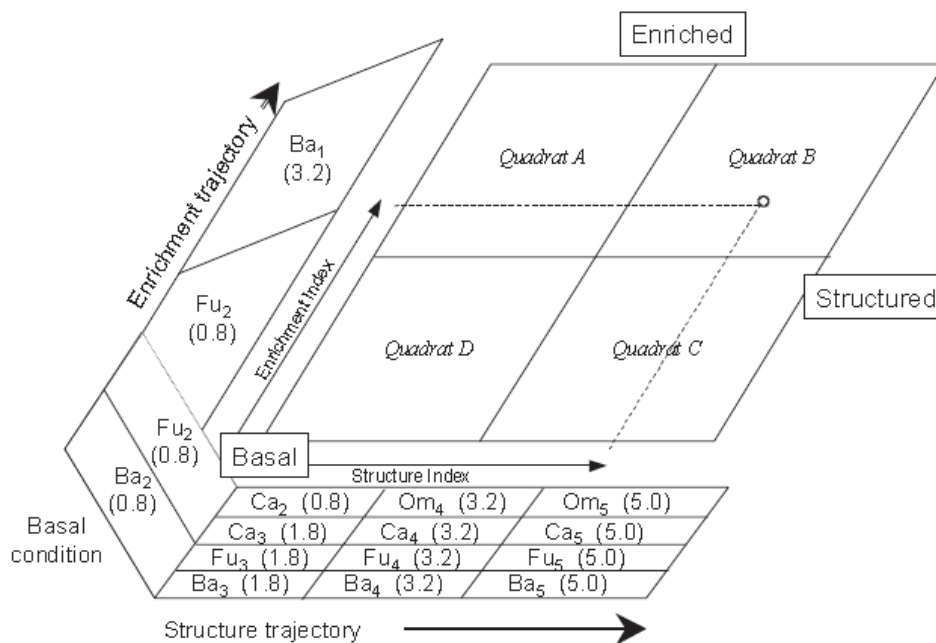


Figure 19 : Indices écologiques proposés par Ferris et al. (2001). Les groupes fonctionnels sont disposés en fonctions de leurs influences sur les deux indices EI et SI. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux constantes utilisées pour pondérer les abondances des différents nématodes dans le calcul des indices. La projection des valeurs des indices EI et SI informe sur l'état du sol étudié en fonction obtenu dans le diagramme : Quadrant A: Enrichi mais non-structuré, Quadrant B: Enrichi et structuré; Quadrant C: limité en ressource et structuré; Quadrant D: Epuisé en ressource et structure minimale.

- Nematode Channel Ratio (NCR)

Cet indice informe sur la voie principale de décomposition de la matière organique dans le sol (Yeates, 2003) :

$$\text{NCR} = \text{Ba}/\text{Fu} + \text{Ba}$$

Ba = nombre de nématodes bactérivores

Fu = nombre de nématodes fongivores

Plus cet indice a une valeur proche de 1 et plus la décomposition bactérienne est majoritaire. A l'inverse plus sa valeur se rapproche de 0 plus la décomposition fongique est majoritaire.

Du fait que les nématodes sont moins sensibles aux petites fluctuations des ressources que les micro-organismes, ils sont de bons indicateurs de l'activité microbienne (Ferris et Bongers, 2006 ; Zelenev et al., 2004).

L'analyse des communautés de nématodes et des indices qui en découlent est performante pour caractériser l'impact d'une pollution sur les sols (Bongers, 1990) ou comparer l'impact de pratiques agricole sur le fonctionnement des sols (Briar et al., 2007 ; Ferris, 1996 ; Porazinska et al., 1999 ; Sanchez-Moreno et al, 2007 ; Neher, 1999). 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 ; Ruess and Ferris, 2004). Certains auteurs ont également montré que la structure des communautés de nématodes était corrélée à la dynamique de minéralisation de l'azote (Ferris et al., 2004), du phosphore (Takeda et al., 2009) et à la productivité des plantes (Ferris et al. 2004 ; DuPont et al. 2009). L'analyse des communautés de nématodes a notamment été utilisée pour définir des indicateurs de qualité des sols dans les bananeraies australiennes (Pattison et al., 2008).

L'analyse des communautés de nématodes présente néanmoins plusieurs limites. 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 apparait que les groupes fonctionnels permettent de mieux faire le lien entre structure des communautés et processus écologiques dans les sols (Cesarz et al., 2015). Les analyses en batterie sont longues à traiter (analyses microscopiques) et relativement onéreuses (environ 100 euros par échantillon) quand des laboratoires proposent de les faire. Les analyses moléculaires devraient permettre de diminuer ces coûts en diminuant le temps des analyses, mais les techniques sont encore en cours de

développement (Porazinska et al., 2010 ; Donn et al., 2012). Par ailleurs, la classification des nématodes est en continuel remaniement, les comportements alimentaires de certaines espèces étant parfois rediscutés.

4. Effets des plantes et de leurs couverts sur les communautés de nématodes du sol

4.1. Principaux types d'interactions entre les plantes et les nématodes du sol

En tant que producteurs primaires, les plantes jouent un rôle central d'apport de ressources carbonées dans les réseaux trophiques du sol (Power, 1992 ; Cardinale et al., 2011). Elles représentent également une ressource trophique pour les organismes phytoparasites (Yeates, 1999 ; Wardle et al., 2004). Les plantes sont ainsi en interaction constante avec les organismes du sol et influencent le développement de leurs communautés par des apports de ressources (interactions trophiques) et par relargage de molécules à propriété biocides ou attractives (interactions biochimiques) (Cardinale et al, 2011 ; Dyer et Letourneau, 2003 ; Rasmann et Agrawal, 2000). Par conséquent, les plantes influencent en permanence l'activité et la structure des réseaux trophiques du sol (Hooper et al., 2000 ; Wardle et al., 2004, 2006). Cependant, dans cette analyse bibliographique, nous nous limiterons à présenter les effets des plantes sur les communautés de nématodes.

4.1.1. Interactions trophiques entre les plantes et les communautés de nématodes du sol

1) Plantes hôtes et développement des nématodes phytoparasites

La sensibilité d'une plante vis-à-vis d'un nématode parasite se définit par sa capacité à héberger le nématode et à lui permettre d'effectuer l'ensemble de son cycle de vie, donc de se multiplier (Mateille, 1994 ; Van der Veken et al., 2008). Lors de leur croissance, les racines des espèces végétales sensibles représentent une ressource trophique pour les nématodes phytoparasites. En absence de plantes hôtes les populations de nématodes parasites ne se développent pas ou peu et, selon les espèces, prennent des formes de survie, de conservation (enkystement, anhydrobiose) ou meurent par inanition (Gowen et al., 2005). Le statut d'hôte d'une plante vis-à-vis d'une espèce de nématode phytoparasite s'évalue en laboratoire, ou en serre en conditions contrôlées. Il est évalué par le taux de multiplication entre une population initiale calibrée et inoculée dans le milieu de culture de la plante testée et la population finale dénombrée dans ses racines après une période de croissance de plusieurs mois (variable selon les espèces végétales) (Quenehervé et al., 2006 ; Van der Veken et al., 2008). Une plante non-hôte présente un taux de multiplication inférieur à 1. Le statut d'hôte est une mesure intégratrice des capacités de défense des plantes résultant de mécanismes physiques (résistance constitutive), chimiques et trophiques que la

plante génère pour se préserver des attaques de parasites. Cette mesure ne permet donc pas de définir les mécanismes auxquels la plante recourt pour réduire les populations de parasites.

Le parasitisme d'une plante hôte par des nématodes induit des modifications des flux de carbone dans le sol (Poll et al., 2007) et peut influencer la structure des réseaux trophiques dans la rhizosphère de la plante (Bezemer et al., 2005 ; Wardle, 2006,). Enfin, les nématodes parasites peuvent constituer une proie pour les organismes prédateurs, notamment durant les étapes de leur cycle biologique qui se déroulent dans le sol, car ils sont d'autant plus exposés à la prédation.

2) Le rôle des apports de matières organiques d'origine végétale sur la structure des communautés de nématodes du sol

Les plantes apportent d'importantes quantités de matières organiques dans les sols qui influencent la structure et l'activité des communautés de nématodes du sol (Yeates, 1999 ; Wardle, 2006). Lorsque les plantes sont vivantes, elles apportent des ressources carbonées et azotées dans les sols via les processus de rhizodéposition ; lorsqu'elles meurent, elles apportent d'importantes quantités litières. Les processus de rhizodéposition impliquent les exsudats racinaires, la sécrétion de mucilages, la desquamation de cellules de la coiffe racinaire et la sénescence de cellules épidermiques et corticales (Nguyen, 2003). Ces apports de molécules organiques riches en carbone et parfois en azote, peuvent représenter jusqu'à 40 % du carbone assimilé par la plante (Farrar et al., 2003) et alimentent en permanence les communautés de nématodes du sol (Bais et al., 2006 ; Eisenhauer et al., 2012, Polliener et al., 2007). En général, ces molécules ont de faibles poids moléculaires et sont composées majoritairement de carbohydrates (Bais et al., 2006).

Lors de leur sénescence, les organes aériens ou souterrains des plantes entrent en décomposition et constituent un apport de matière organique disponible pour les communautés de décomposeurs du sol. Ces apports peuvent être massifs si la plante meurt entièrement (plante annuelle ou mort de l'individu). Les litières végétales contiennent des substrats carbonés de différentes natures, plus ou moins consommables par les décomposeurs du sol. Un consensus général stipule que plus la matière carbonée est simple, plus sa décomposition sera rapide et bactérienne : c'est la fraction labile du carbone (carbohydrates, des monosaccharides et des acides aminés) (Hattenschwiler et al., 2005). A l'inverse, les polymères carbonés complexes sont dégradés plus difficilement et plus lentement et favorisent l'activité fongique : ces molécules étant dites récalcitrantes à la décomposition. La cellulose, les hémicelluloses, les polyphénols tels que la lignine et les tannins sont des molécules qui composent majoritairement les cellules végétales (Kogel-Knaber, 2002) et qui présentent un gradient croissant de complexité de composés carbonés et de molécules récalcitrantes à la décomposition (Corbels, 2001 ; Bertrand et al., 2006). Les proportions

de ces molécules varient dans la composition des litières selon les espèces végétales (Vanlauwe et al., 2005).

De manière générale, les apports de matières organiques induisent des successions écologiques de micro-organismes et de nématodes caractéristiques : les sources de carbones labiles sont les premières à être consommées par des communautés de bactéries à croissance rapide (dites à stratégie r) et donnent lieu à un fort dégagement de CO₂ nommé « Priming effect » (Fontaine, 2003). Cette croissance rapide des communautés bactériennes (communément qualifié de « flush bactérien ») est généralement accompagnée d'une augmentation des populations de nématodes Ba1 (bactérovores opportunistes) (Ferris et Matute, 2003). Se succèdent ensuite des communautés de bactéries et champignons à stratégies moins opportunistes, et capables de décomposer les matières plus récalcitrantes (dite à stratégie K). Cette succession s'observe dans les communautés de nématodes par une augmentation des populations microbivores généralistes des classes cp2 (Ba2, Fu2) et des classes supérieures (Ba3, Fu3...). L'échelle c-p qui classe les nématodes en fonction des stratégies « r » et « K » a notamment été construite en fonction de la présence des différents taxons dans les différents stades de ces successions (Bongers and Bongers, 1998). La vitesse à laquelle les successions de nématodes s'effectuent varie en fonction de la composition des matières organiques en décomposition (Ferris et Matute, 2003 ; Georgieva et al., 2005 ; Ruess et Ferris, 2004). Au cours de ces successions écologiques, les populations de bactéries et de champignons constituent une ressource pour les nématodes bactérovores et fongivores, dont les populations augmentent en réponse à l'augmentation de leurs ressources trophiques (Zelenev et al., 2005). Cet effet peut se répercuter sur les niveaux trophiques supérieurs (nématodes omnivores et prédateurs) dont les populations peuvent à leur tour augmenter en réponse à l'augmentation des populations de leurs proies (eg. Nématode microbivores). Ainsi, par ces effets de « cascades trophiques », les apports de matières organiques influencent l'abondance des nématodes de différents niveaux trophiques et modifient la structure de leurs communautés. C'est le phénomène de cascade trophique « bottom up » (Dyer et Letourneau, 2003 ; Hunter and Price, 1992 ; Pace et al., 1999 ; Wang et al., 2011). A l'inverse, l'augmentation des populations de nématodes omnivores et prédateurs peut induire des diminutions de leurs proies, comme par exemple, les populations des nématodes parasites du sol. On parle alors de régulation « top down ». Par ailleurs, la décomposition des litières peut également entraîner de nombreux effets indirects sur les nématodes phytoparasites par le biais de l'activité microbienne ou de changements physiques et chimiques du milieu (Akthar and Malik, 2000 ; Oka, 2010 ; Mc Sorley, 2011).

4.1.2. L'allélopathie, un mode d'interaction biochimique entre plantes et communautés de nématodes du sol

L'allélopathie rassemble les interactions directes ou indirectes, positives ou négatives d'une plante sur un autre organisme (y compris une autre plante) et induites par le relargage de molécules biochimiques dans le milieu (acides phénoliques, flavonoïdes, terpénoïdes...) (Rice, 1984). Ces relargages peuvent être aériens ou souterrains, via les exsudats foliaires ou racinaires (Bais et al., 2006). Par exemple, le relargage de molécules némato-toxiques par les racines peut contraindre le développement de nématodes phytoparasites (ex : le genre *Crotalaria* peut exsuder de la monocrotaline) (Chitwood, 2002 ; Thoden et al., 2009). Certaines plantes produisent et accumulent des molécules némato-toxiques mais ne les exsudent que faiblement dans la rhizosphère. Cette stratégie de « plantes pièges » a été observée chez certaines variétés de navets (*Raphanus sativa*) ou de moutarde (*Sinapis alba*) et affectent le nématode parasite de la betterave *Heterodera schachtii*. Ces plantes perturbent la différenciation sexuelle des nématodes qui pénètrent dans les racines et altèrent ainsi leur multiplication (Ratnadass et al., 2012).

Les litières des plantes peuvent également contenir en faible quantité des molécules à effets némato-toxiques. Différentes études ont expérimenté les effets d'apports de litières sur des nématodes phytoparasites et ont isolé les molécules responsables de ces propriétés (ex : Kayani et al., 2012, Hooks et al., 2010 ; Hussain et al., 2011 ; Oka, 2010). Par exemple, certaines espèces du genre *Brassica* ont la spécificité de produire des isothiocyanates lors de leur décomposition : des composés volatiles à activité fongicide, bactéricides et nématicides. Ainsi, l'incorporation des litières de *Brassica spp* peut avoir un effet de biofumigation total des sols, d'où le terme de « plante biofumigante » pour caractériser ces plantes (Ratnadass, 2012 ; Zasada et Ferris., 2004). Cette méthode montre des effets suppressifs sur les populations de *Tylenchorhynchus* et de *Rotylenchulus reniformis* (Oka, 2010). Le Tableau 4 présente les principales espèces végétales et les molécules nématicides associées aux litières qui présentent une efficacité sur les nématodes phytoparasites du bananier.

Les effets allélopathiques des plantes sur les organismes du sol sont souvent spécifiques et peuvent être très divers (effets phytotoxiques, némato-toxiques, antibiotiques...). Par conséquent, la mise en évidence de molécules impliquées dans les effets allélopathiques, notamment contre les nématodes phytoparasites, demande de longues analyses biochimiques et toxicologiques (Bais et al., 2006 ; Chitwood, 2002). Cette diversité et spécificité des effets allélopathiques rend difficile leur typologie, mais ce travail est essentiel pour mieux discerner les mécanismes par lesquels les plantes influencent les réseaux trophiques du sol. La Figure 20 propose une synthèse des interactions entre les plantes et les communautés de nématodes du sol que nous avons relevé dans la bibliographie.

Tableau 4 : Présentation des principales espèces végétales allélopathiques libérant des molécules némato-toxiques vis-à-vis des nématodes parasites du bananier au cours de leur croissance, de la décomposition de leurs litières.

Lieu de stockage ou de production	Type de molécule	Espèce concernée	Famille	Molécule	Cible	Effet	Source
	Polyéthienyls	<i>Tagetes sp</i>	Astéracée	Alpha-terthienyl(s)	<i>Meloidogyne sp.</i> , <i>Pratylenchus sp.</i>	Nematicide	Chitwood, 2002,
	Flavonoïdes	<i>Avena sativa</i>	Graminée	Flavone -C-glucosides	<i>Meloidogyne sp.</i> , <i>Rotylenchus sp.</i> , <i>Pratylenchus neglectus</i>	Nématique	Quaranta, 2009
Accumulation dans les racines	Polyéthienyls	<i>Tagetes sp</i>	Astéracée	Alpha-terthienyl(s)	<i>Meloidogyne sp.</i> , <i>Pratylenchus sp.</i>	Nematicide	Oka, 2009 ; Chitwood, 2002
Accumulation dans les parties aériennes	L-DOPA	<i>Mucuna puriens</i>	Fabacée	L-3,4-dihydroxyphenylalanine	<i>M. javanica</i> , <i>M. incognita</i> , <i>M. hapla</i> , <i>Rotylenchus reniformis</i> , <i>Pratylenchus penetrans</i> , <i>Helicotylenchus dihystera</i>	Nématique	Quaranta, 2009
	Acide organique	<i>Tagetes erecta</i>	Astéracée	Acide Myristique et dodecanoïque	<i>M. incognita</i>	Nématique	Oka, 2009
	Alcaloïdes	<i>Crotalaria spectabilis</i>	Fabacée	Monocrotaline	<i>M. incognita</i>	Paralysant	Oka, 2009 ; Thoden et al., 2009
	Alcool	<i>Mucuna puriens</i>	Fabacée		<i>M. incognita</i>	Inhibition de l'éclosion	Oka, 2009
	Protéine	<i>Ricinus communis</i>	Fabacée	Ricine	<i>M. incognita</i> , <i>M. arenaria</i>	Paralysant	Oka, 2009
	Composé organo-sulfuré	<i>Allium sativum</i>	Liliaceae	Allicine	<i>M. incognita</i>	Nématique inhibiteur de l'éclosion	Chitwood, 2002
Génération lors de la décomposition des litières	Dérivé de Glucosinolate	<i>Brassica napus</i> , <i>juncea</i> , <i>Raphanus sativus</i>	Brassicacée	Isothiocyanate	<i>M. incognita</i> , <i>M. hapla</i> , <i>Tylenchulus semipenetrans</i> (Juvénile), <i>Heterodera schachtii</i> , <i>Rotylenchus reniformis</i> , <i>Trichodorus</i> , <i>Pratylenchus</i> .	Pesticide, inhibiteur de l'éclosion	Oka, 2009
	Acide organique	<i>Ascophyllum nodosum</i>	Phaeophyceae	Acide betaine	<i>M. javanica</i> , <i>M. incognita</i>	Nématique	Chitwood, 2002
	Acide organique	<i>Arachis hypogaea</i>	Fabacée	Di-n-butyl succinate	<i>Pratylenchus coffea</i>	Nématique	Chitwood, 2002
	Acide organique	<i>Argemone mexicana</i>		Di-n-butyl succinate	<i>Pratylenchus coffea</i>	Nématique	Chitwood, 2002

Tableau 4 : (suite)

Lieu de stockage ou de production	Type de molécule	Espèce concernée	Famille	Molécule	Cible	Effet	Source
Génération lors de la décomposition des litières	Dérivé de glycoside	<i>Sorghum sudanense</i> <i>Trifolium repens</i> <i>Minum usitassinum</i> <i>Sorghum bicolor</i>	Graminée/Fabacée	Dhurrin	<i>Meloidogyne hapla</i>	Nématicide	Oka, 2009, Chitwood 2002, Quaranta, 2009
	Terpène cyclique	<i>Quillaja saponaria</i> , <i>Acacia auriculiformis</i>		Saponine	<i>M.incognita</i>	Nématicide	Oka, 2009
	Alcool	<i>Mucuna puriens</i>	Fabacée	1-triacontanol	<i>M.incognita</i>	Inhibiteur de l'éclosion	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Citrus sp</i>		Citral	<i>M.incognita</i> , <i>Heterodera schachtii</i>	Inhibiteur de reproduction	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Origanum spp</i>	Lamiaceae	Carvacrol	<i>M.javanica</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Origanum spp</i>	Lamiaceae	Thymol	<i>M.javanica</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Foeniculum vulgare</i>	Umbelliferae	Trans-anethole	<i>M.javanica</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Carum carvi</i>	Umbelliferae	Carvone	<i>M.javanica</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Pelargonium graveolens</i>	Geraniaceae	Citronellol	<i>M.incognita</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Alcool	<i>Eragrostis curvula</i>	Poaceae	Pyrocatechol	Tous les nématodes phytoparasites (stade juvénile)	Nématicide	Chitwood, 2002
	Sesquiterpénoides	<i>Gossypium hirsutum</i>	Malvaceae	Gossypol	<i>M.incognita</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Triterpénoides	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Acide camarinique	<i>M.incognita</i>	Nématicide	Chitwood, 2002
	Flavonoïdes	<i>Avena sativa</i>	Graminée	Flavone-C-glucoside	<i>Meloidogyne sp</i> , <i>Rotylenchus ssp</i> , <i>Pratylenchus neglectus</i>	Nématicide	Quaranta, 2009
	Alcaloïde	<i>Catharanthus roseus</i>	Apocynaceae	Serpentine	<i>Meloidogyne incognita</i>	Nématicide	Chitwood, 2002

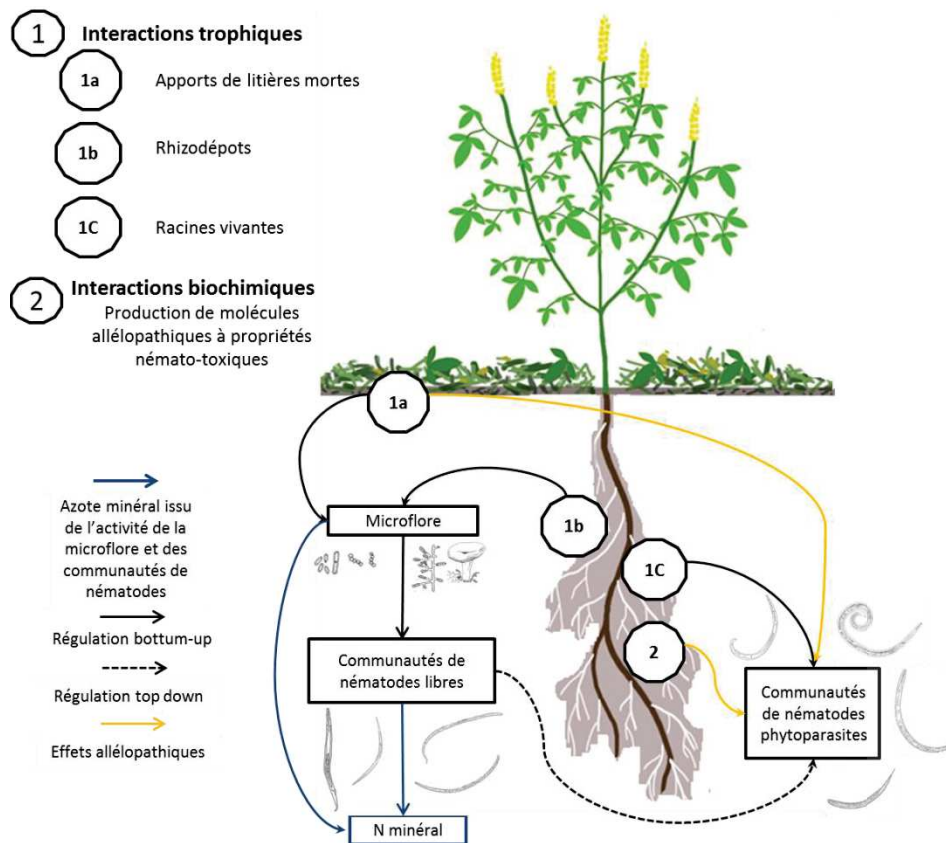


Figure 20 : Principaux types d'interactions entre les plantes et les communautés de nématodes. Les plantes influencent le développement des communautés de nématodes par des apports de ressource organique (1- interactions trophiques) et par relargage de molécules à propriétés némato-toxiques (2-interactions biochimiques). Les litières (1a) et les rhizodépôts (1b) sont consommées par la microflore qui constitue à son tour une ressource pour les nématodes microbivores (Régulation bottom-up). Ces apports peuvent induire des cascades bottom-up au sein des communautés de nématodes libres avec l'augmentation des populations de nématodes omnivores et prédateurs. Ces derniers peuvent induire une réduction des populations de nématodes phytoparasites par prédation (Régulation Top Down). L'activité de décomposition de la microflore et les excréments des nématodes produisent de l'azote minéral (ammonium et nitrate) qui est relâché dans le sol. Si la plante est hôte pour des espèces de nématodes phytoparasite, ses racines vivantes constituent une ressource pour ces espèces (1c) (régulation bottom-up). Certaines plantes ont la capacité d'exsuder des molécules allélopathiques à propriétés némato-toxiques dans les sols (ex : genre *Crotalaria*) qui limitent le développement des nématodes phytoparasites (2) (interaction biochimique). Ces molécules peuvent également s'accumuler dans les parties aériennes et affecter les nématodes lors de la décomposition des litières (1a). On remarque que les apports de litières et de rhizodépôts ont des effets indirects sur les communautés de nématodes tandis que les racines vivantes et les interactions biochimiques ont des effets directs sur ces communautés. Les compositions biochimiques des litières (teneurs en cellulose, hémicellulose, lignine, carbone, azote...) et des rhizodépôts ainsi que la présence de molécules allélopathiques varient entre les espèces végétales et induisent des effets spécifiques de chaque espèce végétale sur les communautés de nématodes (Idiosyncrasie).

4.2. Effets des plantes et des couverts monospécifiques sur les communautés de nématodes

Dans un couvert végétal, les interactions trophiques et biochimiques se cumulent et varient en fonction des espèces végétales et de leurs phénologies. Pour évaluer les effets d'une espèce végétale sur les communautés de nématodes du sol, il est nécessaire de distinguer les effets de la plante vivante des effets liés aux restitutions de litières lorsque la plante est morte. Ces analyses sont généralement effectuées en microcosmes sur un nombre restreint d'individus ou au champ sur des couverts végétaux monospécifiques.

4.2.1. Les plantes influencent les communautés de nématodes de manière spécifique au cours de leur croissance

1) Statut d'hôte et population de nématodes parasites

Le statut d'hôte des plantes qui composent un couvert détermine le développement des populations de nématodes phytoparasites (Matute et al., 2012 ; Quénéhervé et al., 2006). Le statut d'hôte des espèces végétales, notamment en couvert monospécifique, permet donc d'anticiper leurs effets sur les populations de nématodes phytoparasites. Par exemple, le bananier Cavendish « grande naine » est hôte de *Radopholus similis* (statut d'hôte = 18) et induit le développement des populations de ce nématode (Van der Veken et al., 2008). A l'inverse, les espèces *Tagetes erecta* et *Sesamum indicum* présentent des statuts d'hôte de 0,01 et 0,09 vis-à-vis de *R. similis* et peuvent être utilisées en tant que couvert végétal pour assainir les sols de ce nématode (Van der Veken et al., 2008).

2) Modifications locales des réseaux trophiques du sol par rhizodéposition

L'influence d'un couvert végétal monospécifique sur la structure des réseaux trophiques du sol peut être considérée comme un proxy des processus de rhizodéposition dans les sols (Eisenhauer et al., 2012). La nature des rhizodépôts varie en fonction des mécanismes de défense et de croissance de l'espèce végétale considérée (Bais et al., 2006 ; Polliener et al., 2007 ; Van der Putten, 2003). Il en résulte une influence spécifique des espèces végétales sur la structure des communautés microbiennes (Broeckling et al., 2008 ; Hartman et al., 2009 ;) et de la nématofaune dans la rhizosphère (Yeates, 1999). Dans des expériences au champ et en microcosme sur l'effet des couverts végétaux monospécifiques en milieux tempérés, Viketoft et al. (2005, 2008) ont observé des différences d'abondance et de composition des communautés de nématodes selon l'identité des couverts. Ces auteurs émettent l'hypothèse de l'idiosyncrasie des espèces végétales : chaque espèce végétale influence les communautés de nématodes d'une manière qui lui est propre. D'autres études viennent confirmer ces observations en milieu tempéré (De Deyn et al., 2004 ; Wardle et al., 2003 ;) et en milieu tropical (Djigal et al., 2012). Les effets némato-toxiques des plantes allélopathiques sont également spécifiques à chaque espèce végétale et peuvent participer à ces effets spécifiques (Chitwood, 2002). Les résultats des essais au champ testant les effets némato-toxiques des couverts ne présentent généralement pas les mêmes efficacités et homogénéités de résultats que les essais en laboratoire, souvent obtenus à partir d'extrait aqueux. Cette variabilité au champ peut également être issue des variations climatiques, de la phénologie des couverts ou du choix des variétés (Doré et al., 2004 ; Gruver et al., 2010).

Les effets de l'implantation des espèces végétales sont généralement plus importants sur les micro-organismes et les nématodes bactérivores et fongivores que sur les nématodes des niveaux trophiques supérieurs (Wardle et al., 2003 ; De Deyn et al., 2004). Par ailleurs, l'importance des processus de rhizodéposition sur la structure des communautés de nématodes apparaît plus marquée pour les espèces arborescentes (Poliener et al., 2007 ; Keith et al., 2009). Enfin, Viketoft et al. (2011) ont observé des fluctuations dans les populations de nématodes sous des couverts monospécifiques même après de longues durées. Ces fluctuations peuvent être dues à des variations dans les processus de rhizodéposition qui évoluent avec l'âge des plantes et les conditions climatiques.

La spécificité des effets des plantes sur les communautés de nématodes au cours de leur croissance limite l'identification de groupes d'espèces végétales ayant des effets proches sur ces communautés. La création de tels groupes d'espèces comme l'ont proposé Djigal et al. (2012) permettrait de mieux anticiper les effets d'implantation de couverts végétaux sur les communautés de nématodes du sol. En revanche la mesure du statut d'hôte permet d'anticiper facilement les effets d'une espèce végétale sur les populations de nématodes phytoparasites.

4.2.2. Effet d'apports de litières sur les communautés de nématodes du sol

Le rapport C/N des litières végétales est un des indicateurs les plus simples pour les caractériser et définir leurs potentiels de fertilisation azoté (Swift, 1979). Ce rapport varie globalement de 8 à 100 pour les litières végétales et de nombreuses études ont été menées pour déterminer l'effet des litières de différentes espèces végétales sur les communautés de micro-organismes et de nématodes du sol en se basant sur cet indicateur. Ces essais ont été menés en microcosmes (i.e. Mc Sorley et Frederick, 1999), en sacs de litières (litter bags) (i.e. Georvia, 2005a et b ; Wang et al., 2004 ; Wardle, 2006) ou au champ (i.e. DuPont, et al., 2008 ; Ferris and Matute, 2003 ; Gruver et al., 2010 ; Wang; 2011). Généralement les matières organiques avec un $C/N < 20$ favorisent la décomposition bactérienne et les populations de nématodes Ba1. A l'inverse, un rapport $C/N > 20$ favorise l'activité fongique et des populations de microbivores généralistes dont des nématodes bactérivores (Ba2) et fongivores (Fu2) (Ruess and Ferris, 2004, Ferris and Matute, 2003 ; Swift, 1979). Cependant, certaines études n'observent que peu de différences d'abondances de nématodes fongivores et bactérivores suite à des apports de litières présentant des rapports C/N différents (DuPont et al., 2008 ; Mc Sorley et Frederick, 1999). Lorsque Ferris et Matute (2003) comparent un apport de litière de luzerne à un apport de compost d'origine végétale présentant le même rapport C/N (= 10, 6), ils observent des différences dans les successions de nématodes et dans les voies de décomposition. Les auteurs proposent l'hypothèse que la nature complexe des substrats carbonés qui composent le compost soit à l'origine de ces différences. Ils mettent ainsi en exergue

les limites de l'indice C/N pour relier la composition des litières végétales à la structure de réseaux trophiques.

La composition ligno-cellulosique (teneur en cellulose, hémicellulose et lignine) des litières apparaît comme un facteur déterminant des successions d'organismes au cours de leur décomposition. Aneja et al. (2006) ont observé des successions de groupes fonctionnels au sein des communautés de décomposeurs (champignons et bactéries) durant la consommation successive des sucres simples et de la cellulose des litières d'Épicéa (*Pinus sylvestris*) et d'Hêtre (*Fagus sylvatica*). Ces résultats mettent en exergue la spécificité des communautés de décomposeurs en fonction de la nature des substrats carbonés disponibles. Par ailleurs, Orwin et al. (2006) ont montré en microcosmes que la nature du substrat carboné apporté (sucres simples, polysaccharides, acide gras ou tannins) impacte directement la structure des communautés de décomposeurs du sol et leurs activités liées aux processus de décomposition des matières organiques. Les communautés de décomposeurs et de nématodes étant intimement liés (Ferris et Bongers, 2006 ; Ruess and Ferris, 2004), on peut s'attendre à ce que l'influence de la nature des substrats carbonés se répercute sur les populations de nématodes bactérivores et fongivores. De plus, les phénomènes de cascades trophiques au sein des communautés de nématodes varient selon la composition ligno-cellulosique des matières organiques apportées (Georgevia et al., 2005 ; Pattison et al., 2011 ; Tabarant et al., 2011). Mais aujourd'hui aucune étude ne préconise un type spécifique de substrat carboné pour favoriser le développement des niveaux trophiques supérieurs des communautés de nématodes.

Dans un essai à base de substrats carbonés purs, Bastow (2012) montre que quelle que soit la nature des substrats carbonés apportés (sucres simples, cellulose ou lignine), l'ajout d'une source d'azote organique (litière de luzerne) favorise les populations de nématodes bactérivores. Il souligne ainsi l'importance de la disponibilité de l'azote dans les successions des organismes reliés aux processus de décomposition de la matière organique. De plus, les compositions ligno-cellulosique des litières et leur teneur en azote déterminent leur potentiel de fertilisation azotée du sol (Vanlauwe et al., 2005 ; Kaboré et al., 2010). Or, il a été mis en évidence de fortes corrélations entre la dynamique de minéralisation de l'azote et la dynamique des populations de nématodes des niveaux basaux (Ba1, Ba2, Fu2) suite à des apports de matières organiques (Ferris et Bongers, 2006 ; Ferris et Matute, 2003 ; Ruess and Ferris, 2004). Par leur activité de régulation des populations microbiennes et par leurs excréments riches en ammonium (NH₄⁺) et en phosphate (PO₄⁻) ces nématodes influencent les flux de nutriments dans les sols (Becquer et al., 2014, Ferris et al., 2004, Griffiths, 1994 ; Ingham et al., 1985).

Les litières des espèces végétales peuvent également avoir des effets allélopathiques qui impactent directement ou indirectement la structure des communautés de nématodes du sol et qui doivent également être considérés. Les polyphénols, par exemple, limitent le développement microbien et

leur présence ralentit la vitesse de minéralisation des litières (Li et al., 2010 ; Vanlauwe et al., 2005). D'autres molécules peuvent avoir des effets sur les nématodes phytoparasites (Voir Tableau 4) ou sur les nématodes libres (Thoden et al., 2009).

Le lien entre qualité des ressources organiques, succession des organismes du sol et structure des communautés de nématodes est encore mal compris aujourd'hui (Wardle, 2006). L'analyse des compositions ligno-cellulosiques, des teneurs en azote et en carbone des litières ainsi que la présence de molécules allélopathiques semblent être des traits déterminants de l'influence des litières sur les réseaux trophiques. Cependant, d'autres facteurs entrent en jeu et complètent encore ce complexe d'interaction. En apportant successivement deux types de litières de composition différente à un sol, Carillo et al. (2012) ont observé un effet de la composition de la première litière sur la réponse des organismes du sol et sur la minéralisation de l'azote à l'apport de la seconde litière. Wang et al. (2004) font un constat similaire en observant des réponses des communautés de nématodes différentes suite à des apports de litière de Crotalaires (*Crotalaria juncea*) dans des sols préalablement amendés ou non avec du compost. De plus, lors d'un apport de matière organique, la composition initiale des réseaux trophiques détermine également leurs réponses et impacte les vitesses de minéralisation des matières organiques (Carillo et al., 2011 ; Hattenschwiller et al., 2005 ; Osanai, 2011). Ces résultats mettent en avant une certaine « hérédité » du comportement des organismes du sol relié à l'historique des apports de litières dans le temps.

4.2.3. Interaction entre les fonctions de décomposition des matières organiques et de régulation des nématodes phytoparasites sous les couverts végétaux.

La complexité des réponses des réseaux trophiques à l'implantation d'un couvert végétal réside dans la coexistence de l'ensemble des interactions trophiques et biochimiques par lesquels les plantes influencent les réseaux trophiques du sol. Lorsqu'un couvert est en place, il alimente simultanément les réseaux trophiques par les rhizodépôts et par les litières mortes qui tombent au sol (Eisenhauer et al., 2012, Polliener et al., 2007). De plus, si les litières contiennent des molécules à effets biocides, les effets se cumuleront aux effets des apports de ressource et façonneront la spécificité de la réponse des réseaux trophiques à l'apport de ces litières. Par exemple, la décomposition de litières riches en azote peut favoriser la minéralisation de l'azote et, si cette litière contient des molécules némato-toxiques (ex : espèce du genre *Brassica*), elle peut également entraîner une régulation des populations de nématodes phytoparasites (Gruver et al., 2010 ; Zasada et Ferris., 2004). La décomposition des litières peut également affecter l'activité microbienne et entraîner des changements physiques et chimiques du milieu défavorables pour les nématodes phytoparasites (Akthar and Malik, 2000 ; Oka, 2010 ; Mc Sorley, 2011). Ces constats mettent en avant

le fait que les deux fonctions écosystémiques de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites sont en constante interaction sous les couverts végétaux et doivent être considérées simultanément.

De manière générale, l'implantation d'un couvert est plus favorable à l'activité biologique des sols que le maintien d'un sol nu (Nakamoto et al., 2006 ; Blanchart et al., 2006 ; Djigal et al., 2012). Or il s'avère que plus l'activité des réseaux trophiques est importante et diversifiée plus ils sont efficaces dans la décomposition des matières organiques et la suppression des organismes pathogènes (Garbeva et al., 2004 ; Hattenswiller et al., 2005 ; Sanchez-Moreno et Ferris, 2007). Il semble cependant qu'une seule plante ne puisse pas favoriser de manière optimale ces deux fonctions simultanément (Damour et al., 2015 ; Jannoyer et al., 2011). En revanche, l'association de plantes dans des couverts plurispécifiques apparaît comme une solution envisageable pour optimiser l'effet des couverts sur ces fonctions.

4.3. Effet de la diversité spécifique des couverts végétaux sur les communautés de nématodes

4.3.1. Liens entre la diversité spécifique des couverts et les communautés de nématodes au cours de leur croissance

S'il est généralement admis que la diversité des espèces végétales joue un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes (Hector et Bagchi, 2007 ; Hooper et al., 2005), les liens entre diversité des espèces végétales et structure des communautés de nématodes sont encore l'objet de nombreuses études. Dans les systèmes plurispécifiques, les apports de matières organiques par les rhizodépôts et par les chutes de litières des espèces individuelles se combinent et induisent des interactions trophiques qui varient en fonction de la diversité spécifique des couverts (De Deyn et Van der Putten, 2005 ; Wardle, 2004, 2006 ;).

Afin d'élucider l'effet de la diversité spécifique des couverts végétaux sur les communautés de nématodes du sol, des études sur des couverts à diversité croissante ont été réalisées. Dans une expérience au champ associant jusqu'à 16 espèces prairiales en milieu tempéré et suivie sur huit années consécutives, Viketoft et al. (2009) et Viketoft et Sohlenius (2011) ont montré que l'effet des couverts sur la structure des communautés de nématodes était plus dépendant de la composition spécifique des couverts que de leur diversité. Ils mettent ainsi en exergue que l'idiosyncrasie des espèces végétales sur les communautés de nématodes s'exprime également dans les couverts plurispécifiques. Par conséquent, selon ces auteurs, il n'y a pas ou peu d'effets synergiques ou émergents directement liés à la diversité spécifique des couverts. D'autres études, suivant des dispositifs expérimentaux similaires mais sur des périodes plus courtes, présentent des résultats qui confirment ces observations (De Deyn et al., 2004 ; Gastine et al., 2003 ; Wardle et al., 2003).

Porazinska et al. (2003) valident également l'hypothèse de l'idiosyncrasie à partir de mesures dans des couverts prairiaux naturels. En revanche, Zak et al. (2003) observent que les couverts les plus diversifiés présentent de plus fortes biomasses aériennes, paramètre qui était relié à leur influence sur la composition des communautés microbiennes ainsi que sur la minéralisation de l'azote. Ils montrent, en corrigeant les taux de minéralisation de l'azote en fonction de la production primaire des plantes, que la minéralisation de l'azote est favorisée par la diversité spécifique des couverts. Ils évoquent ainsi un effet émergent induit par la diversité des couverts et suggèrent une rétroaction positive des communautés microbiennes sur les couverts végétaux. Plus récemment, au cours d'un essai associant jusqu'à 60 plantes prairiales en milieu tempéré, Schreiber et al. (2010) ont observé une augmentation des populations et de la diversité spécifique de l'ensemble des organismes du sol, dont les communautés de nématodes, ainsi que de l'ensemble des groupes trophiques. Seuls les organismes envahissants présentent une diminution de population. Ces auteurs observent toutefois que les effets sont plus prononcés pour les niveaux trophiques basaux et suggèrent que les niveaux trophiques supérieurs soient plus influencés par des effets de cascade « bottom-up » que directement par la diversité spécifique des couverts.

Certaines espèces influencent fortement les organismes du sol, qu'elles soient associées ou non à d'autres espèces végétales. La présence de *Phleum pratense*, *Trifolium repens*, *Dactylis glomerata* ou *Achillea millefolium* favorise la diversité des nématodes même lorsqu'elles sont présentes dans les couverts plurispécifiques (Viketoft et al., 2009). Gastine et al. (2003) observent également que la présence de fabacées dans les couverts induit une diminution des biomasses racinaires et une augmentation des surfaces foliaires des plantes associées. Ces espèces dites « clefs » ont donc tendance à imposer leurs effets aux autres espèces végétales lorsqu'elles sont associées dans des couverts plurispécifiques. Les fabacées ont la capacité de capter l'azote atmosphérique et leurs litières sont riches en azote. Leur décomposition induit de plus de fortes teneurs en azote dans les sols au bénéfice des plantes voisines (Rasmussen et al., 2012) et influencent également les communautés de nématodes du sol (Ferris et Matute, 2003). Un autre exemple concerne la présence d'une espèce hôte d'un nématode phytoparasite au sein d'un couvert plurispécifique, celle-ci favorisera les populations de ce nématode dans le sol, même si elle est associée à d'autres espèces non-hôtes (Quénéhervé et al., 2011).

4.3.2. Effets de la diversité des litières issues de différentes espèces végétales sur les communautés de nématodes du sol

Les réponses des communautés de nématodes du sol à des apports de litières issues de différentes espèces végétales sont dépendantes de la composition de ces litières. Dans un essai en litterbags, Wardle et al. (2006) n'observent pas ou peu d'effets de la diversité des litières sur les

réponses des populations nématodes, ni sur la décomposition des litières. Ils observent cependant que les mélanges des litières ont tendance à favoriser la diversité des communautés de nématodes, mais que la relation n'est pas constante. Les auteurs concluent que, dans un mélange, la composition des litières est plus déterminante que la diversité des litières sur la réponse des organismes du sol et la minéralisation de l'azote. Les auteurs suggèrent que les mélanges de litières favorisent la diversité des substrats pour les communautés de nématodes et favorisent ainsi leurs activités et diversité. Ces observations sont confirmées par l'étude de Ilieva-Makulec et al. (2006) qui reprend un dispositif expérimental très proche à partir de 12 espèces végétales. Les auteurs concluent également que la composition des litières, et non la diversité des litières, est le facteur qui affecte la réponse des communautés de nématodes. Enfin, Keith et al. (2008), montrent que la variabilité des réponses des organismes du sol, dont les communautés de nématodes, est plus faible lors d'apport de litière en mélange. Les auteurs concluent que la diversité des litières stabilise la réponse des communautés et leurs activités.

Que ce soit par l'intermédiaire de la litière qu'elle restitue au sol ou par ses rhizodépôts, l'influence d'une espèce végétale sur les communautés de nématodes apparaît spécifique et s'exprime également, mais de manière variable, dans les couverts plurispécifiques. Par conséquent, les effets des couverts plurispécifiques apparaissent plus déterminés par leurs compositions spécifiques que par leurs diversités spécifiques. Cela limite fortement les capacités de prédiction des différentes études à ce sujet. Une alternative à l'étude des effets de la diversité spécifique des plantes sur les organismes du sol tels que les nématodes est de prendre en compte les liens entre les caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales et les propriétés des écosystèmes. Cette approche « fonctionnelle » de la diversité amène par exemple à différencier les plantes d'un couvert selon leurs stratégies de croissance et selon leurs métabolismes pour rechercher des liens avec les propriétés des écosystèmes. Ainsi, en distinguant les espèces en fonction de leur métabolisme (C3 ou C4), de leur appartenance à la famille des fabacées ou de leurs types de croissance (herbacée ou arbres), Tilman et al. (1997) ont montré que la diversité fonctionnelle de couverts plurispécifiques était directement liée à leur productivité primaire. Dans plusieurs études présentées précédemment (Gastine et al., 2003 ; Schrepper et 2010 ; Viketoft et al., 2009, 2011 ; Wardle et al., 2003), les auteurs avaient également proposé une approche fonctionnelle des couverts végétaux mais ils n'ont pas observé de lien entre la diversité fonctionnelle des couverts et leurs effets sur les communautés d'organismes du sol. Cependant, dans ces études, les groupes fonctionnels ont été formés en fonction de la stratégie de croissance des plantes, de leur phénologie et/ou de leur capacité à capter l'azote atmosphérique et non en fonction de traits en lien avec leurs effets sur les communautés de nématodes du sol. Cette telle approche serait plus appropriée tester le lien entre diversité

fonctionnelle et réponses des communautés de nématodes, mais cela implique d'avoir préalablement identifié des traits fonctionnels des espèces végétales reliés à leur influence sur ces communautés.

4.4. L'approche de la diversité des espèces végétales par traits fonctionnels pour l'identification de plantes de services

4.4.1. Définition des traits fonctionnels

Nous avons vu que la diversité des espèces végétales d'un point de vue taxonomique ne permet pas toujours de faire un lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. D'autres moyens d'évaluation de la diversité végétale ont été développés. Les plantes présentent une grande variété de caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques (Ackerly et al., 2000 ; Geber et Griffen, 2003) qui peuvent tenir un rôle particulier dans les phases de croissance, de survie, de reproduction et de dispersion des plantes et ainsi influencer leur capacité d'implantation et de compétition dans un milieu donné. Lorsqu'un tel lien est avéré, ces caractéristiques sont nommées « traits fonctionnels » (McGill et al., 2006 ; Reich et al., 2003 ; Violle et al., 2007). L'approche par traits fonctionnels propose ainsi de regrouper les espèces végétales qui partagent les mêmes traits fonctionnels et qui, de ce fait, ont des effets similaires sur les processus écologiques au sein de l'écosystème (on parle alors de « traits d'effet ») et/ou présentent des réponses semblables aux changements environnementaux (on parle alors de « traits de réponse ») (Lavorel et Garnier, 2002). L'étude des traits fonctionnels et de leurs variations entre espèces a permis, par exemple, de définir des groupes fonctionnels basés sur les stratégies d'acquisition des ressources (plantes exploitatrices versus plantes conservatrices) ou de dissémination (colonisatrices vs. conservatrices). L'approche fonctionnelle⁴ a permis d'établir des liens entre la diversité des couverts végétaux et certaines fonctions de l'écosystème telles que le recyclage des éléments (Cornwell et al., 2008 ; De Deyn et al., 2008 ;). L'étape suivante de l'application de cette approche est d'établir le lien entre les traits fonctionnels des couverts et les services écosystémiques (Lavorel, 2013).

4.4.2. Le criblage de plantes de services adaptées aux systèmes de culture bananiers par l'étude des traits fonctionnels

A la différence de l'écologue qui observe les couverts naturels pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème, l'agriculteur façonne les couverts végétaux dans les parcelles avec l'objectif d'orienter le fonctionnement de l'écosystème vers les meilleurs rendements de ces

⁴ Les guildes fonctionnelles de nématodes présentées dans le paragraphe 3.3 ont été formées à partir des mêmes principes que ceux présentés ici. L'approche par traits fonctionnels est donc aussi adaptée pour étudier la diversité des organismes qui forment des communautés biologiques complexes (bactéries, champignons, insectes...).

couverts. L'implantation de plantes de services dans les systèmes de culture nécessite en ce sens d'être pilotée pour en optimiser les résultats. Il existe différentes études qui proposent des méthodologies pour raisonner la composition de couverts plurispécifiques en agriculture, notamment en mimant les couverts naturels (Altieri and Nichols, 2004 ; Malézieux et al., 2012 ;) ou en favorisant la complémentarité des mécanismes de défenses contre les nuisibles (Ratnadass et al., 2012). Cependant, il n'existe que peu d'études orientant le choix des groupes fonctionnels à favoriser au sein des peuplements des plantes cultivées pour affecter la composition des communautés d'organismes du sol et, *in fine*, les services écosystémiques de l'agrosystème.

Au cours de cette étude bibliographique, nous avons vu que les plantes influencent les communautés de nématodes du sol directement ou indirectement à travers leur statut d'hôtes vis-à-vis des nématodes phytoparasites, la composition biochimique des matières organiques apportées sous forme de rhizodépôts et de litières mortes, et le relargage de molécule allélopathiques. Nous avons également vu que les espèces végétales peuvent bénéficier de rétroactions positives issues de leurs interactions avec les communautés de nématodes du sol (Disponibilité des nutriments, régulations des nématodes phytoparasites). En partant de ce constat, on pourrait qualifier le statut d'hôte, la composition biochimiques des litières, la composition biochimique des rhizodépôts et la capacité de production de molécules allélopathiques de « traits fonctionnels d'effet » des espèces végétales, en lien avec leurs effets sur les communautés de nématodes, et notamment avec les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites. Ces traits peuvent être utilisés pour définir des groupes fonctionnels au sein des communautés d'espèces végétales et permettraient d'optimiser la sélection de plantes de services pour les agrosystèmes bananiers. Ils pourraient notamment s'avérer adaptés pour planifier la composition de peuplements avec la présence de plantes à propriétés complémentaires comme proposé par Damour et al. (2014). Dans ce cadre, les plantes de services seraient appréciées par des traits d'effets liés à leurs influences sur le fonctionnement de l'écosystème. Cependant, des études spécifiques des liens entre ces différents traits et les communautés de nématodes du sol sont nécessaires pour valider leurs « fonctionnalités ». De plus certains traits comme la composition des rhizodépôts et la production de molécules allopathiques apparaissent difficilement mesurables et donc laborieux à étudier. En revanche, la composition biochimique des litières et le statut d'hôte sont des traits plus faciles à mesurer en laboratoire.

5. Objectifs et démarche de la thèse

Dans un contexte de recours aux plantes de services pour répondre à la dégradation biologique des sols dans les agrosystème bananiers, l'objectif de ce travail est de tester le lien entre les traits fonctionnels « statut d'hôte » et « composition biochimique des litières » et les effets de telles plantes sur le fonctionnement et la dégradation biologique des sols.

Nous avons plus particulièrement cherché à déterminer comment ces traits déterminent l'influence des plantes de services sur la dynamique des populations et la structure des réseaux trophiques du sol ainsi que sur deux fonctions écosystémiques : la décomposition de la matière organique et la régulation des nématodes phytoparasites du bananier. Au cours de ce travail, nous avons appréhendé les réseaux trophiques du sol par l'analyse fonctionnelle des communautés de nématodes proposée par Bongers et Bongers (1998). Nous nous sommes concentrés sur les effets de l'implantation de plantes de services durant la phase d'interculture, phase séparant la destruction d'une ancienne bananeraie et la replantation d'une nouvelle.

De cet objectif général ont découlé trois questions principales de recherche :

- Quels traits fonctionnels les plantes de services doivent-elles présenter pour assurer l'assainissement des parcelles en nématodes phytoparasites du bananier, la fertilisation azotée des sols et la formation de réseaux trophiques structurés durant la phase d'interculture en bananeraie ?
- Comment des espèces végétales, présentant des traits « statut d'hôte » et « composition biochimique des litières » contrastés, influencent-elles les communautés de nématodes du sol et les réseaux trophiques qu'elles constituent ?
- Comment raisonner la gestion et la composition des couverts végétaux durant l'interculture pour optimiser les effets des plantes de services sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites du bananier ?

Démarche de la thèse

Dans un premier temps, nous avons cherché à déterminer quels étaient les traits fonctionnels des plantes susceptibles d'influencer les réseaux trophiques du sol à partir d'une analyse bibliographique (**Chapitre 1**). Une série de traits fonctionnels en lien avec les capacités de recouvrement des plantes, la sensibilité aux nématodes phytoparasites du bananier et la composition biochimiques des litières ont été sélectionnés. Compte tenu du manque de connaissances sur l'influence des apports de litières les communautés de nématodes du sol, nous avons plus précisément cherché à étudier les effets de la composition des litières sur ces communautés. Dix-neuf plantes de services issues de la collection de la station CIRAD de Neufchâteau (Guadeloupe) ont été présélectionnées à partir des traits fonctionnels identifiés lors de la synthèse bibliographique (**Chapitre 2**). Ces plantes présentaient de bons potentiels de recouvrement et un statut non-hôte vis-à-vis de *Radopholus similis*, principal nématode phytoparasite des bananiers. Puis, sur la base d'une analyse de la composition biochimique des litières de ces plantes, nous avons sélectionné trois plantes de services présentant des litières de compositions ligno-cellulosiques et des rapports C/N contrastés.

Dans un second temps, une démarche expérimentale reposant sur deux essais en microcosmes nous a permis de tester indépendamment l'effet de l'apport de litières et de l'implantation de chacune des trois plantes de services sélectionnées sur un sol issu d'une bananeraie en phase d'interculture (**Chapitre 3**). Au cours de ces deux essais, nous avons étudié pendant 90 jours la dynamique des populations des communautés de nématodes libres, les biomasses microbiennes, les teneurs en azote du sol ainsi que les populations de nématodes phytoparasites du bananier. L'objectif de la première expérimentation sur les effets d'apports de litières était d'évaluer les réponses des communautés de nématodes à la composition des litières et ainsi de valider le lien entre ce trait et le fonctionnement des sols. La seconde expérimentation avait pour objectif de confirmer si la culture des espèces végétales précédemment sélectionnées avait la capacité directe d'induire une diminution des populations de nématodes phytoparasites du bananier. Elle a également permis de caractériser les effets rhizosphériques de ces trois plantes sur les communautés de nématodes et les flux d'azote dans les sols.

Dans un troisième temps, nous avons évalué au champ l'effet de deux des trois plantes présélectionnées, sous forme de couverts mono ou bispécifiques (**Chapitre 4**). Cette expérimentation a été menée sur la parcelle d'un producteur de bananes en Guadeloupe et nous a permis de valider

les résultats obtenus en laboratoire. L'objectif de cette expérimentation était de tester les effets de la gestion des couverts sur la diversité et la structure des communautés de nématodes libres, leur distribution verticale, leur potentiel infectieux, ainsi que les flux d'azote dans les sols.

Enfin, nous avons discuté des liens entre les différents traits que nous avons mis en avant dans cette thèse, et les mécanismes qui déterminent les effets des plantes sur les communautés de nématodes du sol. Nous avons montré l'intérêt de ces traits pour la sélection de plantes de services et pour la gestion de couverts plurispécifiques.

**Chapitre II : Sélection de plantes de services pour la
régulation des populations de nématodes parasites et la
stimulation de la décomposition de la matière organique
durant l'interculture en bananeraie antillaise :**

Criblage en fonction du statut d'hôte et de la composition
biochimique des litières

Présentation du chapitre

Au cours de ce chapitre, nous proposons de définir différents traits fonctionnels de plantes reliés à leurs influences sur les réseaux trophiques du sol et les nématodes parasites du bananier. Ces traits seront utilisés pour décrire les espèces végétales qui constituent la collection de plantes de services de la station du CIRAD Neufchâteau et pour identifier les espèces les plus adaptées à l'interculture des systèmes de culture bananiers. Nous chercherons plus spécifiquement à définir des traits fonctionnels reliés à l'influence des espèces végétales sur les fonctions écosystémiques de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites.

Dans la première partie de ce chapitre, nous présentons les traits fonctionnels que nous avons sélectionnés et les méthodes utilisées pour les mesurer. Nous présentons également une méthodologie pour cribler les espèces végétales en fonction de la valeur de leurs traits. Au terme de ce criblage, nous avons sélectionné trois espèces candidates pour l'interculture en bananeraies et présentant des compositions biochimiques de litières contrastées. Ce trait fonctionnel est susceptible de déterminer en partie l'effet des plantes, via les apports de litières, sur les réseaux trophiques des sols. Ces trois espèces végétales permettront de tester les effets de ce trait sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites du bananier. La seconde partie de ce chapitre est une analyse bibliographique des connaissances actuelles de l'effet de ces trois espèces végétales sur les communautés de nématodes du sol, en tant que bio-indicateurs des réseaux trophiques du sol. Cette analyse bibliographique présente, également, les capacités de ces espèces végétales à induire des régulations de populations de nématodes phytoparasites dans les sols.

I. Criblage et typologie de 35 plantes de services pour l'interculture en bananeraie antillaise

Résumé

Les réseaux trophiques du sol assurent des fonctions essentielles au fonctionnement des sols telles que les régulations biologiques et la décomposition de la matière organique. La structure des réseaux trophiques détermine leur capacité à assurer ces fonctions et peut être influencée par les couverts végétaux. Durant la phase d'interculture en bananeraie, il est essentiel de mobiliser les fonctions de régulation des nématodes phytoparasites du bananier et de décomposition de la matière organique avant de commencer un nouveau cycle de culture. L'implantation d'un couvert de plantes de services non-hôtes des nématodes parasites du bananier suivie de l'apport de leurs litières au sol pourrait permettre de mobiliser ces deux fonctions. Cependant, le choix des types de plantes à promouvoir pour ces objectifs reste limité par manque de connaissances des effets des plantes sur les réseaux trophiques et sur le fonctionnement des sols.

Dans ce chapitre, nous proposons une typologie d'espèces végétales sur la base de traits fonctionnels potentiellement reliés aux effets des plantes sur les réseaux trophiques du sol. Le statut d'hôte et la capacité des plantes à former un couvert homogène apparaissent comme des traits déterminants pour la régulation des populations de nématodes phytoparasites. Les productions de biomasses et les compositions ligno-cellulosiques des litières des plantes (teneur en cellulose, hémicellulose et lignine) s'avèrent également déterminantes pour leurs effets sur les réseaux trophiques du sol et sur les flux d'azote dans les sols. Nous proposons une démarche par sélection hiérarchisée pour identifier des plantes à fort pouvoir recouvrant, à statut non-hôte vis-à-vis des nématodes parasites du bananier et présentant des litières de compositions biochimiques contrastées. Ce criblage a été effectué sur 35 espèces végétales et nous a permis d'identifier 19 espèces pouvant être utilisées en tant que plantes de services pour la régulation des nématodes parasites du bananier durant l'interculture en bananeraie. La comparaison des compositions ligno-cellulosiques et des teneurs en différents éléments des litières de ces 19 espèces nous a permis de sélectionner 3 espèces végétales présentant les compositions de litières les plus contrastées de notre jeu de données : *Paspalum notatum* est riche en hémicellulose (C/N = 57), *Crotalaria zanzibarica* est riche en cellulose (C/N = 19) et *Acacia auriculiformis* est riche en lignine (C/N = 62). Ces trois plantes sont de bonnes candidates pour tester l'effet des compositions biochimiques des litières sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des sols. Ces études permettront, *in fine*, de confirmer le lien entre le trait « composition biochimique des litières » des espèces végétales, réponse des réseaux trophiques du sol et stimulation de la fonction de décomposition de la matière organique.

1. Introduction

Après seulement quelques cycles de production, les sols de bananeraie des systèmes de culture intensifs présentent généralement d'importantes populations de nématodes phytoparasites et des réseaux trophiques peu structurés (Pattison et al., 2011; Tabarant et al., 2011). Cette situation sanitaire contraint les agriculteurs à effectuer une phase d'interculture, phase séparant la destruction d'une ancienne plantation et l'installation d'une nouvelle, pour assainir les sols. L'implantation de plantes de services à statut non-hôte des nématodes parasites du bananier durant cette phase d'interculture permet d'assurer un assainissement des parcelles pour la plantation suivante (Gowen et al., 2005; Van der Veken et al., 2008). Les plantes et plus généralement les couverts végétaux influencent la structure des réseaux trophiques et le fonctionnement des sols (De Deyn et Van der Putten, 2005 ; Yeates, 1999 ; Wardle et al., 2004). Cette phase d'interculture pourrait donc également favoriser la structure des réseaux trophiques ainsi que les fonctions écosystémiques qui sous-tendent leurs activités. Cependant, le choix des types de plantes à promouvoir pour ces objectifs reste limité par un manque de connaissances des effets des plantes sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des sols.

Au cours de leur croissance, les plantes apportent diverses molécules organiques aux sols sous forme de rhizodépôts puis, lors de leur sénescence, d'importantes biomasses de tissus végétaux morts. Ces apports de matière organique alimentent les réseaux trophiques du sol et influencent l'abondance des organismes, la diversité et la structure des réseaux trophiques du sol (Bais et al., 2006; De Deyn and Van der Putten, 2005; Wardle, 2006). Or, ces composantes sont déterminantes pour les nombreuses fonctions qu'ils assurent et pour le fonctionnement des sols (Brussaard et al., 1997; Chapin III et al., 1997; De Ruiter et al., 1995). Parmi ces fonctions, on peut nommer les régulations biologiques et la décomposition de la matière organique, reliées aux services de régulation et de support des cultures au sens du Millenium Ecosystem Assessment (Assessment, 2005). Il apparaît déterminant de mobiliser ces deux fonctions dans les bananeraies durant la phase d'interculture.

Le statut d'hôte d'une espèce végétale est un trait intégrateur, rassemblant les effets allélopathiques et les résistances constitutives des plantes affectant le développement des nématodes phytoparasites, qui peut être mesuré en laboratoire (Dorel et al., 2011 ; Van der Veken et al., 2008). Etant donné qu'un statut non-hôte confère un avantage aux espèces végétales pour s'implanter dans un milieu, ce trait peut être qualifié de trait fonctionnel (Violle et al. 2007 ; Lavorel et al., 1997). De plus, la capacité d'un couvert végétal à recouvrir le sol est reliée à sa capacité à limiter l'implantation d'autres espèces végétales dans le couvert (Damour et al., 2015 ; Tardy et al., 2015). Ce trait fonctionnel « recouvrement du sol » est donc à favoriser pour sélectionner des espèces végétales à statut non-hôte qui limitent l'implantation d'autres espèces, potentiellement hôtes, et qui assurent

un assainissement homogène sur la surface qu'elles recouvrent (Ettema and Wardle, 2002 ; Jannoyer et al., 2011 ; Quénéhervé et al, 2006, Damour et al, 2014). Lors de la restitution des litières végétales aux sols, ce trait est déterminant pour la réponse des réseaux trophiques du sol (Dyer et Letourneau, 2007 ; Hunter and Price, 1992 ; Orwin et al., 2006 ; Ferris et Matute, 2003) et pour les flux de nutriments dans les sols (Vanlauwe et al., 2005 ; Kaboré et al., 2011). Par ailleurs, les espèces végétales peuvent indirectement tirer un avantage de la stimulation des réseaux trophiques du sol par l'intermédiaire des fonctions qu'ils assurent (eg. Recyclage des éléments, régulation biologique). Ce trait peut donc être qualifié de trait fonctionnel d'effet au sens de Violle et al. (2007). Cependant, les effets des apports de litières sur les réseaux trophiques du sol et notamment sur les communautés de nématodes sont très variables et semblent reliés à la nature des substrats carbonés qui composent les litières ainsi qu'aux conditions biotiques et climatiques des sites d'études (McSorley, 2011; Pattison et al., 2011; Tabarant et al., 2011). Ces variations de résultats ne permettent pas de préconiser aujourd'hui une composition de litière particulière. Les quantités de litières apportées en termes de matière sèche influencent également les réponses des réseaux trophiques du sol et les taux de minéralisation de l'azote, ceux-ci sont d'autant plus conséquents que les apports sont importants (Wang et al, 2011 ; Bastow, 2012 ; McSorley et al., 2009 ; Yang et al., 2008). Le trait fonctionnel « production primaire » est donc également à considérer pour le choix d'espèces végétales ayant une forte influence sur les réseaux trophiques du sol. Les plantes influencent également les réseaux trophiques par la production de molécules à propriétés biocides par exsudation racinaire ou dans les litières (Ratnadass et al, 2010). Ces effets allélopathiques vers les organismes du sol sont généralement spécifiques d'une espèce végétale à une autre et opèrent à échelle moléculaire, ce qui limite la définition de traits fonctionnels simples à mesurer (Bais et al., 2006; Chitwood, 2002).

Au cours de cette étude, nous proposons de réaliser une typologie d'espèces végétales sur la base des quatre traits fonctionnels suivants : « statut d'hôte », « capacité de recouvrement », « composition biochimique des litières » et « production primaire ». L'objectif de cette typologie est de cibler des plantes susceptibles d'avoir une forte influence sur les réseaux trophiques des sols, de favoriser les fonctions de régulation des populations de nématodes parasites du bananier et de décomposition de la matière organique dans les sols. Ce criblage a été effectué sur la collection de plantes de services du CIRAD-Neufchateau (Guadeloupe) référencant 35 accessions présentant toutes de fortes capacités de recouvrement des sols. Afin de sélectionner les espèces présentant les meilleurs potentiels, nous avons défini des valeurs de traits seuils et nous avons retiré les espèces végétales qui ne présentaient pas ces valeurs au cours de deux étapes de criblage successives :

1) sélection de plantes présentant de fortes capacités de production de biomasse, 2) sélection des plantes présentant des statuts non-hôte vis-à-vis de *Radopholus similis*, un des principaux nématodes parasites du bananier. Puis nous avons mesuré et comparé les compositions biochimiques des litières des 19 plantes ainsi sélectionnées. Ces mesures nous ont permis de créer des groupes d'espèces végétales en fonction des valeurs de leurs traits.

2. Matériels et méthodes

2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal initial a été échantillonné dans la collection de plantes de services de la station du CIRAD-Neufchateau (Guadeloupe). Cette collection présente des espèces végétales à ports herbacé, buissonnant, lianescent et arborescent. Parmi ces plantes, certaines sont autochtones des Antilles, tandis que d'autres sont des plantes à fourrage proposées par des semenciers spécialistes des milieux tropicaux (annexe 1). Ces plantes ont été sélectionnées pour leurs fortes capacités de recouvrement du sol, leurs importantes vitesses de croissance et leur adaptation au milieu tropical (travaux antérieurs de Hoa Tran-Quoc, Marc Dorel, Gaelle Damour, Charles Meynard de l'UMR GECCO, CIRAD). Ces propriétés font de ces plantes de bonnes candidates en tant que plantes de couverture pour les bananeraies antillaises. Aujourd'hui, la collection de plantes de couverture du CIRAD-Neufchâteau comprend un ensemble de 35 plantes de couverture.

2.2. Grille de sélection à 3 critères

Les espèces végétales ont été présélectionnées par deux étapes successives (Figure 1). A chaque étape et pour chaque espèce, nous avons procédé à un choix binaire : si les traits de l'espèce présentaient les valeurs seuils définies, l'espèce végétale était sélectionnée pour l'étape suivante, sinon elle était rejetée. Les critères définissant la valeur des traits ont été définis par rapport à des études antérieures ainsi que sur avis d'expert (Gaelle Damour, Marc Dorel, Hoa Tran-Quoc, Com.pers ; Damour et al, 2014).

La première étape du criblage avait pour objectif la sélection d'espèces végétales à forte capacité de production de biomasse. Les espèces végétales produisant moins de 2 tonnes de biomasse aérienne après 1 an de culture sans fertilisation ont été écartées.

La seconde étape du criblage avait pour objectif de sélectionner des espèces végétales présentant la capacité de réduire les populations de *Radopholus similis*, un des principaux nématodes phytoparasites du bananier : les espèces végétales présentant un statut d'hôte vis-à-vis de ce nématode supérieur à 3 ont été écartées.

Enfin, nous avons analysé les compositions ligno-cellulosiques et les teneurs en différents éléments des litières des plantes ainsi sélectionnées.

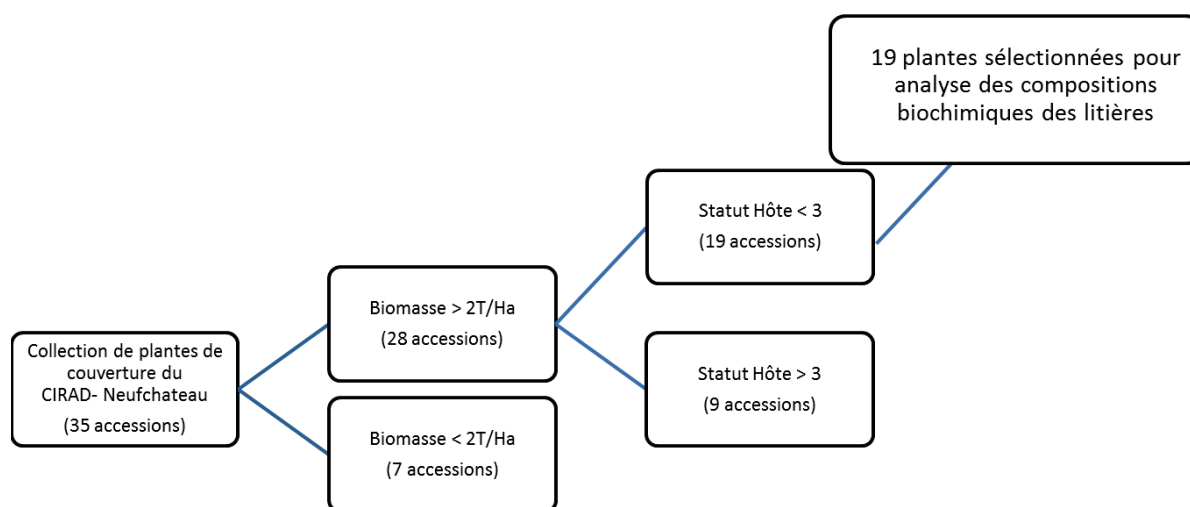


Figure 1: Méthodologie de criblage pour la sélection d'espèces végétales présentant i) des capacités de production supérieures à 2 tonnes de matière sèche par hectare en 1 an et ii) un statut hôte vis-à-vis de *Radopholus similis* inférieur à 3. 19 plantes ont été sélectionnées pour des analyses des compositions biochimiques des litières.

2.3. Mesure de traits des espèces végétales

2.3.1. Biomasses aériennes

Les biomasses aériennes produites ont été évaluées après une période de 1 an de culture sans fertilisation. Pour chaque espèce végétale, une surface de 0,25 m² a été sélectionnée de manière aléatoire sur la parcelle de culture dans laquelle les parties aériennes de la plante ont été échantillonnées et pesées. Un échantillon de 100g frais a été mis à l'étuve (60°C) jusqu'à ce que la masse de l'échantillon soit stable et a été utilisé pour définir la teneur en eau des litières échantillonnées. L'opération a été répétée 3 fois et les résultats ont été exprimés en T MS/Ha. Les mesures n'ont pas pu être effectuées pour toutes les espèces arborées et les biomasses d'*Acacia auriculiformis*, *Azadirachta* sp. et *Moringa* sp. ont été estimées supérieures à 15 T MS/Ha.

2.3.2. Statut d'hôte vis-à-vis de *Radopholus similis*

La mesure du statut d'hôte d'une espèce végétale pour une espèce de nématode phytoparasite est évaluée par le taux de multiplication d'une population initiale de nématode obtenue par culture en laboratoire et inoculée dans le milieu de culture de l'espèce végétale. L'ensemble des étapes de cette évaluation se déroulent en serre de culture imperméable aux insectes avec filtration des eaux d'arrosage.

Dans un premier temps, les données disponibles sur la station expérimentale de Neufchâteau ont été rassemblées (30 statuts d'hôtes issus de travaux antérieurs de Marc Dorel, Kelly Lakhia et Jean-Michel Risède) et un ensemble de cinq mesures de statut d'hôte supplémentaire ont été menées pour compléter notre jeu de données (*Brachiaria ruzziensis*, *Axonopus affinis*, *Azadirachta indica*, *Moringa sp*, *Acacia auriculiformis*). Au cours d'une première étape, ces 5 espèces végétales ont été cultivées à partir de graines sur un substrat stérilisé jusqu'à ce que les plantes présentent un développement végétatif suffisant pour l'expérimentation (variable en fonction de la phénologie de l'espèce végétale). Nous avons utilisé de la tourbe préalablement stérilisée avec un générateur de vapeur (Simox, 2002 CE) comme milieu de culture stérile. Au cours d'une seconde étape, nous avons inoculé une population dénombrée de *R. similis* (200 individus issus de culture en laboratoire) dans le substrat de culture et au niveau des racines de l'espèce végétale à analyser. Après deux mois de culture, les plantes ont été dépotées et une méthode d'extraction des nématodes phytoparasites a été appliquée sur les systèmes racinaires (Coolen and d'Herde, 1972). Les nématodes ont ensuite été identifiés et comptés au microscope (X400). Le taux de multiplication de l'inoculum (nombre de nématodes extraits/nombre de nématodes inoculés) définit le statut d'hôte de l'espèce végétale étudiée : une espèce végétale présentant un taux de multiplication <1 est qualifiée de « strictement non-hôte », entre 1 et 3 « faible hôte », >3 « hôte ». Pour chaque espèce végétale, les mesures du statut d'hôte ont été répétées sur dix plantes différentes ($n=10$).

2.3.3. Compositions biochimiques des litières des plantes

1) Echantillonnage des litières

Les litières des 19 plantes sélectionnées par le criblage ont été échantillonnées au cours du mois de Mai 2012 dans les parcelles de la collection de plantes de couverture du Cirad-Neufchateau et sur le site de Vieux-Habitants (Guadeloupe). Un échantillonnage de plantes entières (partie aérienne et souterraine) a été effectué pour les plantes herbacées, lianescentes et buissonnantes âgées de 6 mois à 1 an. Dans le cas d'espèces arborées, le prélèvement total de la plante n'était pas possible et un ratio biomasse aérienne/ biomasse souterraine de 0,7/0,3 a été établi. Pour chaque plante, les litières aériennes et souterraines ont été mélangées pour ne former qu'un échantillon. Chaque échantillon a ensuite été mis à sécher à l'étuve à 60°C au laboratoire jusqu'à obtenir des masses sèches stables. Les litières séchées ont ensuite été broyées à 2mm à l'aide d'un broyeur à couteau (SK 100 Comfort, Gußeisen).

2) Compositions ligno-cellulosiques et teneurs en polyphénols

Les compositions ligno-cellulosiques des litières ont été analysées par méthode de fractionnement biochimique (AFNOR-XP-U44.162, 2009). Cette méthode, adaptée de la méthode d'analyse Van Soest (1991) permet de séparer les différentes fractions d'une matière organique par une succession de bains au détergent neutre, au détergent acide puis d'acide sulfurique. Elle permet de quantifier les teneurs en éléments solubles, en cellulose, hémicellulose, lignine et cendre (fraction minérale) de la matière organique étudiée (annexe 2 et 3). En parallèle, une analyse des teneurs en polyphénols des litières a été effectuée par méthode Folin-Ciocalteu adaptée par Ainsworth et Gillespie (2007). Les polyphénols représentent une famille de composés organiques caractérisés par la présence de composés phénoliques associés en structures plus ou moins complexes. Ces molécules ont des pouvoirs antioxydants et sont susceptibles d'impacter la décomposition des matières organiques.

3) Analyse des teneurs en éléments principaux

Les teneurs en azote (N), carbone (C), calcium (Ca), magnésium (Mg), phosphate (P) et potassium (K) des litières ont été mesurées par chromatographie à phase gazeuse (AFNOR-NF-EN-13039, 2000). L'ensemble des analyses des compositions biochimiques des litières ont été effectuées par l'US 40 du Cirad-Montpellier.

2.4. Analyses statistiques

Afin de différencier les espèces végétales en fonction de la qualité de leurs litières, une analyse des composantes principales a été effectuée à partir des mesures des compositions ligno-cellulosiques et des teneurs en éléments principaux des litières. Une analyse descriptive et une analyse des corrélations ont premièrement été effectuées. Nous avons sélectionné les variables présentant les plus grandes amplitudes de valeurs et retiré les variables qui présentaient des corrélations positives supérieures à 0,5. Les données des variables sélectionnées pour l'Analyse des Composantes Principales (ACP) ont été centrées et réduites pour donner un poids égal à chacune des variables de l'analyse. Les analyses ont été effectuées sur le logiciel libre R (Version 3.2) et avec le package ade4.

3. Résultats

3.1. Présentation des 19 espèces végétales sélectionnées

3.1.1. Capacité de production de biomasse

Les 19 espèces végétales sélectionnées présentaient des capacités de production de biomasse qui variaient de 2,1 à 25 Tonnes/ Ha selon les couverts (Tableau 1). La capacité de production des couverts n'était pas reliée au port des espèces végétales (herbacée, buissonnante, lianescente, arborée).

Tableau 1: Port, biomasses aériennes sèches produites sur 1 année sans fertilisation et statut d'hôtes vis-à-vis de *Radopholus similis* des 19 espèces végétales sélectionnées. Les biomasses aériennes ont été calculées à partir de mesure *in situ* sur des surfaces de 0,25 m². Les statuts d'hôtes ont été mesurés en laboratoire et en conditions stériles. Le statut d'hôte représente la capacité des espèces végétales à multiplier un inoculum de 200 individus de *Radopholus similis* après deux mois de culture en milieu contrôlé.

Espèce végétale	Port	Biomasse aérienne (T (MS) /Ha)	Statut d'hôte <i>Radopholus similis</i>
<i>Acacia auriculiformis</i>	Arborescent	>15	0,02
<i>Arachis pintoii</i>	Lianescent	14,7	1,85
<i>Axonopus affinis</i>	Herbacé	5	1,2
<i>Bracharia decumbens</i>	Herbacé	25,8	0,24
<i>Bracharia mutica</i>	Herbacé	20	1,3
<i>Bracharia ruzziensis</i>	Herbacé	10,7	1,12
<i>Cajanus cajan</i>	Buissonnant	13,9	0,05
<i>Crotalaria juncea</i>	Buissonnant	3,2	0,05
<i>Crotalaria palida</i>	Buissonnant	5,4	0
<i>Crotalaria retusa</i>	Buissonnant	6,5	0,02
<i>Crotalaria spectabilis</i>	Buissonnant	2,7	0,06
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	Buissonnant	8,1	0,02
<i>Cynodon dactylon</i>	Herbacé	12,4	0,04
<i>Dolichos lablab</i>	Lianescent	4,4	2,91
<i>Gliricidia sepium</i>	Arborescent	15,2	0,16
<i>Moringa</i> sp.	Arborescent	>15	0,04
<i>Azadirachta</i> sp.	Arborescent	>15	0,12
<i>Neotonia wightii</i>	Lianescent	7,4	0,02
<i>Paspalum notatum</i>	Herbacé	6	0
<i>Pueraria phaseolides</i>	Lianescent	8,1	0,02
<i>Ricinus communis</i>	Arborescent	5,2	0
<i>Sesamum indicum</i>	Buissonnant	6,4	0,39
<i>Stylosanthes guianensis</i>	Buissonnant	2,1	2,2

3.1.2. Statut d'hôte vis-à-vis de *Radopholus similis*

Les 19 espèces végétales présentaient des statuts non-hôtes vis-à-vis de *Radopholus similis* (Tableau 1). *Stylosanthes guianensis*, *Arachis pintoii* et *Dolichos lablab* présentaient les valeurs de statuts d'hôtes les plus élevés (>1) et sont qualifiés d' « hôtes pauvres » vis-à-vis de ce nématode.

L'ensemble des autres espèces présentaient des valeurs de statuts d'hôtes inférieurs à 1 et sont qualifiées de « strictement non-hôtes ».

3.1.3. Composition biochimique des litières

Les résultats des analyses des compositions ligno-cellulosiques des litières des 19 espèces végétales sont présentés dans le Tableau 2. Les litières présentaient de larges gammes de teneurs en fraction soluble (de 15,70 à 44,96g pour 100g de matière sèche), hémicellulose (de 10,94 à 38,37g pour 100g de matière sèche), cellulose (de 22,88 à 46,33g pour 100g de matière sèche) et lignine (de 3,43g à 22,49g pour 100g de matière sèche). On remarque qu'en moyenne les litières des plantes contenaient plus de cellulose (moyenne = 31,57 g pour 100g de matière sèche) que de lignine (moyenne= 9,66g pour 100g de matière sèche). Les teneurs en polyphénols des litières variaient fortement et présentaient des valeurs entre 0,60 g et 7,16 g pour 100g de matière fraîche (Tableau 2). Les litières présentaient également une large gamme de teneur en azote (de 0,54 à 2,93 g pour 100g de matière sèche) et en potassium (de 0,40 à 3,42g pour 100g matière sèche) (Tableau 3). En revanche les variations de teneurs en magnésium, phosphate et calcium étaient restreintes (variations inférieures <1,5g pour 100g de matière sèche). Les litières présentaient une large gamme de valeurs de rapports C/N (C/N = 15,89 à 88,57), représentative de la diversité des valeurs de cet indice pour des litières de plantes (Swift, 1979).

Tableau 2: Composition ligno-cellulosique et teneur en polyphénols des litières des 19 espèces végétales sélectionnées. Les teneurs sont exprimées en gramme pour 100g de matière sèche. Les teneurs en fraction soluble, hémicellulose, cellulose et lignine ont été mesurées par méthode de fractionnement chimique (AFNOR XP U44-162, 2009). Les teneurs en polyphénols ont été mesurées par méthode Folin-Ciocalteu, adaptée par Ainsworth et Gillispie (2007).

Taxon plante	Fraction soluble*	Hémicellulose	Cellulose	Lignine	Polyphénols
	g pour 100g de masse sèche				
<i>Acacia auriculiformis</i>	22,89	16,19	34,71	22,5	3,9
<i>Arachis pintoii</i>	44,96	13,54	22,88	9,41	1,84
<i>Axonopus affinis</i>	19,96	34,48	28,37	5,67	1,31
<i>Brachiaria decumbens</i>	15,94	33,48	31,92	5,38	0,48
<i>Brachiaria mutica</i>	18,95	33,02	29,56	5,66	0,87
<i>Brachiaria ruziziensis</i>	15,70	30,31	34,06	4,77	0,72
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	21,01	18,48	46,33	9,84	0,6
<i>Crotalaria juncea</i>	33,87	15,65	35,02	7,47	na
<i>Crotalaria spectabilis</i>	39,33	15,91	26,58	7,93	na
<i>Cynodon dactylon</i>	20,9	33,14	24,31	7,53	0,34
<i>Dolichos lablab</i>	35,09	17,24	30,95	8,17	1,19
<i>Gliricidia sepium</i>	35,03	14,52	32,43	13,61	0,62
<i>Moringa sp.</i>	35,67	11,34	32,55	11,91	0,87
<i>Azadirachta sp.</i>	34,79	10,94	28,78	19,68	3,3
<i>Neonotonia wightii</i>	34,26	20,72	29,53	7,69	1,44
<i>Paspalum notatum</i>	18,94	38,37	26,49	3,44	1,14
<i>Pueraria phaseoloides</i>	34,61	21,5	26,42	8,62	2,13
<i>Ricinus communis</i>	26,21	14,67	42,44	12,27	7,16
<i>Stylosanthes guianensis</i>	25,99	18,52	36,51	11,97	1,22

* La fraction soluble correspond aux éléments dissous durant le bain au détergent neutre de la méthode Van Soest. Ce sont principalement des lipides, des carbohydrates simples, des tannins, des protéines et quelques minéraux. na= données non-mesurée.

Tableau 3 : Teneurs en azote (N), carbone (C), calcium (Ca), magnésium (Mg), phosphate (P) et potassium (K) des litières des 19 espèces végétales sélectionnées. Les teneurs ont été mesurées par chromatographie à phase gazeuse (AFNOR NF U44-051, 2000).

Taxon plante	N	C	Ca	Mg	P	K	C/N
	% masse sèche						
<i>Acacia auriculiformis</i>	0,81	50,24	0,44	0,10	0,05	0,40	62,02
<i>Arachis pintoï</i>	1,67	44,82	0,77	0,26	0,13	1,68	26,84
<i>Axonopus affinis</i>	1,34	42,05	0,19	0,32	0,12	1,50	31,38
<i>Brachiaria decubens</i>	0,96	42,14	0,23	0,15	0,10	1,12	43,90
<i>Brachiaria mutica</i>	1	43,75	0,43	0,11	0,15	1,74	43,75
<i>Brachiaria ruzziensis</i>	1,17	43,67	0,20	0,13	0,10	1,21	37,32
<i>Crotalaria juncea</i>	1,48	44,59	0,82	0,28	0,14	1,90	29,99
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	2,45	48,13	0,39	0,22	0,11	1,62	19,64
<i>Crotalaria spectabilis</i>	1,46	42,90	1,02	0,28	0,14	2,35	29,31
<i>Cynodon dactylon</i>	0,72	41,51	0,21	0,09	0,17	1,12	57,65
<i>Dolichos lablab</i>	1,95	45,62	0,63	0,24	0,29	3,42	23,39
<i>Gliricidia sepium</i>	1,38	47,75	0,38	0,25	0,87	1,28	34,60
<i>Moringa sp.</i>	1,02	45,79	1,19	0,12	0,13	1,23	44,89
<i>Azadirachta sp.</i>	1,07	49,26	1,25	0,15	0,14	0,85	46,04
<i>Neonotonia wightii</i>	2,93	46,56	0,66	0,24	0,33	3,17	15,89
<i>Paspalum notatum</i>	0,74	42,3	0,13	0,23	0,18	1,52	57,16
<i>Puearia phaseloides</i>	2,72	46,15	1,03	0,17	0,14	1,34	16,97
<i>Ricinus communis</i>	0,54	47,83	1,48	0,28	0,16	2,70	88,57
<i>Styloxanthes guyanensis</i>	1,62	46,86	1,04	0,33	0,34	2,97	28,93

3.2. Typologie en fonction des compositions biochimiques des litières

3.2.1. Sélection de variables discriminantes

Les teneurs en fraction soluble, hémicellulose, cellulose, lignine, carbone et polyphénols des litières présentaient les plus fortes amplitudes du jeu de données (Amplitude de variation > 10 g/100g masse sèche, Figure 2). Ces variables sont *a priori* les plus discriminantes de notre jeu de données. A l'inverse, les teneurs en autres éléments variaient sur des amplitudes beaucoup plus faibles (< 3g/100g masse sèche). Pour la suite de l'étude, nous avons sélectionné les variables les plus discriminantes ainsi que les teneurs en azote des litières, un composé déterminant dans les processus de décomposition des matières organiques (Swift et al, 1979 ; Vanlauwe et al, 2007). Compte tenu de la disparité des ordres de grandeurs de ces variables, nous avons effectué une ACP sur données centrée/réduites.

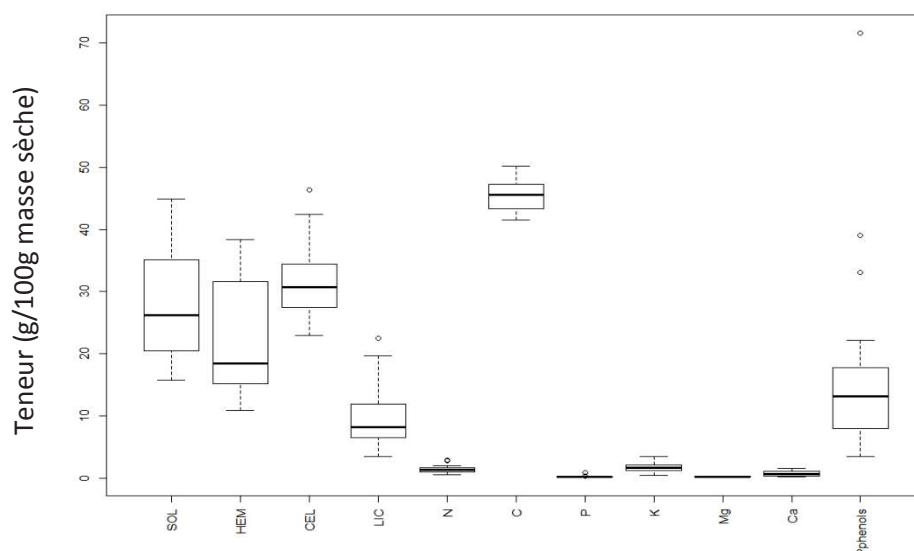


Figure 2: Teneurs en éléments biochimiques des litières des 19 espèces végétales sélectionnées. SOL = fraction soluble ; HEM = hémicellulose ; CEL = cellulose ; LIC= Lignine ; N = Azote ; C= Carbone ; P= Phosphate ; K= Potassium ; Mg = Magnésium ; Ca = Calcium ; Pphenols = Polyphénols (représentation en boîte à moustache).

Après avoir identifié visuellement les variables qui évoluaient simultanément de manière linéaire (annexe 4), nous avons effectué une analyse des corrélations de ces variables. Cette analyse indiquait que les teneurs en fraction soluble des litières avaient tendance à être inversement proportionnelles aux teneurs en hémicellulose (coefficient de corrélation (cor)= - 0,77) (Annexe 4). De même, les teneurs en hémicellulose avaient tendance à être inversement proportionnelles aux teneurs en lignine (cor = - 0,68). En revanche, nous avons observé une corrélation positive entre les teneurs en lignine et en polyphénols (cor = 0,52), entre les teneurs en carbone et polyphénols (cor = 0, 51), carbone et cellulose (cor = 0,50), carbone et lignine (cor = 0, 84). Pour simplifier la lecture des résultats de notre analyse, nous avons retiré les variables polyphénols et carbone et conservé la variable lignine. Les autres variables ne présentaient pas visuellement de relations linéaires n'ont pas été sujettes à l'analyse des corrélations.

3.2.2. Analyse des composantes principales (ACP)

La projection des variables de l'ACP a permis de discriminer les observations en 4 groupes distincts en conservant 93% de l'information initiale. Les contributions des différentes variables à la formation des axes de l'ACP sont présentées en annexe (annexe 5).

Le 1^{er} axe est construit sur l'opposition entre les teneurs en hémicellulose d'une part, en fraction soluble et en lignine d'autre part (Figure 3). Il résume à lui seul plus de 48% de l'information initiale. Comme illustré sur le premier plan factoriel, cet axe oppose globalement les plantes à lianescent aux plantes à ports herbacés. Ainsi, le premier groupe rassemble des espèces avec de fortes teneur en fraction soluble telles que *Neonotonia wightii* et *Dolichos labab*, dont *Arachis-pintoi* est la meilleure illustration au sein de notre échantillon.

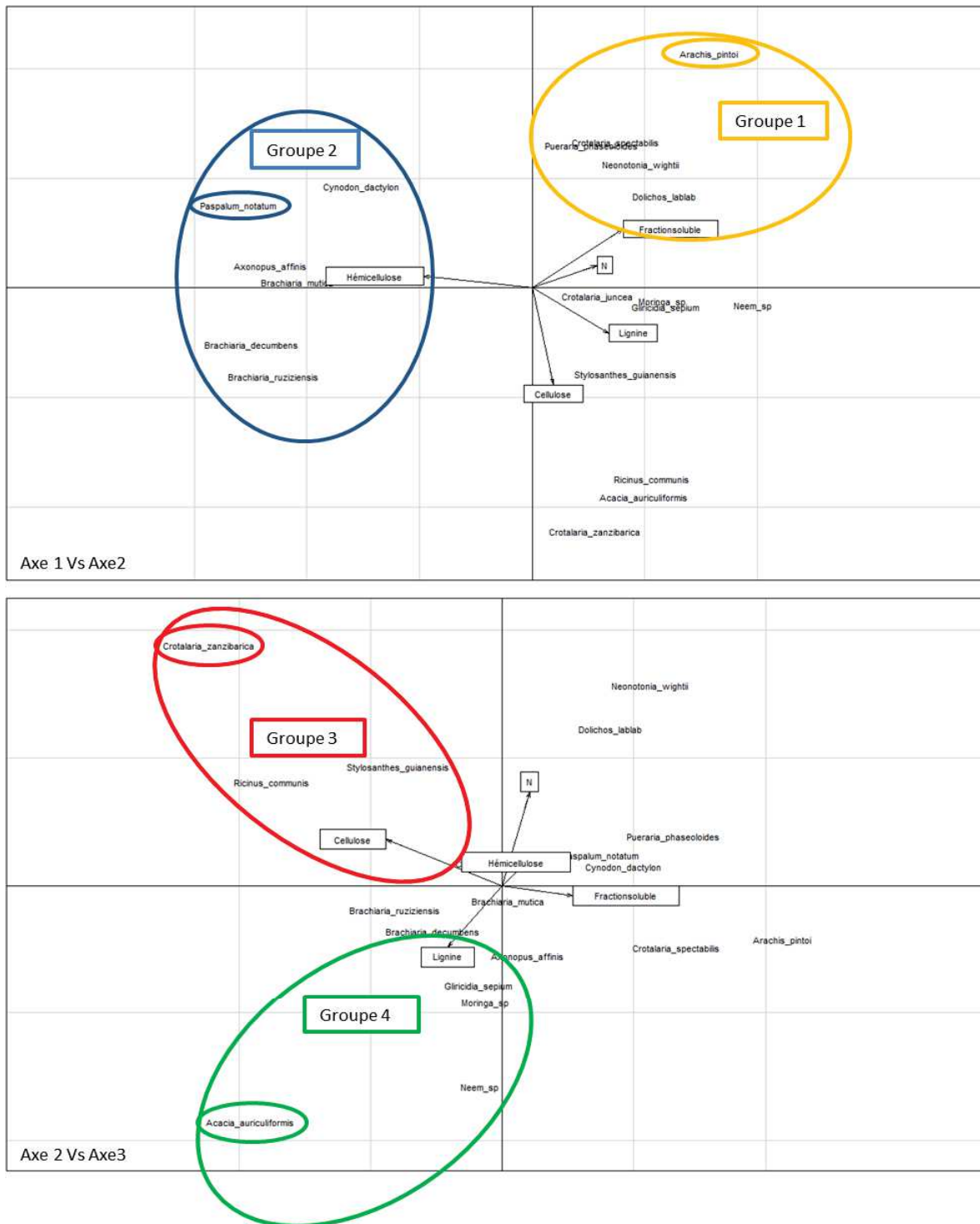


Figure 3 : Analyse des Composantes Principales des compositions ligno-cellulosiques et des teneurs en azotes des litières des 19 espèces végétales. Les axes 1, 2, et 3 portent respectivement 48,5%, 26,1 et 18,4 % de l'information. 4 groupes distincts sont discriminés par leurs fortes teneurs en fraction soluble (groupe 1), hémicellulose (groupe 2), cellulose (groupe 3) et lignine (groupe 4). Dans chaque groupe l'identifiant montrant les plus fortes teneurs du groupe est indiqué.

Le second groupe rassemble quant à lui des espèces caractérisées par une forte teneur en hémicellulose, représenté plus particulièrement par *Paspalum notatum*. Il faut projeter les données le long de l'axe 3 pour distinguer visuellement les 2^e et 3^e groupes. Le groupe 3 rassemble des espèces ayant de fortes teneurs en cellulose dont *Crotalaria zanzibarica* est le principal représentant. Le groupe 4 est dominé par des végétaux ayant de fortes teneurs en lignine, dont *Acacia auriculiformis* présentent les plus fortes teneurs du jeu de données. L'axe 3 illustre l'opposition entre port rampant avec de faibles teneurs en lignine et de fortes teneurs et le port arborescent avec de fortes teneurs en lignine et de faibles teneurs en azote.

3.2.3. Création de groupes d'espèces en fonction de la composition des litières

L'analyse des composantes principales nous a permis de distinguer visuellement 4 groupes d'espèces végétales présentant des de composition des litières contrastées. Une analyse plus poussée des résultats issus de l'ACP et nous a permis d'affiner les critères d'affiliation des litières pour chacun de ces groupes (Tableau 4).

- Le groupe 1 rassemble les litières présentant de fortes teneurs en fraction soluble (>34 % de la masse sèche) et des teneurs en lignine inférieures à 10 % de la masse sèche. On remarque une teneur moyenne en azote élevée pour ce groupe (2,15 % de la masse sèche en moyenne).
- Le groupe 2 rassemble les litières présentant de fortes teneurs en hémicellulose (>30 % de la masse sèche) avec de faibles teneurs en fraction soluble et en lignine. C'est le groupe de litière le plus pauvre en azote (0,99% de la masse sèche en moyenne).
- Le groupe 3 rassemble les litières présentant de fortes teneurs en cellulose (>35 % de la masse sèche) avec des teneurs moyenne en lignine (entre 7 et 13% de la masse sèche en moyenne). Les teneurs en azote de ce groupe sont moyennes (1,42 % masse sèche en moyenne).
- Le groupe 4 rassemble les litières présentant de fortes teneurs en lignine (>11 % de la masse sèche), des teneurs en cellulose inférieures à 35% et des teneurs moyennes en fraction soluble (32 % de la masse sèche en moyenne). Ces litières présentent de faibles teneurs en hémicellulose (13% en moyenne) et des teneurs en azote moyennes (1,1 % en moyenne).

Tableau 4: Présentation des critères définissant les quatre groupes de litières et les taxons affiliés à chaque groupe. Les valeurs entre parenthèse sont les teneurs moyennes en différents éléments des litières appartenant à chaque groupe. Les taxons soulignés présentent la plus forte teneur en fraction soluble (groupe 1), hémicellulose (groupe 2), cellulose (groupe 3) ou lignine (groupe 4).

Groupe	Nombre de taxon	Caractéristiques principales	Fraction soluble	Hémicellulose	Cellulose	Lignine	Teneur en Azote	C/N moyen	Espèces végétales
			g pour 100g de matière sèche (= % masse sèche)						
1	n=5	Forte teneur en fraction soluble	>34	(18)	(27)	<10	2,15	28,28	<u>Arachis pintoii</u> <i>Crotalaria spectabilis</i> <i>Dolichos lablab</i> <i>Pueraria phaseoloides</i> <i>Neonotonia wightii</i>
2	n=6	Forte teneur en hémicellulose	<21	>30	(29)	<5,5	0,99	45,19	<u>Paspalum notatum</u> <i>Axonopus affinis</i> <i>Brachiaria decumbens</i> <i>Cynodon dactylon</i> <i>Brachiaria mutica</i> <i>Brachiaria ruziziensis</i>
3	n=4	Forte teneur en cellulose	(27)	(17)	>35	> 7 et < 13	1,42	42,79	<u>Crotalaria zanzibarica</u> <i>Ricinus communis</i> <i>Stylosanthes guianensis</i> <i>Crotalaria juncea</i>
4	n=4	Forte teneur en lignine	(32)	(13)	<35	>11	1,1	46,88	<u>Acacia auriculiformis</u> <i>Moringa sp.</i> <i>Gliricidia sepium</i> <i>Azadirachta sp.</i>

3.3. Sélection de 3 espèces à compositions de litière contrastées

L'analyse des composantes principales nous a permis d'identifier *Arachis pintoï*, *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* comme les plantes de couverture présentant les compositions de litières les plus contrastées du jeu de données. *Arachis pintoï* présente les plus fortes teneurs en fraction soluble, *Paspalum notatum*, les plus fortes teneurs en hémicellulose, *Crotalaria zanzibarica* en cellulose et *Acacia auriculiformis* en lignine. Dans le cadre de notre étude, nous nous sommes concentrés sur l'effet des teneurs en fibres végétales des litières de type hémicellulose, cellulose et lignine, dont la somme représente en moyenne 63% de la composition des litières de l'ensemble des plantes étudiées. Nous avons donc retenu *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* comme plantes candidates pour la production de litières de compositions biochimiques contrastées. Les compositions de ces litières sont présentées dans le tableau 5.

Tableau 5: Composition biochimique des litières des 3 espèces végétales sélectionnées pour leurs compositions contrastées. (SOL = fraction soluble, HEM = hémicellulose, CEL = cellulose, LIG= Lignine, C = Carbone, N= Azote, Ca = calcium, K = potassium, Mg = magnésium, P = phosphate).

Espèce	SOL	CEL	HEM	LIG	Pphénols	C	N	Ca	K	Mg	P	C:N
% masse sèche												
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	21.0	46.3	18.5	9.9	0.6	48.0	2.5	0.4	1.6	0.2	0.11	19.6
<i>Paspalum notatum</i>	18.9	26.5	38.4	3.4	1.3	42.3	0.7	0.1	1.5	0.2	0.18	57.2
<i>Acacia auriculiformis</i>	22.9	16.2	34.7	22.5	3.9	50.2	0.8	0.4	0.4	0.1	0.05	62.0

4. Discussion

Au cours de cette étude, nous avons identifié 19 espèces végétales présentant de bons potentiels pour recouvrir et assainir les sols vis-à-vis du nématode parasite du bananier *Radopholus similis*. Ces espèces s'ajoutent à la liste des espèces potentielles pour couvrir les sols lors de l'interculture dans les systèmes de culture du bananier (Gowen et al., 2005; Van der Veken et al., 2008). Cette capacité confère à ces espèces le statut de « plantes de services » favorisant les services de régulation au sens du MAE (Millenium Ecosystem Assesment, 2005 ; Hooper et al, 2005).

Les teneurs en éléments solubles (fraction soluble), cellulose, hémicellulose, lignine et azote, étaient les variables les plus discriminantes pour comparer les compositions biochimiques des litières de ces 19 espèces végétales. Ces variables ont déjà été mises en avant pour leurs influences sur la structure et l'activité des communautés du sol lors d'apports de litières végétales à des sols (Aneja et al., 2006; Georgieva et al., 2005; Tabarant et al., 2011). La cellulose, l'hémicellulose et la lignine composent jusqu'à 90% de la masse sèche des cellules végétales (Kögel-Knabner, 2002) et déterminent en partie les vitesses de décomposition des litières (Lashermes et al., 2009; Vanlauwe et al., 2005). Bien que les teneurs en azote représentent des proportions beaucoup plus faibles, cet élément a également une influence importante sur les vitesses de décomposition des litières et notamment sur les quantités d'azote minéralisé (Fioretto et al., 2005; Kaboré et al., 2011; Swift et al., 1979). Différentes typologies des matières organiques développées pour définir leurs capacités fertilisantes ont également intégré les teneurs en cellulose, hémicellulose, lignine et azote parmi les critères qui influencent les flux de azote minéral dans les sols suite à des apports de matières organiques (Palm et al., 2001; Robin, 1997; Vanlauwe et al., 2005). Ces variables, sont donc des traits fonctionnels des espèces végétales déterminants pour étudier leurs effets sur les réseaux trophiques des sols et les fonctions de décomposition de la matière organique.

Le regroupement d'espèces en fonction de la qualité des litières regroupe des espèces qui ont des ports différents. En effet, l'analyse des compositions des litières permet de classer le taxon *Ricinus communis* dans le groupe 3 bien qu'il ait un port arborescent. Egalement, bien que *Crotalaria spectabilis* présente un port érigé, les fortes teneurs en fraction soluble de ses litières (39,33 % de la biomasse sèche) induisent un classement de cette espèce dans le groupe 1. Ces résultats indiquent que le rassemblement d'espèces végétales partageant le même port pour étudier l'effet des couverts sur les communautés de nématodes comme effectué par Vitekoft et al (2008, 2011) n'est pas à adapté au questionnement.

Les résultats de notre étude mettent en évidence les limites du rapport C/N pour définir la qualité d'une litière. En effet, on observe que les groupes 2, 3 et 4 présentent des rapports C/N des litières élevés et équivalents (moyenne C/N= 45, 42 et 46 respectivement) alors que les compositions des

litières varient fortement. Pour distinguer et classer les matières organiques et notamment les litières végétales, il apparaît donc nécessaire de définir leur composition ligno-cellulosique en plus de leur rapport C/N.

Le classement des différents groupes obtenus dans notre étude par les critères d'affectation d'autres typologies des matières organiques telles que l'étude de Robin (1997), de Palm et al, (2001) ou de Vanlauwe (2005) indique que seul le groupe 1 a le potentiel d'être utilisé en tant qu'engrais organique. Les groupes 2,3 et 4 présentent le risque d'entraîner une immobilisation de l'azote suite à leur incorporation dans un sol. Ils constituent des matières premières préconisées pour effectuer des amendements organiques, des composts ou des mulchs (couverture de surface). Contrairement à ces typologies où l'objectif est de classer les matières organiques en fonction de leurs pouvoirs fertilisants, notre objectif était d'identifier des litières présentant des qualités de litières contrastées. Les 19 espèces végétales analysées dans cette étude produisent d'importantes quantités de litières qui, une fois apportées au sol, sont susceptibles d'influencer la structure et l'activité des réseaux trophiques du sol à travers une stimulation de la fonction de décomposition de la matière organique. Ces espèces ont donc le potentiel d'assurer un service de support des cultures au sens du MAE, à travers leur influence sur les flux d'azote et la biodiversité dans les sols. Dans l'objectif de tester l'effet de la composition des litières sur les réseaux trophiques et les flux d'azote dans les sols, nous avons sélectionné trois espèces végétales présentant des compositions contrastées : *Paspalum notatum* (riche en hémicellulose), *Crotalaria zanzibarica* (riche en cellulose) et *Acacia auriculiformis* (riche en lignine). Ces trois espèces présentent également des teneurs en polyphénols contrastées (1,14 ; 0,6 et 3,9 % de la masse sèche respectivement). Les polyphénols sont des molécules complexes qui peuvent avoir des effets antioxydants et limiter le développement microbien lors de la décomposition des litières (Palm, 1991 ; Vanlauwe et al, 2005). L'étude des effets d'apports de telles litières à des sols de bananeraies permettra de mieux comprendre le lien entre composition biochimique des litières, dynamique des populations de nématodes et flux d'azote dans les sols.

Les trois plantes sélectionnées sont issues d'un nombre limité de plantes et laissent supposer que des litières à composition plus contrastée existent dans le règne végétal. Il apparaît donc nécessaire à l'avenir de compléter cette typologie par un plus grand nombre d'espèces végétales. La méthode de sélection des plantes utilisée dans cette étude peut également être améliorée en augmentant le nombre de traits des plantes en lien avec d'autres fonctions du sol (Damour et al., 2014). Par exemple, il apparaît important dans notre cas de définir le statut d'hôte des espèces végétales vis-à-vis de tous les nématodes phytoparasites du bananier. La définition du statut d'hôte peut également être élargie à d'autres organismes parasites du bananier (eg. Charançon, Insecte, Champignon) ou d'organismes symbiotiques (eg. Rhizobacteria, Mycorhize, Parasitoïde) susceptibles de favoriser la culture suivante.

5. Conclusion

Au cours de cette étude, nous avons identifié 19 espèces végétales présentant de fortes capacités de recouvrement et de production de biomasses ainsi qu'un statut non-hôte vis-à-vis de *Radopholus similis*. Ces espèces végétales peuvent être qualifiées de « plantes de services » et être utilisées pour assainir les sols de bananeraie du nématode *Radopholus similis* durant la phase d'interculture.

La comparaison des compositions biochimiques des litières de ces espèces nous a permis d'identifier quatre groupes d'espèces qui se distinguent par leurs teneurs en fraction soluble, cellulose, hémicellulose, lignine et azote. Les espèces de ces différents groupes sont susceptibles de se distinguer par l'influence de leurs litières sur les réseaux trophiques du sol et notamment sur les fonctions de décomposition de la matière organique.

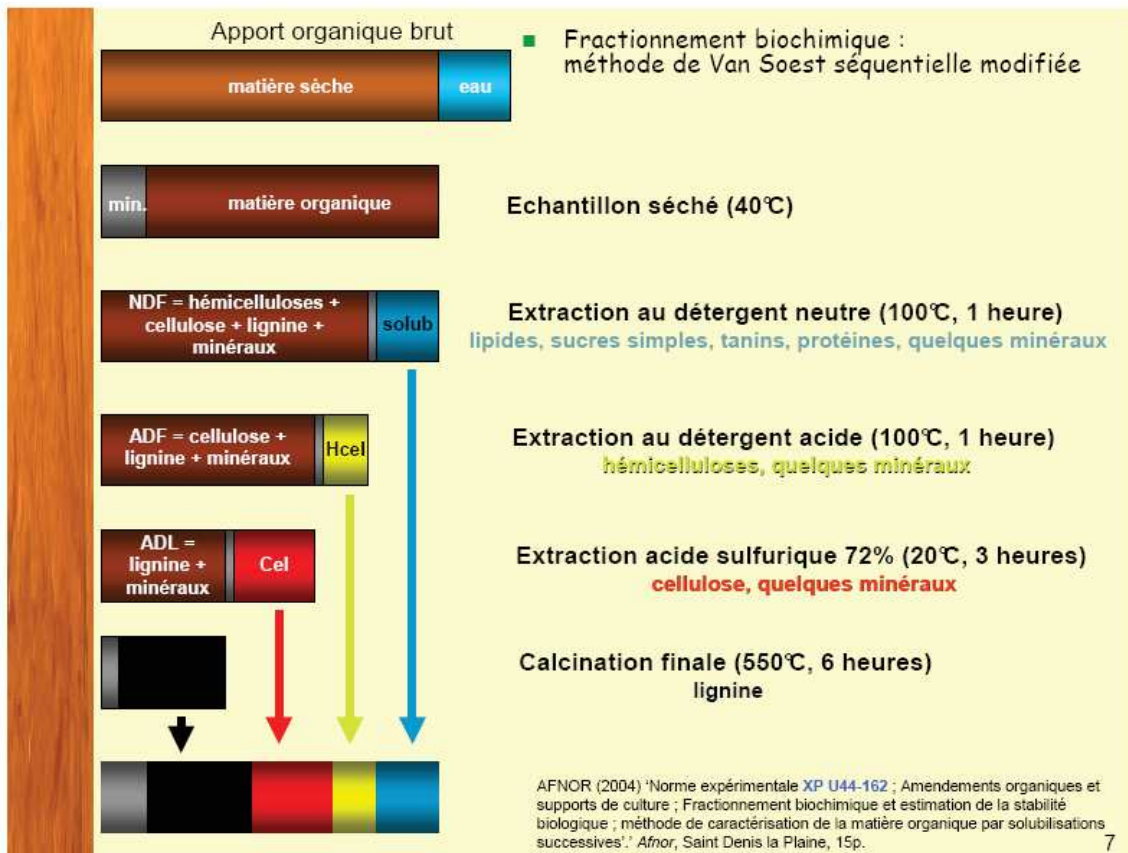
Les espèces *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, et *Acacia auriculiformis* présentent des compositions biochimiques de litières riches en cellulose, hémicellulose, lignine et azote. Elles sont de bonnes candidates pour évaluer les liens entre le trait fonctionnel « composition biochimique des litières » des espèces végétales, la réponse des réseaux trophiques du sol, et la fonction de décomposition de la matière organique, liée au service de support dans les agrosystèmes bananiers (MAE, 2005). A terme, ces études permettront de proposer des plantes de services qui favorisent la structure des réseaux trophiques du sol, la régulation des nématodes parasites du bananier et la fertilisation azotée des sols. L'implantation de telles plantes de services permettrait d'accorder des fonctions sanitaires, écologiques et environnementales à la phase d'interculture dans les bananeraies guadeloupéennes.

6. Annexes

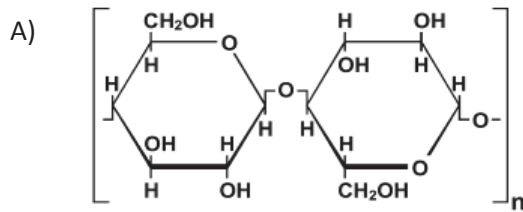
Annexe 1 : Usage, origine et disponibilité des 19 plantes identifiées au cours de l'étude.

<i>Espèce</i>	Famille	Usage	Origine	Naturalisé en Guadeloupe
<i>Acacia auriculiformis</i>	Fabaceae	Reforestation-sylviculture	Indonésie Asie tropicale	X
<i>Arachis pintoi</i>	Fabaceae	Plante de couverture	Brésil	
<i>Axonopus affinis</i>	Poaceae	Fourrage	Antilles	X
<i>Brachiaria decumbens</i>	Poaceae	Fourrage	Afrique central et de l'est	X
<i>Brachiaria mutica</i>	Poaceae	Fourrage	Antilles	X
<i>Brachiaria ruziziensis</i>	Poaceae	Fourrage	Afrique centrale	X
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	Fabaceae	Plante nématocide	Antilles	X
<i>Crotalaria juncea</i>	Fabaceae	Plante nématocide	Asie tropicale	
<i>Crotalaria spectabilis</i>	Fabaceae	Plante nématocide	Asie tropicale	
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	Fourrage	Antille	X
<i>Dolichos lablab</i>	Fabaceae	Plante de couverture	Afrique et Asie	
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	Haie et fourrage	Amérique du sud et centrale	X
<i>Moringa sp</i>	Moringaceae	Plante médicinale	Asie tropicale	X
<i>Azadirachta. sp</i>	Meliaceae	Plante médicinale	Asie tropicale	X
<i>Neonotonia wightii</i>	Fabaceae	Plante de couverture	Amérique du sud et centrale	
<i>Paspalum notatum</i>	Poacée	Plante de couverture	Cosmopolite	X
<i>Pueraria phaseoloides</i>	Fabaceae	Plante de couverture	Asie tropicale	
<i>Ricinus communis</i>	Euphorbiaceae	Plante médicinale	Afrique tropicale	X
<i>Stylosanthes guianensis</i>	Fabaceae	Plante de couverture	Afrique et Asie	

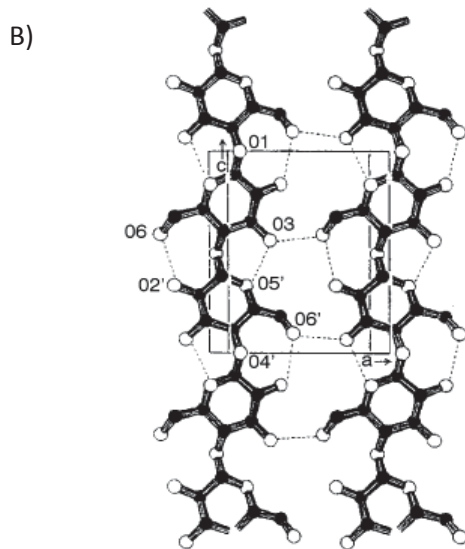
Annexe 2: Présentation des différentes étapes de l'analyse des matières organiques par fractionnement biochimique par méthodologie Van Soest adaptée pour AFNOR XP-U44-162. (Laurent Thuriès, Com. Personnelle)



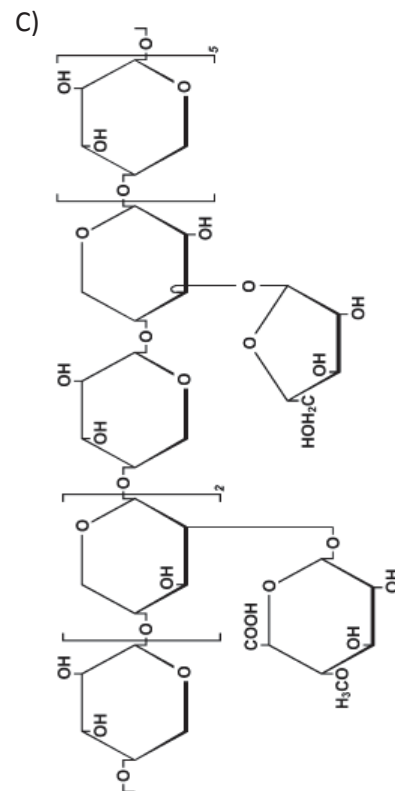
Annexe 3 : Structure moléculaire de la cellulose, de l'hémicellulose et de la lignine - A) unité de base de la cellulose (deux molécules de glucose liées par une liaison β -1-4). La cellulose est un polymère de glucose B) Chaîne de glucose formant la cellulose avec indication des ponts hydrogènes- C) Exemple d'unité de base d'hémicellulose, l'hémicellulose est un polymère de sucre ramifié basé sur 5 types de monomères (pentoses, hexoses, desoxyhexoses, acides uroniques, sucres aminés) - D) Exemple de molécule de lignine observé chez l'Épicea, la lignine est un polymère de monolignols dont il existe 3 précurseurs principaux (Alcool coumarylique, alcool coniferylque, alcool sinapylique). (Extrait de Kögel-Knaber, 2002).



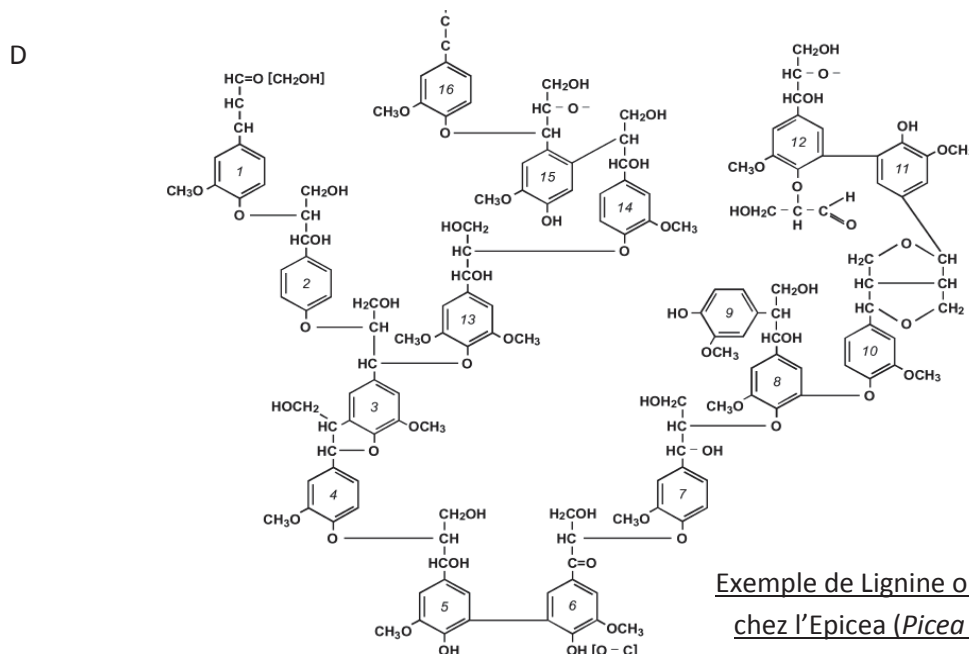
Unité de base de la cellulose



Représentation de la chaîne de cellulose

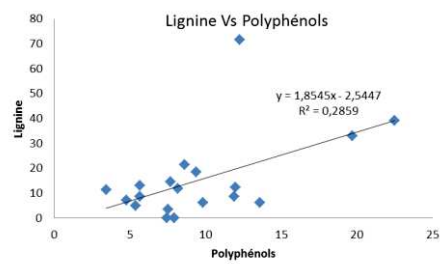
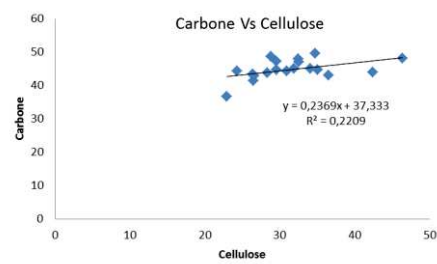
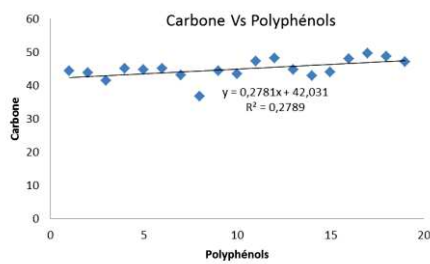
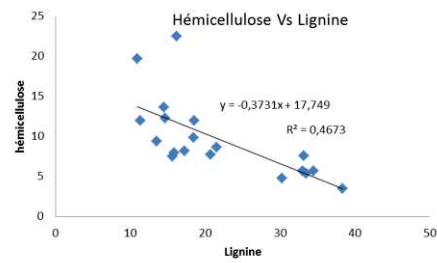
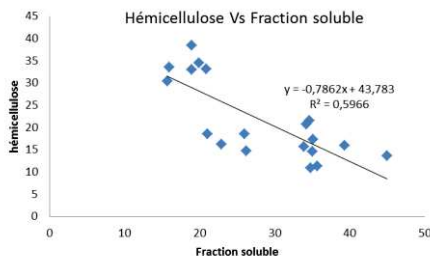
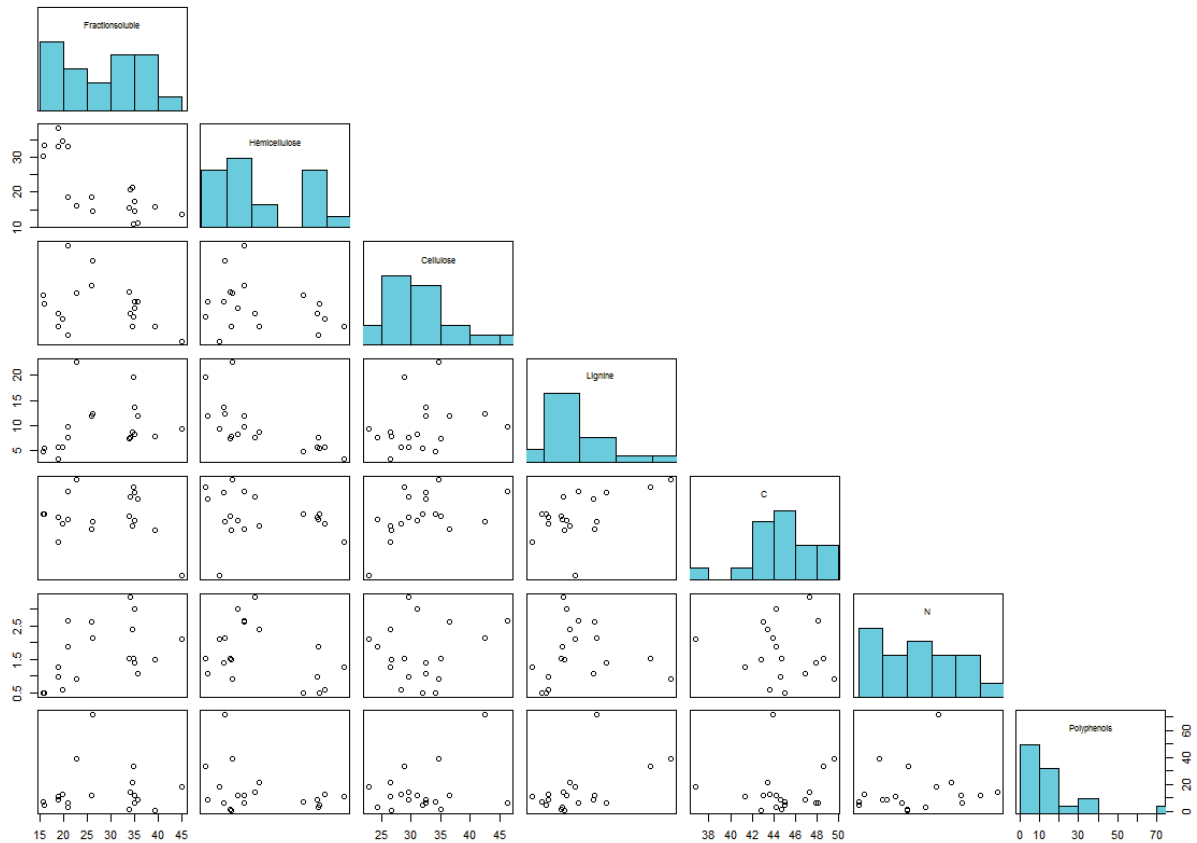


Exemple d'unité de base de l'hémicellulose



Exemple de Lignine observée chez l'Épicea (*Picea abies*)

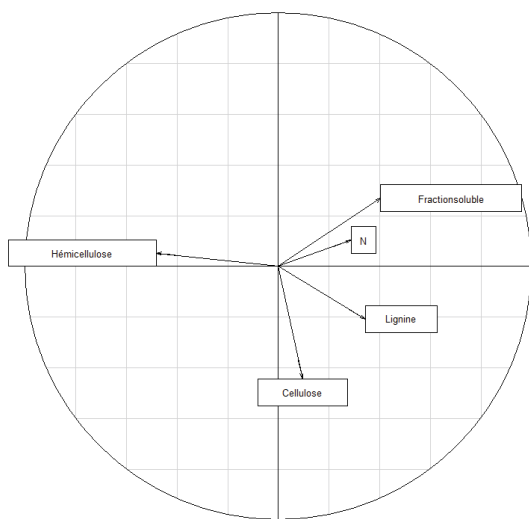
Annexe 4: Analyse visuelle des relations linéaires entre les variables de l'Analyse des Composantes Principales (ACP).



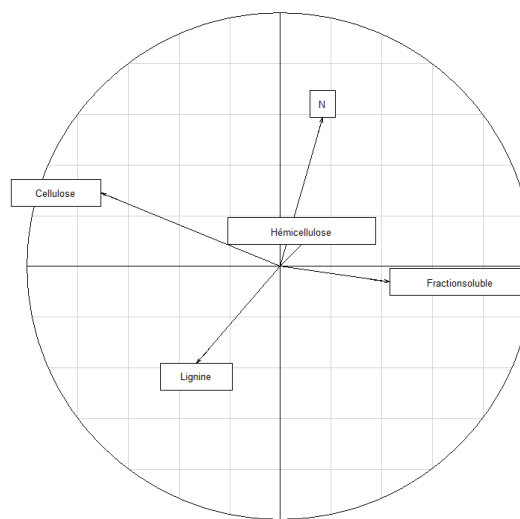
Annexe 5: Tableau de contribution des variables à la formation des axes, pourcentage d'informations cumulées par les axes et cercles de corrélation de l'analyse des composantes principales.

Variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
Fraction soluble	27%	22%	0,6%	14%	36%
Hémicellulose	39%	0,9%	1%	11%	47%
Cellulose	15%	60%	14%	13%	11%
Lignine	19%	13%	25%	37%	0,5%
Azote (N)	14%	3%	59%	24%	0,3%

Axe	% informations cumulées
Axe 1	48
Axe 2	74
Axe 3	93
Axe 4	99
Axe 5	100



axe1 vs axe2



axe2 vs axe3

II. Effets des couverts et des apports de litières de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* sur les communautés de nématodes – Etude bibliographique -.

1. Le genre *Crotalaria* :

1.1. Régulation des nématodes phytoparasites

Le genre *Crotalaria* rassemble plus de trente espèces. De manière générale, *Crotalaria* spp a un statut non-hôte (<1) vis-à-vis de *Meloidogyne arenaria*, *Meloidogyne javanica*, *Meloidogyne incognita* (Germani and Plenchette, 2005; McSorley, 1999) et *Rotylenchus reniformis* (Robinson et al., 1997; Wang et al., 2001). *Crotalaria zanzibarica* est également non-hôte de *Radopholus similis* (statut d'hôte = 0,01) et de *Pratylenchus coffeae* (Statut d'hôte = 0,11 ; Marc Dorel, Com. Personnelle). Cette espèce peut être considérée comme résistante vis-à-vis de ces nématodes (annexe 1). Par ailleurs d'autres études montrent que la présence d'un couvert de *Crotalaria* induit en général une réduction des populations de *Pratylenchus* spp (Gowen et al., 2005; Visser, 1959) mais ces résultats varient selon les espèces (Desaeger and Rao, 2000; Kandji et al., 2001). Enfin, de nombreuses espèces du genre *Crotalaria* sont sensibles aux nématodes *Hélicotylenchus* sp., *Scutellonema* sp et *Criconemella* spp. (Wang et al, 2002).

Le genre *Crotalaria* présente des propriétés allélopathiques par exsudations racinaires de pyrrolizidine, un alcaloïde dérivé de la monocrotaline aux propriétés biocides (Colegate et al., 2012). Cet alcaloïde s'accumule également dans les différentes parties de la plante comme les feuilles, les branches et les graines (Thoden et al., 2009). Des études des effets de lixivats ou d'extrait aqueux de litières de *Crotalaria* spp montrent des effets nématicides et inhibiteurs de l'éclosion des œufs sur *Rotylenchus reniformis* (Wang & al., 2001), *Radopholus similis* (Jasy, 1994) et *Meloidogyne incognita* (Jourand et al., 2004a, b). Le genre *Crotalaria* peut également se comporter comme une plante piège pour certains nématodes tels que *Rotylenchus reniformis*. Les nématodes ont la capacité de pénétrer dans les racines mais ne peuvent pas s'y développer ni se reproduire (Caswell et al., 1991, Wang & al., 2001).

L'apport de litière en surface de *Crotalaria* n'induit pas directement de diminution des abondances de populations de nématodes phytoparasites par rapport à un sol sans apport (Wang & al., 2004, 2006). Cependant, les apports de litières peuvent induire le développement de nématodes prédateurs et omnivores ainsi que de champignons nématophages, acteurs de la régulation des nématodes phytoparasites (Wang et al., 2001, 2002, 2004 ; Sidiqqi et Mahmood., 1996). Par ailleurs, les litières du genre *Crotalaria* sont couramment utilisées comme engrais vert pour leurs propriétés fertilisantes et pour favoriser le développement de mycorhizes dans les sols (Germani and Plenchette., 2005 ; Wang et al., 2002, 2006).

1.2. Influences sur les communautés de nématodes libres du sol

L'implantation d'un couvert de *Crotalaria* sur un court terme (2 mois) impacte faiblement les populations de nématodes libres du sol (Wang & al., 2008). Peu d'informations sont disponibles concernant les effets de l'implantation d'un couvert sur une durée plus longue.

Appartenant à la famille des fabacées, les espèces du genre *Crotalaria* peuvent entrer en symbiose avec les bactéries du genre *Rhizobacteria* et ainsi capter l'azote atmosphérique (Sy et al, 2001). Les litières de *Crotalaria* sont par conséquent riches en azote et l'incorporation de ces litières en tant qu'engrais vert assainissant a été largement étudiée (Wang & al., 2004b, 2006, 2008, 2011, Mc Sorley & al., 2009). L'incorporation des litières de *Crotalaria juncea* favorise le développement des populations de nématodes libres entraînant une forte abondance de nématodes fongivores, bactériovores et omnivores, mais impacte généralement peu les populations de nématodes phytoparasites et prédateurs (Wang et al., 2004b, 2006, 2008, Mc Sorley & al, 2009). Dans ces études, les auteurs ont observé d'importantes populations de nématodes bactériovores opportunistes (Ba1), reflétant une forte activité de décomposition de la matière organique par voie bactérienne. Au cours d'un essai en litter-bag comportant des litières de *Crotalaria juncea* et en milieu tropical, Wang & al (2004b) observent un effet cascade bottom-up suivant les apports de litières : ils mesurent un pic d'abondance des nématodes bactériovores et fongivores environ 15 jours après les apports, puis de populations de nématodes omnivores 40 jours après les apports de litières. Ils observent également une nette augmentation des indices de richesse spécifique et de diversité au cours de l'expérience. Les effets d'un apport de litières de *Crotalaria spp* peuvent être plus étalés dans le temps dans le cas d'un apport de litières en surface (Reeves et al., 1996; Wang et al., 2011). Enfin, certaines études mettent en avant l'influence de l'historique des parcelles sur les effets des apports de litières (Wang & al., 2002, 2006).

Les couverts composés d'espèces du genre *crotalaria* présentent donc des propriétés polyvalentes de régulation de nématodes phytoparasites lorsque le couvert est vivant, et de stimulation des populations de nématodes libres lors d'apports des litières. Cette plante est déjà préconisée en tant que plante de couverture ou en amendement organique pour les cultures de melon, de concombre ou de banane (Mc Sorley & al, 2009, Wang, 2011 ; Wang et, 2002).

2. Le genre *Paspalum* :

2.1. Régulation des nématodes phytoparasites

Parce qu'il forme des couverts uniformes, le genre *Paspalum* est couramment utilisé en couverts sous vergers ou en rotation mais également pour les terrains de golf. Il est cependant sensible aux nématodes phytoparasites du genre *Paratylenchus*, *Criconemoides* et *Helicotylenchus* (Foy, 2013; Moseley, 2010). L'implantation d'un couvert de *Paspalum notatum* sous un verger de pêchers ou en rotation avec des cultures d'arachides permet de réduire les populations de *Criconemella xenoplax*, *Meloidogyne spp*, *Rotylenchulus reniformis*, *Helicotylenchus dihystra* (Barker and Koenning, 1998; Evert and Bertrand, 1987; Evert et al., 1992; Rodriguez-Kabana et al., 1994). *Paspalum notatum* est non-hôte de *Radopholus similis* (statut d'hôte = 0) et de *Pratylenchus coffeae* (Statut d'hôte = 0,14 ; Marc Dorel, Com. Personnelle). Cette espèce peut être considérée comme immune vis-à-vis de *R. similis* et résistante vis-à-vis de *P. coffeae* (annexe 2). L'association de *Paspalum notatum cv Pensecola* avec une culture de bananier induit une diminution des populations de *M. arenaria* et *M. incognita* avec une diminution globale des abondances de nématodes phytoparasites (Djigal et al., 2012; Dorel et al., 2011). Au cours d'un essai sur boîte de pétri, Tsigbey et al. (2009) ont montré les effets attractifs des racines vivantes de *Paspalum notatum* sur *M. arenaria*. Cependant, une fois proches des racines, les nématodes n'y pénètrent pas et meurent par inanition aux alentours des racines, les laissant indemnes.

L'apport de litière de *Paspalum notatum var pensecola* induit une réduction de la reproduction de *Meloidogyne arenaria* (Tsigbey et al., 2009). Les auteurs n'ont pas étudié les mécanismes de suppression en jeu mais évoquent des relargages de composés volatiles et des stimulations d'organismes antagonistes.

2.2. Influence sur les communautés de nématodes libres du sol

Lors de l'implantation de *Paspalum notatum cv Pensecola* en association avec des bananiers, Djigal & al, (2012) ont observé une augmentation des populations de nématodes bactérivores et omnivores et dans une moindre mesure des nématodes fongivores par rapport à un Témoin sol nu. Les auteurs en concluent que ce couvert favorise la diversité des espèces de nématodes et stabilise la structure des réseaux trophiques du sol.

Peu d'études traitent des effets d'apports de litières de *Paspalum notatum* sur les communautés de nématodes libres du sol. Des études traitant de l'apport en surface de litière d'autres Poacées, qui ont la particularité d'avoir des litières avec des rapports C:N importants (>50), montrent que de tels apports ont tendance à favoriser les populations de nématodes fongivores et les décompositions par voies fongiques (Ferris and Matute, 2003; Gruver et al., 2010).

3. Le genre *Acacia* :

3.1. Régulation des nématodes phytoparasites

Acacia auriculiformis a un statut non-hôte vis-à-vis de *Radopholus similis* (statut d'hôte = 0,02) et son statut d'hôte vis-à-vis de *Pratylenchus coffeae* n'est pas connu à ce jour (en cours de mesure).

Peu d'études traitent de l'utilisation de plantes ligneuses pour la régulation des nématodes phytoparasites. Dans une étude de sensibilité de différentes espèces d'*Acacia* au nématode *Meloidogyne javanica*, Duponnois et al. (1997) montrent que des espèces telles qu'*Acacia Mangium* ou *Acacia holosericea* peuvent être hôte de ce nématode.

Dans une revue sur les mécanismes de défense des plantes dans les successions végétales, Rasmann & al (2008), mettent en évidence une augmentation des défenses constitutives chez les plantes ligneuses. Ces défenses se traduisent par la production de molécules constitutives des cellules végétales telles que la lignine ou les polyphénols, qui semblent limiter la pénétration des herbivores souterrains dans les cellules végétales (Fogain and Gowen, 1995; Kaplan et al., 2008). Certaines espèces végétales ligneuses conservent la production de molécules à effets biocides dont la production est en compromis avec celle des molécules constitutives, car ces molécules partagent les mêmes voies de synthèse et ont des coûts énergétiques conséquents. C'est le cas de l'*Acacia auriculiformis* qui présente une forte teneur en lignine et polyphénols (respectivement 22.50% et 3,9% des masses sèches) et qui produit également de l'acaciaside au niveau de ses fleurs, un composé de type saponine aux propriétés antibiotiques et némato-toxiques (Datta et al., 2000; Mahato et al., 1989; Mandal et al., 2005; Roy et al., 1990; Singh et al., 2007). Les racines d'*Acacia auriculiformis* sont généralement associées à des symbiotes de type mycorhizes ou rhizobacteria (bactéries fixatrices de l'azote atmosphérique), qui facilitent le prélèvement d'éléments nutritifs et d'eau et qui peuvent également interférer sur les interactions plante/herbivore (Brockwell et al., 2005; Giri et al., 2003; Habte et al., 1999; Koltai et al., 2001). Le genre *Acacia* présente également de nombreuses ectomycorhizes qui induisent une meilleure croissance racinaire de la plante et peuvent également réduire la contamination des racines par les nématodes phytoparasites (Duponnois et al., 2000).

3.2. Influence sur les communautés de nématodes libres du sol

Peu d'études relatent l'effet du genre *Acacia* sur les communautés de nématodes libres du sol. Pen Maroutov & al (2004) ont étudié les communautés de nématodes libres du sol sous un couvert d'*Acacia raddiana* en milieu désertique d'Israël. Ils observent de plus fortes abondances de nématodes libres aux abords des arbres que sur sol nu, mettant en évidence l'action de la rhizosphère de ces arbres pour la création de milieux favorables aux nématodes. Dans ces milieux,

les nématodes bactérivores représentent le groupe trophique le plus abondant. D'autres études sous couverts forestiers font état d'un même constat : Bidierman et al. (2009) observent une dominance des nématodes bactérivores sous un couvert ligneux à dominance de *Prosopis glandulosa* en milieu subtropical ; Cecillon, 2008 observe également cette tendance sous un couvert ligneux à dominance de *Fagus sylvatica* en forêt tempérée. Par ailleurs, Pollierer et al. (2007) montrent que dans les forêts tempérées, les organismes des réseaux trophiques souterrains s'alimentent principalement du carbone issu des racines des arbres (rhizodépôts et turn-over racinaire).

La forte teneur en lignine des litières de ligneux peut avoir une influence sur les communautés de nématodes suite à un apport de litière. Ce substrat carboné récalcitrant à la décomposition est majoritairement dégradé par des champignons qui présentent un arsenal d'enzymes plus efficaces que les bactéries pour sa dégradation (Dashtban et al., 2010; Steffen et al., 2000; Swift et al., 1979). Ainsi les apports de litières riches en lignine sont susceptibles d'entraîner des voies de décomposition fongiques majoritaires, induisant des changements dans la structure des communautés de nématodes du sol (Ferris and Matute, 2003; Ruess and Ferris, 2004).

4. Synthèse :

Cette revue bibliographique sur les influences des trois espèces végétales sélectionnées met en avant des différences de connaissances selon les genres. Le genre *Crotalaria* a été fortement étudié et apparaît favorable pour induire des régulations des nématodes phytoparasites lors de son implantation. Ce genre apparaît également favorable pour stimuler l'activité des réseaux trophiques et la décomposition de la matière organique via les apports de litières. Cependant, il ressort que l'espèce *Crotalaria zanzibarica* n'a pas été étudiée pour ses effets sur les communautés de nématodes. Le genre *Paspalum* a été beaucoup étudié pour sa sensibilité vis-à-vis des nématodes phytoparasites, notamment pour les terrains de golf. Son utilisation dans le milieu agricole est plus récente et son implantation semble favorable au développement de réseaux trophiques structurés avec notamment de fortes abondances de nématodes omnivores. Son utilisation pour la régulation des nématodes parasites du bananier et les effets de ces litières doivent encore être testés et confirmés. Enfin, les effets du genre *Acacia* sur les populations de nématodes sont très peu renseignés. L'étude de cette espèce permettra d'apporter de nouvelles connaissances sur l'effet de l'implantation d'espèces ligneuses et de l'apport de litières riches en lignine sur les populations de nématodes du sol.

5. Annexes

Annexe 1 : Définition du caractère d'hôte et des types de mécanismes des plantes en fonction des effets des nématodes parasites (d'après Mateille. T, 1994 ; Rasmann & al, 2011).

Plante				
Nématode	Caractère d'hôte	Statut Hôte	Type de défense	Exemple de mécanisme
Pas d'attaque	<i>Immune</i>	0	Défense constitutive	Molécules natives protectrices type lignine, polyphénols.
Attaque sans reproduction et/ou impact des processus vitaux du nématode (sex-ratio, mobilité...)	<i>Résistante</i>	Entre 0 et 1	<u>Défense directe</u> : chimique, Constitutive, Nutritionnelle	Production de molécules nématotoxiques (allélopathie), production de tissus renforcés, allocation de ressource (C et N)
			<u>Défense indirecte</u> : interaction multitrophique, exclusion compétitive	Recrutement d'organismes antagonistes Compétition entre organismes phytoparasites
Attaque avec reproduction	Sensible (Avec dégâts = <i>Intolérante</i>)	>1	Aucune	Morts des parties infectées réallocation des ressources
	Sensible (Sans dégâts = <i>Tolérante</i>)		Hypersensibilité Croissance	

Conclusion du chapitre

Nous avons sélectionné des plantes de services permettant *a priori* de répondre aux problématiques d'infection des sols en nématodes parasites dans les agrosystèmes bananiers. Pour cela, nous avons criblé les espèces végétales en fonction des traits fonctionnels « capacité de recouvrement du sol » et « statut d'hôte ». Afin de sélectionner des espèces végétales susceptibles de stimuler l'activité et la structure des réseaux trophiques de ces sols, nous avons également retenu des espèces produisant d'importantes quantités de litières.

La méthodologie appliquée dans cette étude peut être améliorée en augmentant le nombre de traits visés. Par exemple un élargissement du nombre de traits fonctionnels des plantes tel que ceux reliés aux mécanismes d'exploration racinaires (eg. Architecture des racines, physiologie racinaire, morphologie) pourrait permettre d'étudier les relations racines/organismes du sol. De plus, nous n'avons pas pu définir de traits simples à mesurer pour estimer les effets allélopathiques des espèces étudiées ici, pourtant ce mécanisme joue un rôle important dans les régulations biologiques. Il est également possible de cibler d'autres traits liés à d'autres fonctions (eg. Pollinisation, régulation des ravageurs aériens, structure des sols) pour améliorer le criblage des plantes de services pouvant satisfaire des services multiples dans les agrosystèmes bananiers. Enfin, nous avons étudié un nombre restreint d'espèces végétales. Élargir cette étude en suivant le même cadre méthodologique sur un plus grand nombre d'espèces et de traits fonctionnels permettra d'augmenter le cortège de plantes de services pour les agrosystèmes bananiers.

L'effet des qualités des litières sur les réseaux trophiques du sol est encore mal connu et ne permet pas de préconiser un type de litière favorable aux sols des agrosystèmes bananiers. Afin de tester l'effet de la qualité des litières sur les réseaux trophiques du sol, nous avons sélectionné trois espèces végétales présentant des compositions de litières contrastées : *Paspalum notatum* est une plante herbacée riche en *hémicellulose*, *Crotalaria zanzibarica* est une plante à port buissonnant riche en cellulose et en azote, *Acacia auriculiformis* est une plante à port arborescent, riche en lignine. Ces espèces sont de bonnes candidates pour tester les liens entre le trait fonctionnel « composition biochimique des litières », les réseaux trophiques et le fonctionnement des sols.

Chapitre III : Effet de litières de composition contrastées et de plantes vivantes sur les communautés de nématodes et la décomposition des matières organiques dans les sols de bananeraie : Etude en microcosmes.



Présentation du chapitre

Au cours du chapitre précédent, nous avons sélectionné les espèces végétales *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* qui diffèrent par la composition biochimique de leurs litières et notamment par leurs teneurs en cellulose, hémicellulose, lignine et azote. Ces litières représentent des qualités de ressources organiques contrastées et sont susceptibles d'induire des réponses des réseaux trophiques du sol distinctes et ainsi d'influencer différemment le fonctionnement des sols. Nous avons également vu que l'analyse fonctionnelle des communautés de nématodes est une méthode performante pour étudier la structure des réseaux trophiques du sol et son évolution suite à des apports de matières organiques.

Afin de déterminer les effets d'apports de litières contrastées sur les réseaux trophiques d'un sol de bananeraie en phase d'interculture nous avons analysé les effets de l'apport de litière de *P. notatum*, *C. zanzibarica* et *A. auriculiformis* sur les communautés de nématodes du sol. Nous avons également étudié les effets de ces apports de litières sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de la régulation des nématodes phytoparasites et discuter des mécanismes en jeu.

Cette étude est présentée en première partie de ce chapitre sous la forme d'un article en anglais accepté pour publication dans la revue *Applied Soil Ecology* : [doi:10.1016/j.apsoil.2015.07.013](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.013)

Les plantes vivantes libèrent dans les sols diverses molécules organiques qui constituent des ressources pour la pédofaune. En fonction de leurs statuts d'hôtes, elles peuvent également induire ou contraindre le développement de populations de nématodes phytoparasites. L'implantation d'espèces végétales peut ainsi influencer la structure des réseaux trophique du sol et modifier leur fonctionnement.

Afin d'évaluer les effets de la culture des espèces végétales *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* sur les réseaux trophiques d'un sol de bananeraie en phase d'interculture, nous avons réalisé un second essai en microcosme (**2^{ème} partie de ce chapitre**). Nous avons analysé les effets de l'implantation de ces trois espèces végétales sans apports de litières sur les communautés de nématodes du sol. Nous avons également suivi l'effet de ces plantes sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites du bananier.

I. Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, organic matter decomposition, and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil

Camille Chauvin^{a,*}, Marc Dorel^b, Cécile Villenave^c, Jean Roger-Estrade^d, Laurent Thuries^e and Jean-Michel Risède^a

^a CIRAD, UPR GECO, PS4, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^b CIRAD, UPR GECO, Station Neufchâteau, Sainte-Marie, 97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France

^c ELISOL, Z.A. des Tourels, 10 avenue du Midi, 30111 Congénies, France

^d AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, 78850, Thiverval Grignon, France

^e CIRAD, UPR Recyclage et risque, Station de La Bretagne, 97408 Saint-Denis, Réunion, France

* Corresponding author. E-mail: camille.chauvin@cirad.fr

Abstract

Suppression of plant-parasitic nematodes and decomposition of organic matter are important soil food web functions. The availability and nature of carbon substrates in soil drive the structure, dynamics, and activities of soil food webs and may alter the way they function in the ecosystem. In this study, we assessed the effects on nematode communities of incorporating litter from three cover crops with contrasting biochemical characteristics into soil taken from a banana field. The litter type influenced nematode taxa and functional guilds during the 90-day assay. The cellulose- and hemicellulose-rich litters of *Crotalaria zanzibarica* and *Paspalum notatum* induced similar nematode successions, causing bacterivorous and fungivorous nematode populations to increase early in the study period and promoting a fungal decomposition pathway at the end of the trial. These two litters were the most effective at decreasing the soil's nematode infective potential with regard to major banana plant-parasitic nematodes, such as *Pratylenchus coffeae*, *Helicotylenchus multicinctus*, and *Rotylenchulus reniformis*. *C. zanzibarica* showed good potential as a green manure plant, as it increased the soil mineral nitrogen content during the 45 days following incorporation of litter. By contrast, litter from *Acacia auriculiformis*, which had high lignin content, induced immobilization of soil nitrogen and did not significantly increase microbivorous nematodes before day 45. This treatment failed to reduce the soil's nematode infective potential for *H. multicinctus* and *R. reniformis* populations. Our study also showed that the dynamics of nitrogen mineralisation in soil were related to the C:N ratio of litters but not to the decomposition pathway. The biochemical characteristics of litters appear to be critical drivers of nematode ecological successions and decomposition pathways following plant litter amendments to soil taken from a banana field.

Keywords: Soil food web, Banana, Litter quality, Nematode, Ecological succession, Soil nitrogen

1. Introduction

Ecosystem functions provided by the soil food web may be enhanced by improving diversity of soil organisms and the complexity of their trophic relationships (Chapin et al., 1997, Hooper et al., 2005; Ingham et al., 1985). Thus, agricultural practices should be managed to promote biological diversity in soil and to favour soil functions such as plant-parasitic nematode (PPN) suppression, the decomposition of organic matter, and nutrient cycling in cropping systems.

Plants provide a diversity of carbon substrates to the soil food web through litter and root exudates. Carbon substrates are first degraded by basal consumers (i.e. bacteria, fungi, and organisms that consume plants and litter) and then by organisms at higher trophic levels (i.e. bacterivorous, fungivorous, omnivorous, and predatory organisms) through the successive actions of predation and/or parasitism.

Ecosystem functions may be defined as the activities and biological processes of organisms that affect the abundance of other organisms or influence the flux of material and energy in the ecosystem (Ferris, 2010; Schulze and Mooney, 1994). A change in resource availability in soil can cause modifications to the soil food web known as a bottom-up trophic cascade (Hunter and Price, 1992). In particular, carbon availability in soil can alter and drive the structure, dynamics, and activities of the soil food web. Carbon is a critical component that enables the ecosystem functions of the soil food web (Ingham et al., 1985; Orwin et al., 2006; Wardle et al., 2004).

Because nematodes are ubiquitous, abundant, highly diverse, and responsive to soil perturbations (such as pollutants), they are good bioindicators of soil health. They are directly involved in soil processes, and their presence indicates that of many other taxa contributing to the same ecosystem functions within the soil food web (Bongers and Ferris, 1999; Sanchez-Moreno et al., 2009). Free-living nematodes (FLNs) are soil nematodes that do not parasitize plants and play a vital role in soil functions. Among them, microbial grazers enhance soil nutrient availability by regulating soil microflora and excreting ammonium (NH_4^+) and phosphate (PO_4^-) in soil (Becquer et al., 2014; Ferris et al., 2004; Griffiths, 1994; Ingham et al., 1985). Other types of FLNs include predatory and omnivorous nematodes, which feed on other organisms and may participate in the regulation of PPNs and other soil pathogens (Khan and Kim, 2007; Sanchez-Moreno and Ferris, 2007). Functional analysis of soil nematode communities (Bongers and Bongers, 1998) is often used to assess soil food web responses to soil perturbations (Georgieva et al., 2002; Pavao-Zuckerman and Coleman, 2007; Yeates et al., 2003) or agricultural practices (Ferris et al., 1996; Porazinska et al., 1999; Sanchez-Moreno et al., 2006; Yeates et al., 1999). It is also commonly used to study the effect of organic amendments in cultivated soils (DuPont et al., 2009; Gruver et al., 2010, Wang et al., 2004).

Organic matter inputs in soil typically induce FLN successions ranging from stimulation of bacterivorous nematodes to progressive substitution by fungivorous nematodes (Ferris and Matute, 2003, McSorley and Frederick, 1999). Such successions illustrate changing decomposition conditions from a bacterial to a fungal pathway (Ettema and Bongers, 1993; Ruess and Ferris, 2004). As a general rule, organic matter inputs with a high C:N ratio favour a fungal decomposition pathway with slow nutrient cycling and improved carbon sequestration in soil, while organic matter inputs with a low C:N ratio promote a bacterial decomposition pathway with fast nutrient cycling and increased carbon respiration (Bardgett and McAlister, 1999; Moore, 1994; Seneviratne, 2000; Six et al., 2006; Swift et al., 1979). However, other studies suggest that biochemical characteristics of organic matter added to soil, such as the amounts of cellulose, hemicellulose, and lignin, could also affect the decomposition rate and the mineralisation of nutrients (Couteaux et al., 1995; Lashermes et al., 2010; Vanlauwe et al., 2005).

Soil amendment with plant residues to suppress PPNs has been tested for many crops. The practice aims to increase microflora activity, enhance trophic relationships in the soil food web, and promote the abundance of higher trophic groups (Porazinska et al., 1999; Sanchez-Moreno et al., 2006, 2009; Wang et al., 2011). The strategy can thus favour the control of PPNs through predation or indirect regulation by antagonistic microflora (Akhtar and Malik, 2000; Ferris et al., 2012; McSorley, 2011; Oka, 2010). Its efficiency varied among tested plant residues in previous studies, perhaps as a result of the highly diverse biochemical characteristics of the plant residues, which were often incompletely reported (McSorley, 2011; McSorley and Frederick, 1999; Tabarant et al., 2011). The allelopathic properties of plant residues may also have nematotoxic effects and may also characterise plant litter quality (Chitwood, 2002; Oka, 2010).

After a few cropping cycles, soils from banana agrosystems generally exhibit a high abundance of PPNs (Pattison et al., 2011; Tabarant et al., 2011). This situation forces farmers to do a soil clean-up period to rid the soil of PPNs, mostly by using cover plants that are not hosts of major banana PPNs (Gowen et al., 2005; Van der Veken, 2012). Before the banana crop is replanted, cover crops are destroyed, buried, or left on the soil surface as mulches. These practices induce high plant residue inputs that can induce a bottom-up trophic cascade, leading to changes in the structure of nematode communities (Wang et al., 2011). Therefore, they may promote key ecosystem functions, such as PPN suppression and decomposition of organic matter in soil (Pattison et al., 2011; Tabarant et al., 2011). *Crotalaria* spp. or *Brachiaria decumbens* are effective cover crops for use during this clean-up period and are usually used in banana cropping systems (Gowen et al., 2005, Wang et al., 2002). But, to date, no study has shown simultaneously the effects of cover crop litter quality on FLN and PPN communities or on decomposition of organic matter following the destruction of cover crops in banana fields. This lack of knowledge makes it difficult to choose a cover crop that has the potential

to enhance the soil functions of PPN suppression and decomposition of organic matter in banana fields.

In this study, we performed a microcosm experiment to assess the effects of three cover crop litters containing different amounts of cellulose, hemicellulose, lignin, and nitrogen on soil from a field infested with banana PPNs. We monitored the effects of litter inputs on FLN community structure and successions, along with the soil mineral nitrogen flux issued from litter decomposition, for 90 days. We also studied the regulation of major banana PPNs 90 days after litter inputs.

Our first hypothesis was that biochemical characteristics of plant litter inputs were essential drivers of nematode ecological successions. Our assumption was that litters rich in cellulose and hemicellulose induce similar nematode succession, due to the ease with which they are decomposed, whereas lignin-rich litter would induce weaker responses of nematode community due to its higher recalcitrance to decomposition. As a second hypothesis, we assumed that the C:N ratio was a critical driver of the decomposition pathway (bacterial or fungal) of plant litter and N release. We expected that litters with high C:N ratios (> 20) would induce a fungal decomposition pathway and immobilization of soil nitrogen, while low C:N litters (< 20) would induce a bacterial decomposition pathway and would promote nitrogen release in soil. Our third hypothesis was that litter inputs could also induce a bottom-up trophic cascade, leading to regulation of PPNs.

2. Material and Methods

2.1. Cover crop litters

Three cover crop species (i.e. *Crotalaria zanzibarica*, *Paspalum notatum*, and *Acacia auriculiformis*) were selected from the collection of cover crops of CIRAD-Neufchâteau for their contrasting biochemical characteristics (Table 1). Those three cover crops are not hosts of the major banana PPN *Radopholus similis* but are not currently used in banana cropping systems. *C. zanzibarica* litter exhibits high cellulose content, while *P. notatum* litter contains high levels of hemicellulose and *A. auriculiformis* has high lignin content. The entire aerial and underground parts of 6-month-old *C. zanzibarica* and *P. notatum* plants were collected as litter. As *A. auriculiformis* is a tree, total sampling of an adult plant was not possible, so a partial sampling was done using a ratio of 0.7:0.3 for the aerial:underground parts of 1-year-old trees. All samples were dried in an oven at 70°C until they reached constant mass and were crushed with a cutter mill (SK 100 Comfort, GuBeisen) into 2-mm-long fragments. Total amounts of carbon, nitrogen, calcium, potassium, magnesium, and phosphate were determined by dry combustion (AFNOR-NF-EN-13039, 2000). The soluble fraction and the amounts of cellulose, hemicellulose, and lignin were measured after stepwise digestion according to Van Soest (1991) and adapted for AFNOR-XPU-44-162 (2009). Soluble fraction refers to the neutral

detergent fraction from Van Soest analysis; it is composed mostly of lipids, simple carbohydrates, tannins, proteins, and some minerals. The polyphenol content of plants was also measured by the Folin-Ciocalteu method, further adapted by Ainsworth and Gillispie (2007).

2.2. Study location, soil sampling, and litter amendment of soil

The 200 l of soil for the study were collected by hand in Guadeloupe (16°N, 61°W) in the 0–20 cm layer of a field that had been planted with bananas for 4 years (Cavendish, AAA, cv Grande-Naine). Classified as an Andosol (FAO, 1994), this soil was composed of clay (62%), silt (32%), sand (6%), organic carbon (3.9%), organic matter (6.9%), and total nitrogen (4.2%) and had a pH (H₂O) of 5.2. Soil sampling took place 1 month after the beginning of a fallow stage, when banana plants were destroyed by glyphosate injections (Chabrier and Quénéhervé, 2003) and the top 20 cm of soil was tilled by a rotary harrow. Sampled soil was sieved through 0.5-cm mesh to remove rough plant debris and earthworms. Then, 1800 g of fresh soil was placed in 2-l plastic microcosms.

Before litter incorporation, microcosms were placed in a growth chamber for 48 h at 25°C without light while soil humidity was maintained at field capacity. Next, 24, 27.5, and 23 g of 2-mm samples of ground and dried litter of *C. zanzibarica*, *P. notatum*, or *A. auriculiformis*, respectively, were gently and homogeneously hand-mixed with the whole soil from each microcosm. Quantities of cover crop litter were adjusted to provide 11.5 g of carbon each, representing an input of about 30% of the native carbon of the soil. Microcosms were then placed in a climatic chamber at 25°C ± 1°C and 75% of hygrometry with low light (mean global radiance < 1 MJ/m² for 12 h per day). Twice a week, microcosms were weighed and the soil humidity was maintained using distilled water at field capacity to avoid water stress during the trial.

Table 1 : Main biochemical characteristics of the three cover crops selected for the trial (C = Carbon, N= nitrogen, Ca = calcium, K = potassium, Mg = magnesium, P = phosphate).

Plant	Soluble fraction*	Cellulose	Hemicellulose	Lignin	Polyphénols	C	N	Ca	K	Mg	P	C:N
% total dry biomass												
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	21.0	46.3	18.5	9.9	0.6	48.0	2.5	0.4	1.6	0.2	0.11	19.6
<i>Paspalum notatum</i>	18.9	26.5	38.4	3.4	1.3	42.3	0.7	0.1	1.5	0.2	0.18	57.2
<i>Acacia auriculiformis</i>	22.9	16.2	34.7	22.5	3.9	50.2	0.8	0.4	0.4	0.1	0.05	62.0

*Soluble fraction refers to the neutral detergent soluble fraction from Van Soest analysis; it is composed mostly of lipids, simple carbohydrates, tannins, proteins, and some minerals.

2.3. Experimental design

Four treatments were compared during the trial: three treatments for which the soil was gently hand mixed with cover crop litters from *C. zanzibarica*, *P. notatum*, or *A. auriculiformis*, and a control treatment without litter incorporation. Each treatment was replicated in 18 pots randomly located in the growth chamber. To define the initial state, soil samples from six supplementary microcosms were analysed before litter incorporation (T0). Then, six microcosms (n = 6) from each treatment were randomly removed for soil analysis at 15 days (T15), 45 days (T45), and 90 days (T90) after litter incorporation. Soil analyses included analyses of nematode communities, mineral nitrogen content, and microbial biomass. At T0 and at T90, the soil nematode infective potential of sampled soils was also measured (see 2.4.3).

2.4. Soil sampling and analysis

2.4.1. Functional analysis of nematode communities and ecological indices

For each sampled microcosm, 300 ml of soil were gently hand homogenised and then used for nematode extraction by soil elutriation (Seinhorst, 1962). In parallel, a 10-g sample of soil from each microcosm was dried in an oven at 70°C until it reached constant mass to determine soil water content. The remaining soil from each sampled microcosm was retained for other soil analyses. Nematodes were counted at low magnification ($\times 100$) during the 48 h following extraction. We counted FLNs and PPNs separately. Nematodes were then fixed in a 6% formaldehyde solution and transferred to mass slides. We identified 200 nematodes per mass slide to the family or genus level and further assigned them to trophic groups according to Yeates et al. (1993).

Nematodes were also assigned as colonisers or persisters at the family level according to the c-p scale of Bongers (1990). The c-p scale classifies nematodes into five groups, including opportunistic feeders with short generation times and high reproduction rates (cp1), generalist feeders with the ability to develop when resources are limited (cp2), and persisters with long life spans, low reproduction rates, and greater sensitivity to soil disturbances (cp3–cp5). The combination of the c-p scale and feeding habits defines functional guilds as proposed by Bongers and Bongers (1998). The abundance of each taxon, trophic group, and functional guild, and the number of PPNs and FLNs, were expressed as number of individuals per 100 g dry soil.

The enrichment index (EI), Nematode Channel Ratio (NCR), and Simpson index of diversity (D) were determined to evaluate the effects of the litter inputs on the soil nematode community. The EI evaluates food web responses to available resources and is calculated on the weighted abundance of opportunistic bacterial (Ba1) and generalist fungal feeders (Fu2) (Ferris et al., 2001).

The NCR indicates the relative importance of fungal-fed and bacterial-fed trophic channels in the soil. NCR was calculated according to Yeates (2003) as $NCR = B / (B + F)$, where B and F are the relative contributions of bacterivorous and fungivorous nematodes, respectively, to total nematode abundance. Tylenchidae were classified as root-hair feeders and were not included in NCR calculations. Also Rhabditidae dauer larvae were not included in NCR or EI calculations.

In order to measure the functional diversity of the nematode community, the Simpson index of diversity (Simpson, 1949) was calculated using the abundance of nematodes in the different functional guilds: $D = (1 - \sum (ni(ni - 1) / N(N - 1)))$, where ni is the numbers of individuals belonging to the i th functional guild, N is the total number of individuals in the sample, and D is the probability that two individuals randomly selected from a sample belong to a different functional guild. This index is sensitive to changes in dominant guilds (Beisel et al., 1996).

2.4.2. Nitrogen and microbial biomass in soil

Soil mineral N content and microbial biomass were measured in the remaining soil from microcosms used for nematode analysis ($n = 6$). For each microcosm, mineral nitrogen was determined by colourimetry (Thermo Electron Flash EA 112) on a 10-g soil sample after extraction by 1N KCL (AFNOR ISO 14256-2, 2007). For each treatment and at each sampling date, a nitrogen mineralisation index (Nmb) was calculated as follows: $Nmb = NminNet / Nbr \times 100$ where Nbr is the total quantity (g) of nitrogen provided by the litter input and $NminNet$ is the mineral nitrogen content in soil minus the mineral nitrogen content in soil of the control treatment (unamended soil). Nbr is calculated on the basis of the litter quantity added to the soil and on the nitrogen content of the litter treatment (see Table 1 and Section 2.2). As the immobilisation of soil nitrogen may occur following litter input, this index may be negative. Soil microbial biomass was also measured based on ninhydrin-reactive nitrogen release from fumigated soil according to Amato and Ladd (1988) and expressed as nitrogen microbial biomass.

2.4.3. Nematode infective potential of soils

We defined the Nematode Infective Potential (NIP) of a soil as its ability to allow a given population of PPNs to become established in the roots of a susceptible healthy banana vitroplantlet. NIP was expressed as nematode abundance per 100 g of fresh roots after the banana vitroplantlet grew for 2 months in the studied soil.

To assess the effectiveness of PPN suppression by litter incorporation in soil, NIP was measured before litter incorporation (T0) in 6 pots and 90 days after litter incorporation (T90) in 6 pots per treatment. We planted 2-month-old banana vitroplantlets (Cavendish, AAA, cv Grande-Naine) in the

studied soil under greenhouse conditions (mean global radiance 8 MJ/m² for 12 h per day, 26 ± 2°C mean temperature, 85 ± 10% mean relative humidity) in 2-l plastic microcosms.

The banana plantlets were gently uprooted 8 weeks later, and PPNs were extracted from the whole root system of each plant using the centrifugal-flotation technique modified from Coolen and d'Herde, (1972). Briefly, root systems were crushed in a blender, poured into a 4-sieve column (200, 80, 50, and 25 µm), and thoroughly washed with water. More water was added to the 25-µm sieve and the contents were poured into a 500-ml centrifuge tube. A first centrifugation at 1500 × *g* for 5 min was performed and the supernatant was discarded. A solution of MgSO₄ (1.16 g/l) was then added to the centrifugation tube and a second centrifugation was carried out at 1500 × *g* for 5 min. The supernatant was poured into a 5-µm sieve and distilled water was added to reach a total volume of 100 ml. Three 1-ml aliquots were sampled to allow PPNs to be identified and counted under a light microscope at low magnification (×100). For each treatment (n = 6), the mean number of individuals belonging to each PPN species per 100 g of fresh roots was recorded.

2.5. Statistical analyses

In order to compare nematode abundance, amount of soil N, soil microbial biomass, or values of ecological indices among treatments, we performed one-way ANOVAs on data. When necessary, prior to analyses, data were log(x+1) or √(x) -transformed. In the case of significant results for one-way ANOVA (*p* < 0.05), post-hoc pairwise student t-tests were performed to define groups among treatments. Post-hoc analyses were performed with Bonferroni correction to avoid errors of rank 2. Computational and statistical analyses were performed on R Software v. 3.1 (R development Core Team, 2014).

3. Results

3.1. Nematode abundances and dynamics in soil

Litter inputs strongly affected the abundance of FLNs (Fig. 1a) and to a lesser extent affected that of PPNs (Fig. 1b). At the beginning of the study, FLNs were less numerous than PPNs (393 vs. 1256 ind./100 g dry soil). But at T90, FLNs were more numerous than PPNs in amended soils, although PPNs remained more numerous in the control. As shown by the ANOVA analysis on FLN abundance, the effects of treatment fell into three distinct groups (Fig. 1a). In the first group, which included *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments, there was a 23- to 28-fold increase in the FLN population compared with the control at T15. Final FLN abundance remained 2- to 10-fold higher in that group than in any other group (mean = 4452 FLNs/100 g dry soil). The second group includes only the *A. auriculiformis* treatment and was characterised by a slow but progressive increase in FLN population

throughout the trial, with a final FLN abundance 5-fold higher than in the control (2088 FLNs/100 g dry soil). Group 3 was the control group and showed the lowest and most stable FLN population, by a significant margin, during the trial (< 850 FLNs/100 g dry soil).

PPNs were less responsive to litter inputs than were FLNs (Fig. 1b). We observed variations of more or less 1000 PPNs/100 g dry soil in all treatments during the experiment. At T90, there were twice as many PPNs in the *A. auriculiformis* treatment as in the control. By contrast, at T90 there were fewer PPNs in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments than in the control.

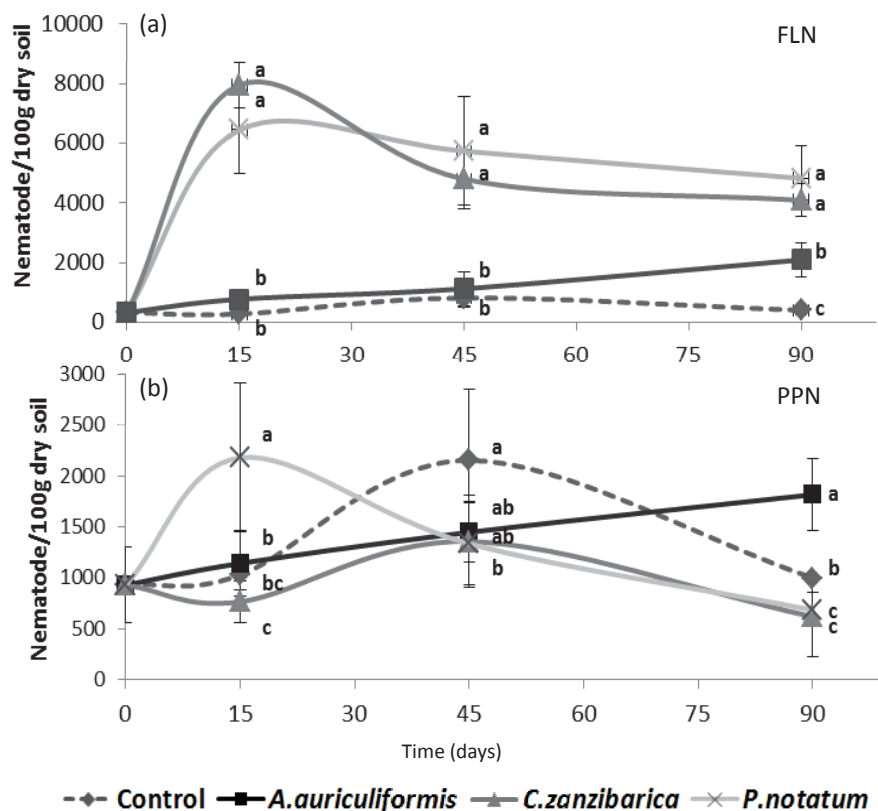


Figure 1: Temporal dynamic of the abundance of: (a) free living nematodes (FLN) and (b) plant parasitic nematodes (PPN) in soil with litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs) among the 90 days of the trials. Means \pm SD (n=6) at each date followed by the same letter are not significantly different (ANOVA, pairwise student's t-test correction Bonferroni, p-value < 0, 05).

3.2. Nematode ecological successions in soil and ecological indices

Litter inputs increased the abundance of functional guilds Ba1, Ba2, and Fu2 and induced differential ecological successions in nematode communities (Fig. 2). At the same time, other functional guilds, including omnivorous and predatory nematodes, showed no significant variations compared with the control (data not shown). Opportunist (Ba1), generalist bacterivore (Ba2), and generalist fungivore (Fu2) guilds showed 5- to 15-fold more individuals in the *C. zanzibarica* and *P.*

notatum treatments than in the control at T15. After this date, the abundance of Ba1 and Ba2 nematodes decreased (Fig. 2a, 2b), while that of Fu2 nematodes continued to increase slightly in these treatment groups (Fig. 2c). At T90, Fu2 nematode abundance was higher in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments (3423 and 2764 ind./100 g dry soil, respectively) than in the *A. auriculiformis* treatment or the control. The *C. zanzibarica* treatment showed the highest Ba1 nematode abundance among the treatments at T15 and T90 (Fig. 2a). In contrast, Ba1 abundance was not affected in the *A. auriculiformis* treatment, but the Ba2 nematode abundance in this treatment group increased from T45 to T90 (Fig. 2a, 2b). Thus, at T90, the *P. notatum* and *A. auriculiformis* treatment exhibited an equivalent Ba2 nematode abundance that was higher than that of control (mean = 788 ind./100 g dry soil vs. 44 ind./100 g dry soil), whereas the *C. zanzibarica* treatment showed the same Ba2 abundance as the control (428 ind./100 g dry soil). The *A. auriculiformis* treatment also induced a progressive increase in Fu2 nematode abundance throughout the trial with higher abundance than that of the control from T45 to T90 (Fig. 2c).

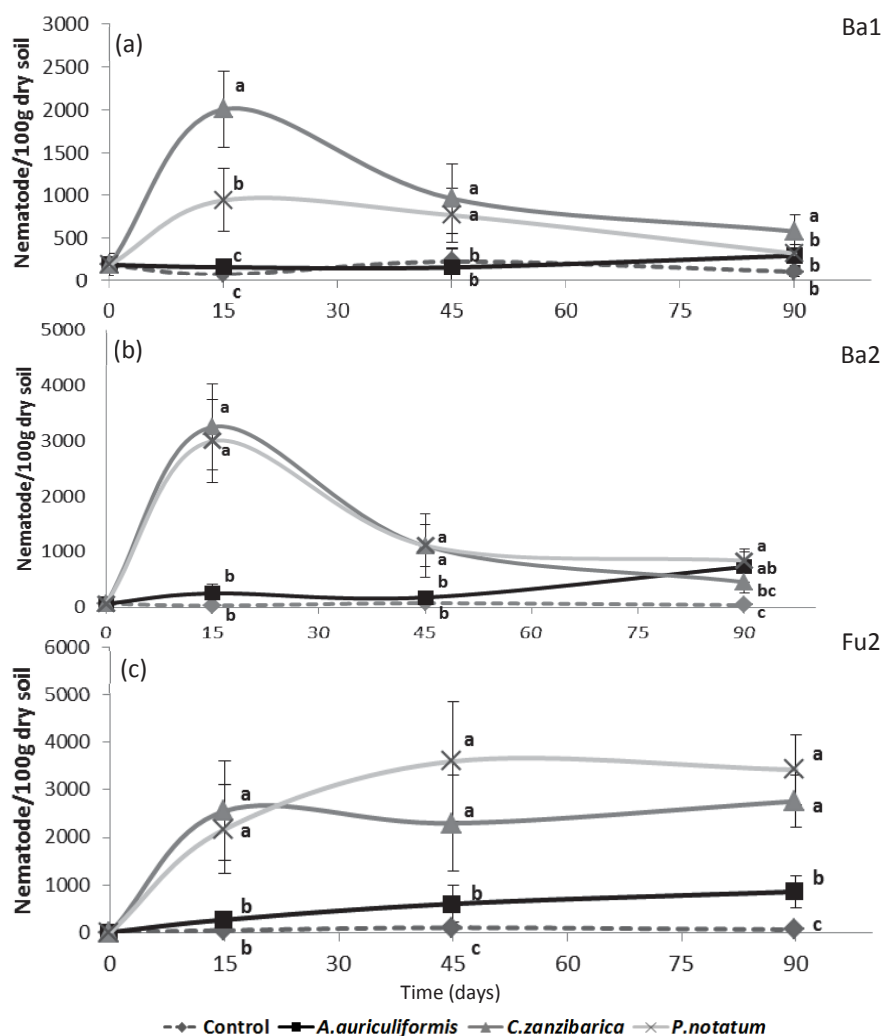


Figure 2: Temporal dynamic of nematode abundances of functional guilds: (a) Ba1 (Opportunists bacterivore), (b) Ba2 (Generalist bacterivore), (c) Fu2 (Generalist fungivore) in soils with litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs) among the 90 days of the trials. Means \pm SD (n=6) at each date followed by the same letter are not significantly different (ANOVA, Pairwise student's t-test correction Bonferroni, p-value < 0, 05).

Changes in nematode communities following litter inputs were characterised by an increase in the diversity of functional guild among litter treatments at T15, as stated by the Simpson Index of diversity (D) (Fig. 3a). This increase indicated that litter inputs affected the high proportion of PPNs in total nematode abundances observed at T0 and favoured other functional guilds (mostly Ba1, Ba2 and Fu2). However, between T45 and T90, D of the *P. notatum* and *C. zanzibarica* treatment decreased and reached a value equivalent to that of the control. Fu2 nematodes dominated the nematode community in these treatments, while PPNs remained the most common in the control (data not shown).

At the beginning of the trial (T0), the NCR value in the soil was 0.9, indicating that the bacterial decomposition pathway was dominant. During the first 15 days of the trial, the NCR index of all treatments decreased, including the control, with no significant differences among treatments (Fig. 3b). After this point, the NCR index of the control remained more or less stable until the end of the experiment. By contrast, at T45 the NCR index values continued to decrease for all treatments with litter inputs. At that point, the NCR indexes of the *P. notatum* and *A. auriculiformis* treatments (NCR < 0.5) were significantly lower than that of control, indicating a marked shift from a bacterial to a fungal decomposition pathway. A similar but non-significant trend was observed at T45 for the *C. zanzibarica* treatment. At T90, this channel shift was further accentuated for the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments as NCR values decreased to 0.2. Meanwhile, the *A. auriculiformis* treatment showed an increase in NCR with a final value at T90 (NCR = 0.5) that was not significantly different from that of the control.

At the beginning of the experiment, the initial value of EI was high (EI = 88.6), indicating that the soil was rich in nutrients. During the first 45 days of the trial, EI decreased for all treatments, especially in the *A. auriculiformis* treatment, in which the EI value was lower than the control at T45 (Fig. 3c). The low EI values indicated low resource availability and resource fluxes in the soil. In contrast, the EI value of the *C. zanzibarica* treatment increased between T45 and T90 and was higher than that of the control at T90 ($p < 0.1$), indicating higher resource availability and fluxes in this treatment.

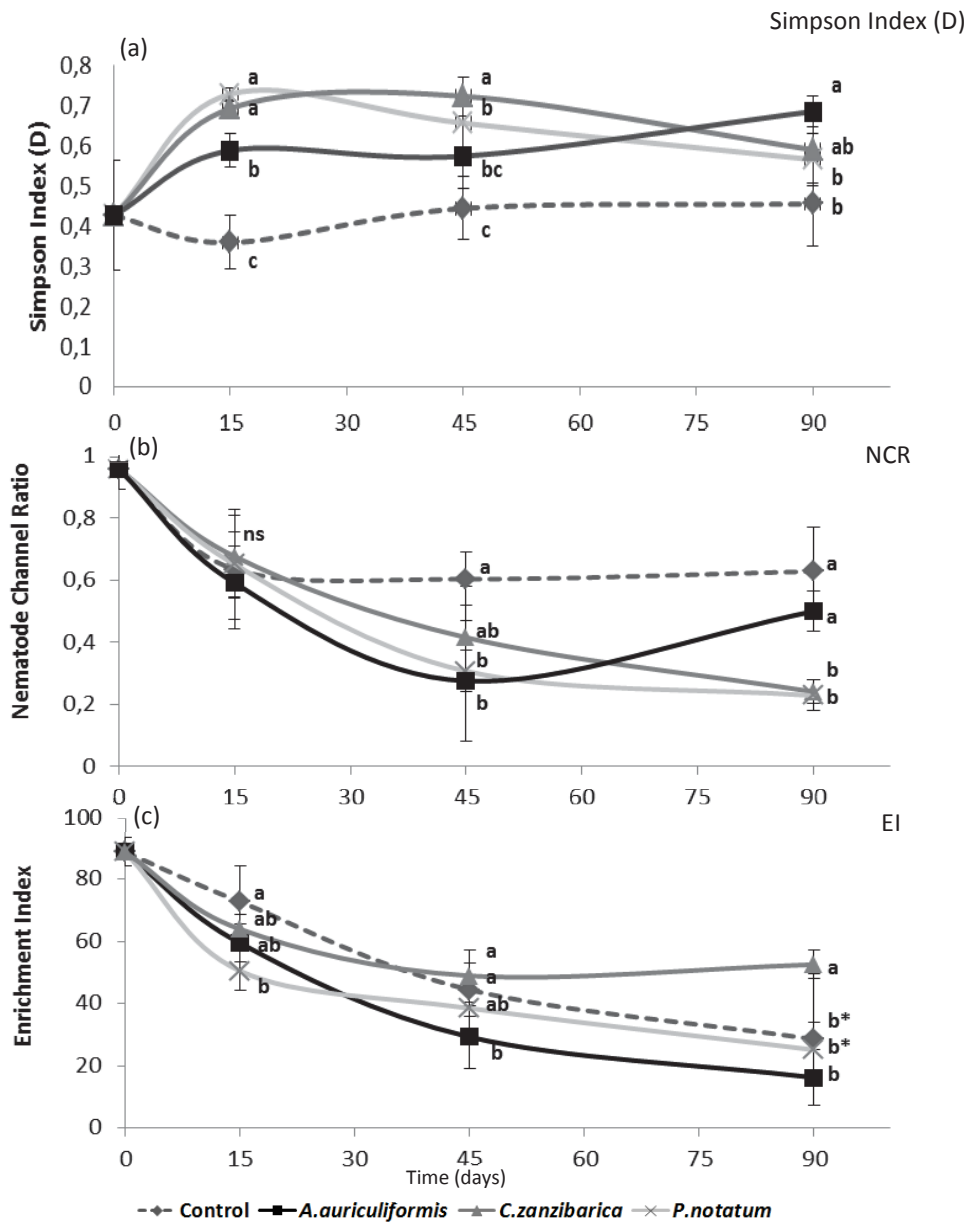


Figure 3 : Temporal dynamic of: (a) Simpson Index of diversity (D), (b) Nematode Channel Ratio (NCR) and (c) Enrichment Index (EI) in soils with litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs) among the 90 days of the trials. Simpson Index has been calculated on the abundance of nematodes in the different functional guilds with the Simpson formula, (1949). Means \pm SD (n=6). at each date followed by the same letter are not significantly different (ANOVA, Pairwise student's t -test correction Bonferroni, p-value<0, 05; *: p-value < 0, 1).

3.3. Changes in soil nematode taxa after 90 days

Differences in nematode abundance among treatments for PPN and FLN taxa were found at T15, T45, and T90, but only results at T90 are presented here, as they illustrate long-term effects of litter inputs (Table 2). Of the 27 families identified, 9 showed significant differences in abundance between treatments on this date: Rhabditidae (Ba1), Cephalobidae (Ba2), Plectidae (Ba2), Anguinidae (Fu2), Aphelenchidae (Fu2), Aphelenchoididae (Fu2), Leptonchidae (Fu4), Qudsianematidae (Om4), and Rotylenchulidae (PP3) (for which the only representative was *Rotylenchulus reniformis*). Among the FLN families, the family Aphelenchidae (Fu2) and the genus *Ditylenchus* (Fu2) were the most numerous taxa in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments, respectively (Table 2). For all treatments, bacterivore nematodes were mostly represented by the family Cephalobidae (Ba2). By contrast, Rhabditidae (Ba1) was the most numerous FLN family at the beginning of the trial (data not shown). At T90, nematode populations of Leptonchidae (Fu4) and Qudsianematidae (Om4) were significantly superior to those of the other treatments in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments but were nonetheless low (< 100 ind./100 g dry soil, Table 2).

In all, 7 PPN taxa were observed in the studied soil; nevertheless, significant abundance differences among treatments were only measured for *R. reniformis* (Table 2). At T90, the *R. reniformis* population abundance was significantly higher in the *A. auriculiformis* treatment than in the control, while it was significantly lower in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments than in the control. *R. reniformis* was the most abundant PPN taxon in the studied soils at T90 (> 400 ind./100 g dry soil), representing more than 80% of the PPNs observed throughout the trial. Other PPN taxa were represented by just a few individuals at T90 (< 100 ind./100 g dry soil), with no significant differences among treatments.

Table 2 : Abundance of nematode taxa (ind./100g dry soil) in soil 90 days after litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs). FG = Fonctionnal guilds identified by trophic group (Ba= bacterivore; Fu= Fungivore; O = Omnivore; Ca = Carnivore) and a c-p value (from 1 to 5), representing the nematode life strategy according to Bongers (1990). Means (n=6) followed by the same letter in row are not significantly different (ANOVA, Pairwise student's t-test correction Bonferroni, p-value < 0, 05).

Taxa	FG	Control	<i>P. notatum</i>	<i>C. zanzibarica</i>	<i>A. auriculiformis</i>	p-value
Rhabditidae - Active	Ba1	11c	126b	373a	53bc	<0,0001
Rhabditidae - <i>Dauer larvae</i>	Ba1	198	196	207	242	0,31
Cephalobidae	Ba2	44c	811a	428b	723ab	<0,01
Plectidae	Ba2	0c	33a	31ab	9ab	0,04
Achromadoridae	Ba3	0	0	10	0	0,12
Desmodoridae	Ba3	1	0	0	6	0,24
Prismatolaimidae	Ba3	4	8	7	3	0,74
Rhabdolaimidae	Ba3	3	7	0	0	0,17
Teratocephalidae	Ba3	1	0	0	0	0,31
Alaimidae	Ba4	23	21	24	45	0,48
Anguinidae (<i>Ditylenchus</i>)	Fu2	51c	2386a	641b	751b	<0,0001
Aphelenchidae	Fu2	12c	1015b	1871a	84c	<0,001
Aphelenchoididae	Fu2	3b	23b	252a	28ab	<0,001
Diphtherophoridae	Fu3	0	0	4	3	0,59
Leptonchidae	Fu4	0b	26a	30a	0b	0,02
Dorylaimidae	O4	12	30	18	22	0,82
Nordiidae	O4	124	34	101	83	0,19
Qudsianematidae	O4	0b	61a	63a	15b	<0,01
Aphelenchoididae (<i>Seinura</i>)	Pr2	0	0	0	7	0,11
Mononchidae	Pr4	1	0	3	3	0,76
Aporcelaimidae	Pr5	10	35	23	5	0,18
Nygolaimidae	Pr5	0	10	0	7	0,11
Tylenchidae	PP2	16	38	29	77	0,17
Criconematidae	PP3	1	0	0	0	0,32
<i>Helicotylenchus.sp</i>	PP3	22	21	17	54	0,055
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	PP3	21	9	49	30	0,07
<i>Pratylenchus sp</i>	PP3	38	36	32	59	0,42
<i>Radopholus sp</i>	PP3	5	0	0	0	0,057
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	PP3	893b	578c	489c	1597a	<0,0001

3.4. Nematode infective potential of soil

The NIP assessment before litter incorporation (T0) revealed that the soil was clearly able to promote banana root infections by *Radopholus similis* (4226 ind./100 g fresh banana roots), *Pratylenchus coffeae* (10701 ind./100 g fresh banana roots), *Helicotylenchus multicinctus* (9528 ind./100 g fresh banana roots), and, to a lesser extent, *Rotylenchulus reniformis* (1148 ind./100 g fresh banana roots).

Soil NIP results at T90 for the different treatments are given in Figure 4. Soil infective potential for *R. similis* did not significantly differ among treatments, including the control, at T90. This result indicates that there were no specific effects of litter quality or litter inputs on the soil NIP for *R. similis*. Furthermore, the *R. similis* population in the control was 4-fold higher at T0 than at T90 (ANOVA, $p < 0.05$), indicating a reduced infective potential of the soil for *R. similis* after 90 days of incubation without litter input.

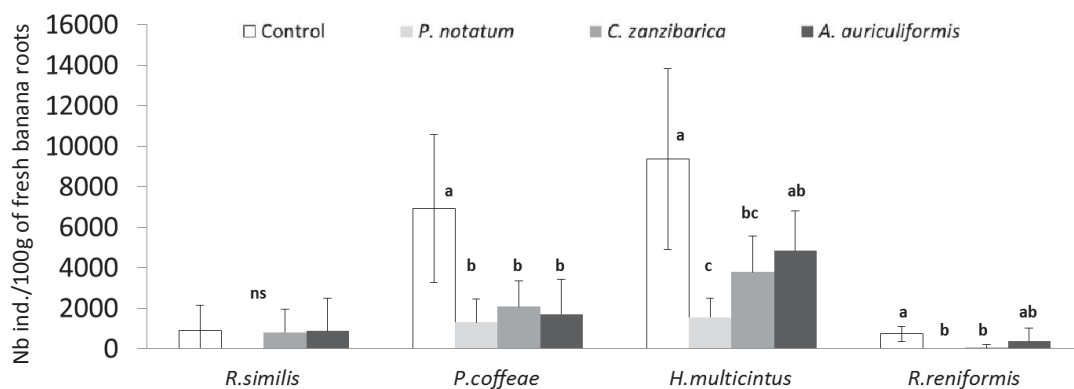


Figure 4 : Nematode Infective Potential (NIP) of soils 90 days after litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs). NIP was revealed by an 8 weeks duration biological test in which a banana vitoplantlet was planted in the studied soil possibly infected by parasitic nematode populations. At the end of the biological test, parasitic nematodes present in banana roots were identified, counted and express as number of individual per 100g fresh roots. Means \pm SD (n=6) followed by the same letter in rows are not significantly different; ns: non-significant (ANOVA, Pairwise student-test correction Bonferroni, p -value $< 0, 05$).

All litter-amended treatments exhibited a significantly lower soil infective potential towards *P. coffeae* than did the control (Fig. 4). The *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments also significantly reduced soil infective potential towards *H. multicinctus* and *R. reniformis*, compared with the control, while *A. auriculiformis* did not. There were no differences in soil infective potential for *P. coffeae*, *H. multicinctus*, or *R. reniformis*, in a comparison of the NIP of the control at T90 to the NIP of the control at T0 (ANOVA, $p < 0.05$). These results indicated that the soil infective potential of the control did not vary for these PPNs during the trial.

3.5. Nitrogen mineralisation and microbial biomass in soil

At T15, nitrogen mineralisation (expressed as the index Nmb) was negative for all treatments, indicating that soil mineral nitrogen was re-organized by soil organisms during the first 15 days following litter inputs (Table 3). This consumption increased throughout the trial for the *P. notatum* and *A. auriculiformis* treatments, while the Nmb index in the *C. zanzibarica* treatment returned to positive values from T45 to T90. Thus, the mineralization products of the organic nitrogen contained in the *C. zanzibarica* treatment (NH₄⁺ and NO₃⁻ forms) started to be measured in soil 45 days after litter inputs.

The *P. notatum* and *A. auriculiformis* treatments had lower microbial biomass than the control at T15 (Table 3), but this situation was temporary, as microbial biomass in these two treatments exceeded that of the control at T45 and T90. Conversely, microbial biomass was significantly higher in the *C. zanzibarica* treatment than in the control for all sampling dates, peaking at T15 (76.5 mg kg⁻¹ dry soil, Table 3).

Tableau 3 : Nmineralized net/Nbrought (index Nmb) and mean microbial biomass-N (MB-N) of soil in soils with litter inputs of *Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* or *Paspalum notatum* (Control = no litter inputs) among the 90 days of the trials. Means (n=6) at each date followed by the same letter in column are not significantly different (ANOVA, Pairwise student-test correction Bonferroni, P<0, 05).

Date	Treatment	Nmb	MB-N mg kg ⁻¹ dry soil
T15	Control	-	30,1b
	<i>P. notatum</i>	-10,8b	19,7c
	<i>C. zanzibarica</i>	-3,7a	76,5a
	<i>A. auriculiformis</i>	-11,0b	18,4c
T45	Control	-	22.2d
	<i>P. notatum</i>	-17,6b	36.8c
	<i>C. zanzibarica</i>	1,9a	73.4a
	<i>A. auriculiformis</i>	-18,9b	44.1b
T90	Control	-	27.3b
	<i>P. notatum</i>	-30,3b	39.0a
	<i>C. zanzibarica</i>	11,5a	48.0a
	<i>A. auriculiformis</i>	-32,2b	43.5a

4. Discussion

4.1. Biochemical characteristics of litter drive nematode ecological successions

The structure of FLN communities, their abundance, and their ecological successions within basal functional guilds differed according to litter biochemical characteristics during the 90-day experiment. *C. zanzibarica* and *P. notatum* litters, rich in cellulose or hemicellulose (which are polysaccharides), strongly stimulated the basal functional guilds of the nematode community, as indicated by the high populations of Ba1, Ba2, and Fu2 nematodes. These high populations evidently resulted from the abundance of bacteria and fungi, the principal trophic resources of these nematodes, which performed the decomposition of the added litters. By contrast, lower FLN populations were observed in the *A. auriculiformis* treatment group indicated that their activity was less stimulated in this treatment. *A. auriculiformis* litter was selected for its high lignin content, lignin being a polymer of aromatic alcohols. This finding is consistent with the fact that lignin is more recalcitrant to decomposition than are cellulose and hemicellulose (Melillo et al., 1982, Swift et al., 1979; Vanlauwe et al., 2005). Nevertheless, all litter inputs stimulated the diversity within the nematode functional guilds. This result confirms that litter inputs globally favour soil activity and diversity (Chapin et al., 1997).

FLN dynamics were generally similar for cellulose- and hemicellulose-rich litter from *C. zanzibarica* and *P. notatum*, especially for bacterivorous and fungivorous nematodes. Nevertheless, observed species differed according to treatments. Rhabditidae (Ba1) were more numerous in the *C. zanzibarica* treatment, which had higher nitrogen content than the *P. notatum* treatment. The results are consistent with those of Ferris and Matute (2003) who also observed higher Rhabditidae abundance in soil following litter input with a low C:N ratio than for litter with a high C:N ratio. Furthermore, *P. notatum* increased the abundance of *Ditylenchus* (Fu2), while *C. zanzibarica* litter improved Aphelenchidae (Fu2). The feeding preferences of *Ditylenchus* and Aphelenchidae nematodes are known to vary (Chen and Ferris, 2000; Ruess et al., 2000). Thus, we suggest that differences in nematode fungivore taxa could be the result of fungal species preferences for certain litter characteristics, as stated by Garret (1951) and Hanson et al. (2008). Additional observations on fungal species development, for example by using barcode sequencing of the rRNA precursor, should clarify the link between litter decomposition and fungivorous nematode species dynamics (Rajala et al., 2011).

Our results indicate that the soil food web was disturbed by the long-lasting effects of important resource inputs on basal trophic groups. Indeed, generalist fungal- (Fu2) and bacterial-feeders (Ba2) abundances were still stimulated three months after resource inputs. By contrast, some authors reported that the abundance peaks of these functional guilds were only short-term (i.e. 15 to 21 days

after *Crotalaria* litter or a mix of plant litter was added to soils) (Tabarant et al., 2011; Wang et al., 2004). This means that the large resource input we supplied over a short time created a substantial resource pulse. Such resource pulses can induce long-lasting changes in the dynamics of consumers and their predators and create persistent effects in soil communities (Yang et al., 2008). We expected to induce a bottom-up trophic cascade, leading to changes in the dynamics of consumers and their predators, by amending the soil with litter inputs. Nevertheless, the abundance of omnivorous and predatory nematodes did not increase in our study. Gruver et al. (2010) also observed higher abundance of bacterivorous and fungivorous nematodes three months after rye hay was incorporated into soil from a corn field. In their study, the abundance of omnivorous nematodes increased 6 months after rye hay amendment. Thus, we suggest that a longer duration of our experiment time would probably help to further characterise the effects of different litter inputs on soil nematode communities.

4.2. Nitrogen release and decomposition pathway in soil

The litter C:N ratio did not determine the decomposition pathway but did drive nitrogen release in soil. Indeed, our results confirmed that litter with a high C:N ratio induced the immobilization of soil nitrogen, whereas litters with a low C:N ratio promoted nitrogen release in soil (Swift et al., 1979). Nevertheless, we did not find a link between the litter C:N ratio and decomposition pathways in soil. Litter inputs of *C. zanzibarica* and *P. notatum* both promoted a fungal decomposition pathway during the assay, even though they showed quite different C:N ratios (19.6 and 57, respectively). By contrast, the *A. auriculiformis* litter (C:N = 62) promoted a balanced bacterial/fungal decomposition pathway 90 days after litter inputs. These results are not consistent with those of Ruess and Ferris (2004), who stated that the decomposition pathway mainly relies on the C:N ratio of the organic matter brought to the soil. However, some other studies have already pointed out few differences in ecological successions from bacterivorous to fungivorous nematodes over 6–10 months in soil to which low C:N or high C:N plant litters have been added (Ferris and Matute, 2003; McSorley and Frederik, 1999). Like these authors, we assume that the biochemical characteristics of the resource and life history characteristics of the stimulated nematode populations explain the differences in nematode successions that we observed.

We suggest that nitrogen release from *C. zanzibarica* litter was mainly due to higher microbial biomass and Ba1 nematode grazing activities, as reflected by the higher EI value in this treatment. This phenomenon highlights the labile property of the *C. zanzibarica* litter towards decomposition, which makes it suitable for use as a green manure. Nonetheless, the decrease in microbial biomass and Ba1 nematode abundance observed at T90 in this treatment may indicate that the more labile components of the litter had already been consumed at that sampling date.

We expected that the *A. auriculiformis* litter, which is rich in lignin, would induce a fungal decomposition pathway (Rodriguez et al., 1996; Steffen et al., 2000). We assumed that during the first 45 days of *A. auriculiformis* litter incubation, lignin would be exposed to decomposition and would thus favour fungal decomposition. But after 45 days, due to the fine crushing of the litter and to fungal activity, carbohydrates and wall proteins of wood cells that were initially protected by lignin could have been more easily exposed to decomposition. This scenario would favour balanced bacterial/fungal activity, as has been reported by several authors (Fioretto et al., 2005; Greaves, 1971).

Allelopathical compounds may have altered the decomposition of litter and thus nematode successions in the *A. auriculiformis* treatment. The litter of *A. auriculiformis* contains high levels of polyphenols and saponin, which potentially have antioxidant and antimicrobial properties (Krishnaiah et al., 2011; Mandal et al., 2005; Singh et al., 2007). These properties could have limited microbial growth and thus the abundance of bacterivore and fungivore nematodes, as we observed during the first 15 days of the study. As microbial biomass and the abundance of microbial grazers started to increase after 45 days, it appears that these antimicrobial effects are short-time effects. By contrast with the other treatments, *P. notatum* litter reduced nitrogen mineralisation and microbial biomass while increasing the populations of microbial grazer nematodes during the first 15 days. Evidently, there is a lag between nematode abundance and microbial biomass responses to litter inputs at this sampling date (Zelenev et al., 2004).

4.3. Regulation of plant-parasitic nematodes

4.3.1. Hemicellulose- and cellulose-rich litter improve regulation of banana PPNs

The litters with high levels of cellulose or hemicellulose, the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments, were the most efficient at reducing the soil infective potential towards *P. coffeae*, *H. multincinctus*, and *R. reniformis*. This finding is consistent with that of Tabarant et al. (2011), who tested different organic amendments for regulating banana PPNs. In their work, a cellulose-rich litter (plant residues from pruning) was also the most effective litter to reduce soil infective potential towards *P. coffeae* and *R. reniformis*. In contrast, we found that *A. auriculiformis* litter did not effectively decrease the soil infective potential towards *H. multincinctus* and *R. reniformis*. To our knowledge, this is the first study to test the potential of ligneous litter to control banana PPNs.

Among PPN taxa in soil samples at T90, only *R. reniformis* showed differences in abundance between treatments. *R. reniformis* is a semi-endoparasitic reniform nematode that, surprisingly, increased in abundance in the *A. auriculiformis* treatment in the absence of a host plant. Tabarant et al. (2011) also observed this phenomenon when they used sugarcane residues or sugarcane refinery

sludge to amend soil from a banana plantation. Some populations of this nematode are capable of parthenogenesis, and eggs can survive more than 10 days before hatching (Wang, 2013). These biological properties make the species difficult to control in the field (Wang et al., 2001) and can partially explain our observations. By contrast, the lower abundance of *R. reniformis* in the *C. zanzibarica* and *P. notatum* treatments at T90 suggest that these litter inputs caused soil conditions that were depressive for this plant-parasitic taxon. Finally, the NIP method revealed that the infective potential of soils varied independently of PPN species abundance in soils.

4.4. Possible mechanisms of PPN regulation

Changes in the micro-food web structure and the abundance of FLNs induced by decomposition of litter inputs reduced the infective potential of soils by banana PPNs. Indeed, no differences in the abundance of *P. coffeae* and *H. multincinctus* were recorded in any of the soils before banana vitroplantlets were planted, but amended soils tended to contain a lower abundance of those PPN species in the roots of banana plants 2 months later. We assume that the decomposition of litter favoured the following three mechanisms of PPN suppression (Akhtar and Malik, 2000; McSorley, 2011; Oka, 2010):

1) *Predation by higher trophic levels.* As no litter input treatments increased the abundance of predatory nematodes over the control, it appears that top-down regulation through direct nematode predation did not occur in our study. Nevertheless, as *C. zanzibarica* and *P. notatum* litter inputs slightly but significantly increased *Qudsianematidae* (Om4) and *Leptonchidae* (Fu4) abundance in soil, energy transfer to higher trophic levels may have started to occur in these treatments. A fungal decomposition pathway tends to promote greater carbon sequestration in soils than a bacterial one (Bardgett and McAlister, 1999; Six et al., 2006). Thus, we suggest that energy transfers were favoured by the fungal decomposition observed in these treatments but were highly limited due to the short duration of our experiment (Khan and Kim, 2007; Sanchez-Moreno and Ferris, 2007).

2) *Antagonist microflora activity.* Many soilborne bacteria or fungi are nematode parasites (Akhtar and Malik, 2000; Siddiqui and Mahmood, 1996, 1999; Wang and Hooks, 2009). *Crotalaria* litters have been shown to increase the abundance of nematode-trapping fungi and parasites of nematode eggs in soils (Wang et al., 2002, 2003). These organisms provide good potential for PPN regulation and their abundance can also be promoted by amendment of oat hay and crustacean chitin (Akhtar and Malik, 2000). A specific analysis of the fungal community developed in each soil treatment would have allowed us to determine whether stimulation of antagonistic fungi occurred during our assay.

3) *Microbial biomass activity.* All litter inputs induced higher microbial biomass than in the control after 90 days. The stimulation of the soil microbial activity potentially enhances soil

enzymatic activities, along with the release of microbial metabolites that may exhibit detrimental effects on PPNs (Atkar and Malik, 2000).

Release of allelopathical compounds with nematicidal activity could also have occurred following the incorporation of *Crotalaria* spp. litter in soil (Chitwood, 2002; Oka, 2010). These plant species are known to contain dehydropyrrolizidine alkaloids that show short-term and reverse nematostatic effects (Colegate et al., 2012; Jourand et al., 2004a, 2004b; Thoden et al., 2009). These effects do not seem to affect the long-term development of FLN communities (Wang et al., 2001, 2004, 2011). Thus, in our study, nematotoxic effects could have occurred in the *C. zanzibarica* treatment, lowering PPN abundance during the first days of the assay. To our knowledge, no study has yet shown nematicidal properties associated with *P. notatum* or *A. auriculiformis* litter inputs.

As soil infective potential for *R. similis* in the control was significantly lower at T90 than at T0, and because no difference was observed among all treatments at T90, it appears that the absence of a susceptible host plant was the major mechanism that led to the suppression of this banana root-feeding taxon. This finding is fully consistent with the short half-life of this nematode of 17 days in a saturated andosol (Chabrier et al., 2010).

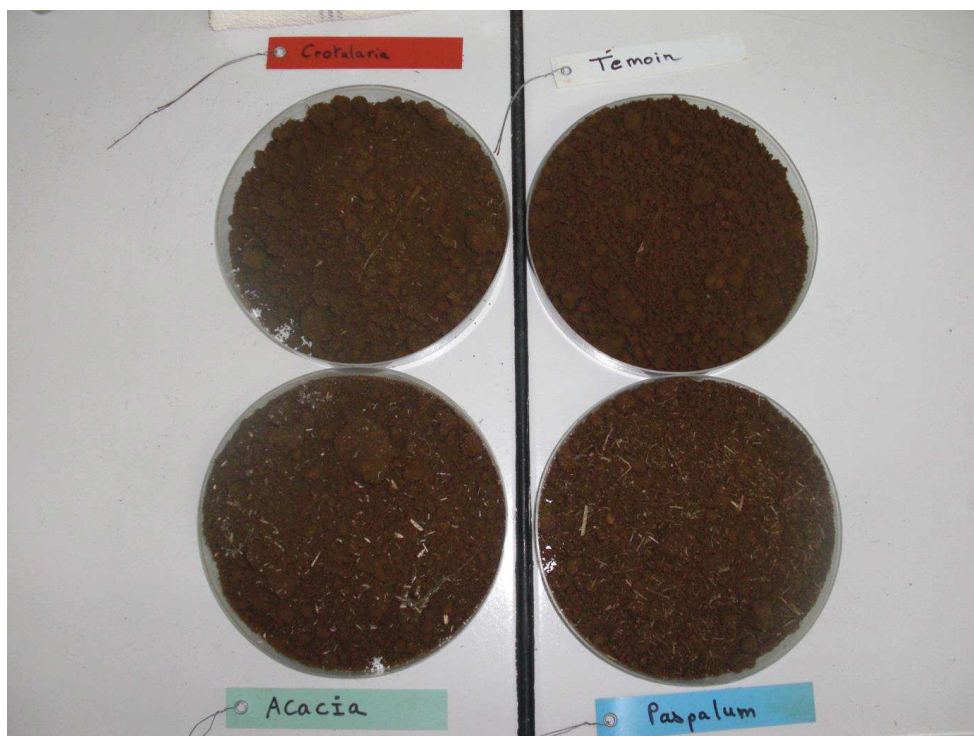
5. Conclusions

In the present study, cellulose- and hemicellulose-rich plant litters from *C. zanzibarica* and *P. notatum*, respectively, were the most efficient litters for the control of major banana parasitic nematodes in the soil of a banana field. These two plant litters induced similar functional nematode successions and favoured a fungal decomposition pathway in the soil. Our results suggest that the biological processes involved in the decomposition of plant litters added to soil may interact at a deep level with the mechanisms of regulation of PPNs. The biochemical characteristics of the litters that were incorporated, such as their cellulose, hemicellulose, lignin and nitrogen content, appeared to be critical factors determining nematode successions and the decomposition pathway. In parallel, the C:N ratio of plant litters determined nitrogen release dynamics, but no relationship was found between the level of nitrogen release and the decomposition pathway. Polyphenols and other allelopathic compounds from litters may also have antimicrobial and nematotoxic effects. Taking into consideration the biochemical characteristics of cover plants can inform the choice of a cover crop and reduce the incidence of banana-parasitic nematodes. *C. zanzibarica* also presented good potential as a green manure plant, as it increased the soil mineral nitrogen content 45 days after litter incorporation.

We performed this microcosm experiment under controlled conditions with high quantities of litter inputs and over a short period of 90 days. Changes in the basal trophic group of the soil food web illustrated an ongoing bottom-up trophic cascade. An experiment of longer duration would probably have stimulated higher trophic levels, including nematode predators. Further studies are needed in the field, including monitoring of the parasitic and predatory microflora, in order to validate our observations in the field and better understand natural PPN regulation.

6. Annexes

Annexe 1 : Photographies du dispositif expérimental et des sols échantillonnés après 90 jours d'incubation



II. Influence de plantes vivantes sur les communautés de nématodes d'un sol de bananeraie en phase d'interculture – Cas d'étude des espèces *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis*

Résumé :

Les plantes vivantes libèrent dans les sols diverses molécules organiques qui constituent des ressources pour la pédofaune. En fonction de leurs statuts d'hôtes, elles peuvent également induire ou contraindre le développement de populations de nématodes phytoparasites. Elles sont ainsi en interaction constante avec les réseaux trophiques des sols et peuvent en modifier le fonctionnement. Les plantes peuvent donc constituer un levier d'action pour modifier la structure des réseaux trophiques du sol et notamment les communautés de nématodes phytoparasites.

Nous avons évalué les effets de la culture des espèces végétales *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* sur les réseaux trophiques d'un sol de bananeraie en phase d'interculture. Nous avons également suivi l'effet de ces plantes sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites du bananier. Au cours de cette étude, nous avons eu recours à l'analyse fonctionnelle des communautés de nématodes libres du sol pour approcher la structure des réseaux trophiques du sol. *C. zanzibarica* a induit le développement d'un milieu riche en nutriment mais a limité le développement des nématodes bactérivores Ba1. *P. notatum* a favorisé les nématodes fongivores et induits les communautés les plus diversifiées tandis que *A. auriculiformis* est apparu défavorable aux nématodes fongivores (Fu2). Nous n'avons pas observé de lien entre les biomasses produites par les différentes plantes et les abondances de nématodes libres dans les sols et les plantes ne se sont pas différenciées par rapport à leurs effets sur les flux d'azote dans le sol. Les trois espèces végétales ont induit une réduction des populations de *R. similis* mais ont également modifié les communautés de nématodes phytoparasites dans les sols et le potentiel infectieux qu'elles génèrent. *P. notatum* et *C. zanzibarica* ont induit une régulation des populations de *P. coffeae* et constituent de bons candidats pour une implantation en interculture dans les agrosystèmes bananiers. En revanche *A. auriculiformis* a favorisé le développement de *P. coffeae* et doit être évité. Plusieurs espèces de nématodes polyphages sont parasites des bananiers et nos résultats indiquent qu'il est nécessaire de mesurer le statut d'hôte des espèces végétales vis-à-vis de chacune de ces espèces de nématodes avant d'introduire du matériel végétal dans les parcelles de bananeraie.

1. Introduction

Au cours de leur croissance, les plantes libèrent diverses molécules organiques dans les sols par rhizodéposition. En fonction de leurs statuts d'hôtes, elles peuvent également induire ou contraindre le développement de populations de nématodes phytoparasites. Il en résulte une zone d'activités biologique et chimique intense autour des racines, nommée la rhizosphère (Beare et al., 1995 ; Hiltner, 1904 in Hartmann et al., 2009). Dans cette zone d'activité biologique, les plantes sont en interaction constante avec les réseaux trophiques du sol et influencent la structure et l'activité de ces derniers aussi bien à l'échelle racinaire (De Deyn and Van der Putten, 2005; Wardle, 2006) qu'à celle des écosystèmes (Bezemer et al., 2010; De Deyn et al., 2008).

Les études des mécanismes d'interaction plantes/organismes du sol ont mis en évidence des liens entre rhizodépôts et fonctionnement écosystémique du sol. Par exemple, l'exsudation (processus actif) de molécules nématotoxiques peut induire des diminutions d'abondances de nématodes phytoparasites dans les sols et participer aux fonctions de régulation biologique (Bais et al., 2006; Bonkowski et al., 2009). Les genres *Crotalaria* et *Tagetes* ont ainsi été mis en avant pour leur capacité à exsuder des alcaloïdes nématotoxiques dans les sols (deshydrolizidine et alpha-thieryl respectivement) et à réduire les populations de *Radopholus similis* (Chitwood, 2002 ; Wang et al., 2002 ; Van der Veken et al., 2008). Cependant les effets varient selon les espèces de nématodes phytoparasites et les variétés des espèces végétales considérées et nécessitent donc des études spécifiques (Hooks et al., 2010; Wang et al., 2002). Au cours de l'exploration racinaire, les rhizodépôts peuvent constituer une ressource organique pour les micro-organismes du sol et modifier la décomposition de la matière organique dans les sols. (Dijkstra and Cheng, 2007 ; Jones et al., 2004). Par effet de cascade trophique « bottom-up », la stimulation de l'activité microbienne aux abords des racines peut induire la stimulation de leurs prédateurs (e.g. nématodes et les protozoaires bactériophages ou fongivores), et de là celle d'autres organismes appartenant aux niveaux trophiques supérieurs (e.g. nématodes et acariens omnivores et prédateurs) (Blanchart et al., 2006; Djigal et al., 2012; Hunter and Price, 1992; Ruf et al., 2006). Ainsi les plantes peuvent influencer les réseaux trophiques des sols et orienter le fonctionnement de ces derniers dans les parcelles agricoles.

Après seulement quelques cycles de culture, les sols de bananeraie présentent généralement d'importantes populations de nématodes parasites, parmi lesquels *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* sont les plus dommageables (Gowen et al., 2005; Pattison et al., 2011; Tabarant et al., 2011). L'implantation de couverts de plantes de services non-hôtes de ces nématodes dans les parcelles infestées durant une période d'interculture génère de bons résultats (Gowen et al., 2005; Van der Veken et al., 2008). Cette pratique pourrait également être un moyen de stimuler l'activité

et la structure des réseaux trophiques du sol. Cependant le manque de connaissances de l'effet des plantes sur le fonctionnement des sols en bananeraie limite le choix des plantes à favoriser. Définir l'effet de l'implantation des plantes de services non-hôtes sur les réseaux trophiques et notamment sur les flux de nutriments liés à la décomposition de la matière organique pourrait permettre de sélectionner des plantes les plus adaptées à l'interculture dans les bananeraies.

Au cours d'un essai en microcosmes en milieu contrôlé d'une durée de 90 jours, nous avons évalué l'effet de l'implantation des espèces *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* sur les communautés de nématodes libres en tant que bio-indicateurs des réseaux trophiques du sol (Bongers and Bongers, 1998; Ferris et al., 2001; Yeates, 2003). Nous avons également suivi l'effet de ces plantes sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites du bananier. Les trois espèces végétales ciblées présentent une forte capacité de recouvrement du sol, une forte aptitude à produire de la biomasse et un statut non-hôte vis-à-vis du nématode parasite du bananier *Radopholus similis*. Elles diffèrent par leurs morphologies, respectivement herbacée, arbustive et arborescente. Nous proposons l'hypothèse que la culture de ces plantes modifie de manière différentielle i) les communautés de nématodes libres du sol. Nous chercherons notamment à identifier des liens entre les biomasses racinaires produites et les effectifs de ces communautés. ii) les populations de *R. similis* et les autres taxons de nématodes parasites du bananier présents dans les sols ainsi que les potentiels infectieux que ces populations génèrent iii) les flux d'azote minéral dans le sol.

2. Matériels et méthodes :

2.1. Echantillonnages et analyses de sol

200 litres de sol ont été prélevés en Guadeloupe (16°N, 61°W) sur les 20 premiers centimètres d'une parcelle de bananier précédemment cultivée durant 4 années (Cavendish, AAA, cv Grande naine). Le sol de la parcelle est classifié en tant qu'Andosol (FAO, 1994). Lors du prélèvement ce sol montrait les compositions suivantes : argile (62%), limon (32%), sable (6%), carbone d'origine organique (3,9%), matières organiques (6,9%) et teneur totale en azote (4,2%) avec un pH (H₂O) de 5,2. Il s'agit de la parcelle utilisée pour l'essai présenté en Partie 1 de ce chapitre. L'échantillonnage du sol a été effectué en suivant le même protocole. Au moment de l'échantillonnage, ce sol présentait un fort potentiel infectieux vis-à-vis des nématodes parasites du bananier, avec l'aptitude d'induire dans les racines de bananiers sains et après 8 semaines de culture en milieu contrôlé des populations de *Pratylenchus coffeae* (6929 ind/100g racine fraîche) et *d'Helicotylenchus multicinctus* (9368 ind/100g racine fraîche) et dans une moindre mesure des populations *Radopholus similis* (910 ind/100g racine fraîche) et *Rotylenchulus reniformis* (744 ind/100g racine fraîche).

2.2. Dispositif expérimental

Quatre traitements ont été comparés en microcosme (pot de 2 litres) au cours de cet essai : trois traitements dans lesquels les espèces *Crotalaria zanzibarica*, *Paspalum notatum* cv *pensecola* et *Acacia auriculiformis* ont été semées en culture monospécifique, et un traitement témoin gardé en sol nu. Les semis ont été réalisés de façon que trois individus de *C. zanzibarica* et *A. auriculiformis* se développent par microcosme, tandis que dix individus ont été conservés pour le traitement *P. notatum* en raison de la petite taille des individus de cette espèce (couvert herbacé). Les microcosmes ont ensuite été disposés dans une salle de culture présentant les conditions suivantes : T°C : 25°C ± 1°C, humidité relative atmosphérique : 85% et luminosité : 8.25 MJ.m² pendant 12h par jour. Le dispositif expérimental ainsi que les dates d'échantillonnage ont été les mêmes que pour l'essai présenté en partie 1 de ce chapitre, à savoir : 18 microcosmes par traitement, 3 dates d'échantillonnage (T= 15 jours, T = 45 jours, T= 90 jours), 6 microcosmes prélevés par date d'échantillonnage et 6 microcosmes à T0 prélevés avant semis des couverts. Deux fois par semaine, les microcosmes ont été pesés, et l'humidité des sols maintenue à la capacité au champ par apport d'eau distillée. A chaque date d'échantillonnage, les plantes issues des microcosmes échantillonnés étaient pesées et leur poids frais était pris en compte pour les arrosages bihebdomadaires des microcosmes restant. Par ailleurs les biomasses sèches aériennes, souterraines et totales étaient mesurées et exprimées en grammes de masse sèche par microcosme (g MS/microcosme).

Les communautés de nématodes du sol, les teneurs en azote et les biomasses microbiennes ont été mesurées à chaque date d'échantillonnage (T15, T45 et T90) sur 6 pots par traitement (n=6). Pour déterminer les conditions initiales, ces analyses ainsi que la mesure du potentiel infectieux en nématodes (PIN) du sol ont également été effectuées sur les 6 pots prélevés à T0. Enfin, afin de déterminer l'effet de la culture des différentes espèces végétales sur le potentiel infectieux des sols, une autre mesure du PIN des sols a été réalisée sur les 6 pots par traitement prélevés à T90 (n=6). (Voir chap III, I.2 pour les méthodes d'analyses des communautés de nématodes, des teneurs en azote et les biomasses microbiennes, la mesure du potentiel infectieux des sols et les calculs des indices écologiques).

2.3. Analyses statistiques

Nous avons développé un premier modèle linéaire généralisé à distribution de Poisson pour analyser les abondances de nématodes libres du sol (FLN) en fonction du traitement (*Crotalaria*, *Paspalum*, *Acacia*, Témoin sol nu), de la date d'échantillonnage (T0, T15, T45, T90), de leur appartenance aux différents groupes fonctionnels observés (Ba1, Ba2, Ba3, Ba4, Fu2, Fu3, Pr2, Pr3, Pr4, Pr5) et des interactions entre les différents facteurs. Nous avons développé un second modèle

linéaire généralisé à distribution de Poisson pour analyser les abondances de nématodes phytoparasites (PPN) observés dans le sol en fonction du traitement (*Crotalaria*, *Paspalum*, *Acacia*, témoin sol nu), de la date d'échantillonnage (T0, T15, T45, T90), de leur appartenance aux différents taxa de nématodes phytoparasites observés (*Radopholus similis*, *Pratylenchus sp*, *Helicotylenchus sp*, *Rotylenchulus. sp*), et des interactions entre les différents facteurs. Nous avons utilisé une méthode « backward » pour développer les modèles. Cette méthode consiste à créer un modèle prenant en compte l'ensemble des variables mesurées et les interactions entre ces variables, puis à retirer un à un les termes non-significatifs. Pour chaque terme, nous avons testé la différence des modèles avec et sans le terme considéré en comparant la variance des modèles (ANOVA, test du χ^2). Les modèles développés présentaient de la sur-dispersion des résidus et nous avons intégré cette propriété dans les modèles en utilisant une loi de distribution de quasi-Poisson (O'hara and Kotze, 2010). Pour chaque traitement, nous avons également comparé les abondances de nématodes libres appartenant aux différents groupes fonctionnels observés à chaque date d'échantillonnage (T0, T15, T45, T90) par test de Kruskal-Wallis.

A chaque date d'échantillonnage, nous avons comparé les abondances de nématodes, les valeurs des indices écologiques, indices de diversité de Shannon (H'), de diversité spécifique ainsi que les teneurs en nitrate (NO_3^-), ammonium (NH_4^+) et biomasses microbiennes (BM-N) des sols des différents traitements par analyse ANOVA à 1 facteur. Dans le cas de différences significatives, nous avons effectué des analyses Post-Hoc en comparant les valeurs de chaque traitement par test de Student avec correction de Bonferroni (pairwise Student's t test). Les résultats des mesures de potentiel infectieux des sols en nématodes (PIN) ont également été analysés par ANOVA-1-facteur. Aussi, afin de tester l'effet de la biomasse de plantes sur les abondances des nématodes des différentes guildes fonctionnelles, nous avons intégré la co-variable « biomasse des couverts » à la variables « abondances de nématodes dans le sols » dans des modèles ANCOVA. Quand il était nécessaire et afin de normaliser les résidus des modèles ANOVA et ANCOVA, des transformations Log (x) ont été appliqués aux données. La validité de l'ensemble des modèles a été effectuée par vérification visuelle de la distribution des résidus. L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel libre « R » version 3.2.1 (2015-06-18) et le package multcomp (Hothorn et al., 2008).

3. Résultats et Discussion

3.1. Différences de production de biomasses entre les plantes

Les trois espèces cultivées ont présenté des différences significatives de production de biomasse après 45 jours de culture (Fig. 1). A cette date, le traitement *Paspalum* présentait les quantités de matière sèche produites totales les plus importantes (5,5 g MS/microcosme) suivi du traitement *Crotalaria* (2,6 g MS / microcosme) et du traitement *Acacia* (0,7 g MS/microcosme). Après 90 jours de culture, le traitement *Crotalaria* présentait les quantités de matières sèches produites les plus élevés (13, 2 g MS/microcosme) suivi du traitement *Paspalum* (6,4 g MS/microcosme) et du traitement d'*Acacia* (2,3 g MS/microcosme). *P. notatum* est une espèce herbacée, *C. zanzibarica* est une espèce buissonnante et ces deux espèces ont déjà été identifiées pour leurs vitesses élevées de recouvrement des sols (Djigal et al., 2012; Wang et al., 2002). A l'inverse, *A. auriculiformis* est une espèce arborescente qui présente une vitesse de croissance lente.

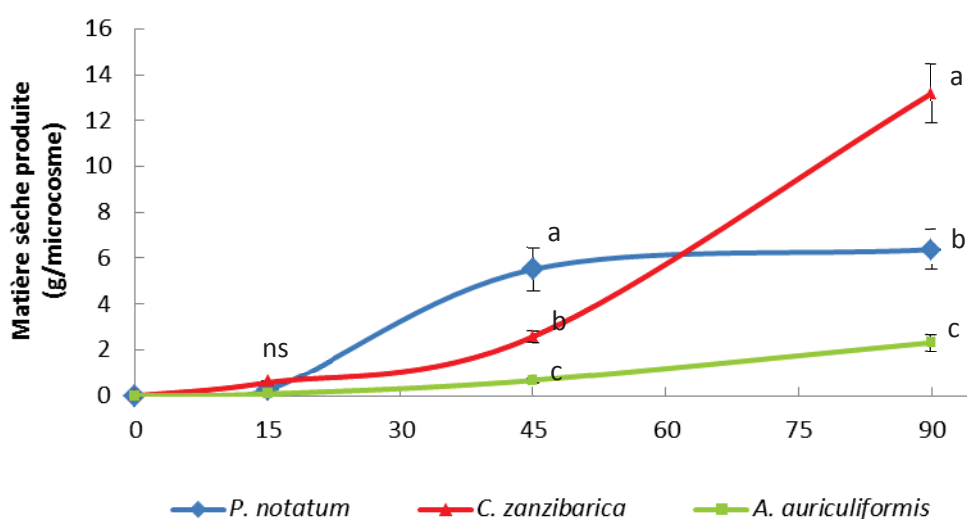


Figure 1 : Biomasses moyennes totales (aériennes + souterraines) produites par microcosme exprimées en matière sèche (g/microcosme) en fonction des espèces végétales testées : *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, *Acacia auriculiformis* au cours des 90 jours de l'essai. A chaque date, les moyennes \pm EC (n=6) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, pairwise Student's t-test avec correction de Bonferroni, P<0,05 ; ns= non-significatif)

3.2. Modification des communautés de nématodes libres par les plantes

3.2.1. Effets généraux des plantes sur les communautés de nématodes libres

Au début de l'essai, les communautés de nématodes libres étaient dominées par les nématodes omnivores (Om4, 140 ind/100g sol sec) et bactérivores opportunistes (Ba1, 100ind/100g sol sec) (annexe 1). Des nématodes bactérivores et fongivores généralistes (Ba2 et Fu2) étaient également présents mais dans une moindre mesure (44 et 18 ind/100g sol sec respectivement). Ces nématodes appartenaient majoritairement aux familles Rhabditidae (Ba1), Nordiidae (Om4),

Cephalobidae (Ba2) et Anguinidae-*Ditylenchus* (Fu2). La dominance des nématodes parasites et bactérivores dans les systèmes de cultures bananiers intensifs a déjà été observé par Tabarant et al. (2011) et Pattison et al. (2011). En revanche, les fortes abondances de nématodes omnivores sont moins courantes et peuvent avoir été favorisées par la destruction des bananiers et la restitution de leurs litières au sol, 2 mois avant l'échantillonnage de la terre (Chabrier et Quénehervé, 2003).

L'ensemble des traitements ont significativement influencé les communautés de nématodes libres au cours du temps, avec des effets significatifs pour plusieurs groupes fonctionnels (Figure 1, Annexe 2). Les plantes et le témoin sol nu ont induit une diminution des abondances totales de nématodes libres au cours de l'essai avec des différences significatives entre les traitements à T90 seulement (données non présentées). Cette diminution a significativement affecté les abondances de nématodes omnivores (Om4) entre T0 et T90 (Figure 2) et a induit une diminution de l'indice de structure (IS) dans l'ensemble des traitements au cours des 90 jours de notre essai (données non présentées) indiquant que les milieux étaient perturbés (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001). Cette diminution a débuté dès les 15 premiers jours de l'essai y compris dans le témoin sol nu, alors que les plantes n'étaient qu'à des stades de plantules et n'avaient donc, *a priori*, que peu d'influence sur les communautés de nématodes. La méthode d'échantillonnage et notamment du tamisage de la terre utilisée pour cet essai ou les conditions dans la chambre de culture peuvent avoir perturbé les nématodes omnivores dans les sols.

La diminution significative des abondances de nématodes omnivores à T90 dans les sols avec plante indique un milieu plus encore perturbé dans ces traitements. Ces diminutions, qui touchaient notamment la famille Nordiidae, ont induit des valeurs d'indice de structure (IS) significativement inférieures au traitement témoin sol nu (Tableau 1 et 2). La culture des plantes et leur développement racinaire semblent donc avoir été défavorables au développement d'un milieu stable et à la formation de réseaux trophiques du sol structuré (Ferris et al., 2001 ; Yeates, 2003). Ces résultats ne corroborent pas ceux de Djigal et al. (2012) qui observent une augmentation des populations de nématodes omnivores sous un couvert de *Paspalum notatum* cv *commun*. Cependant ces observations ont été effectuées au champ dans un essai d'une durée de 2 ans et avec un autre cultivar de *P. notatum*. Au cours de notre essai, les conditions hydriques des sols étaient plus variables dans les pots avec plantes. Ces variations, en lien avec l'évapotranspiration des plantes, peuvent être à l'origine de la plus forte diminution des abondances de nématode omnivores dans les pots avec plantes. Cependant, l'absence des données concernant les apports d'eau bihebdomadaire, qui auraient représenté une mesure du déficit hydrique des sols, ne permet pas de tester statistiquement cette hypothèse. Etant donné que les abondances des autres groupes fonctionnels (excepté Ba1 pour *Crotalaria*) ont augmenté ou sont restées stables dans les trois traitements avec plantes (figure 2), nous suggérons que cet effet a été plus fortement défavorable sur les nématodes

omnivores. Les nématodes bactériovores et fongivores et phytoparasites sont généralement moins sensibles aux variations environnementales (Bongers and Bongers, 1998). Par ailleurs, ces variations de conditions hydriques représentent la consommation en eau des plantes qui participe à leurs effets sur les communautés de nématodes des sols.

Le maintien du sol nu dans les pots témoins a induit une augmentation significative des abondances de nématodes Ba1 et Fu2, indiquant une décomposition des matières organiques résiduelles du sol dans ce traitement. Par ailleurs, ce traitement a présenté une augmentation des teneurs en azote minéral (NO₃-) durant toute la durée de l'essai (données non présentées).

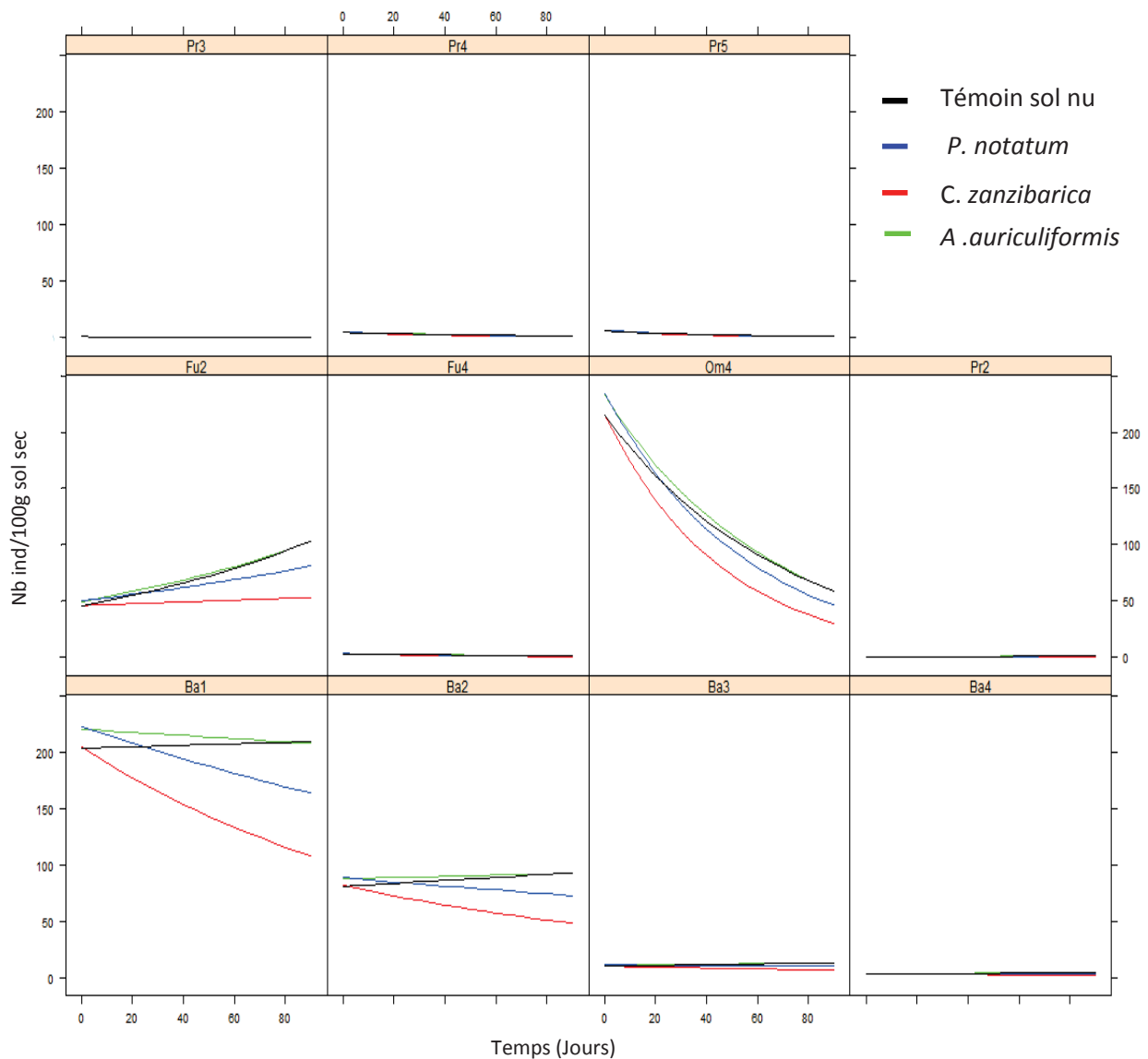


Figure 2 : Projection du modèle linéaire généralisé (GLM) des abondances de nématodes libres appartenant aux différents groupes fonctionnels observés au cours des 90 jours de l'essai dans les sols des microcosmes en fonction des différents couverts (*Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis*) en comparaison à un sol nu (Control). (Modèle : $Y = \text{Id} + T + \text{Gf} + \text{Id} : T + T : \text{Gf}$; Id= traitement, T= Temps, Gf= groupe fonctionnel, Distribution : quasi-Poisson).

3.2.2. Effets spécifiques des plantes sur les communautés de nématodes libres

La culture des plantes a influencé les abondances de nématodes des groupes fonctionnels Ba1, Fu2, et Om4 durant les 90 jours de l'essai et les effets ont varié selon les espèces végétales (Figure 3, Tableau 1). Les traitements *Acacia*, *Paspalum* et Témoin sol nu ont induit une augmentation significative des abondances de nématodes fongivores et cette augmentation était plus marquée pour les traitements Témoin et *Paspalum* (Figure 2). *Paspalum* a maintenu des abondances d'Anguinidae-*Ditylenchus* importantes (Tableau 2) et n'a pas impacté les abondances des nématodes bactériovores (Figure 3). Il a également induit une diversité taxonomique (H') supérieure à celle du témoin sol nu, indiquant que cette espèce végétale permet une meilleure coexistence des taxons de nématode libre dans les sols (Tableau 1). Ces résultats corroborent l'étude de Djigal et al (2012) qui observent également, dans un essai au champ, que ce couvert favorise les nématodes fongivores et la diversité taxonomique des communautés de nématodes libres.

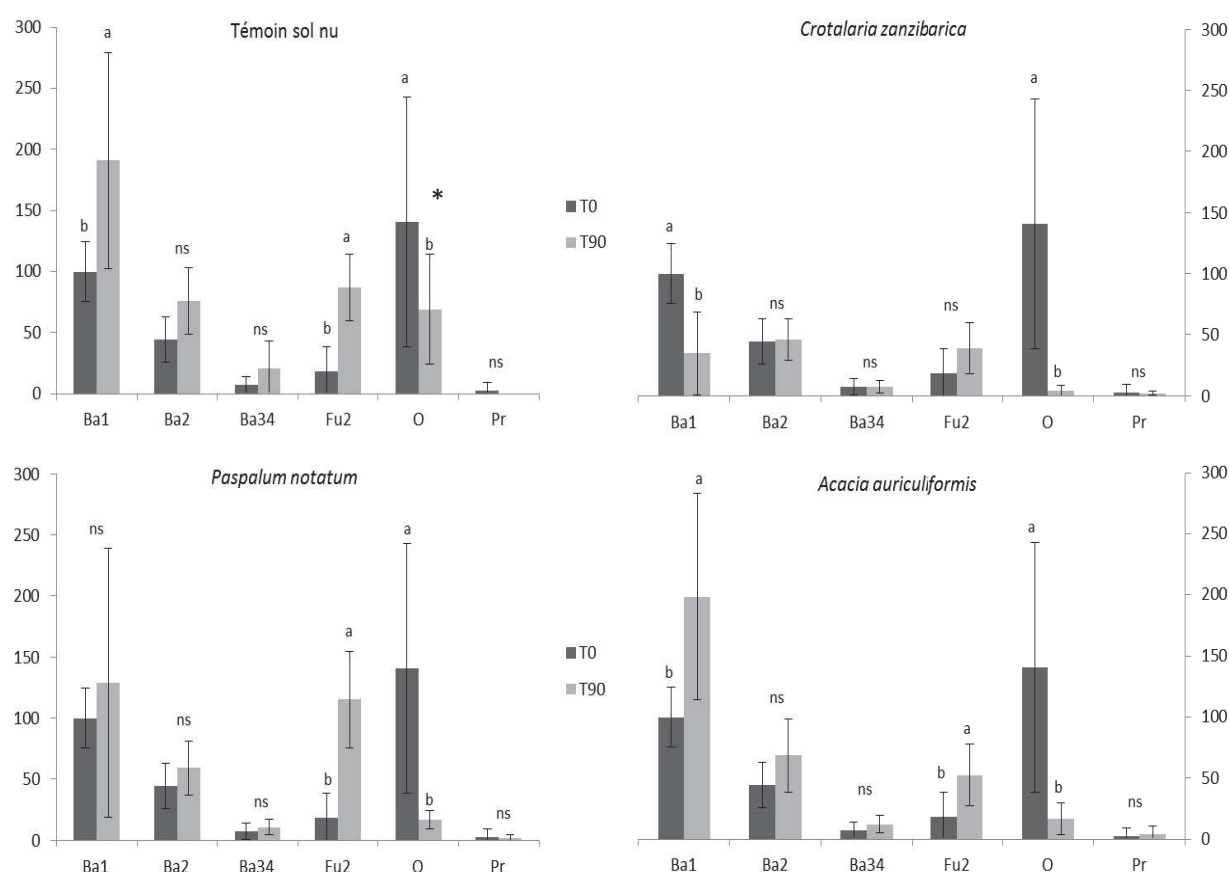


Figure 3 : Abondances de nématodes des différents groupes fonctionnels observés au début de l'essai (T0) et après 90 jours de culture (TF) des espèces *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, *Acacia auriculiformis* ou en maintenant un sol nu (Témoin). Ba – Bactériovore ; Fu – Fongivore ; O – Omnivore ; Pr- Predateur et la valeur c-p (de 1 à 5) représentent le trait de vie défini par Bongers (1990). Pour chaque groupe fonctionnel, les moyennes (\pm EC, n=6) suivie d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis, p-value < 0,05). ns : non-significatif ; * significatif à p-value < 0.1.

Le traitement *Acacia* présentait de faibles effets sur les communautés de nématodes en comparaison du témoin. Il présentait toutefois des abondances d'Aphelenchoididae (Fu2) inférieures au témoin (Tableau 2) et a induit une augmentation des abondances de Ba1 (Figure 3). Ces résultats corroborent les observations de Pen-Mouratov et al. (2004) qui observent de plus fortes abondances de nématodes bactérivores que de nématodes fongivores auprès des racines d'*Acacia radianna* en milieu désertique. Peu d'études se sont intéressées à l'effet sur les communautés de nématodes de l'implantation d'espèces ligneuses, mais les quelques études menées attestent d'effets généraux favorables au développement des populations de nématodes libres avec de fortes différences en fonction des espèces (Biederman and Boutton, 2009; Cesarz et al., 2013; Keith et al., 2009). Par ailleurs, les analyses à long terme révèlent qu'en milieu forestier les ressources carbonées des organismes du sol proviennent majoritairement des rhizodépôts des arbres (Keith et al., 2009; Pollierer et al., 2007). Il semble donc que les interactions plantes ligneuses/organismes du sol se renforcent avec le temps et que les 90 jours de notre essai ne soient pas suffisants pour pouvoir apprécier leurs effets dans le traitement *Acacia*.

Alors que les traitements Témoin et *Acacia* ont induit une augmentation des abondances de nématodes bactérivores Ba1, le traitement *Crotalaria* a induit une diminution de ces nématodes (Figure 2). De plus le traitement *Crotalaria* n'a pas impacté les abondances de nématodes fongivores (Figure 2). Par conséquent ce traitement présentait des abondances de FLN totaux, Ba1 actif, Ba1 *dauer larvae* et Fu2 significativement inférieures au témoin sol nu (Tableau 1). Ces diminutions touchaient notamment les familles Aphelenchoididae (Fu2), Anguinidae-*Ditylenchus* (Fu2) et Rhabditidae (Ba1) (Tableau 2). Ce traitement présentait également la communauté de nématodes la plus perturbée de l'essai avec la plus faible valeur de l'indice de maturité (MI) (Tableau 1). Ces résultats ne correspondent pas aux études conduites avec d'autres espèces de *Crotalaria* sur les communautés de nématodes (Marahatta et al., 2010; Wang et al., 2008). Ces dernières mettent en avant des effets favorables de l'espèce *Crotalaria juncea* sur les abondances de nématodes bactérivores et fongivores. Cependant, ces études se déroulent dans des conditions au champ et sur de plus longue durée (plusieurs mois à plusieurs années). Le genre *Crotalaria* est connu pour sa production de Pyrrolizidine, un alcaloïde aux propriétés nématocides qui s'accumule dans les différentes parties de la plante, et peut être exsudé par les racines ou libéré lors de la germination des graines (Colegate et al., 2012). Ces molécules sont connues pour avoir des effets toxiques sur les populations du genre *Rhabditis* en conditions contrôlées (Thoden et al., 2009) et peuvent être en partie à l'origine de l'effet dépressif observé sur les nématodes libres dans le traitement *Crotalaria zanzibarica*.

L'ensemble de ces résultats montre des effets spécifiques espèces végétales sur les communautés de nématodes libres et corrobore l'hypothèse d'idiosyncrasie (spécificité des effets des espèces végétales) déjà mis en avant par d'autres études (Viketoft et al., 2008, 2011 ; De Deyn et al., 2004).

Tableau 1 : Abondance de nématodes par groupe fonctionnel observés dans les sols des microcosmes et valeurs des indices écologiques après 90 jours de culture (T90) de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* et dans un sol sans couvert (control). GF= groupes fonctionnels identifiés par les groupes trophiques (Ba – Bactérovore ; Fu – Fongivore ; O – Omnivore ; Pr- Prédateur ; Pf- ectoparasite ; PP – Phytoparasite) et la valeur c-p (de 1 à 5) représentant le trait de vie défini par Bongers (1990). Les indices d'enrichissement (IE), de structure (IS) ont été calculés selon Ferris et al. (2001) et l'indice NCR a été calculé selon Yeates (2003). H'- diversité taxonomique de Shannon (1948), S- Richesse spécifique (nombre de taxon). Pour chaque ligne, les moyennes (n=6) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, pairwise Student's t-test avec correction de Bonferroni, P<0,05 ; *- p-value <0,1).

GF/Indice	Témoin	Paspalum	Crotalaria	Acacia	F	p-value
Total FLN	328a	334a	133b	353a	5,82	<0,01
Ba1 actif	36a	33ab	12b	47a	2,69	<0,01
Ba1 <i>duae</i> larvae	165a	102ab	29b*	163a	3,74	<0,05
Ba2	76	59	46	69	1,65	0,21
Ba3	12	9	6	12	0,68	0,57
Ba4	8	2	1	0	1,66	0,21
Fu2	87a	115a	38b	52b	8,43	<0,001
Fu4	1	3	1	0	1,00	0,41
Om4	69a	17b	4b	17b	8,80	<0,01
Pf2	1	2	1	1	0,59	0,63
PP3	978a	574b	222c	907a	22,56	<0,001
Pr2	0	0	1	3	2,02	0,14
Pr4	0	0	0	2	1,90	0,16
Pr5	0	2	1	0	1,83	0,17
IE	82,34ac	71,27bc	85,65a	60,36b	11,05	<0,01
IS	63,74a	38,38b	45,05ab	32,82b	6,11	<0,01
NCR	0,76ab	0,61b	0,84a	0,66b	5,93	<0,01
MI	1,94b	1,83ab	1,59a	1,94b	5,77	<0,01
H'	1,41ab	1,66a	1,44ab	1,22b	4,28	<0,05
S	16	17	14	16	1,78	0,18

3.2.3. Absence de lien entre abondances de nématodes et biomasse racinaire des plantes

Alors que les espèces cultivées se démarquaient les unes des autres par la biomasse totale produite sur la durée de l'essai (Figure 1), nous n'avons pas observé de lien entre biomasses produites (aérienne, souterraine ou totale) et abondance totale de nématodes libres ou abondance des différents groupes fonctionnels observés dans les sols (ANCOVA, données non présentées). La production primaire de ces plantes ne se démarque donc pas comme un trait directement relié aux effets des plantes vivantes sur les communautés de nématodes libres du sol dans notre étude. Ce résultat diffère de ceux de Viketoft et al. (2008) qui observe une corrélation négative entre les abondances de nématodes bactérovores et les biomasses racinaires de plantes prairiales cultivées en microcosmes.

3.3. Une expérience de trop courte durée ?

Dans notre expérience en microcosme et de courte durée, la culture de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* se démarquent par leurs effets sur les nématodes des niveaux basaux (Ba1, Va2, Fu2). Ce résultat rejoint les conclusions d'autres études en microcosmes qui montrent que les espèces végétales influencent majoritairement ces nématodes (Vitekof et al., 2008 ; Wardle et al., 2003). Nous n'avons toutefois pas observé de fortes augmentations des abondances de ces nématodes (Ba1, Ba2, Fu2) par rapport au Témoin sol nu : mais notre expérience était de courte durée ce qui a pu limiter les effets des plantes sur ces organismes. Dans un essai en microcosmes testant l'implantation de plantes prairiales, Vitekof et al. (2008) observent une augmentation des populations de nématodes libres après 8 à 12 semaines de culture.

Tableau 2 : Abondance par taxon de nématodes libres (FLN) et phytoparasites (PPN) observés dans les sols des microcosmes après 90 jours de culture de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* et dans un sol nu (control). Pour chaque ligne, les moyennes (n=6) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, Pairwise Student's t-test avec correction de Bonferroni, p-value <0,05 ; *- p-value <0,1).

Taxon	Gf	Témoin	Paspalum	Crotalaria	Acacia	F	p-value
FLN							
Rhabditidae	Ba1	191a	128ab	34b	197a	12,72	<0,01
Individus actifs	Ba1	26a	25a	5b*	33a	2,69	0,07
Dauer larva	Ba1	165a	102ab	29b*	163a	3,74	<0,05
Rhabdolaimidae	Ba1	11	8	6	12	0,71	0,56
Tylopharyngidae	Ba1	0	1	0	2	1,38	0,28
Cephalobidae	Ba2	71	56	46	63	1,26	0,32
Plectidae	Ba2	5	3	0	6	2,04	0,14
Prismatolaimidae	Ba3	1	2	0	0	0,67	0,58
Alaimidae	Ba4	8	1	1	0	1,66	0,21
Anguinidae- <i>ditylenchus</i>	Fu2	57ab	74a	14c	36b	20,92	<0,01
Aphelenchidae	Fu2	15	28	24	16	1,05	0,39
Aphelenchoididae	Fu2	14a	12ab	0b	0b	1,91	<0,05
Leptonchidae	Fu4	1	3	1	0	1,0	0,41
Dorylaimidae	O4	10	4	3	9	1,79	0,18
Nordiidae	O4	47b	10a	1a	4a	17,19	<0,01
Qudsianematidae	O4	12	2	0	4	2,1	0,13
Aphelenchoididae- <i>seinura</i>	Pr2	0	0	1	3	2,02	0,14
Mononchidae	Pr4	0	0	0	2	2,49	0,09
Aporcelaimidae	Pr5	0	2	1	0	1,83	0,17
Tylenchidae	PhF	1	2	1	1	0,59	0,63
PPN							
Criconematidae	PhO	0b	26a	1b	0b	16,44	<0,01
<i>Helicotylenchus sp</i>	PhO	22	34	7	19	1,67	0,2
<i>Pratylenchus coffeae</i>	PhO	35a	10b	1c	10b	19,12	<0,01
<i>Radopholus similis</i>	PhO	1	0	1	2	0,856	0,48
<i>Rotylenchulus. sp</i>	PhO	922a	504b	213c	877b	23,18	<0,01

3.4. Effets des plantes sur les nématodes parasites du bananier et le potentiel infectieux des sols

3.4.1. Effet des plantes sur *Radopholus similis*

À T0, les nématodes phytoparasites présentaient des populations supérieures aux nématodes libres (1155 contre 249 individus/100g sol sec). Ces nématodes appartenaient majoritairement au taxon *Rotylenchulus. sp* (1080 ind/100g sol sec) et dans une moindre mesure aux taxa *Helicotylenchus. sp* (46 ind/100g sol sec), *Pratylenchus coffeae* (22 ind/100g sol sec), Tylenchidae (11 ind/100g sol sec) et *Radopholus similis* (7 ind/100g sol sec). Les abondances des différents taxons de nématodes phytoparasites observées dans les sols ont eu tendance à diminuer pour tous les traitements au cours des 90 jours avec un effet plus marqué pour le traitement *Crotalaria* (Figure 4; Tableau 2).

La culture des trois espèces végétales a induit la régulation de *Radopholus similis*. À T90, les trois espèces végétales cultivées ont induit des abondances de *R. similis* dans les sols et des PIN des sols vis-à-vis de ce nématode quasi-nuls (Tableau 2, Figure 5). Ces résultats valident l'aptitude des espèces *P. notatum*, *C. zanzibarica* et *A. auriculiformis*, qui présentent un statut non-hôte vis-à-vis de *R. similis* à réduire le potentiel infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode.

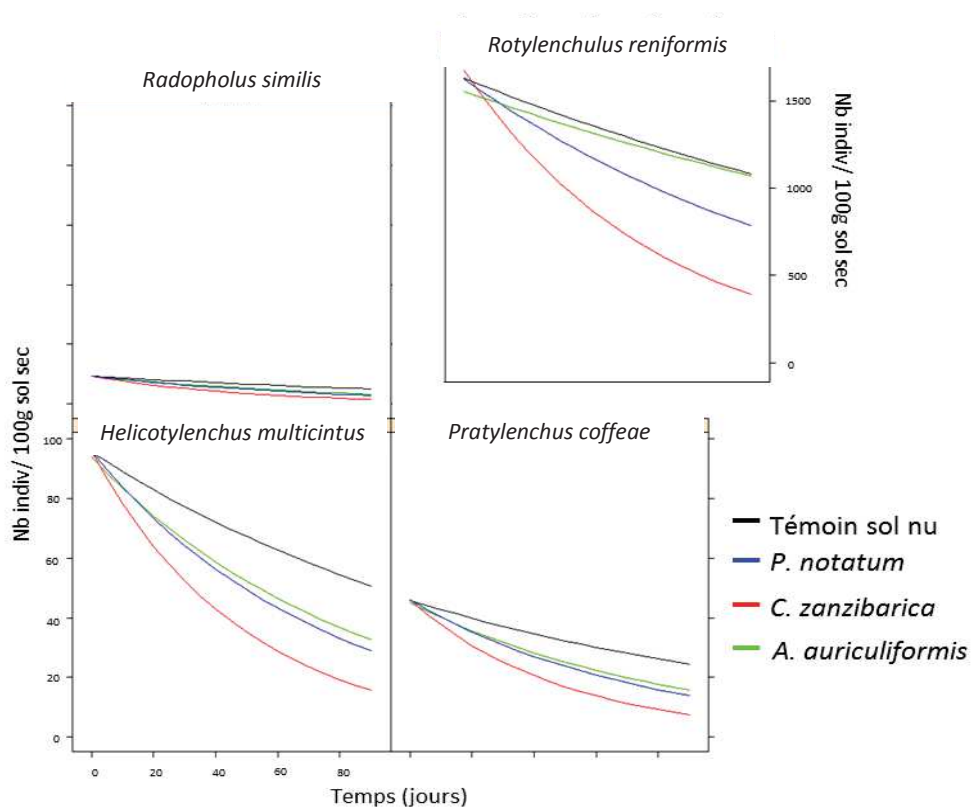


Figure 4 : Projections du modèle linéaire généralisé (GLM) sur les abondances de nématodes phytoparasites appartenant aux différents taxons observés au cours des 90 jours de l'essai dans les sols des microcosmes comportant les couverts de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* en comparaison à un sol nu (Control). Taxons présents : *Radopholus similis*, *Pratylenchus sp*, *Helicotylenchus sp*, *Rotylenchulus. sp*. (Modèle : $Y = \text{Id} + T + \text{Tx} + \text{Id} : T$; Id= traitement, T= Temps, Tx= Taxon, distribution : quasi-Poisson).

3.4.2. Effets des plantes sur les autres nématodes parasites du bananier

Les trois espèces végétales ont également modifié les abondances et les potentiels infectieux des sols vis-à-vis d'autres nématodes parasites du bananier (Tableau 2, Figure 5). A T90, les trois plantes testées ont induit une diminution des abondances de *Pratylenchus coffeae* dans les sols (Tableau 2). Contrairement au traitement *Paspalum* et *Crotalaria*, le traitement *Acacia* n'a pas induit une diminution du potentiel infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode (Figure 5) ; *C. zanzibarica* et *P. notatum* présentent tous deux un statut non-hôte vis-à-vis de *P. coffeae* (0,11 et 0,14 respectivement) mais celui d'*A. auriculiformis* n'est pas connu. Ce résultat confirme que le statut d'hôte doit être mesuré avant toute introduction de matériel végétal dans les parcelles (Djigal et al., 2012; Van der Veken et al., 2008). Les trois plantes testées ont également induit une diminution des abondances de *Rotylenchulus*. sp dans les sols (Tableau 2) et un potentiel infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode inférieur au Témoin (117 contre 2348 ind/100g racine fraîche, Figure 5). Ce résultat confirme la capacité de ces trois couverts à réguler ce nématode. En revanche, aucun couvert n'a induit de diminution du potentiel infectieux vis-à-vis de *H. multicinctus* par rapport au témoin sol nu. Ce nématode est capable de survivre 4 mois sans hôte (Baujard and Martiny, 1995) et la présence des couverts semble ne pas avoir influencé sa survie par rapport au témoin sol nu.

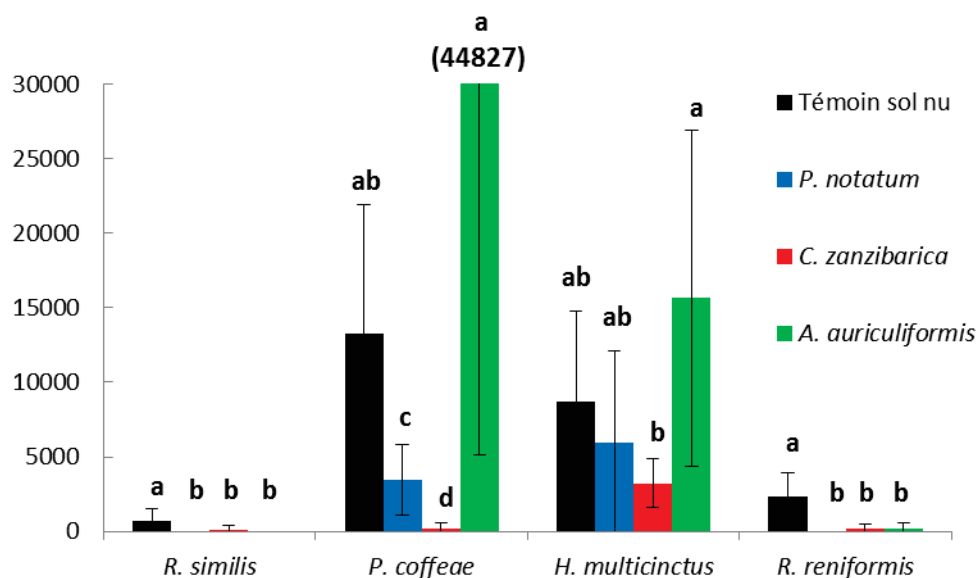


Figure 5 : Potentiel Infectieux en Nématodes (PIN) des sols après 90 jours de culture des couverts d'*Acacia auriculiformis*, *Crotalaria zanzibarica* ou *Paspalum notatum* (Témoin = sol nu). Le PIN a été mesuré par un test biologique au cours duquel des vitroplants de bananiers sains ont été implantés dans les sols testés et cultivés pendant 8 semaines en conditions contrôlées. A la fin de l'essai, les bananiers ont été dépotés et les nématodes présents dans les racines ont été identifiés, comptés et présentés en nombre d'individus pour 100g racine fraîche. Pour chaque espèce, Les moyennes \pm EC (n=6) suivi d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, Pairwise Student's t-test correction Bonferroni, $P < 0,05$)

Le genre *Crotalaria* est préconisé pour la régulation de *R. reniformis* et de *R. similis* (Wang, 2001, 2002). Les effets de ce genre sur *Pratylenchus sp* sont généralement variables (Kandji et al., 2001, 2002) et nos résultats montrent que l'espèce *C. zanzibarica* induit une diminution du potentiel infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode. Le genre *Paspalum* est préconisé pour la régulation de *R. reniformis* (Tsigbey et al., 2009) mais il est réputé sensible aux Criconematidae (Moseley, 2010), et l'on constate effectivement une augmentation de ces derniers dans les sols sous *P. notatum* à T90 (Tableau 2). Le genre *Acacia* a pour sa part déjà été identifié sensible à *Meloidogyne javanica* (Duponnois et al., 1997) mais il semble que ce soient les premières données concernant les effets dépressifs d'*A. auriculiformis* vis-à-vis des de *P. coffeae* et de *R. reniformis*.

3.4.3. Statut d'hôte des plantes de services et avantage du PIN

Nos résultats montrent que l'implantation d'espèces végétales dans les sols de bananeraie modifie le potentiel infectieux des sols vis-à-vis de l'ensemble des communautés de nématodes phytoparasites. Ils soulignent la nécessité de mesurer le statut d'hôte des plantes de services vis-à-vis de l'ensemble des nématodes parasites du bananier pour anticiper leurs effets sur ces communautés lors de leurs implantations.

Les abondances de *R. similis* et *P. coffeae* observées dans les sols ne sont pas représentatives des mesures de potentiels infectieux mesuré sur ces mêmes sols. Ces résultats démontrent la limite de l'information donnée par les mesures d'abondances de nématodes parasites dans les sols pour appréhender l'infectivité des sols. Ils soulignent la nécessité d'effectuer des mesures du potentiel infectieux des sols, notamment lorsque l'on considère des nématodes endoparasites tels que *R. similis* et *P. coffeae*.

Enfin, nos résultats corroborent l'étude de Berry et al. (2011), qui ont également observé des changements d'abondances de nématodes phytoparasites dans les sols issus de champs de cannes après 3 mois de culture de différentes espèces végétales. Contrairement à ce qui a été observé pour les communautés de nématodes libres, il semble donc que 90 jours soient une durée assez longue pour observer des effets de l'implantation d'espèces végétales sur les communautés de nématodes parasites dans les sols. En revanche, selon Berry et al. (2010), l'intégralité des effets des espèces végétales non-hôtes sur ces communautés apparaît après 6 à 9 mois de culture au champ.

3.5. Mécanismes possibles de régulation par les plantes

Nous n'avons pas observé de diminution du potentiel infectieux du traitement sol nu entre T0 et T90 (test de Kruskal-Wallis, p-value > 0,05), ce qui indique que les réductions de populations de nématodes phytoparasites observés sont issues de mécanismes induits par la présence des plantes vivantes. Les faibles abondances de nématodes omnivores et prédateurs, inférieures ou équivalentes

à celles du témoin sol nu, suggèrent que la prédation n'a pas joué un rôle important dans cette diminution (Khan and Kim, 2007 ; Sanchez-moreno et al., 2007). De même, l'absence de différences de biomasse microbienne entre les traitements indique que l'activité microbienne (données non-présentées) et le relargage d'enzymes nématotoxiques par ces organismes n'ont probablement pas non plus joué un rôle prépondérant (Atkar and Malik., 2000). Cependant ces observations n'écartent pas totalement la possibilité de l'activité d'organismes microbiens antagonistes tels que des bactéries parasites du genre *Pasteuria* ou des champignons prédateurs du genre *Arthrobotrys* (Chen and Dickson, 1998; Siddiqui and Mahmood, 1996). Il est également possible que d'autres organismes prédateurs tels que des acariens ou des tardigrades aient également pu jouer un rôle de prédation des nématodes phytoparasites dans les sols (Bilgrami, 1994; Sánchez-Moreno et al., 2008). Le relargage de Pyrrolizidine par *Crotalaria* peut également avoir participé à la régulation des nématodes phytoparasite dans ce traitement (Thoden et al., 2009). En étudiant les interactions entre nématodes phytoparasites et les racines du genre *Paspalum*, Tsibey et al (2004) ont suggéré que ces plantes possèdent des mécanismes de défense vis-à-vis des nématodes parasites. Nos résultats vont dans le même sens que ces observations mais nécessitent des analyses biochimiques et de nématotoxicité pour être validées.

3.6. Consommation de l'azote minéral et décomposition bactérienne dans les sols

Les trois plantes testées ont induit une diminution des teneurs en nitrates du sol au cours de leur croissance, dans des proportions similaires à celles relevée par Gastine et al. (2003) et Vitekoft et al. (2008). Cette diminution a débuté après 45 jours de culture des plantes et était significativement plus importante dans le traitement *Crotalaria* (figure 6). À T90, l'ensemble des traitements ont présenté dans leur sol des teneurs en nitrates significativement inférieures à celles du témoin sol nu. Les teneurs en ammonium (NH_4^+) ont faiblement varié au cours de l'essai ($\pm 1\text{mg/kg sol sec}$) et sont restées à des teneurs moyennes de $6,5\text{ mg/kg sol sec}$.

Après 90 jours, les trois plantes ont induit des valeurs de l'indice NCR supérieurs à 0,5 indiquant que la décomposition bactérienne était majoritaire dans les sols (Tableau 1). Ces résultats vont dans le sens d'autres études qui observent également des voies de décomposition bactérienne sous des couverts végétaux (Djigal et al., 2012 ; Vitekoft et al., 2008 ; DuPont et al., 2008).

Le maintien d'un milieu enrichi par *C. zanzibarica* par rapport aux traitements *Paspalum* et *Acacia* pourrait être relié à la capacité de cette plante à rentrer en symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote. Bien que ce traitement ait induit les plus faibles teneurs en NH_4^+ et NO_3^- dans le sol à T90, il présentait d'une part une valeur d'indice d'enrichissement (EI) supérieure aux autres traitements, indiquant un milieu enrichi en nutriments (Tableau 1), et d'autre part les biomasses produites les plus importantes (Fig.1). Ces résultats sont à rapprocher avec la capacité de cette plante à croître en

symbiose et les nombreux nodules observés lors du dépotage. (Sy et al., 2001). Une analyse des relations entre la formation des nodules, les abondances de nématodes libres et la production primaire de ces plantes pourrait, à l'avenir, permettre de tester les liens entre ces trois variables. Par ailleurs, les traitements *Acacia* et *Paspalum* ont induit des valeurs d'EI inférieures au témoin sol nu, indiquant donc une consommation nette des nutriments dans les sols.

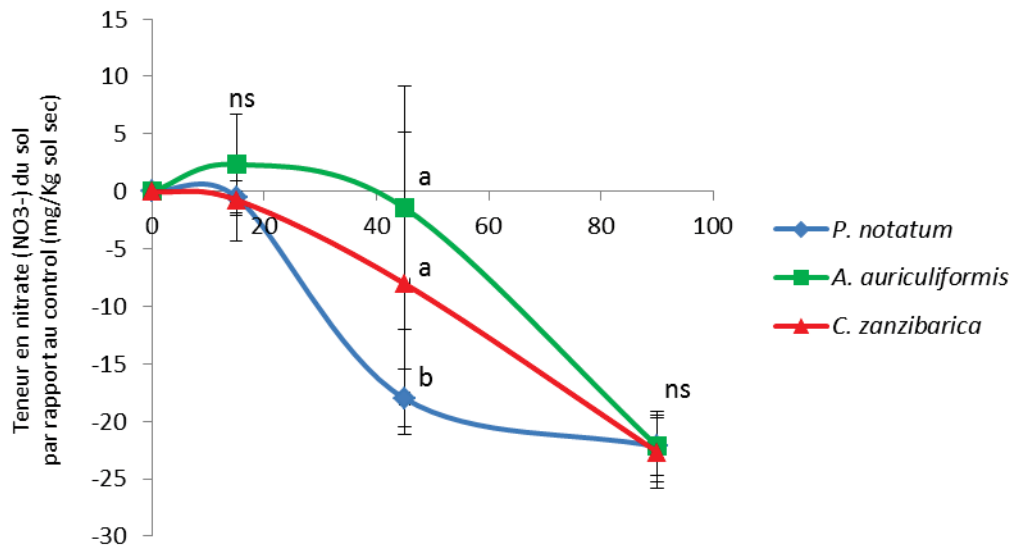


Figure 6 : Consommation de l'azote minérale du sol (Nitrate, NO_3^-) par rapport au Témoin sol nu au cours des 90 jours de culture de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, *Acacia auriculiformis*. A chaque date, les moyennes \pm EC (n=6) suivi d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA, Pairwise Student's t-test correction Bonferroni, $P < 0,05$)

La simple germination des graines d'*A. auriculiformis* semble avoir induit une diminution des biomasses microbiennes du sol. Le traitement *Acacia* a en effet induit des teneurs en biomasse microbienne des sols inférieures à celles du témoin à T15 (5,22 mg/kg sol sec contre 7,04 mg/kg sol sec, ANOVA, p-value < 0,05), période durant laquelle les graines ont germé et les plantules ont développé leurs premières racines. Après cette date, les biomasses microbiennes de l'ensemble des traitements ont montré une tendance à augmenter sans différences significatives entre les traitements. Les graines d'*A. auriculiformis* contiennent des saponines de la famille des terpénoïdes (acaciasides a et b), présentant des propriétés antibiotiques, qui ont pu être relarguées au cours de la germination des graines (Habte et al., 1999; Mandal et al., 2005).

4. Conclusion

Nos résultats montrent que les plantes influencent préférentiellement les nématodes des niveaux basaux (Ba1 et Fu2) et corroborent l'hypothèse d'idiosyncrasie (spécificité des effets des espèces végétales) déjà mis en avant par d'autres études. L'implantation de *Crotalaria zanzibarica* apparaît favorable au développement d'un milieu riche en nutriments et limite le développement des nématodes Ba1. *Paspalum notatum* favorise les nématodes fongivores et induits des communautés plus diversifiées tandis que *Acacia auriculiformis* semble défavorable aux nématodes fongivores (Fu2). Nous n'avons pas observé de lien entre les biomasses produites par les différentes plantes et les abondances de nématodes libres dans les sols, et les plantes ne se sont pas différenciées par rapport à leurs effets sur les flux d'azote dans les sols. Cet essai était de courte durée a permis de mettre en évidence des effets significatifs mais faibles des plantes sur les communautés de nématodes libres du sol, alors que ces effets ont été démontrés plus importants par ailleurs. Une meilleure mise en évidence aurait sans doute nécessité une plus longue durée que 90 jours, et avec une maîtrise fine des conditions hydriques des sols.

En revanche la période de 90 jours de culture des plantes a été suffisante pour observer des effets forts sur les communautés de nématodes phytoparasites et sur le potentiel infectieux des sols. Les espèces *P. notatum* et *C. zanzibarica* ont induit une régulation des populations de *R. similis* et *P. coffeae* pour lesquels ils présentent un statut non-hôte. Ces couverts sont de bons candidats pour une implantation en interculture dans les agrosystèmes bananiers. En revanche *A. auriculiformis* semble favoriser le développement de *P. coffeae* et doit être évité. L'implantation de ces plantes a également modifié les abondances de *Helicotylenchus* sp et *Rotylenchulus* sp dans les sols ainsi que le potentiel infectieux des sols vis-à-vis de *H. multicinctus* et *R. reniformis*.

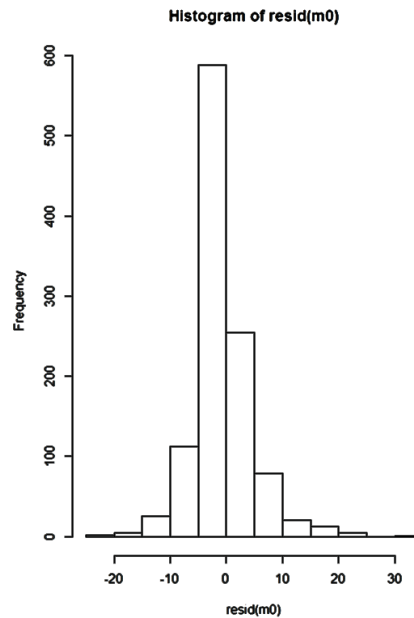
Le statut d'hôte varie selon les espèces végétales et les espèces de nématodes considérées et doit donc être mesuré avant toute introduction de matériel végétal dans les parcelles de culture. Dans le cas des bananiers, qui sont parasités par plusieurs espèces de nématodes polyphages, il est nécessaire de mesurer le statut d'hôte des espèces végétales vis-à-vis de chacune de ces espèces de nématodes.

5. Annexes

Annexe: 1: Abondances de nématodes des différents taxons observés dans le sol à T0. Ba = Bactérovore, Fu = Fongivore, Om = Omnivores, Pr= Prédateur, PhF= Parasite facultatif, 1-5= échelle c-p d'après Bongers (1990), PPN=Nématode parasite ; FLN = Nématodes libres

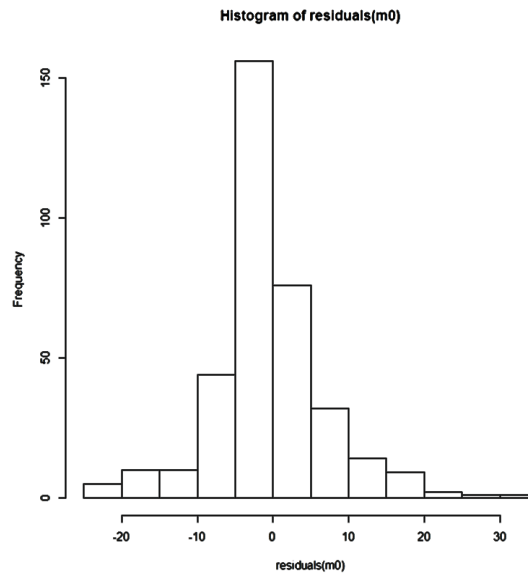
Taxon	Abondance (nb ind/100g sol sec)
Rhabetidae	100
Σ Ba1	100
<i>Acrobelloides</i>	28
<i>Eucephalobus</i>	9
<i>Heterocephalobus</i>	8
Σ Ba2	44
<i>Achromadora</i>	1
<i>Rhabdolaimus</i>	4
<i>Teratocephalus</i>	1
Σ Ba3	7
<i>Ditylenchus</i>	9
<i>Aphelenchus</i>	4
<i>Aphelenchoides</i>	5
Σ Fu2	18
<i>Tylencholaimus</i>	4
Σ Fu4	4
<i>Prodorylaimus</i>	1
<i>Pungentus</i>	137
<i>Eudorylaimus</i>	2
Σ Om4	140
<i>Tripyla</i>	1
Σ Pr34	1
Aporcelaimidae	1
Σ Pr5	1
Tylenchidae	11
<i>Helicotylenchus</i>	46
<i>Pratylenchus</i>	22
<i>Radopholus</i>	7
<i>Rotylenchulus</i>	1080
Σ PhO	1155
Total FLN	249
Total PPN	1155

Annexe 2 : Distribution des résidus et résultat du modèle GLM développé sur les abondances de nématodes libres (FLN) appartenant aux différents groupes fonctionnels observés dans les sols au cours de l'essai. ID = Traitement (*C. zanzibarica*, *P. notatum*, *A. auriculiformis*, Control sol nu), T = date d'échantillonnage (T0, T15, T45, T90), Gf = groupes fonctionnels observés (Ba1, Ba2, Ba3, Ba4, Fu2, Fu3, Pr2, Pr3, Pr4, Pr5). L'effet significatif du facteur groupe fonctionnel (GF) indique qu'un modèle par groupe fonctionnel est nécessaire pour analyser les résultats de l'essai.



Terme dans le modèle	DDL	Variance expliquée	p-value
ID	3	507	0,0012
T	1	984	2,9 ^e -8
GF	10	82496	2,2^e-16
ID : T	3	374	0,0085
T : Gf	30	2884	3,1 ^e -15

Annexe 3 : Distribution des résidus et résultats du modèle GLM développé sur les abondances des nématodes phytoparasites (PPN) appartenant aux différents taxa observés dans les sols au cours de l'essai. ID = Traitement (*C. zanzibarica*, *P. notatum*, *A. auriculiformis*, Control sol nu), T = date d'échantillonnage (T0, T15, T45, T90), PPN = Taxa de PPN observés (*Radopholus similis*, *Pratylenchus sp*, *Helicotylenchus sp*, *Rotylenchulus reniformis*). L'effet significatif du facteur nématode phytoparasite (PPN) indique qu'un modèle par espèce de nématodes phytoparasites est nécessaire pour analyser les résultats de l'essai

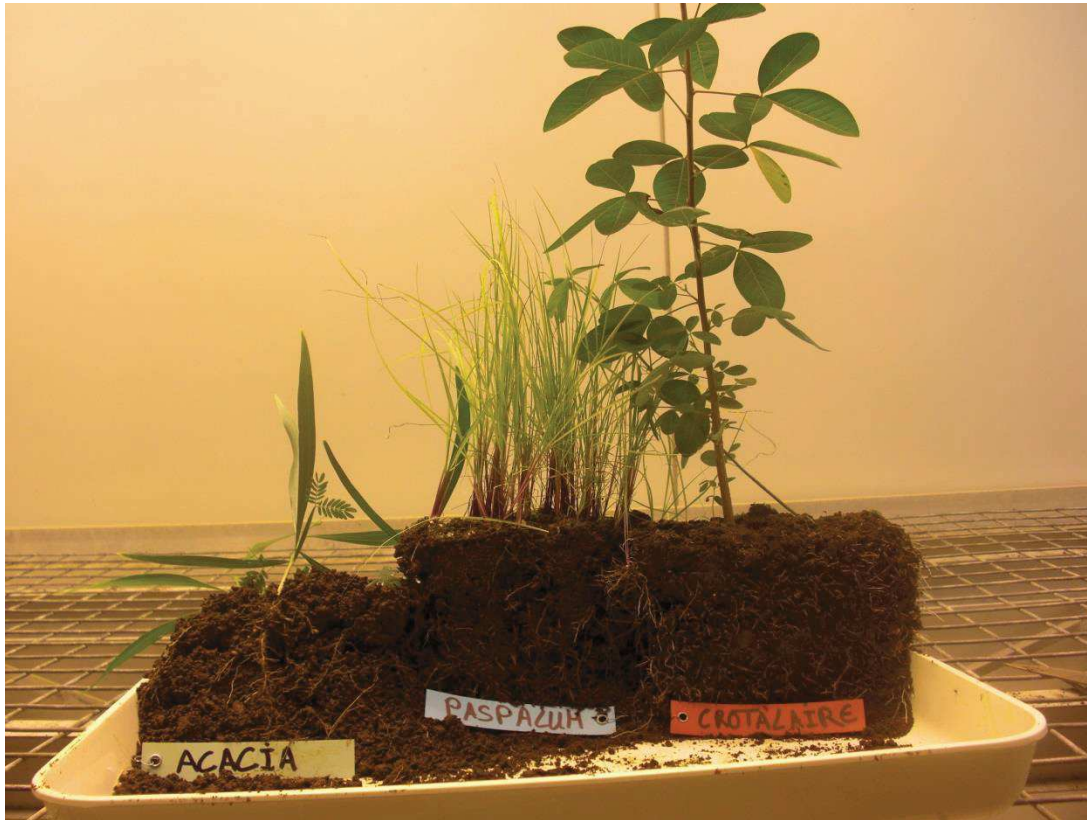


Terme dans le modèle	DDL	Variance expliquée	p-value
ID	3	1667	9,63 e-6
T	1	7096	2,2 e-16
PPN	3	254694	2,2^e-16
ID : T	3	2301	8,41 e - 8

Annexe 4 : Photographies du dispositif expérimental à T45 et T90.



Annexe 4 (suite) : Photographie des trois espèces végétales à T90



Conclusion du chapitre

Ces deux essais en microcosmes nous ont permis de traiter indépendamment les effets des plantes de services vivantes et les effets de leurs litières sur les communautés de nématodes.

Lors de leur culture, le statut d'hôte des plantes de services détermine leurs effets sur le développement des communautés de nématodes phytoparasites. Le statut non-hôte d'une plante de service vis-à-vis d'une espèce de nématode permet d'anticiper l'effet de cette plante sur les populations de ce nématode. En revanche, il ne permet pas d'anticiper l'effet de la plante sur l'ensemble des communautés de nématodes phytoparasites présents dans le sol. Dans le contexte bananier, où plusieurs espèces de nématodes cohabitent dans les sols, il est nécessaire d'une part de mesurer le statut d'hôte des plantes de services vers plusieurs nématodes phytoparasites et d'autre part de considérer les effets de leurs implantations sur l'ensemble des communautés de nématodes phytoparasites. Au cours de leur culture, les plantes modifient également les communautés de nématodes libres dans le sol via les rhizopépôts. Ces effets apparaissent spécifiques à chaque plante et ne sont pas reliés à la biomasse racinaire des plantes

Lors des apports de litières, la composition ligno-cellulosique et la teneur en azote de celles-ci déterminent les successions écologiques liées à la décomposition des matières organiques dans le sol. Les fortes teneurs en cellulose et hémicellulose ont favorisé la voie de décomposition fongique tandis que les fortes teneurs en lignine des litières ont favorisé une voie de décomposition équilibrée entre fongique et bactérienne dans notre essai en microcosmes. La stimulation des micro-organismes pour la décomposition de la matière organique induits une augmentation des abondances de nématodes micobivores et peut donner lieu à des phénomènes de cascade trophiques favorisant le développement des nématodes des niveaux trophiques supérieurs. Enfin, les compositions biochimique des litières et notamment leurs teneurs en azote qui peuvent être appréciées par le rapport C :N déterminent les flux d'azote minéralisé issus de leurs décomposition.

L'ensemble de ces résultats confirme que les traits fonctionnels « composition biochimique des litières » et « statut non-hôte » des plantes de services sont déterminants pour leurs effets sur les communautés de nématodes et le fonctionnement des sols. Ces traits fonctionnels doivent être intégrés dans la sélection de plante de services dans les bananeraies antillaises.

CHAPITRE IV :

**Effet de l'implantation de couverts de plantes de services
sur la structure, la diversité et la distribution des
communautés de nématodes dans le sol d'une parcelle de
bananeraie en phase d'interculture**

Présentation du chapitre :

Après avoir testé les liens entre les traits fonctionnels « statut d'hôte » et « composition biochimique des litières » et les effets des espèces végétales sur les communautés de nématodes, nous avons retenu les espèces végétales *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* comme plantes de services pour les agrosystèmes bananiers. Ce chapitre présente les résultats d'un essai au champ qui a été réalisé pour évaluer les effets de l'implantation de *P. notatum* et *C. zanzibarica* ainsi qu'un couvert mixte associant ces deux espèces sur les communautés de nématodes dans le sol d'une parcelle de bananeraie en phase d'interculture.

Le premier objectif de cet essai était d'évaluer les effets de couverts vivants de plantes de services suivis de la restitution de leurs litières sur l'abondance, la diversité et la distribution verticale des communautés de nématodes dans un sol de bananeraie en phase d'interculture. Dans la première phase de l'essai, nous avons étudié les effets des couverts vivants et comparé les effets de l'implantation des couverts monospécifique par rapport à un sol nu et par rapport au couvert mixtes. Dans la seconde phase de l'essai, nous avons déterminé les effets de la restitution des litières en surface des sols en comparant les différents traitements et discuté de l'influence de la composition biochimique de ces litières. En parallèle nous avons analysé les effets des couverts sur les flux d'azote dans le sol.

Ce travail est présenté sous forme d'un article scientifique en préparation pour la revue *Soil Biology and Biochemistry* : « Le statut d'hôte, la composition biochimique des litières et la production primaire des couverts de plantes de services déterminent leurs effets sur les communautés de nématodes et les flux d'azote dans le sol d'un agrosystème bananier ».

P. notatum et *C. zanzibarica* sont toutes deux non-hôtes des principaux nématodes phytoparasites du bananier *Radopholus similis* et de *Pratylenchus coffeae*. Le second objectif de cet essai était d'évaluer les effets de l'implantation des différents couverts suivis de la restitution de leurs litières sur la distribution spatiale horizontale des populations de nématodes parasites du bananier et du potentiel infectieux des sols qu'elles génèrent. C'est-à-dire, l'habilité des sols à induire une population de nématodes parasites dans les racines d'une plante hôte saine implantée dans le sol étudié. Nous avons déterminé ces distributions avant et après implantation des couverts puis après restitution des litières.

Ce travail est présenté sous forme d'un article scientifique en deuxième partie de ce chapitre : « L'implantation de plante de services non-hôtes modifie la distribution spatiale horizontale des potentiels infectieux des sols vis-à-vis des nématodes parasites du bananier ».

I. Le statut d'hôte, la composition biochimique des litières et la production primaire des couverts de plantes de services déterminent leurs effets sur les communautés de nématodes et les flux d'azote dans le sol d'un agrosystème bananier

Résumé :

L'implantation de plantes de services dans les agrosystèmes peut favoriser le développement de réseaux trophiques du sol structurés et satisfaire des services écosystémiques essentiels à l'activité agricole. Par leurs rhizodépôts et les restitutions de leurs litières au sol, les plantes alimentent les organismes détritvires responsables de la décomposition de la matière organique et alimentent ainsi l'ensemble des réseaux trophiques du sol. En fonction de leurs statuts d'hôtes, les plantes peuvent en particulier favoriser ou contraindre le développement de populations de nématodes phytoparasites et ainsi contribuer à leur régulation. L'analyse fonctionnelle des communautés de nématodes du sol est un outil performant qui permet d'approcher la structure générale des réseaux trophiques et les principales voies de décomposition dans les sols à l'échelle de la parcelle agricole.

L'objectif de cette étude était d'évaluer les effets de couverts vivants de plantes de services suivis de la restitution de leurs litières sur l'abondance, la diversité et la distribution verticale des communautés de nématodes d'un sol de bananeraie. Nous avons testé les effets de couverts mono et bispécifiques de plantes de services non-hôtes des principaux nématodes parasites du bananier (*Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae*) et présentant des litières de composition ligno-cellulosique et des teneurs en azote contrastées. La culture des couverts suivie de la restitution de leur litière a généré d'importants apports de ressources organiques vraisemblablement à l'origine de régulations bottom-up et top-down au sein des communautés de nématodes. Ces phénomènes ont conduit à la formation de communautés de nématodes structurées et diversifiées. La composition spécifique des nématodes phytoparasites a également été modifiée par le statut d'hôte des plantes de services implantées. La restitution des litières en surface a induit une activité de décomposition de la matière organique dans le premier horizon du sol qui a alimenté la couche sous-jacente en azote minéralisé. Les teneurs en cellulose, hémocellulose, lignine et azote des litières ont déterminé les voies de décomposition et les flux d'azote minéral dans les sols. La productivité primaire des couverts pesait à la fois sur leurs effets au cours de la culture des couverts et sur leurs effets via la restitution des litières. Nos résultats montrent que le statut de non-hôte, les compositions biochimiques des litières et la productivité primaire des plantes de services sont des traits fonctionnels qui déterminent les effets de ces plantes sur les communautés de nématodes. Cependant, les effets des couverts végétaux ont également varié selon l'identité des plantes qui les

composaient durant la phase de croissance. L'association de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum*, qui présentaient des compositions biochimiques contrastées de litière ont induits les plus fortes diversités de nématodes et la plus forte abondance de nématode prédateurs Pr5. Les associations d'espèces végétales favorisant la diversité de composition biochimique des litières dans les couverts mixtes pourrait favoriser le développement de communautés de nématodes diversifiées et structurées.

1. Introduction

Renforcer la structure, la diversité et la complexité des réseaux trophiques du sol peut stimuler les fonctions écosystémiques qu'ils assurent (Brussard et al, 2007 ; Hooper et al, 2005 ; Bardgett and Van der Putten, 2014 ; Gessner et al, 2010) et améliorer la stabilité des écosystèmes face à des perturbations environnementales (McCann, 2000 ; Yves et Carpenter, 2007).

Le recours aux plantes de services peut être un moyen d'augmenter la diversité végétale dans les agrosystèmes tout en favorisant le développement de réseaux trophiques du sol structurés. Les plantes vivantes apportent des ressources organiques sous forme de rhizodépôts pour les organismes détritvires impliqués dans le recyclage des éléments, et sous forme de biomasse racinaire, celle-ci constituant une ressource trophique pour les organismes phytoparasites telles que les nématodes phytophages (Yeates, 1999 ; Bais et al, 2006). De même, les litières restituées par ces plantes alimentent encore les organismes détritvires du sol dont l'activité peut alors générer d'importants flux d'éléments nutritifs dans les sols (De Deyn et Van Der Putten, 2005 ; Hattenschwiler et al, 2005).

L'analyse fonctionnelle des communautés est un outil adapté au suivi de l'évolution des réseaux trophiques et du fonctionnement des sols à l'échelle de la parcelle agricole (Bongers and Bongers, 1998 ; Ferris et al, 2001 ; Yeates, 2003). Cette méthode de bioindication permet d'appréhender la structure générale des réseaux trophiques ainsi que les principales voies de transfert d'énergie et de matières (Bongers et Ferris, 1999, Ferris et al, 2001, Ferris et Bongers, 2006). De manière générale, l'implantation de plantes de services a déjà été décrite comme stimulant les populations de nématodes libres du sol (Solhenius et Sandor, 1987 ; Djigal et al, 2012 ; DuPont et al, 2008). Lorsque les espèces végétales considérées sont hôtes de nématodes phytoparasites, elles peuvent en accroître les populations (Blanchart et al., 2006 ; Djigal et al, 2012 ; Yeates, 1999). Ces derniers nématodes sont responsables d'importantes pertes de productions dans les agrosystèmes et notamment dans les agrosystèmes bananiers (Jones et al., 2013 ; Gowen et al., 2005). Il est donc indispensable d'établir le statut d'hôte des plantes de services vis-à-vis des nématodes phytoparasites avant leur introduction dans les systèmes de culture (Van der Vecken et al., 2008).

La restitution des litières en surface induit une forte activité de décomposition des matières organiques localisées dans les premiers centimètres du sol (Beare, 1995 ; Holland and Coleman, 1987). Elle est donc susceptible de modifier localement la distribution verticale des nématodes du sol en pesant sur différents processus écologiques essentiels au fonctionnement du sol telles que la décomposition de la matière organique et la régulation biologique des nématodes phytoparasites (Ferris et Bongers, 2006 ; Giller, 1995 ; Berg et al, 2001). L'apport de matières organiques en surface peut induire des phénomènes de cascades trophiques de type « bottom-up » pour lesquels la régulation par les ressources de la base des réseaux trophiques conduit à une augmentation de l'abondance des nématodes des niveaux trophiques supérieurs (prédateurs et omnivores), tout en favorisant la formation de communautés de nématodes structurées (Djigal et al, 2012 ; Okada et Orada, 2006 ; Wang et al, 2011 ; Hunter and Price, 1992). La présence accrue de nématodes des niveaux trophiques supérieurs peut à son tour également mener à la régulation des nématodes phytoparasites par prédation (régulation « top down ») (Khan and Kim, 2007 ; Sanchez-Moreno et Ferris, 2007). Il est couramment préconisé d'incorporer les litières dans les sols pour favoriser la vitesse de leur décomposition (Nicolardot et al, 2007 ; Curtin et al, 2008). Cependant, des études en microcosmes montrent que la restitution des litières en surface des sols permet également une décomposition efficace des matières organiques (Abiven et Recous, 2007 ; Coppens et al, 2006). Ainsi, le placement des litières en surface des sols peut induire des flux d'azote minéral du premier horizon du sol vers les couches sous-jacentes et une réduction des phases d'immobilisation de l'azote par rapport à une incorporation. Toutefois, la composition ligno-cellulosique et la teneur en azote des litières sont des facteurs déterminants pour la structure et la diversité des communautés de nématodes (Mc Sorley, 2011 ; Tabarant et al, 2011 ; Chauvin et al, 2015) et pour les flux de nutriments résultant de leurs décomposition (Coppens et al, 2006 ; Vanlauwe et al, 2005 ; Carrillo et al, 2011).

L'objectif de cette étude a été d'évaluer les effets de couverts vivants de plantes de services et de la restitution de leurs litières sur l'abondance, la diversité et la distribution verticale des communautés de nématodes dans un sol de bananeraie en phase d'interculture, c'est-à-dire pendant la période séparant la destruction d'une ancienne bananeraie de la replantation d'une nouvelle.

Nous avons formulé les hypothèses suivantes :

- i) Les effets de couverts vivants de plantes de services et de la restitution de leurs litières sur la structure et la diversité des communautés de nématodes sont dépendants de l'identité de ces couverts et de la composition biochimique de leurs litières.
- ii) Les couverts vivants de plantes de services impactent les communautés de nématodes phytoparasites par leur statut d'hôte (ou non-hôte) pendant leur phase de culture, et par l'intermédiaire de cascades trophiques au sein des communautés de nématodes libres.

Ces cascades trophiques sont importantes pendant la phase de restitution des litières et induisent une augmentation des populations de nématodes des niveaux trophiques supérieurs, pouvant mener à la régulation des nématodes parasites du bananier dans le sol.

- iii) Dans l'horizon de surface du sol, la décomposition de la matière organique est stimulée par la restitution des litières issues des couverts des plantes de services et induit une augmentation des biomasses microbiennes du sol et des abondances de nématodes des niveaux basaux (Ba1, Fu2, Ba2). Dans la couche de sol sous-jacente, moins exposée à ce pic de ressources, les communautés de nématodes sont plus structurées avec de plus fortes abondances de nématodes des niveaux trophiques supérieurs.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site, dispositif expérimental et modalités d'installation

L'essai a été installé sur un andosol de Guadeloupe (French West Indies, 16°N, 61°W) sur une parcelle de bananeraies naturellement infestée de nématodes phytoparasites, 6 mois après la destruction chimique de la précédente culture de bananier (Chabrier et Quénéhervé, 2003). Des bananiers (Cavendish, AAA cv Grande-Naine) avaient été cultivés sur la parcelle pendant les quatre années précédant la destruction de la culture. La composition de l'andosol était la suivante : argile (62%), limon (32%), sable (6%), carbone d'origine organique (3,9%), matières organiques (6,9%) et teneur totale en azote (4,2%) avec un pH_{eau} de 5,2.

En Mai 2013, les couverts ont été semés après un passage de rotobêche (Tortella©) sur les 20 premiers centimètres du sol. A cette date, le sol présentait un fort potentiel infectieux puisqu'un test biologique a montré que 2 mois de culture en microcosmes de bananiers sains issus de vitroculture générant pour *Radopholus similis* : 791 indiv/100g racine fraîche ; pour *Pratylenchus coffeae* : 1748 indiv/100g racine fraîche ; pour *Helicotylenchus multicinctus* : 1642 indiv/100g racine fraîche et pour *Rotylenchulus reniformis* : 1439 indiv/ 100g racine fraîche.

Le dispositif expérimental a été organisé en blocs complets aléatoires avec 4 traitements et 6 blocs, chaque parcelle élémentaire ayant une surface de 25 m² (5m *5m). Les traitements étudiés étaient les suivants : trois traitements avec couvert de plantes de services : *Paspalum notatum* (Pn), *Crotalaria zanzibarica* (Cz), un couvert de ces deux espèces en mélange (PnCz) ; et un traitement témoin sol nu. Celui-ci a été maintenu durant toute la durée de l'essai par désherbage manuel et destruction des adventices à l'aide un désherbeur thermique. Deux passages d'herbicides sélectifs (Dicopur ou Fusilade ; 800g et 250g de matière active à l'hectare respectivement) ont été effectués sur les parcelles des couverts en Juin et Aout 2013. La gestion des couverts a consisté en deux

phases : 1) culture des couverts durant neuf mois (270 jours de Mai 2013 à Février 2014) 2) destruction des couverts par fauchage à ras du sol au gyrobroyeur (Gyrax ©) et restitution des litières broyées à la surface du sol (Février 2014).

2.2. Mesure des biomasses aériennes produites et de la composition biochimique des litières des couverts de plantes de services

Après 9 mois de culture les biomasses aériennes des couverts de plantes de services de chacune des parcelles élémentaires ont été fauchées à ras du sol sur une surface de 1 m². Elles ont ensuite récoltées et pesées. Un échantillon de 100g frais a été disposé dans une étuve à 60°C jusqu'à obtention d'une masse stable et a servi de référence pour mesurer la teneur en eau des biomasses aériennes. Pour chaque type de couvert, un échantillon de 10g sec a été broyé à 1 mm à l'aide d'un broyeur à couteaux (SK 100 Comfort, Gußeisen) et utilisé pour déterminer les teneurs en cellulose, hémicellulose, lignine et en fraction soluble des litières par analyse Van Soest adaptée pour AFNOR-XP-U44.162 (2009) (Tableau 1).

2.3. Echantillonnages de sol

Les échantillonnages de sol ont été effectués à la date de semis des couverts (T₀), après 9 mois de culture des couverts (T₂₇₀), 15 jours après la restitution des litières (T₂₈₅), et 45 jours après la restitution des litières (T₃₁₅). A chacune de ces dates, 5 échantillons de sol ont été prélevés de manière aléatoire dans chaque parcelle élémentaire à l'aide d'une tarière (échantillonnage en W). A T₂₇₀, les échantillons ont été prélevés dans les zones d'interférences racinaires des deux espèces végétales pour le couvert mixte (PnCz). Afin de déterminer les effets des plantes de services et de la restitution de leurs litières sur la distribution verticale des communautés de nématodes, 2 couches du sol ont été échantillonnées à T₂₇₀, T₂₈₅ et T₃₁₅. La première couche correspondait aux 4 premiers centimètres du sol (H₁). La seconde couche (H₂) concernait la profondeur de sol située entre 4 et 12 cm. Ces couches n'ont pas été différenciées à T₀ car le sol avait été labouré à 20cm en début d'essai. Des échantillons composites de 2L de sol ont été formés à partir des 5 échantillons de sol et pour chacune des couches H₁ et H₂ de chaque parcelle élémentaire. 168 échantillons de sol (24*3*2 +24) ont ainsi été analysés au cours de cet essai.

2.4. Extraction, identification et dénombrement des nématodes du sol

2.4.1. Détermination et assignation aux guildes fonctionnelles

Les communautés de nématodes du sol ont été analysées à T₀, T₂₇₀, T₂₈₅, T₃₁₅. Pour chaque échantillon de sol, les nématodes du sol ont été extraits par élutriation de 300ml de sol frais issu de l'échantillon composite (Seinhorst, 1962). En parallèle, un échantillon de 10 g a été mis à l'étuve à

60°C pour mesurer la teneur en eau du sol. Les nématodes ont été comptés au microscope (X 100) dans les 48h suivant l'extraction. Les nématodes libres (FLN) et les nématodes parasites (PPN) ont été comptés séparément. Puis les nématodes ont été fixés dans une solution à base de formaldéhyde et identifiés au microscope (X 400) sur des lames de masse. 200 nématodes ont été identifiés par lame au niveau du genre ou de la famille, puis assignés à un groupe fonctionnel en se référant aux travaux de Yeates et al, (1993) et Bongers et Bongers (1998). Chaque groupe fonctionnel correspond un type trophique (Ba= Nématodes Bactérovores, Fu= Nématodes Fongivore, Om= Nématodes Omnivore, Pr= Nématodes Prédateur) associée aux traits de vie des espèces de nématodes défini par l'échelle cp proposée par Bongers (1990) (cp1 = opportuniste, r-stratégiste ; cp2= généraliste, r-stratégiste, cp3-5=gradient vers k-stratégiste). Les nématodes des classes cp 1-2 sont indicateurs de milieux perturbés tandis que les nématodes cp 3-5 sont indicateurs des milieux stables. Les abondances de PPN, de FLN, de chaque taxon et de chaque groupe fonctionnel ont été exprimées en nombre d'individus pour 100g de sol sec pour chaque échantillon de sol traité.

2.4.2. Indices écologiques et indices de diversité

Les indices de structure (SI), d'enrichissement (EI), de maturité (MI), l'indice basal (BI) et le nematode channel ratio (NCR) ont été calculés sur la base des travaux de Ferris et al (2001), Bongers (1990) et Yeates (2003). Les nématodes de la famille des Tylenchidae ont été classés en tant que nématodes ectoparasites (PPNe) et n'ont pas été inclus dans le calcul du NCR. Les nématodes du genre *Ditylenchus* (famille Anguinidae) ont été classés comme fongivores généralistes (Fu2) et ont été inclus dans le calcul du NCR. Les *dauer larva* de Rhabditidae n'ont pas été incluses dans les calculs de NCR ni de EI. La diversité de la nématofaune a été évaluée en calculant la richesse taxonomique (S), la diversité taxonomique de Shannon (H') et l'indice de diversité de Simpson (Shannon, 1940 ; Simpson, 1949).

2.5. Teneur en azote et biomasses microbiennes du sol

Les teneurs en azote minéral et en biomasses microbiennes ont été mesurées sur 10g de sol frais issu de l'échantillon composite de chaque parcelle élémentaire. Les teneurs en azote minéral (NO_3^- et NH_4^+) du sol ont été déterminées par colorimétrie (Thermo Electron Flash EA 112) après extraction au KCL (1M) (AFNOR ISO 14256-2, 2007). Les biomasses microbiennes (BM-N) ont été mesurées sur le même échantillon par la méthode de fumigation d'Amato et Ladd (1988). Pour chaque traitement, les teneurs moyennes (n=6) en biomasses microbiennes (BM-N) sont présentées en mg/kg de sol sec. Les teneurs en azote minéral sont présentées après déduction des teneurs du témoin sol nu (Teneur traitement - Teneur témoin, mg/Kg sol sec). Cet indicateur est positif en cas de relargage d'azote minéral par les apports de litières.

2.6. Analyses statistique

Une analyse ANOVA a été effectuée pour comparer les biomasses aériennes des différents couverts à T₂₇₀. Pour analyser l'effet des couverts vivants de plantes de services sur les abondances de nématodes du sol dans les différents groupes fonctionnels à T₂₇₀ (1^{ère} phase de l'essai), des modèles linéaires généralisés à distribution de Poisson en intégrant l'horizon d'échantillonnage (H₁ ou H₂) et les traitements (Pn, Cz, PnCz, témoin) pour chaque groupe fonctionnel observé ont été développés.

Pour analyser les effets de la restitution des couverts sur les abondances de nématodes du sol des différents groupes fonctionnels observés (2^{ème} phase de l'essai), l'effet du temps a été intégré comme une variable continue dans chaque modèle (T₂₇₀; T₂₈₅; T₃₁₅). Une méthode « backward » a été appliquée pour éliminer chaque terme non-significatif des modèles : partant du modèle le plus complet avec les interactions entre les termes, les variables non-significatives du modèle ont été retirées une à une en partant du dernier terme. A chaque étape, la significativité de la variable retirée a été testée en comparant la variance des modèles avec ou sans le terme (ANOVA, test du CHI²). Lorsque les modèles présentaient une sur-dispersion des résidus, cette propriété a été intégrée dans les modèles en utilisant une loi de distribution de quasi-Poisson (O'Hara and Kotze, 2010). Dans le cas d'effectifs faibles, des regroupements de guildes fonctionnelles avec des nématodes appartenant aux mêmes groupes trophiques ont été effectués (Fu3-5, Ba3-4, Pr3-4). Une démarche identique a été suivie pour analyser l'effet des couverts de plantes de services et la restitution de leurs litières sur les indices écologiques (EI, SI, NCR), les indices de diversité (S, D, H'), les teneurs en nitrates (NO₃⁻), ammonium (NH₄⁺) et biomasses microbiennes (BM-N) à partir de modèles linéaires. Quand il était nécessaire, et afin de normaliser les résidus des modèles, des transformations arcsin(\sqrt{x}) ou log(x) ont été appliquées aux données.

Aussi, afin de tester l'effet de la biomasse des couverts sur les abondances des nématodes des différentes guildes fonctionnelles, la biomasse des couverts a été intégrée comme co-variable dans le modèle développé à T₂₇₀ (ANCOVA). A chaque pas de temps et pour chaque couche du sol, des analyses ANOVA ont été effectuées pour tester la significativité des différences d'abondances de nématodes entre les traitements.

La validité des modèles a été vérifiée par analyse visuelle de la distribution des résidus. En l'absence d'interactions entre les variables des modèles, nous avons comparé les différentes modalités des variables entre elles en utilisant les contrastes linéaires appropriés avec correction de Bonferroni (Cichini et al, 2011). L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel libre R v 3.2 (R development Core Team, 2015) en utilisant le package Multcomp (Hothorn et al, 2015).

3. Résultats

3.1. Biomasses des couverts de plantes de services

A T_{270} , les couverts de plantes de services recouvraient de manière homogène l'ensemble des parcelles et présentaient des biomasses aériennes significativement différentes. Les couverts de *C. zanzibarica* (Cz) présentaient les biomasses les plus élevées, significativement supérieures aux biomasses des couverts de *Paspalum notatum* (Pn) et du couvert mixte de ces deux espèces (Tableau 1). Les litières aériennes du traitement Pn a montré des teneurs en hémicellulose et fraction soluble supérieures à celles de Cz, tandis que les litières de ce dernier présentaient des teneurs en cellulose et lignine supérieures à celles de Pn. Les litières du traitement Cz présentaient également un rapport C/N inférieur à celui de Pn. La composition biochimique du couvert PnCz apparaît très proche et quasi similaire à celle du couvert Cz.

Tableau 1 : Composition biochimique des litières aériennes et biomasses aériennes produites après 9 mois de culture des couverts individuels ou mixtes (T_{270}). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA 1 facteur, $F= 28,9$; p -value < 0,01, $n=6$).

Couverts végétaux	Fraction soluble*	Hémicellulose	Cellulose	Lignine	C ^a	N ^a	C/N ^a	Biomasses aériennes (Tonne MS/Ha)
	% Masse sèche							
<i>Paspalum notatum</i>	20,0	38,4	29,7	2,3	42,3	0,7	57,2	6,5 (c)
<i>Crotalaria zanzibarica</i>	10,9	18,3	55,5	12,5	48	2,5	23,7	17,2 (a)
<i>Paspalum notatum</i> + <i>Crotalaria zanzibarica</i>	10,2	20,2	55,3	11,3	46,3	1,95	23,6	11,2 (b)

*: La fraction soluble correspond aux éléments dissous durant le bain au détergent neutre de la méthode Van Soest. Ce sont principalement des lipides, des carbohydrates simples, des tannins des protéines et quelques minéraux.

a : Données calculées à partir de Chauvin et al (2015)

La composition biochimique des litières a été mesurée sur un seul échantillon composite issu de l'ensemble des parcelles élémentaire (voir 2.2) et n'a pas pu faire l'objet d'une analyse statistique

3.2. Effet de l'identité des couverts de plantes de services sur les communautés de nématodes libres du sol

A T_0 , aucune différence significative d'abondances de FLN et de nématodes appartenant aux différents groupes fonctionnels présents n'a été observée entre les différents blocs de l'essai. De manière générale, les populations de fongivores généralistes (Fu2) et bactériovores opportunistes

(Ba1) étaient les plus importantes (137 et 133 ind/100g sol sec). Ces groupes fonctionnels étaient composés des taxons *Ditylenchus* (Anguinidae), *Aphelenchus* (Aphelenchidae), *Aphelenchoides* (Aphelenchoididae) et de Rhabditidae (actifs et *dauer larva*), *Panagrolaimus* (Panagrolaimidae) respectivement. Les autres groupes fonctionnels montraient des populations de nématodes inférieures à 100 ind/100g sol sec.

Après 9 mois de culture (T₂₇₀), les différents couverts vivants de plantes de services présentaient des populations de FLN dans les sols significativement supérieures à celles du témoin sol nu, mais pas différentes entre eux (Tableau 2). L'implantation de ces couverts a en particulier généré une augmentation significative des abondances de nématodes omnivores (Om4) et prédateurs (Pr3-4) par rapport au témoin sol nu. Le traitement témoin sol nu se différenciait de traitements avec couverts par des populations de nématodes Fu2 significativement supérieures (Tableau 2). Ces populations de nématodes fongivores étaient majoritairement composées d'Aphelenchoididae.

Tableau 2 : Abondances moyennes (n=6) de nématodes libres (FLN) et de nématodes appartenant aux différents groupes fonctionnels observés dans les sols après neuf mois de culture (T₂₇₀) des couverts de plantes de services et effet des traitements (ID) et de la couche du sol (H). Pn: *Paspalum notatum*, Cz: *Crotalaria zanzibarica*, PnCz: *Paspalum notatum* + *Crotalaria zanzibarica*, Témoin (sol nu) ; H₁: 0-4cm du sol; H₂: 4-12cm du sol. FLN = Nématodes libres, Ba1 ; Ba2 ; Fu2 ; Ba3-4 ; Fu 3-4 ; Om4 ; Pr3-4; Pr5 = groupes fonctionnels de nématodes définis par Bongers et Bongers, 1998. Les moyennes présentées sont calculées à partir de la somme des nématodes observés en H₁ et H₂. (Analyse post-hoc, Comparaison de Tukey- correction Bonferonni, seuil de significativité = 0,05, n= 12).

Groupes fonctionnels	H1 Vs H2 ^b	ID : H						
		Témoin	Pn	Cz	PnCz	ID	H	ID : H
FLN	H1>H2	414b	781a	898a	782a	4,8e-5	4,2e -5	ns
Ba1 actifs	H1=H2	4b	52a	24ab	8b	0,004	ns	ns
Ba1 <i>dauer larva</i>	H1<H2	117b	354a	155ab	131ab	0,027	0,058	ns
Ba2	H1>H2	52c	62bc	98ab	118a	3,2e-6	1,2e-10	ns
Ba3-4	H1>H2	9b	11b	48a	26ab	1,1e-6	0,002	ns
Fu2	H1>H2 ^a	200a	80b	93b	48b	1,7 e-6	1.9e-5	0,011
Fu3-5	H1=H2	0	4	10	0	0,15	ns	ns
Om4	H1>H2	24c	181b	384a	347a	2,2e-16	7,6e-5	ns
Pr34	H1>H2	7c	31b	82a	89a	2,5e-16	7,2e-12	ns
Pr5	H1=H2	1b	6ab	4ab	16a*	3,4e-4	ns	ns

a = significatif pour le témoinl uniquement

b = Comparaison à P< 0,05

*différence à p-value< 0,05

Les différences significatives sont en gras

Les différents couverts se sont distingués par leurs effets sur les abondances de nématodes des groupes fonctionnels Ba1, Ba2, Ba3-4, Om4, Pr3-4 et Pr5 (Tableau 2). Dans le traitement Pn, les abondances de Ba1 ont significativement augmenté par rapport aux autres traitements avec notamment des abondances de Rhabditidae *dauer larva* et Rhabditidae actifs significativement supérieures à celles du témoin (Tableau 2). Le traitement Cz présentait des abondances de nématodes Ba2 et Ba3-4 significativement supérieures à celles du témoin, avec une tendance similaire pour le traitement PnCz. Les traitements Cz et PnCz présentaient les abondances d'Om4 et de Pr3-4 les plus élevées à cette date. Une analyse au niveau de la famille a montré que tous les couverts présentaient des abondances de Dorylaimidae et de Qudsianematidae significativement supérieures au témoin sol nu. Ces traitements présentaient les populations de Mononchidae (Pr4) et d'Anatonchidae (Pr4) les plus élevées (46 ind Mononchidae /100g sol sec et 37 Ind Anatonchidae/100g sol sec en moyenne, p-value <0,05). Par ailleurs, le traitement PnCz montrait les populations de Nordiidae (Om4 ; 183 ind/100g sol sec, P-value<0,05) et d'Aporcelaimidae (Pr5, 16 ind/100g sol sec, p-value <0,05) les plus élevées.

Les biomasses aériennes des couverts affichaient des co-variations significatives avec les abondances de nématodes à T₂₇₀. De manière générale, les biomasses des couverts avaient un effet positif sur les abondances de Ba1 actif (ANCOVA, value <0,1). Les biomasses de *C. zanzibarica* affichaient une corrélation positive avec les abondances totales de FLN (ANCOVA, P-value < 0,1). Les biomasses de *P. notatum* avaient un effet négatif sur les abondances de Fu34 (p-value < 0,1) et positif sur les abondances des populations de nématodes Omnivores (p-value < 0,05). Cette dernière corrélation était significative pour les populations de Qudsianematidae (P-value < 0,05) et de Nordiidae (p-value < 0,05).

Les couverts ont induit des différences significatives sur l'ensemble des indices écologiques du sol. (Tableau 3). Leurs valeurs d'indice de structure (SI) et de diversité (H') étaient supérieures à celles du témoin. Le traitement Pn présentait la valeur de NCR significativement supérieur au témoin, indiquant que la voie de décomposition bactérienne dominait dans ce traitement. Ce traitement présentait également l'indice EI le plus élevé à cette date, significativement supérieur à celui du témoin. Les traitements Cz et PnCz ont généré une augmentation significative de l'indice MI (Tableau 3). Le traitement Cz a induit la richesse taxonomique la plus élevée tandis que les traitements Pn et PnCz ont également induit des valeurs de l'indice de Simpson supérieures à celles du témoin sol nu.

Tableau 3 : Valeurs moyennes des indices écologiques et de diversité dans le sol et effets des traitements (ID) et de la couche du sol (H) après neuf mois de culture des couverts (T₂₇₀). Pn : *Paspalum notatum*, Cz : *Crotalaria zanzibarica*, PnCz : *Paspalum notatum + Crotalaria zanzibarica*, Témoin (sol nu) ; H₁ : 0-4cm du sol ; H₂ : 4-12cm du sol. MI= Maturity Index ; EI = Enrichment Index ; SI = Structure Index ; NCR= Nematode Channel Ratio ; S= richesse spécifique ; H' = Diversité taxonomique de Shannon ; D= Indice de diversité de Simpson. Les moyennes présentées sont calculées à partir de la somme des indices calculés en H₁ et H₂ (Analyse post-hoc, Comparaison de Tukey- correction Bonferonni, seuil de significativité = 0,05, n = 12).

Indice	H1 Vs H2 ^b	Témoin	Pn	Cz	PnCz	ID	H	ID : H
MI	H1>H2	1,86b	2,12b	2,89a	2,96a	4,6e-10	0,002	ns
EI	H1<H2	75,56b	88,54a	78,92ab	74,86b	0,011	7,9e-6	ns
SI	H1<H2 ^a	45,11b	86,70a	90,67a	91,45a	7,4e-16	0,07	0,015
NCR	H1<H2	0,45b	0,66a	0,56ab	0,57ab	0,022	0,052	ns
S	H1=H2	12,67b	14,50ab	16,83a	14,58ab	5,7e-4	ns	ns
H'	H1>H2	1,62b	2,03a	1,90a	2,07a	3,2e-5	0,009	ns
D	H1>H2	0,70b	0,81a	0,75ab	0,81a	7,5e-4	0,01	ns

b= Effet significatif (P< 0,05)

a = significatif pour le témoin uniquement

Les différences significatives sont en gras

3.3. Effets spécifiques de la restitution des litières sur les communautés de nématodes libres du sol

Suite à la restitution des litières au sol, les abondances de nématodes des différents groupes fonctionnels ont variés en fonction des traitements et des couches H₁ et H₂ du sol entre T₂₇₀ et T₃₁₅ (Annexe 1, Figure 1). De manière générale, les apports de litières ont induit une augmentation significative des abondances totales de FLN et de nématodes bactériovores (Ba1 *dauer larva*, Ba2, Ba3-4 ; p-value < 0,05) et dans une moindre mesure de nématodes prédateurs (Pr3-4) (P-value < 1, Figure1) par rapport au témoin sol nu. Les apports de litières ont également maintenu des populations de nématodes omnivores (Om4) supérieures au témoin (P-value < 0,05, Figure 1). Une analyse supplémentaire au niveau de la famille indique que les traitements avec litières présentent des abondances de Nordiidae (Om4) et de Qudsianematidae (Om4) supérieures au témoin (p-value < 0,05). Les abondances de Nordiidae ont eu tendance à augmenter sous l'effet des litières alors que les abondances de Qudsianematidae ont eu tendance à diminuer. Les populations des différents taxons de nématodes omnivores sont restées faibles et stables pour le témoin sol nu entre T₂₇₀ et T₃₁₅ (<100 indiv/100g sol sec).

Les apports de litières ont provoqué une augmentation des abondances des Fu2 dans les traitements avec couverts mais à T₃₁₅, seul le traitement Pn présentait des abondances significativement supérieures au témoin (Figure 1). Les traitements Cz et PnCz ont toutefois induits un pic non-significatif d'abondance de Fu2 à T₂₈₅ (Figure 1). Une analyse supplémentaire au niveau des familles a indiqué que les traitements Cz et PnCz ont eu tendance à maintenir des abondances d'Aphelenchidae (Fu2) supérieures au traitement Pn entre T₂₇₀ et T₃₃₀ (77 ind/100g sol sec en moyenne contre 20 ind/100g sol sec). Le traitement Pn a favorisé les abondances de *Ditylenchus* (Fu2) à T45 en H₁ et en H₂ par rapport aux autres traitements (279 ind/100g sol sec contre 93 ind /100g sol sec, p-value < 0,05). Le traitement témoin a plutôt favorisé les abondances d'Aphelenchoididae (Fu2) (moyenne= 126 ind/100g sol sec, p-value < 0,05).

Les effets des apports de litières ont varié en fonction des traitements. Les apports de litières des traitements Cz et PnCz ont induit des populations de nématodes Ba1 actifs significativement supérieures aux traitements Pn et témoin (173 ind/100g sol sec en moyenne contre 54 ind/100g sol sec). Le traitement PnCz présentait également des abondances de Ba1 *dauer larva* (Rhabditidae) supérieures à celles du témoin (461 ind/100g sol sec contre 201 ind/100g sol sec, p-value < 0,05). Les litières de Cz ont induit une augmentation des populations de nématodes Ba3-4 par rapport au témoin, plus marquée à T₃₃₀ (121 ind/100g sol sec contre 53 ind/100g sol sec, p-value < 0,05). Cette tendance était plus marquée en H₂. A l'inverse, les litières de PnCz ont réduit ces populations par rapport au témoin (P-value < 0,1).

Les traitements Cz et PnCz ont maintenu les abondances d'Om4 les plus élevées, significativement supérieures aux traitements Pn et témoin (Figure 1). Entre T₂₇₀ et T₃₁₅, ils présentaient des abondances de Dorylaimidae (Om4) supérieures aux traitements Pn et au témoin (130 ind/100g sol sec en moyenne contre 48 ind/100g sol sec, p-value < 0,05). Les traitements Cz et PnCz ont également induit des populations de Pr3-4 significativement supérieures à celles du traitement Pn sur cette période (59 indiv/100g sol sec contre 26 indiv/100g sol sec, p-value < 0,05). Néanmoins, le traitement PnCz a induit une diminution ces nématodes à T₃₁₅ en H₂, générant des abondances significativement inférieures à celles de l'ensemble des traitements à cette date. En revanche, les apports de litières du traitement PnCz ont généré des abondances de nématodes Pr5 significativement supérieures au témoin sol nu en H₁ à T₃₁₅ (Figure 1). Ce groupe fonctionnel était majoritairement composé de nématode de la famille Aporcelaimidae.

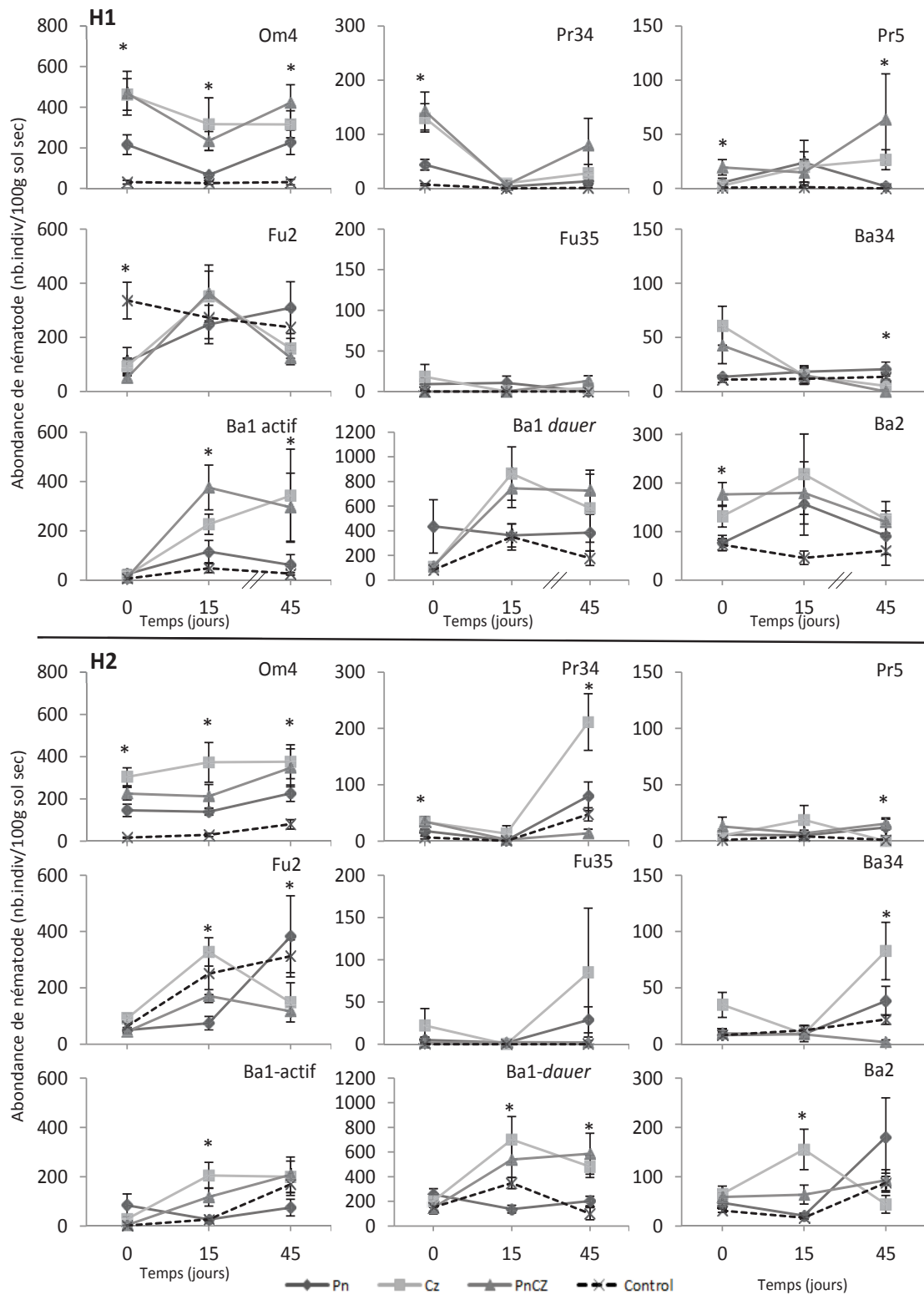


Figure 1 : Abondances moyennes (\pm ES) de nématodes des différents groupes fonctionnels observés dans les sols des parcelles de *Paspalum notatum* (Pn), *Crotalaria zanzibarica* (Cz), couvert mixte de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum* (PnCz) et dans le Témoin sol nu (témoin), durant les 45 jours suivant la restitution des litières en surface du sol (entre T₂₇₀ et T₃₃₀) et dans les horizons H₁ (0-4cm) et H₂ (4-12cm) du sol. Ba1 ; Ba2 ; Fu2 ; Ba3-4 ; Fu 3-4 ; Om4 ; Pr3-4 ; Pr5 = groupes fonctionnels de nématodes définis par Bongers et Bongers, 1998. *: différences significatives entre les traitements pour une date d'échantillonnage (ANOVA, p < 0,05, n = 6).

Parmi l'ensemble des indices écologiques mesurés dans cette étude, seules les valeurs de l'indice MI ont significativement varié entre T₂₇₀ et T₃₃₀. Les autres indices ont seulement présenté des variations significatives en fonction des traitements et des couches du sol (Annexe 2, Tableau 4). De manière générale, les apports de litières ont maintenu des valeurs de l'indice de structure (SI) et de diversité taxonomique (H') supérieures au traitement témoin sol nu.

Tableau 4 : Valeurs moyennes des indices écologiques mesurés après les apports de litières et effet des traitements (ID) et de la couche du sol (H). Pn : *Paspalum notatum*, Cz : *Crotalaria zanzibarica*, PnCz : *Paspalum notatum* + *Crotalaria zanzibarica*, Témoin (sol nu) ; H₁ : 0-4cm du sol ; H₂ : 4-12cm du sol. EI = Enrichment Index ; SI = Structure Index ; NCR = Nematode Channel Ratio ; S = richesse spécifique ; H' = Diversité taxonomique de Shannon ; D = Indice de diversité de Simpson. Les valeurs moyennes des indices ont été calculées à partir des mesures obtenues aux trois dates d'échantillonnage (T₂₇₀, T₂₈₅ et T₃₁₅) et en rassemblant les échantillons de H₁ et de H₂. (Analyse post-hoc, Comparaison de Tukey- correction Bonferonni, seuil de significativité = 0,05, n= 36).

Indices écologiques	H1 Vs H2 ^b	H1 Vs H2 ^b						
		Témoin	Pn	Cz	PnCz	ID	H	ID : H
EI	H1>H2	78,35a	85,86a	74,32b	85,53a	0,01	7,9^e -6	Ns
SI	H1<H2 ^a	43,16b	82,30a	77,62a	83,09a	7,3^e-16	0,07	0,015
NCR	H1=H2	0,37c	0,60b	0,52a	0,60a	0,002	0,052	ns
S	H1=H2	12,75b	14,31a	13,89b	13,62b	0,0006	ns	ns
H'	H1>H2	1,74c	1,84b	1,90ab	1,96a	3, 2 e-5	ns	ns
D	H1=H2	0,74c	0,75b	0,77ab	0,79a	0,0007	0,01	ns

a = significatif pour les traitements avec apport de litière uniquement

b= Effet significatif (P< 0,05)

Les différences significatives sont en gras

Les apports de litières du traitement Pn ont entraîné une diminution de la valeur de l'indice EI significativement inférieure aux traitements témoin, Cz et PnCz à T₃₁₅. A l'inverse, les apports de litières des traitements Cz et de PnCz ont eu tendance à augmenter cet indice, mais les valeurs sont restées similaires à celles du témoin (p-value > 0,1). Les apports de litières des traitements Cz et de PnCz ont provoqué une augmentation des valeurs de l'indice MI significative par rapport à celle du témoin (MI = 1,76 contre 1,36, p-value<0,05 sur cette période). Ces traitements ont également induit une augmentation de l'indice NCR et présentaient des valeurs significativement supérieures à celle du témoin sol nu et à Pn à T₃₁₅ (NCR = 0,68 en moyenne contre 0,39, p-value<0,05). Les valeurs de l'indice NCR du traitement témoin sont restées stables durant cette période (NCR = 0,37 en moyenne). Le traitement Cz a généré une richesse taxonomique significativement supérieure à celle du traitement Pn (S = 14,31 contre 13,88, P-value< 0,1) tandis que le traitement PnCz a induit les valeurs d'indice H' et D les plus élevées, et significativement supérieures à celles de Cz (H' = 1,96 contre 1,84, P-value <0,05).

3.4. Effets des couverts et de la restitution de leurs litières sur la distribution verticale des communautés de nématodes dans le sol

La culture des couverts de plantes de services a modifié la distribution verticale des communautés de nématodes T_{270} (Tableau 2 et 3). Les abondances de nématodes Fu2 étaient significativement plus abondantes dans la couche H_1 du sol du témoin sol nu alors qu'il n'y avait pas de différences d'abondances entre H_1 et H_2 dans les autres traitements. Pour l'ensemble des traitements, l'indice MI et les indices de diversité étaient plus élevés en H_1 qu'en H_2 , tandis que les indices EI et NCR étaient plus élevés en H_2 (P-value < 0,05). Le traitement témoin présentait un indice SI supérieur en H_2 (p-value < 0,05), tandis que les traitements avec couverts végétaux ne présentaient pas de différences de valeurs pour cet indice entre H_1 et H_2 (P-value > 0,1). Cependant, les abondances de FLN, Ba2, Ba3-4, O et Pr3-4 étaient significativement plus élevées dans la couche H_1 (0-4cm) du sol. Au contraire, les populations de Ba1 *dauer larva* étaient plus importantes en H_2 (4-12cm). Les abondances de Ba1 actifs, Fu3-5 et Pr5 ne présentaient pas de différences pour ces deux couches du sol

La restitution des litières a stimulé les nématodes des niveaux basaux et des niveaux trophiques supérieurs par rapport au témoin en H_1 (Figure 1 ; Annexe 1). Entre T_{270} et T_{315} , les abondances de Ba2, Fu2 et Pr5 étaient plus élevées en H_1 tandis que les abondances de Ba1 actifs, Ba1 *dauer larva*, Ba3-4, Fu3-5, Pr3-4 et Om4 ne présentaient pas de différences entre les couches H_1 et H_2 du sol (p-value < 0,05). Les indices de structure (SI) étaient plus élevés en H_2 (P-value < 0, 05) et les indices EI et de H' significativement plus élevées en H_1 (P-value < 0,05). Cette distribution selon les couches du sol a également été observée pour le traitement témoin, mais les abondances de FLN, les valeurs des indices et les différences entre H_1 et H_2 étaient plus fortes dans les traitements où les litières avaient été restituées.

3.5. Influence de l'identité des couverts de plantes de services sur les fonctions écosystémiques du sol

3.5.1. Effets sur les abondances des nématodes phytoparasites dans les sols

Au début de l'essai (T_0), les nématodes phytoparasites observés dans les sols appartenaient aux taxons *Pratylenchus coffeae.*, *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus*. *Meloidogyne* spp., *Rotylenchulus reniformis* et ne présentaient pas de différences d'abondances entre les différents blocs de l'essai (P-value > 0,1).

Après 9 mois de culture (T_{270}), les couverts végétaux ont généré des abondances d'*Helicotylenchus* spp. dans les sols significativement supérieures à celles du témoin (Figure 2). Les abondances de Pratylenchidae, famille regroupant les espèces *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae*, étaient faibles dans l'ensemble des traitements (2 ind/100g sol sec en moyenne). Les traitements Cz et PnCz présentaient des abondances de PPN supérieures au témoin (Tableau 5). Une analyse au niveau du

genre a indiqué que les abondances d'*Helicotylenchus* spp. de ces traitements étaient supérieures à celles du témoin (288 ind/100g sol sec en moyenne contre 46 ind/100g sol sec, p-value < 0,1). Le traitement Cz a généré des abondances de *Rotylenchulus* sp. dans les sols significativement plus élevées que les autres traitements (952 ind/100g sol contre 381 ind/100g sol sec en moyenne p-value < 0,05). Le traitement PnCz a induit des abondances de Tylenchidae supérieures à celles du témoin en H1 (179 ind/100g sol sec contre 61 indiv/100g sol sec, p-value < 0,05). A cette date, Les abondances d'*Helicotylenchus*. sp et de Tylenchidae étaient significativement plus importantes en H₁ sous les couverts tandis qu'il n'y avait pas de différences entre H₁ et H₂ pour le témoin. Les abondances de *R. reniformis*. étaient supérieures en H₂ pour l'ensemble des traitements.

Tableau 5 : Abondances moyennes de nématodes phytoparasites (PPN) et des différents taxons observés après neuf mois de culture des couverts (T₂₇₀) avec une indication sur les effets des traitements (ID) et de la couche du sol (H). Pn: *Paspalum notatum*, Cz: *Crotalaria zanzibarica*, PnCz: *Paspalum notatum* + *Crotalaria zanzibarica*, Témoin (sol nu) ; H₁: 0-4cm du sol; H₂: 4-12cm du sol. Les moyennes présentées sont calculées à partir de la somme des nématodes observés en H₁ et H₂ (Analyse post-hoc, Comparaison de Tukey- correction Bonferonni, seuil de significativité = 0,05, n=12).

Taxa PPN	H1 Vs H2 ^b	Témoin	Pn	Cz	PnCz	ID	H	ID :H
Total PPN	H1=H2	337d	573cd	1322a	779bc	1,7e-11	ns	ns
Tylenchidae	H1>H2	61b	139ab	144ab	179a	0,007	0,07	ns
<i>Helicotylenchus</i>	H1>H2	6b	147a	353a	278a	1,8^e-07	0,05	ns
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	H1<H2	356b	392b	938a	498b	2,8^e-9	0,07	ns

b = Comparaison à P < 0,1

Les différences significatives sont en gras

Durant la seconde période de l'essai, les traitements avec apports de litières ont entraîné une diminution des abondances d'*Helicotylenchus multicinctus*. et de Tylenchidae (Annexe 3, Figure 2). Toutefois, les abondances d'*H. multicinctus*. et de Tylenchidae étaient supérieures à celles du témoin dans les traitements avec apports de litières (Figure 2). Le traitement Pn affichait également des abondances d'*H. multicinctus* significativement inférieures aux traitements Cz et PnCz (128ind/100g sol sec contre 295 indiv/100g sol sec, P-value <0,05). Les abondances de *Rotylenchulus reniformis*. ont augmentées dans tous les traitements entre T₂₇₀ et T₃₀₀. Sur cette période, le traitement Cz a induit des abondances de *R. reniformis* significativement plus élevées que dans les autres traitements (moyenne = 1139 ind/100g sol contre 500 ind/100g sol sec en moyenne, p-value < 0,05). Les traitements Pn et PnCz ont également présenté des abondances de cette espèce de nématode supérieures à celles du témoin (579 ind/100g sol sec contre 345 ind/100g sol sec, p-value < 0,05). Les abondances d'*Helicotylenchus multicinctus*, de Tylenchidae et de *Rotylenchulus reniformis* étaient plus importantes dans la couche H₁ pour tous les traitements (p-value < 0,05, Figure 2).

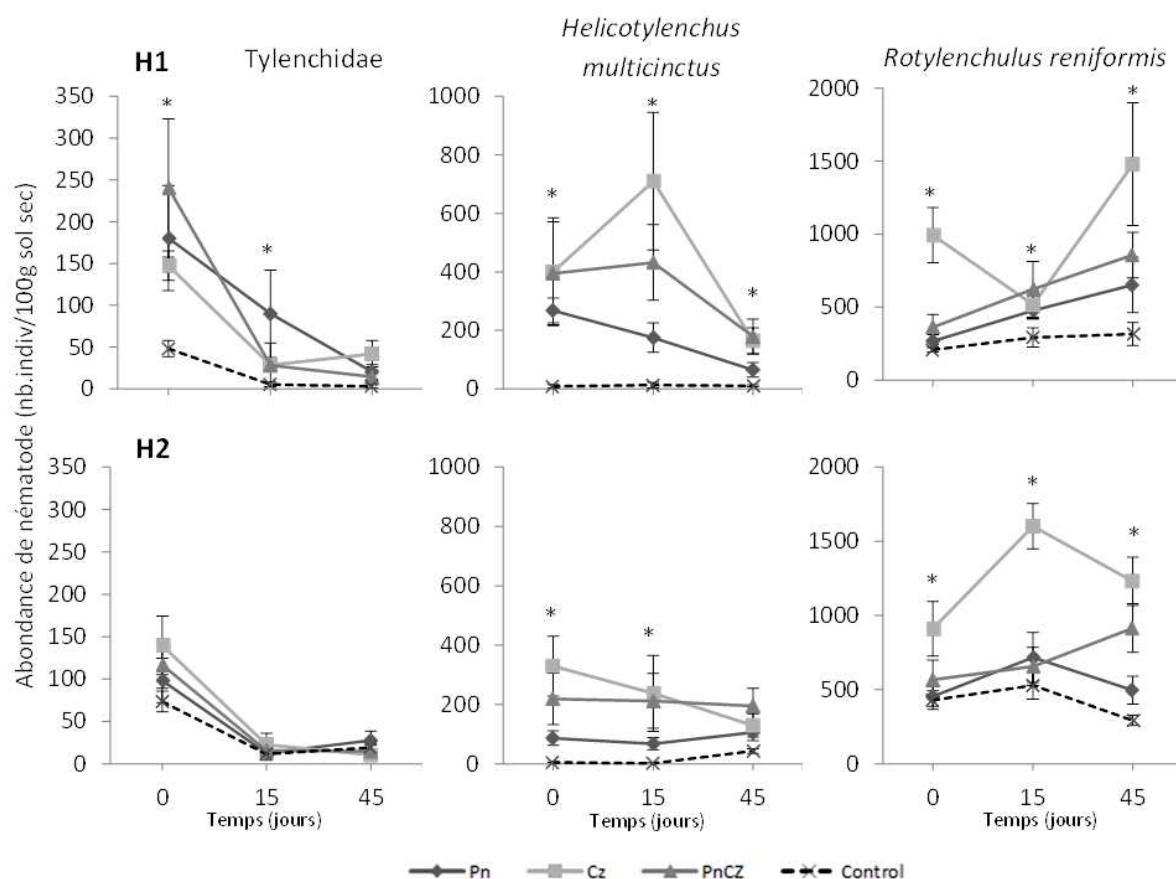


Figure 2: Abondances moyennes (\pm ES) de Tylenchidae, *Helicotylenchus multicinctus* et *Rotylenchulus reniformis* observés dans les sols des parcelles de *Paspalum notatum* (Pn), *Crotalaria zanzibarica* (Cz), couvert mixte de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum* (PnCz) et dans le témoin sol nu, durant les 45 jours suivant la restitution des litières en surface du sol (entre T₂₇₀ et T₃₃₀) et dans les horizons H₁ (0-4cm) et H₂ (0-12cm) du sol. *: différences significatives entre les traitements pour une date d'échantillonnage (ANOVA, $p < 0,05$, $n=6$).

3.5.2. Décomposition de la matière organique

Au début de l'essai (T₀) le sol des différents blocs de l'essai ne présentait pas de différences significatives de teneur en nitrate (NO₃⁻ = 6,95mg /kg sol sec, p -value > 0,05), en ammonium (NH₄⁺ = 10,27 mg/Kg sol sec, p -value > 0,05) ou en biomasses microbiennes (BM-N= 5,2 mg/Kg sol sec, p -value > 0,05).

La culture des couverts a modifié de manière différentielle selon les traitements étudiés les teneurs en nitrates et les biomasses microbiennes du sol. À T₂₇₀, nous avons observé un relargage de nitrate (NO₃⁻) dans les sols des traitements Cz et PnCz (+5,26 mg/kg sol par rapport au témoin, p -value < 0,05, Figure 3). A l'inverse le traitement Pn a induit une immobilisation significative de l'azote résiduel du sol (-1,46 mg/Kg sol sec, P -value < 0,05). Nous n'avons pas observé de différences de teneurs en NH₄⁺ entre les traitements (p -value = 0,26). A cette date, les traitements PnCz et Cz présentaient des biomasses microbiennes inférieures au traitement Pn (3,74 mg/kg sol sec en moyenne contre 5,30 mg/Kg sol sec, p -value < 0,05) mais aucun couvert n'a induit de différences significatives de biomasses microbiennes par rapport au témoin. Les teneurs en nitrates (NO₃⁻) des

sols étaient variables en fonction des couches du sol et des traitements. Le traitement témoin présentait des teneurs en nitrates supérieures en H₂ alors que les teneurs en nitrates des traitements Cz et PnCz étaient plus élevées en H₁ (p-value < 0,05). Le traitement Pn ne montrait pas de différences de teneurs en nitrates entre H₁ et H₂ (p-value > 0,1). Par ailleurs, le traitement Cz présentait des biomasses microbiennes plus faibles en H₂ (p-value = 0,06).

La restitution des litières a provoqué un relargage de nitrates (NO₃⁻) et d'ammonium (NH₄⁺) et des teneurs dans le sol ont variés en fonction du type de litière et de la couche du sol considérée entre T₂₇₀ et T₃₁₅ (Figure 3). Les traitements Cz et PnCz ont maintenu des apports en nitrates (+10,6 mg/kg sol sec en moyenne par rapport au témoin, p-value < 0,05) tandis que le traitement Pn a maintenu une immobilisation significative des nitrates résiduels du sol (-3,18 mg/Kg sol sec par rapport au témoin, p-value < 0,05). Les apports en ammonium (NH₄⁺) n'étaient pas significativement différents entre les traitements et avaient tendance à diminuer avec le temps (p-value > 0,1, Figure 4). Les teneurs en biomasses microbiennes du sol n'ont pas varié au cours du temps (p-value > 0,1). Elles étaient supérieures au témoin dans le traitement Pn (moyenne = 4,97 mg/Kg sol sec contre 4,72 mg/Kg sol sec, p-value < 0,05). Les traitements Cz et PnCz ne présentaient pas de différences de biomasses microbiennes en H₁ par rapport au témoin, mais ont maintenu des biomasses microbiennes inférieures à celles du témoin dans les couches H₂ entre T₂₇₀ et T₃₁₅ (3,74 mg/Kg sol sec en moyenne contre 4,98 mg/Kg sol sec p-value < 0,1).

Les teneurs en nitrates (NO₃⁻) et les biomasses microbiennes des sols étaient supérieures en H₁ pour les traitements Cz et PnCz entre T₂₇₀ et T₃₀₀ (p-value > 0,1, Figure 3).

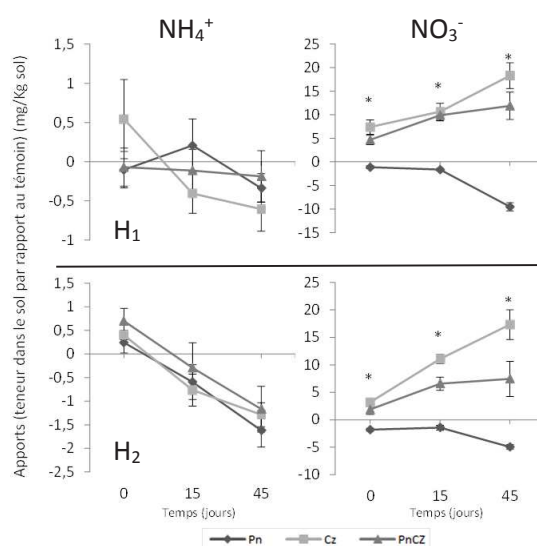


Figure 3 : Apports moyens (±ES) en ammonium (NH₄⁺) et en nitrates (NO₃⁻) issus de la décomposition des litières de *C. zanzibarica*, *P. notatum* et *C. zanzibarica* + *P. notatum* durant les 45 jours suivant la restitution des litières en surface des sols (entre T₂₇₀ et T₃₃₀) et dans les horizons H₁ (0-4cm) et H₂ (4-12cm) du sol. A chaque date, les teneurs en NO₃⁻ ou NH₄⁺ des sols du témoin sol nu ont été soustraites aux teneurs des différents traitements. *: différences significatives entre les traitements à une date donnée (ANOVA, p < 0,05, n = 6).

4. Discussion

4.1. Les couverts vivants de plantes de services et leurs litières modifient les communautés de nématodes libres

4.1.1. Génération de communautés de nématodes structurées et diversifiées par les couverts et leurs litières.

L'implantation de couverts de plantes de services suivie de la restitution de leurs litières a induit la formation de communauté de nématodes structurées, et diversifiées avec de fortes abondances nématodes bactérivores (Ba1, Ba2, Ba3-4) et de nématodes des niveaux trophiques supérieurs (Pr3-4, Om4). Les apports de ressources organiques sous forme de rhizodépôts et de litières sur une longue période en surface et sous terre ont pu favoriser le développement d'un milieu stable et riche en ressources organiques (Wardle et al, 2006 ; Yeates, 1999). Il en résulte une augmentation des indices de structure SI et de diversité H'. Ces résultats corroborent ceux de Djigal et al (2012) qui observent également une augmentation de ces indices sous des couverts végétaux associés à des bananiers.

La culture des couverts préalablement aux restitutions de leurs litières a permis de structurer les communautés de nématodes et a pu alimenter des cascades trophiques bottom-up dans les communautés de nématodes. Dans notre étude, les apports de litières ont permis de maintenir les abondances de nématodes omnivores (Om4) induites par la culture des couverts et d'augmenter les abondances de nématodes prédateurs (Pr3-4). La littérature indique que dans différents essais, les niveaux trophiques supérieurs n'ont pas toujours été affectés (ou alors faiblement) par des apports de litières végétales après des périodes d'incubation supérieures à 8 semaines et ce, en microcosmes (Tabarant et al, 2011, Chauvin et al, 2015, Mc Sorley and Frederik, 1999), en litter bags (Georgieva et al, 2005; Wardle et al, 2006) ou au champ (Gruver et al, 2010 ; Zhang et al, 2012 ; Minoshima et al, 2007). Toutefois, Okada et Harada (2007), observent des abondances de nématodes omnivores significativement supérieures dans les sols en restituant les litières des mauvaises herbes ainsi que du compost dans les rangs de culture de haricots comparé à un sol labouré et sans apports de litière. Après avoir cultivé *Crotalaria juncea* pendant 10 semaines et restitué ses litières au sol, Wang et al (2011) ont aussi observé une augmentation des abondances de nématodes omnivores non-significative par rapport à un sol nu mais menant à des indices de structure significativement supérieures. Il apparaît donc que les cascades trophiques bottom-up induites et les effets positifs des apports de litières sur la structure des communautés de nématodes soient plus efficaces après la période de culture des couverts qui produisent ces litières.

Suite à la restitution des litières, nous avons observé une augmentation des indices de richesse spécifique, de diversité de Simpson ainsi que le maintien des indices de structure (SI) à des valeurs

élevées. La restitution des litières a également induit des changements favorisant les nématodes omnivores de la famille des Nordiidae plutôt que celle des nématodes Qudsianematidae (Om4). L'ensemble de ces résultats illustrent la capacité des communautés de nématodes à maintenir une structure complexe face à une perturbation telle qu'un apport massif de litières lorsqu'ils sont préalablement structurés (Chauvin et al, 2015 ; Yang et al, 2010 ; McCann, 2000).

4.1.2. Effet différentiel de l'identité des couverts et de la composition biochimiques de leurs litières sur les communautés de nématodes et les flux d'azote dans le sol

Les différents couverts vivants et la restitution de leurs litières ont modifié les communautés de nématodes et les flux d'azote dans les sols de manière spécifique. Les couverts de *Paspalum notatum* ont favorisé l'activité basale et omnivore des réseaux trophiques. Les plus fortes abondances de Ba1 (actifs et *dauer larva*) par rapport à celles du témoin sol nu et les corrélations positives entre biomasses de ces couverts et les abondances de nématodes Qudsianematidae et Nordiidae corroborent les observations de Djigal et al (2012). Les fortes valeurs des indices NCR et EI mesurées dans les couverts de *P. notatum* indiquent un milieu enrichi dans lequel la voie de décomposition bactérienne est majoritaire. Cependant, les teneurs en nitrates (NO_3^-) des sols de ces couverts étaient les plus faibles de l'essai et indiquaient une consommation de l'azote minéral résiduel du sol. *P. notatum* a de forte consommation d'azote pendant sa croissance (Johnson et al, 2001), ce qui limite son usage en association dans les cultures de bananier (Marc Dorel, Pers. Com), et peut expliquer en partie les résultats de notre étude. La restitution des litières du traitement Pn induit de plus fortes biomasses microbiennes et des abondances de nématodes *Ditylenchus* (Fu2) plus importantes. Il en résulte une voie de décomposition fongique majoritaire dans les sols avec de faibles teneurs en nutriments (EI faibles) et une immobilisation importante de l'azote minéral. De tels résultats ont également été observés par Chauvin et al, (2015) qui suggèrent que la forte teneur en hémicellulose et le faible rapport C:N de ces litières favorise la décomposition fongique et l'immobilisation de l'azote résiduel des sols. Le changement de groupes fonctionnels (de bactériovores Ba1 à fongivores Fu2) entre la première (couverts vivants) et la seconde phase de l'essai (restitution des litières) illustre probablement aussi le changement de nature de la ressource organique qui passe surtout de la forme « rhizodépôts » sous les couverts vivants à la forme « litières restituées » une fois les couverts détruits (DuPont et al, 2008 ; Ferris et al, 1996).

L'implantation de *Crotalaria zanzibarica* a induit des réseaux trophiques matures et diversifiés avec des conditions stables et peu perturbées. Lors de la première phase de l'essai, ces couverts ont généré d'importantes abondances de nématodes indicateurs de stabilité du milieu (Om4, Pr3-4, Ba3), des richesses spécifiques (S) et les indices de maturité (MI) les plus élevés (Bongers and Bongers,

1998 ; Bongers, 1999). Les plus fortes biomasses microbiennes et teneurs en nitrates (NO_3^-) dans la couche H_1 du sol des traitements Cz et PnCz indiquent que les chutes naturelles de litières aériennes au cours de la culture ont pu être importantes dans ces couverts. Nous suggérons que la concomitance des apports de litières aériennes en surface des sols et des rhizodépôts dans la rhizosphère a favorisé la complémentarité des ressources et la diversité des organismes dans le sol de ces traitements. Une mesure des quantités de litières aux pieds des couverts à T_{270} aurait permis de quantifier cet apport. La restitution des litières de *C. zanzibarica* a permis de maintenir des réseaux trophiques matures et diversifiés, comme l'indique les indices MI et les richesses spécifiques. Elles ont également induit une forte activité de décomposition dans les sols, comme l'indique les fortes abondances de nématodes bactérivores (Ba1 actifs ; Ba3-4). L'implantation de *C. zanzibarica* et la restitution de ses litières a induits une décomposition bactérienne majoritaire ($\text{NCR} > 0,6$) et des teneurs en nitrates (NO_3^-) des sols supérieurs au témoin sol nu.

L'association des couverts de *P. notatum* et de *C. zanzibarica* a induits des effets spécifiques. Ce traitement a induit des abondances d'Aporcelaimidae (Pr5) et des valeurs d'indices de diversité de Simpson les plus élevées durant les deux phases de l'essai. La diversité des ressources organiques induites par l'association de ces couverts au niveau des rhizodépôts et des apports de litières a pu favoriser une plus forte diversité de nématodes avec moins de taxon dominant comme l'indique l'indice de Simpson et des abondances de prédateurs supérieurs (Eisenhauer et al, 2010, 2011 ; Vittekoft et al, 2009). Toutefois, l'association de ces couverts vivants présentait en général de faibles différences par rapport au traitement Cz, et ce autant sur les communautés de nématodes que sur les flux d'azote dans les sols. Les couverts mixtes présentaient des biomasses aériennes composées à 70 % de *Crotalaria zanzibarica*, cette espèce végétale étant donc majoritaire dans ce couvert. La proportion des différentes espèces végétales dans les couverts mixtes est donc un facteur qui doit être maîtrisé pour orienter les effets de ce type de couverts.

L'ensemble de nos résultats démontrent les effets positifs de l'association de *P. notatum* et *C. zanzibarica* sur les réseaux trophiques du sol durant l'interculture en bananeraie. Ils montrent également que des couverts associant ces deux espèces végétales peuvent être utilisés en tant qu'engrais vert dans les agrosystèmes bananiers. L'association de plantes herbacées et de légumineuses a déjà été mise en avant pour des effets fertilisants sur les sols (Van Eekeren et al, 2009 ; Rasmussen et al, 2011). Enfin, nos résultats confirment que la composition biochimique des litières des plantes qui composent les couverts végétaux est un trait fonctionnel qui influence la structure des réseaux trophiques et la fertilité des sols (Milcu et al, 2013).

4.2. Statut d'hôte, cascades trophiques bottom-up et régulation des nématodes phytoparasites

Le statut d'hôte des espèces végétales permet d'anticiper l'effet de leur culture sur les espèces de nématodes phytoparasites dans les sols (Van der Veken et al, 2008 ; Dorel et al, 2011). Nos résultats montrent que les couverts végétaux constitués de *P. notatum* et *C. zanzibarica* pris isolément ou en couverts mixtes, qui présentent des statuts non-hôtes vis-à-vis des nématodes *Pratylenchus coffeae* et *Radopholus similis*, ont induit une quasi disparition de ces nématodes vraisemblablement par absence de ressources trophiques pour ces nématodes phytoparasites et par régulation bottom-up. En revanche, l'augmentation des populations d'*Helicotylenchus multicinctus* sous ces couverts par rapport au témoin sol nu indique que *P. notatum* et *C. zanzibarica* sont probablement hôtes de ces nématodes. Ces observations rejoignent celles d'autres auteurs (Wang et al, 2002 ; Djigal et al, 2012) et indiquent qu'une mesure du statut d'hôte en laboratoire est nécessaire pour confirmer ces suspicions.

Au cours de la culture des couverts végétaux, l'absence de plante hôte induisant la mort par inanition et la prédation semblent être les mécanismes qui ont induit la disparition de *R. similis* et *P. coffeae*. L'augmentation des abondances de prédateurs et d'omnivores dans les sols indique que l'implantation des couverts et les apports de litières ont favorisé la prédation dans les sols (Khan and Kim, 2007, Sanchez-moreno, 2008). Les régulations « top down » semblent avoir été plus importantes durant la seconde phase de l'essai, phase durant laquelle plus aucun nématode parasite n'avaient de refuge (racines vivantes). Les plus faibles abondances de *H. multicinctus*, *R. reniformis* et Tylenchidae dans la couche H₂ du sol durant tout l'essai suggèrent que ces régulations étaient plus importantes en dans cette zone.

La biomasse des couverts semble avoir favorisé les cascades bottom-up à la restitution des litières. Nous avons observé des abondances de nématodes prédateurs plus faibles dans le traitement Pn qui a également produit les quantités de litières les plus faibles à T₂₇₀. Ces résultats corroborent également ceux de Wang et al (2006) qui observent de plus importantes populations de nématodes prédateurs en augmentant les quantités de litières de *crotalaria juncea* ajoutées en surface ou incorporées dans les sols. La productivité primaire des couverts semble donc un facteur à considérer dans le choix des couverts végétaux à planter durant l'interculture. Les plus faibles abondances de nématodes prédateurs suite à la restitution des litières de *P. notatum* et la diminution plus marquée des abondances d'*Helicotylenchus multicinctus* dans ce traitement indiquent que d'autres types de régulations biologiques ont pu être à l'œuvre durant la seconde phase de l'essai. Les importantes biomasses microbiennes dans ce traitement laissent supposer la présence de bactéries parasites ou de champignons prédateurs des nématodes (Jaffee et al., 1998 ; Siddiqui, 1999).

Nos résultats suggèrent que *C. zanzibarica* soit hôte de *R. reniformis* et sont à mettre en relation avec ceux de Wang et al (2003, 2007) qui préconisent l'utilisation d'une autre espèce de crotalaire en l'occurrence *Crotalaria juncea* pour assainir les sols vis-à-vis de ce nématode. Ces résultats illustrent qu'il existe probablement une variabilité du statut d'hôte entre les espèces du genre *Crotalaria*. Nos résultats montrent aussi que l'association de *C. zanzibarica* et *P. notatum* induit des abondances de *R. reniformis* inférieures à celles de *C. zanzibarica* cultivé seul. L'association de *C. zanzibarica* avec *P. notatum* qui paraît donc moins favorable à *R. reniformis* a pu induire un effet de dilution de la ressource comme défini dans Malézieux (2009).

Durant la seconde phase de l'essai, l'ensemble des traitements (témoin compris) ont induit une augmentation des populations de *R. reniformis* dans les sols. Ce résultat diffère des observations de Chauvin et al (2015) qui ont observé une diminution des populations de ce nématode suite à des apports de litière de *P. notatum* et de *C. zanzibarica* en microcosmes. Étant donné que les abondances de ce nématode ont également augmenté dans témoin sol nu, il semble que ces fluctuations soient plus reliées à un facteur climatique (qu'il reste à identifier) ou à une propriété biologique du taxon (qu'il reste à préciser).

4.3. Influence des couverts de plantes de services sur la distribution verticale des communautés de nématodes

La distribution verticale des communautés de nématodes a varié au cours de la croissance des couverts de plantes de services et de la restitution de leurs litières. Les plus fortes abondances de nématodes Ba1 *dauer larva* et les plus fortes valeurs de l'indice NCR en H₂ à T₂₇₀ indiquent que la décomposition bactérienne était favorisée dans cette couche du sol durant la croissance des couverts. Au cours de l'exploration racinaire, les plantes entretiennent des processus de rhizodéposition de molécules organiques par leurs racines (Jones et al., 2009 ; Bokowski et al, 2009). Ces molécules, généralement de faible poids moléculaire, s'apparentent à des glucides, et sont préférentiellement consommées par les bactéries (Farar et al, 2003 ; Marschner et al., 2003). Les plus fortes abondances de nématodes bactérivores Ba2 et Ba3-4 dans la couche H₁ du sol des traitements avec couverts indiquent que la chute naturelle de litières aériennes a probablement participé à alimenter les réseaux trophiques du sol durant la culture des couverts. La couche H₁ du sol était également caractérisée par de plus fortes abondances de nématodes Om4, Pr 3-4 ainsi que des indices de maturité (MI) et de diversité (H', D) plus élevés. Seul le traitement Témoin sol nu présentait des abondances de nématodes Fu2 plus importantes en H₁ et des valeurs d'indice SI plus élevées en H₂. Ces résultats indiquent que les apports continus de litières aériennes en surface du sol par chute naturelle des litières au cours de la croissance des couverts sont favorables au développement de communautés de nématodes diversifiées et structurées dans le premier horizon

du sol. L'ensemble de nos résultats corroborent les études d'Eisenhauer et al. (2012) et Polliener et al., (2007) qui montrent que les plantes vivantes alimentent la pédofaune à la fois par rhizodépôts et par chute des litières au sol.

L'identité du couvert a modifié les teneurs en nitrates et les biomasses microbiennes des différentes couches du sol. Le traitement témoin présentait des teneurs en nitrates supérieures en H₂ alors que les teneurs en nitrates des traitements Cz et PnCz étaient plus élevées en H₁ et que celles du traitement Pn qui ne montrait pas de différence de teneurs en nitrates entre H₁ et H₂. Nous suggérons que ces différences soient liées aux quantités de litières aérienne qui ont chuté au cours de la croissance des plantes et qui, proportionnellement à la biomasse des couverts étaient plus importantes dans les couverts de Cz et PnCz.

Nous avons observé un effet dépressif de *C. zanzibarica* sur les biomasses microbiennes dans la couche H₂ du sol durant les deux phases de l'essai. Le genre *Crotalaria* a la capacité d'exsuder des pyrolizidines, des alcaloïdes qui présentent des propriétés antibiotiques (Colegate et al., 2012 ; Joosten et al., 2010). L'implantation de *C. zanzibarica* a pu occasionner des effets biocides sur les communautés microbiennes présentes dans sa rhizosphère et induire des effets sélectifs à long terme sur la flore microbienne du sol. Une analyse moléculaire des communautés microbiennes présentes dans la rhizosphère de cette espèce végétale pourrait nous renseigner sur les effets de son implantation et permettrait également de tester les liens entre composition des communautés microbiennes et structure des communautés de nématodes.

Lors de la deuxième phase de l'essai, les apports de litières en surface ont stimulé la décomposition de la matière organique dans la première couche du sol (H₁). Les plus fortes abondances de Ba2 et Fu2, les indices EI plus élevés et les teneurs en nitrates (NO₃⁻), ammonium (NH₄⁺) et en biomasses microbiennes supérieures dans la couche H₁ des sols des traitements avec couverts de plantes de services illustrent une forte activité de décomposition de la matière organique dans cet horizon du sol. Des observations similaires ont également été mises en avant dans d'autres travaux sur les effets d'apports de matières organiques en surface des sols (Rahman et al, 2006, Minoshima et al, 2007, Fu et al, 2000). Les valeurs d'indices SI, qui étaient plus élevées dans la couche H₂ du sol pour les traitements avec apport de litières, indiquent des communautés de nématodes étaient plus structurées dans cette couche du sol. Celle-ci, moins exposée au pic de ressources dus aux apports de litières en surface (Yang et al., 2008) a pu permettre le développement préférentiel de communautés avec de forte proportion de nématodes des niveaux trophiques supérieurs, sensibles aux perturbations des milieux (Bongers et Bongers, 1998 ; Ferris et Bongers, 2001).

5. Conclusion

La culture de plantes de services suivie de la restitution de leurs litières mène à la formation de communautés de nématodes structurées et diversifiées. Une telle gestion des couverts génère d'importants apports de ressources organiques via les rhizodépôts et les litières des plantes qui induisent des régulations Bottom-Up et Top Down au sein des communautés de nématodes. Dans le même temps ces plantes agissent aussi sur les communautés de nématodes phytoparasites du sol, via leur statut d'hôtes. La restitution des couverts stimule l'activité de décomposition de la matière organique dans les premières couches du sol qui alimente l'ensemble des couches sous-jacentes en azote minéralisé et permet le développement des nématodes prédateurs en profondeur. La figure 4 propose un récapitulatif des observations effectuées au cours de cet essai.

Le statut d'hôte, les compositions biochimiques des litières et la productivité primaires des plantes de services sont des traits fonctionnels qui ont pesé sur la structure et la diversité des communautés de nématodes. Le statut non hôte de *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* vis-à-vis de *Pratylenchus coffeae* et *Radopholus similis* a induit la réduction des populations de ces nématodes par inanition. Des régulations bottom-Up et top-down ont pu compléter ce phénomène. La composition biochimique des litières a déterminé les voies de décomposition et les flux d'azote minéral dans les sols. La productivité primaire des couverts a eu des effets à la fois en cours de culture et pendant la restitution des litières. Les effets de ces couverts végétaux ont toutefois varié selon l'identité des plantes qui les composaient durant la phase croissances et la productivité primaire de ces couverts n'a pas pu expliquer l'ensemble de ces variations. Il est donc nécessaire d'identifier d'autres traits fonctionnels des plantes de services en lien avec leurs effets sur les communautés de nématodes au cours de leurs croissances pour mieux caractériser ces effets.

L'association des espèces végétales *C. zanzibarica* et *P. notatum* qui présentaient individuellement des compositions de litières contrastées a induit la plus forte diversité de nématodes dans le sol et les plus fortes abondances de nématodes prédateurs Pr5. Les associations d'espèces végétales présentant des compositions biochimiques des litières contrastées est donc à préconiser pour favoriser le développement de communautés de nématodes diversifiées et structurées.

C. zanzibarica et *P. notatum* ont induit les plus fortes teneurs en nitrates des sols et peuvent être recommandés comme engrais verts. La replantation des bananiers directement dans les litières de ces traitements peut donc être préconisée.

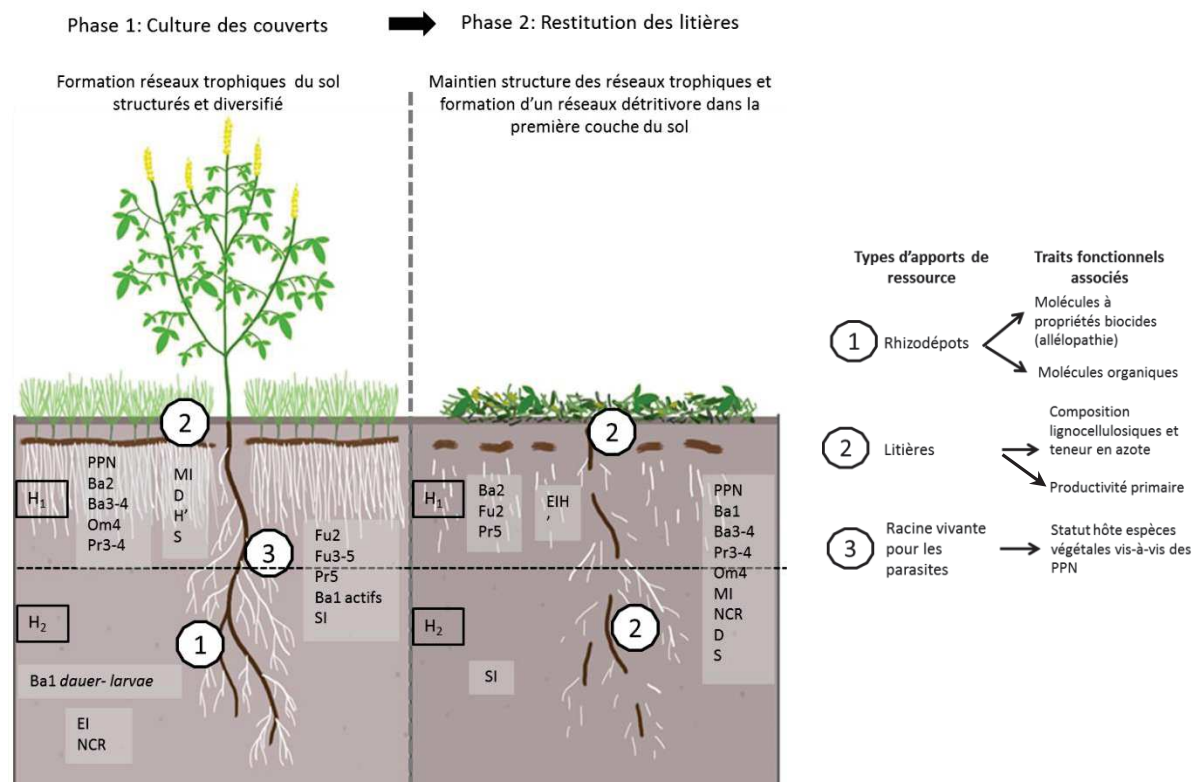


Figure 4 : Interaction entre les couverts plantes de services et les communautés de nématodes du sol au cours des deux phases de l'essai (*Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et couvert mixte de ces deux espèces végétale). Les plantes apportent indirectement des ressources organiques aux communautés de nématodes par les rhizodépôts (1) et apports de litières (2) qui ont stimulé l'activité de la microflore, celle-ci étant une ressource pour les nématodes bactériovores et fongivores. Dans le cas de plantes de services hôtes des nématodes phytoparasites, leurs racines vivantes constituent des ressources directement exploitables (3). Ces plantes peuvent également produire des molécules némato-toxiques par les litières (1).

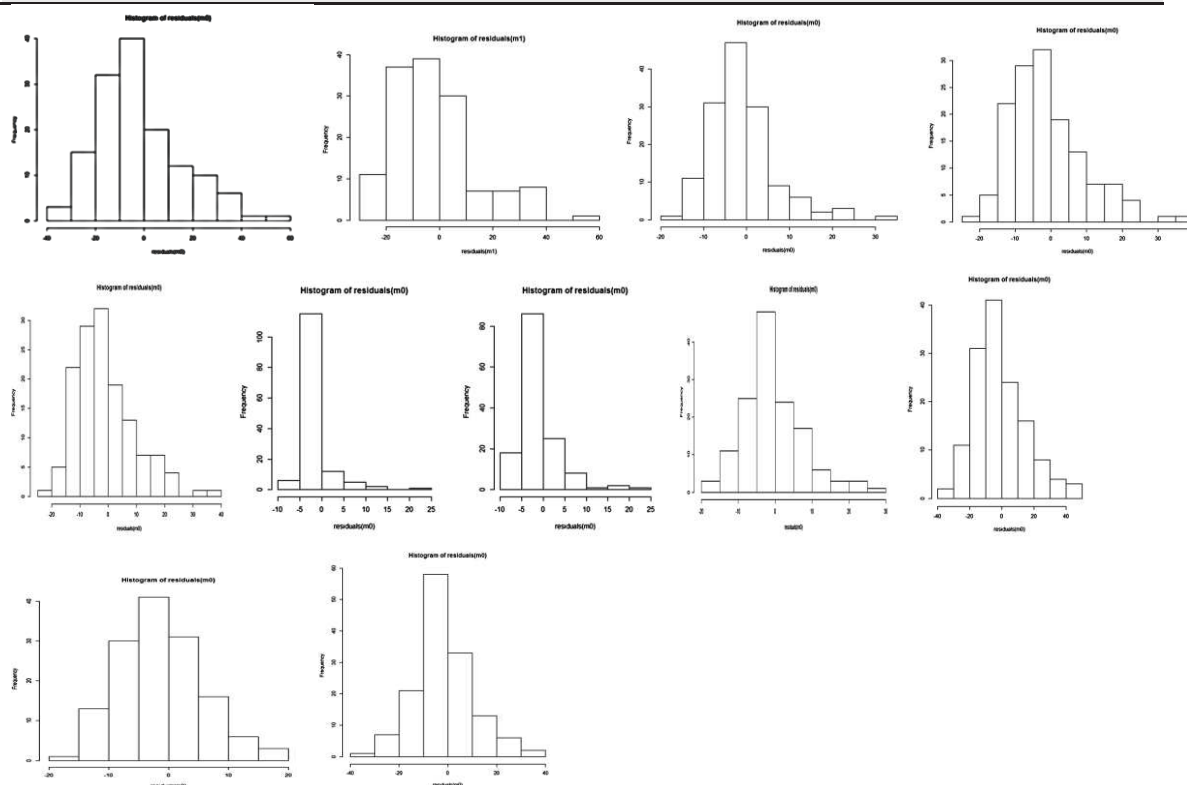
La disponibilité en ressources organiques a varié en fonction des 2 phases de l'essai.

- Au cours de leur croissance (Phase 1), les plantes ont favorisé les trois types d'apports de ressources et ont induit des communautés de nématodes diversifiées en H₁ et structurées en H₁ et H₂. Nous avons observé des abondances de PPN, Ba2, Ba3-4, Om4, Pr3-4 et des valeurs d'indices MI, D, H' et S supérieures en H₁. Des abondances de nématodes Ba1 *dauer larvae* et des valeurs d'indices EI et NCR supérieures en H₂. Les abondances de Fu2, Fu3-5, Pr5, Ba1 actifs et des valeurs de l'indice SI ne présentaient pas de différences significatives entre H₁ et H₂.
- Suite à la restitution des litières (phase 2), seuls les apports de litières ont influencé les communautés de nématodes. Ces apports ont induit la formation de communautés de nématodes attenantes à la fonction de décomposition de la matière organique dans la première couche du sol (H₁). Nous avons observé des abondances de Ba2, Fu2, Pr5 et des valeurs des indices MI et H' supérieures en H₁. A l'inverse les valeurs de l'indice SI étaient supérieures en H₂. Les abondances de PPN, Ba1, Ba3-4, Pr3-5, Om4 et les valeurs des indices MI, NCR, D et S ne présentaient pas de différence significative entre H₁ et H₂.
- Les apports de ressources par les couverts de plantes de services ont généré des cascades trophiques bottom-up au sein des communautés de nématodes menant à de fortes abondances des niveaux trophiques supérieurs (omnivores et prédateurs). Le développement de ces populations a induit des régulations top-down sur les nématodes phytoparasites (PPN) durant les deux phases de l'essai.
- Nous avons observé des effets différentiels des couverts de plantes de services sur les communautés de nématodes selon l'identité des couverts, leur productivité primaire et leur statut d'hôte vis-à-vis des nématodes phytoparasites au cours de la phase 1, et selon la composition biochimique et la productivité primaires des couverts des litières durant la phase 2. Les compositions lignocellulosiques et les teneurs en azote des litières des plantes présentes dans les couverts ont déterminé les voies de décomposition et les flux de nutriments durant la phase 2. Les traits fonctionnels « statut d'hôte », « productivité primaire » et « composition biochimiques de litières » des plantes sont déterminants pour la sélection des plantes de services

6. Annexes

Annexe 1 : Modèles développés pour analyser les effets des traitements (ID), des couches du sol (H) et du temps (T) sur les abondances des différents groupes fonctionnels observés entre T₂₇₀ à T₃₃₀ (2^{ème} phase de l'essai) et distribution des résidus des modèles. ID: *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, couvert mixte de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum* ; H: H₁ (0-4cm) et H₂ (0-12cm) du sol. Ba1 ; Ba2 ; Fu2 ; Ba3-4 ; Fu 3-4 ; Om4 ; Pr3-4; Pr5 = groupes fonctionnels de nématodes définis par Bongers et Bongers, 1998. Ces modèles ont été ensuite simplifiés par méthode Backward. Les effets significatifs sont en gras.

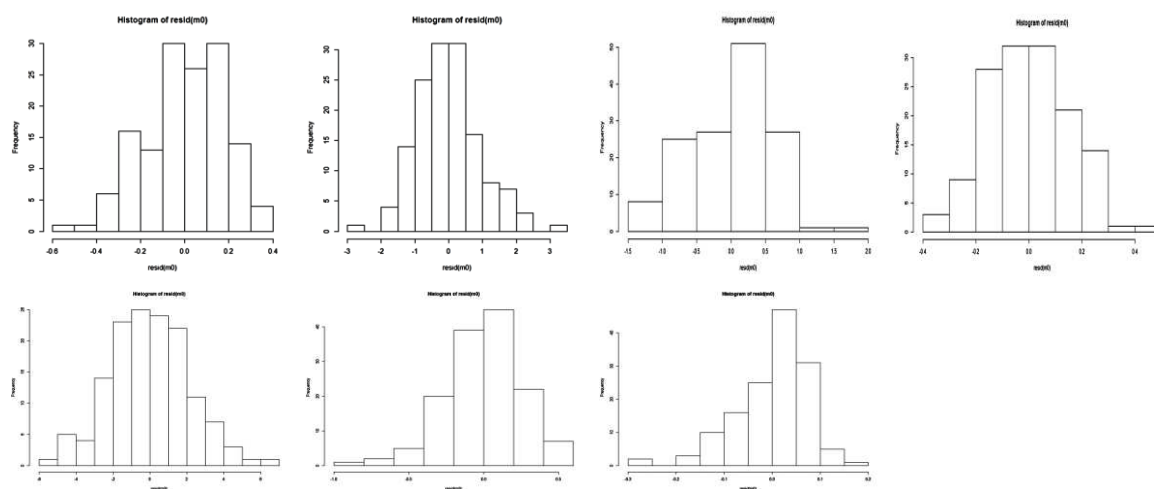
Groupe Fonctionnel	ID	H	T	ID:H	ID:T	T:H	ID:T:H
Ba1actifs	8,53^e-7	0,073	7,33e-7	0,071	0,26	0,60	0,28
Ba1 <i>dauer larva</i>	0,0015	0,26	0,049	0,32	0,44	0,91	0,14
Ba2	4,9e-4	2,3e-4	0,332	0,462	0,093	0,016	0,105
Ba3-4	7,13e-7	0,78	0,51	0,0063	7,62e-6	1,49e-8	0,019
Fu2	0,08	0,056	0,0024	0,65	0,028	0,17	0,27
Fu3-5	2,1e-06	0,014	0,0065	0,52	0,89	0,007	0,24
Om4	2,2e-16	0,21	0,24	0,33	0,23	0,028	0,81
Pr34	4,33 e-10	0,99	0,053	1,47e-5	0,0066	1,32e-9	0,0068
Pr5	1,7e-4	0,042	0,093	0,63	0,62	0,31	0,27
PhF	2,4e-4	8,1e-3	2,2e-16	0,076	0,63	0,61	0,14
FLN	8,02e-5	0,38	0,077	0,31	0,35	0,71	0,48



Histogramme de distribution des résidus des modèles. De gauche à droite : Ba1 actifs, Ba1 *dauer larva*, Ba2, Ba2-3, Fu2, Fu3-5, Om4, Pr3-4, Pr5, PhF, FLN

Annexe 2: Présentation des modèles développés pour analyser les effets des traitements (ID), des couches du sol (H) et du temps (T) sur les valeurs des indices écologiques et des indices de diversité pendant la période de 45 jours suivant la restitution des litières (entre T₂₇₀ et T₃₃₀) et distribution des résidus des modèles. ID : *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, couvert mixte de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum* ; H : H₁ (0-4cm) et H₂ (0-12cm) du sol. H₁ : 0-4cm du sol ; H₂ : 4-12cm du sol. MI = Maturity Index ; EI = Enrichment Index ; SI = Structure Index ; NCR = Nematode Channel Ratio ; S = richesse spécifique ; H' = Diversité taxonomique de Shannon ; D = Indice de diversité de Simpson. Les effets significatifs sont en gras.

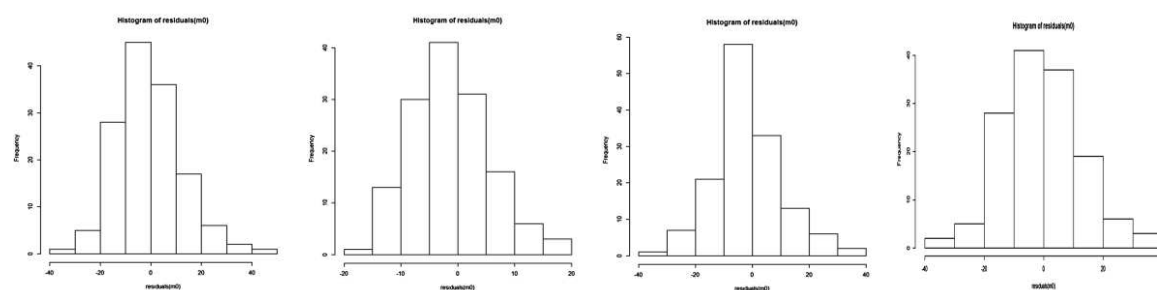
Indice écologiques	ID	H	T	ID:H	ID:T	T:H	ID:T:H
EI	0,0056	0,0026	0,38	0,62	5,8e-7	2,5e5	0,33
SI	2,2e-16	0,0016	0,45	0,019	0,32	0,93	0,97
MI	0,0026	0,27	2,2e-16	0,94	0,004	0,025	0,58
NCR	1,5^e-12	0,38	0,60	0,066	7,41^e-6	0,94	0,99
S	0,023	0,15	0,14	0,12	0,0036	0,023	0,11
H'	0,0028	0,058	0,34	0,20	4,6^e-5	3,03^e-5	0,062
D	0,01	0,0069	0,090	0,48	0,0025	0,0021	0,34



Histogramme de distribution des résidus des modèles. De gauche à droite : EI, SI ; MI, NCR, S, H', D.

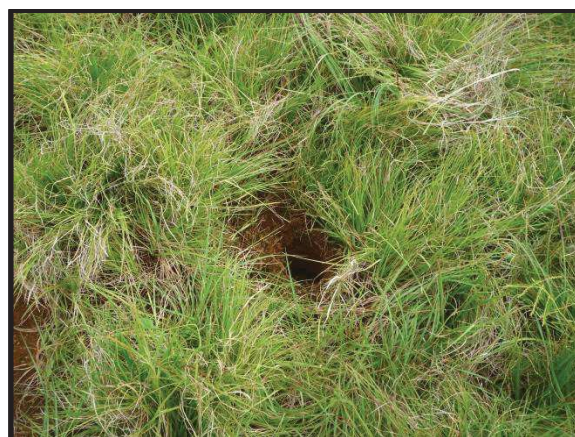
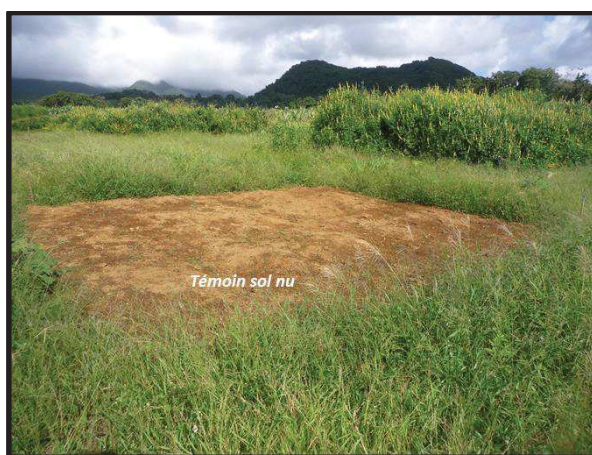
Annexe 3 : Présentation des modèles développés pour analyser les effets des traitements (ID), des couches du sol (H) et du temps (T) sur les abondances *Tylenchidae*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Rotylenchulus reniformis*, et nématodes phytoparasites totaux (PPN (total)) entre T₂₇₀ et T₃₃₀ et présentation de la distribution des résidus des modèles. ID : *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica*, couvert mixte de *Crotalaria zanzibarica* et *Paspalum notatum*. H : H₁ (0-4cm) et H₂ (0-12cm) du sol.

Taxon	ID	T	H	ID:T	ID:H	T:H	ID:T:H
Tylenchidae (PhF)	8,53E-06	2,20E-16	0,0085	0,057	0,068	0,7	0,21
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	2,20E-16	0,0016	0,00032	0,35	0,81	0,3	0,4
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	2,20E-16	0,0051	0,022	0,26	0,86	0,018	0,9
PPN (total)	2e-16	0,45	0,11	0,35	0,70	0,39	0,73



Histogramme de distribution des résidus des modèles. De gauche à droite : *Tylenchidae*, *Helicotylenchus multicinctus* ; *Rotylenchulus reniformis*, PPN (total).

Annexe 4 : Photographie des différents traitements de l'essai à T₂₇₀ (*Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* en couvert monospécifique, couverts mixtes de *C. zanzibarica* et *Paspalum notatum*, témoin sol nu) et exemple d'échantillonnage.



II. L'implantation de plantes de services modifie la distribution spatiale horizontale des potentiels infectieux des sols en nématodes parasites du bananier

Résumé

L'implantation de plantes de services non hôtes de nématodes phytoparasites est une technique culturale qui peut altérer l'abondance, la composition spécifique et la distribution des communautés de nématodes phytoparasites dans les sols agricoles, ainsi que leurs effets. Peu d'études ont pris en compte la distribution de ces communautés lors de l'utilisation de plantes de services non-hôtes à l'échelle de la parcelle agricole. Pourtant, cette distribution est susceptible de déterminer celle des potentiels infectieux des sols que ces communautés génèrent ; c'est-à-dire l'aptitude des sols à induire une population de nématodes parasites dans les racines d'une plante hôte saine implantée dans le sol étudié.

Au cours de cette étude, nous avons évalué les effets de l'implantation de plantes de services suivie de la restitution de leurs litières sur la distribution spatiale horizontale, les abondances, et les potentiels infectieux des nématodes parasites du bananier présents dans les sols. *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* ont été implantées en couverts mono- ou bispécifiques dans une parcelle de bananeraie en phase d'interculture et naturellement infestée de nématodes parasites du bananier. Ces deux espèces végétales sont non hôtes de *Radopholus similis* et de *Pratylenchus coffeae*, les deux principaux nématodes phytoparasites du bananier. En début d'essai le potentiel infectieux du sol (PIN) variait en fonction des parcelles élémentaires et des blocs de l'essai. Nous avons montré que les variations de PIN n'étaient pas reliées à la pente de la parcelle. L'implantation des trois couverts et la restitution de leurs litières ont induit la disparition de *R. similis* et une forte réduction du PIN des sols vis-à-vis de *P. coffeae*. Cependant, ces couverts ont également modifié les abondances dans les sols et les potentiels infectieux vis-à-vis de *Helicotylenchus multicinctus*, *Rotylenchulus reniformis* et *Meloidogyne* spp, d'autres nématodes parasites du bananier. Nos résultats suggèrent que *P. notatum* est non-hôte de *R. reniformis* et faiblement hôte de *H. multicinctus* tandis que *C. zanzibarica* serait hôte de ces deux espèces. L'association des couverts de *P. notatum* et *C. zanzibarica* a induit un léger effet dilution de la ressource qui s'est traduit par une diminution du potentiel infectieux des sols sous ce couvert par rapport à *C. zanzibarica* seule. Les effets de la proportion des différentes plantes de services dans les couverts mixtes sur les communautés de nématodes phytoparasites doivent être testés. La restitution des litières de *P. notatum* et *C. zanzibarica* semble avoir favorisé les régulations biologiques dans les sols vis-à-vis de *H. multicinctus* et de *Meloidogyne* spp. En revanche, les litières du couvert mixte ne semblent pas avoir favorisé ces régulations. Nos résultats montrent que l'implantation de couverts végétaux modifie la distribution spatiale horizontale, la composition des communautés de nématodes phytoparasites dans les sols et le potentiel infectieux qu'elles génèrent.

1. Introduction

L'implantation de plantes non-hôtes sur les parcelles infestées de nématodes phytoparasites durant l'interculture peut être une méthode efficace pour assainir les sols de bananeraies vis-à-vis des nématodes *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* (Chitamba et al., 2014 ; Gowen et al., 2005 ; Van der Veken et al., 2008). Cette méthode, en cours de diffusion aux Antilles françaises, permet d'éviter l'usage de nématicides durant les premiers cycles de la culture de bananiers suivante et implique l'introduction de nouvelles espèces végétales dans les systèmes de culture (Dorel et al., 2011 ; Risede et al., 2010).

Dans les parcelles cultivées, les niveaux de population de nématodes parasites sont généralement hétérogènes dans le temps et dans l'espace et varient en fonction des espèces considérées (Ferris et al., 1990 ; Rossi et al., 1996). Le premier facteur explicatif de la présence de nématodes parasites est la présence d'une plante hôte (Norton and Hoffmann, 1974 ; Yeates et al., 1999). Cependant d'autres facteurs édaphiques, aussi bien biotiques qu'abiotiques, influencent également le développement des populations de nématodes parasites (Ferris et al., 1990 ; Goodell and Ferris, 1980 ; Rossi et al., 1996). Ces facteurs apparaissent d'autant plus importants lorsque l'on étudie des espèces polyphages qui peuvent se développer sur différents hôtes (Viketoft, 2013 ; Yeates et al., 1999). Ferris et al. (1990) distinguent des macro-distributions des espèces de nématodes parasites, majoritairement déterminées par la présence de plantes hôtes, mais également par des facteurs environnementaux telles que les propriétés physico-chimiques du sol (eg. pH, humidité, teneur en éléments minéraux, texture du sol) et le climat (eg. T°C, pluviométrie) relatifs à la niche écologique de l'espèce. Des micro-distributions des espèces plus fortement liées à la biologie de l'espèce, la longueur du cycle de vie et la stratégie de parasitisme sont observées à plus petite échelle. Des micro-distributions liées à la biologie des organismes sont susceptibles d'être observée à l'échelle d'une parcelle agricole. Par exemple, les nématodes endoparasites sédentaires tels que *Meloidogyne. spp.* pondent l'ensemble de leurs œufs au même endroit et présentent des distributions spatiales agrégées ; au contraire, les nématodes ectoparasites vont déposer leurs œufs au cours de leurs mouvements et présenter des distributions moins agrégées. Les variations de facteurs environnementaux à petite échelle peuvent également influencer la distribution de ces organismes. Par exemple, Chabrier et al. (2010) ont mis en avant la dispersion passive de *R. similis* par le ruissellement des eaux pluies de surface en lien avec la pente des parcelles des bananeraies. Des variations de pente et de texture des sols peuvent induire des différences de distribution des espèces de nématodes à l'échelle de la parcelle agricole (Ferris et al., 1990 ; Rossi et al., 1996 ; Goodell and Ferris., 1979). La composition des communautés de nématodes parasites influe sur leurs activités parasitaires via l'apparition d'interactions interspécifiques et notamment des phénomènes

de compétition (Mateille et al., 2008 ; Villenave and Cadet, 1998). De telles interactions ont déjà été suggérées pour le cas du bananier entre les espèces de nématodes *R. similis*, *P. coffeae*, *H. multincinctus* et *Meloidogyne spp.* (Gowen et al., 2005 ; Moens et al., 2006; Quénéhervé, 1990).

L'implantation de plantes non-hôtes des nématodes phytoparasites est une technique culturale que l'agriculteur peut maîtriser et qui peut altérer les abondances, la composition spécifique et les effets des communautés de nématodes phytoparasites dans les sols agricoles. Plusieurs études ont analysé les distributions des populations de nématodes phytoparasites dans les sols et les racines des plantes en bananeraies (Duyck et al., 2009 ; Quénéhervé, 1990). Mais peu d'entre elles ont étudié les effets de l'implantation sur ces distributions à l'échelle de la parcelle agricole. Pourtant, elles sont susceptibles de déterminer la distribution du potentiel infectieux des sols que ces communautés génèrent, c'est-à-dire l'aptitude des sols à induire une population de nématodes parasites dans les racines d'une plante hôte saine implantée dans le sol étudié.

Au cours de cette étude, nous avons évalué les effets de l'implantation de plantes de services suivi de la restitution de leurs litières sur la distribution spatiale horizontale des populations de nématodes parasites du bananier et du potentiel infectieux des sols qu'elles génèrent. *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* ont été implantées en couverts mono- ou bispécifiques dans une parcelle de bananeraie naturellement infestée de nématodes parasites du bananier. Ces deux espèces végétales sont non hôtes de *Radopholus similis* et de *Pratylenchus coffeae*, les deux principaux nématodes phytoparasites du bananier mais leurs statuts d'hôte vis-à-vis des autres nématodes parasites du bananier ne sont pas connus. Nous avons mesuré le potentiel infectieux des sols avant l'implantation de couverts, après neuf mois de culture des couverts de *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et un couvert mixte de ces deux espèces, puis trois mois après la destruction des couverts et la restitution des litières aux sols des parcelles.

Nous avons formulé les hypothèses suivantes : 1) La distribution spatiale horizontale des communautés de nématodes dans les sols et le potentiel infectieux qu'elles génèrent dans une parcelle de bananeraie en phase d'interculture n'est pas homogène. Nous testerons si ces distributions sont liées à la pente de la parcelle. 2) L'implantation de couvert monospécifique et bispécifique de plantes de services suivie de la restitution de leurs litières modifie ces distributions de manière différentielle selon le statut d'hôtes de ces plantes et les espèces de nématodes phytoparasites considérées.

2. Matériel et méthodes

2.1. Dispositif expérimental

Cet essai a été effectué sur la même parcelle que l'essai présenté en partie 1 de ce chapitre et suit donc le même dispositif expérimental organisé en blocs complets à disposition aléatoire avec 4 traitements et 6 blocs. Les traitements sont les suivants : trois traitements couverts végétaux (deux monospécifiques et un bi-spécifique : *Paspalum notatum* (Pn), *Crotalaria zanzibarica* (Cz), *Paspalum notatum* + *Crotalaria zanzibarica* (PnCz) et un traitement témoin sol nu implantés sur des parcelles élémentaires de 25m² chacune (5m * 5m). Les blocs ont été définis perpendiculairement à la pente de la parcelle qui augmente du bloc 1 au bloc 6 (voir également la légende de la figure 1).

2.2. Echantillonnages de sol

L'échantillonnage du sol a été réalisé à l'état initial avant implantation des couverts (T₀), après 9 mois de culture des couverts (T₂₇₀) et 90 jours après la destruction des couverts et la restitution des litières en surface des parcelles (T₃₆₀). À chaque date d'échantillonnage et dans chaque parcelle élémentaire, trois prélèvements de 3 litres de sol chacun ont été effectués dans les 12 premiers centimètres du sol à l'aide d'un plante-bulbe (n=3). Nous avons effectué un échantillonnage aléatoire en « V » sur chaque parcelle élémentaire. Pour chaque échantillon, 2 litres de sol ont été transférés dans des pots et ont été utilisés pour la mesure du potentiel infectieux en nématodes des sols. (72 analyses à chaque date d'échantillonnage). Le sol restant échantillonné a été utilisé pour effectuer une extraction des nématodes du sol.

2.3. Dénombrement des nématodes phytoparasites

L'extraction des nématodes du sol a été réalisé par élutriation sur un échantillon de 300 ml issu de l'échantillon composite de chaque parcelle élémentaire (Seinhorst, 1962). En parallèle, 10g de sol de chaque échantillon ont été placés à l'étuve (70°C) jusqu'à masse constante pour déterminer sa teneur en eau. Les nématodes ont été comptés au microscope (X100) et classifiés en tant que nématodes phytoparasites (PPN) ou nématodes libres (FLN). L'ensemble des nématodes a ensuite été fixé dans une solution au formaldéhyde (6%) et transféré sur des lames de masse pour identification. Sur 200 nématodes, les PPN ont été identifiés au niveau du genre.

2.4. Potentiel infectieux des sols (PIN)

Nous avons défini le PIN comme l'aptitude d'un sol à induire le développement d'une population de nématodes phytoparasites d'un taxon donné dans les racines d'un bananier sain implanté dans ce sol. Le PIN est exprimé en nombre de nématodes par taxon observé pour 100g de racine fraîche d'un vitroplant de bananier après huit semaines de croissance dans le sol étudié.

Nous avons implanté un vitroplant de bananier sain (Cavendish, AAA, cv Grande-Naine) âgé de 2 mois et issu de culture en laboratoire en milieu stérile, dans les pots de 2L contenant les sols issus des différentes parcelles élémentaires de l'essai. Les pots ont ensuite été disposés sous serre et dans les conditions suivantes : luminosité moyenne = 8MJ/m^2 , $T^\circ\text{C}$ moyenne = $25 \pm 2^\circ\text{C}$, humidité relative moyenne = $85 \pm 10\%$.

Après 8 semaines, chaque bananier a été dépoté et les PPN ont été extraits de l'ensemble du système racinaire par la méthode de centrifugation-flottation modifiée par Coolen and d'Herde (1972). Le système racinaire a été broyé au mixer et le broyat filtré dans une colonne de tamis (200, 80, 50 et $25\mu\text{m}$) puis lavé doucement avec un jet d'eau. Le contenu du tamis à $25\mu\text{m}$ a été transféré dans un tube à centrifuger de 500ml en ajoutant de l'eau distillée. Une première centrifugation à 1500 g durant 5 minutes a été effectuée et le surnageant a été retiré. Une solution de MgSO_4 ($1,16\text{g/L}$) a ensuite été ajoutée dans le tube à centrifuger avant de lancer une seconde centrifugation à 1500g pendant 5 minutes. Le surnageant a ensuite été filtré dans un tamis à $5\mu\text{m}$ et de l'eau distillée a été ajouté jusqu'à obtenir un volume de 100ml. Trois aliquotes de 1ml ont été prélevées pour compter et identifier les PPN au microscope (X100). Les résultats ont ensuite été exprimés en nombre de nématodes pour 100g de racines fraîches. Pour chaque date (T_0 , T_{270} , T_{360}) nous avons réalisé trois mesures de potentiels infectieux par parcelle élémentaire, soit 18 répétitions par traitement ($n=18$).

2.5. Analyses statistiques

Afin de tester un effet de la pente sur les abondances de PPN dans les sols à T_0 , T_{270} et T_{360} nous avons développé un modèle GLM avec distribution de Poisson pour chaque taxon observé et comparé les abondances dans les six blocs de l'essai. Lorsque les modèles présentaient une surdispersion des résidus, nous avons intégré cette propriété dans les modèles en utilisant une loi de distribution de Quasi-poisson (O'Hara and Kotze, 2010). Nous avons également comparé les abondances de nématodes entre les différents traitements à T_{270} et T_{360} en développant des modèles similaires. Afin de comparer les potentiels infectieux des blocs et des parcelles élémentaires de l'essai à T_0 , nous avons développé pour chaque taxon un modèle linéaire généralisé à distribution de Poisson. Les modèles nous ont indiqué un effet bloc et un effet parcelle, mais ceux-ci ne correspondaient pas à la pente de l'essai. Nous avons alors développé des modèles mixtes (GLMer) à distribution de Poisson en introduisant un « effet aléatoire Parcelle » pour tester les effets « Bloc » à T_0 . Nous avons conservé le même type de modèle pour comparer les PIN des différents traitements à T_{270} et T_{360} . Nous avons ensuite utilisé une méthode « backward » pour éliminer chaque terme non-significatif des modèles : en partant du modèle le plus complet, nous avons retiré un à un les termes non-significatifs du modèle, et à chaque étape nous avons testé la significativité des termes retirés

en comparant la variance et les indices AIC (Akaike Information Criterion) des modèles avec ou sans les termes. Pour chaque modèle, nous avons comparé les effets des différents couverts en utilisant les contrastes linéaires appropriés avec correction de Bonferroni (Cichini et al., 2011).

La validité des modèles a été vérifiée par analyse visuelle de la distribution des résidus. Dans le cas de résidus non-normaux, une analyse non-paramétrique a été effectuée pour tester « l'effet Bloc » et « l'effet Traitements » de manière indépendantes (Test de Kruskal-Wallis). Nous avons également effectué des tests de Kruskal-Wallis pour comparer les potentiels infectieux des différents traitements entre les dates d'échantillonnage T_0 , T_{270} et T_{360} .

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel libre R v 3.2 (R Development Core Team, 2015) en utilisant les packages lme4 (Bates and DebRoy, 2004) et Multcomp (Hothorn et al., 2008).

3. Résultats

3.1. Abondance de nématodes phytoparasites dans les sols.

À T_0 , nous avons observé six taxons de nématodes phytoparasites dans les sols des différentes parcelles élémentaires de l'essai. Ces nématodes appartenaient aux taxons *Rotylenchulus reniformis*. (Moyenne sur l'ensemble des parcelles =1051 ind/100g sol sec), *Helicotylenchus multicinctus*. (12 indiv/100g sol sec), Tylenchidae (5 indiv/100g sol sec), *Radopholus similis* (4 indiv/100g sol sec), *Meloidogyne spp.* (1 indiv/100g sol sec) et *Pratylenchus coffeae* (1 indiv/100g sol sec). Les comparaisons des abondances n'ont indiqué aucune différence significative entre les différents blocs pour chacune de ces espèces (Annexe 1).

Les abondances d'*Helicotylenchus multicinctus* ont significativement augmenté entre T_0 et T_{270} dans les parcelles ayant un couvert de plantes de services (Test de Kruskal-Wallis, p-value <0,05). Le traitement Cz présentait les abondances les plus importantes à T_{270} . Les abondances de Tylenchidae ont augmenté dans tous les traitements mais sans différences significatives entre les traitements à T_{270} . Enfin les abondances de *Rotylenchulus reniformis* ont diminué dans les traitements Pn, PnCz et Témoin sol nu entre T_0 et T_{270} (Test de Kruskal Wallis, p-value <0,1). A T_{270} , les communautés de nématodes étaient toujours dominées par *R. reniformis* qui présentait des abondances significativement plus fortes dans le traitement Cz (Tableau 1). A cette date, seul le taxon *H. multicinctus* présentait des différences d'abondances significatives entre les différents blocs de l'essai. Les comparaisons d'abondances entre les blocs indiquaient des abondances significativement plus faibles dans le Blocs 3 et 4 (Annexe 1). Par ailleurs, le taxon *Radopholus similis* n'a plus été observé dans les sols à partir de cette date.

Tableau 1 : Abondances de nématodes phytoparasites dans les sols (nb indiv/100g sol sec) après neuf mois de culture (T_{270}) de *Paspalum notatum* (Pn) *Crotalaria zanzibarica* (Cz), d'un couvert mixte de ces deux espèces végétales (PnCz) ou dans le témoin sol nu. Une comparaison des abondances de nématodes observés dans les différents blocs a également été effectuée. Les moyennes (n=6) suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes (analyse GLM). *= p-values < 0,05 ; ns= non-significatif.

Taxa	Pn	Cz	PnCz	Témoin	p-value	Effet Bloc
Tylenchidae	126	142	158	65	0,14	ns
<i>Helicotylenchus multincinctus</i>	147b	353a	277ab	5c	5,9e-14	*
<i>Meloidogyne spp.</i>	11	2	1	14	0,09	ns
<i>Pratylenchus coffeae</i>	3	1	4	1	0,32	ns
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	391b	938a	498b	355b	0,004	ns

Après la restitution des litières, les abondances d'*H. multincinctus* ont significativement diminué dans le traitement Cz (Test de Kruskal-wallis, P-value <0,05). Celui-ci présentait les abondances de ce nématode les plus faibles à T_{360} . Les abondances de Tylenchidae ont également diminué dans ce traitement et dans le témoin sol nu sur cette période (Test de Kruskal-wallis, P-value <0,05). Enfin, les abondances de *R. reniformis* ont augmenté dans le témoin sol nu entre T_{270} et T_{360} .

A T_{360} les différents traitements ne présentaient pas de différences significatives d'abondances de Tylenchidae, *Meloidogyne spp*, *Pratylenchus coffeae* et *Rotylenchulus reniformis* (Tableau 2). Nous n'avons pas observé de différences significatives d'abondances de ces taxons entre les différents blocs de l'essai.

Tableau 2 : Abondances de nématodes phytoparasites dans les sols (nb indiv/100g sol sec) 90 jours après la restitution des litières (T_{360}) des couverts de *Paspalum notatum* (Pn) *Crotalaria zanzibarica* (Cz), un couvert mixte de ces deux espèces végétales (PnCz) ou dans le témoin sol nu. Une comparaison des abondances de nématodes observés dans les différents blocs a également été effectuée. Les moyennes (n=6) suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes (analyse GLM), na = non-applicable.

Taxa	Pn	Cz	PnCz	Témoin	p-value	Effet Bloc
Tylenchidae	138	99	246	15	0,06	ns
<i>Helicotylenchus multincinctus</i>	115a	45b	312a	89a	0,006	ns
<i>Meloidogyne. spp</i>	0	6	1	0	na	na
<i>Pratylenchus coffeae</i>	4	4	3	1	0,24	ns
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	529	735	463	700	0,42	ns

3.2. Potentiel infectieux des sols

A T_0 , le potentiel infectieux (PIN) des sols induisait de fortes populations de *P. coffeae* (moyenne pour l'ensemble des parcelles = 1748 ind/100g racine fraîche), *H. multincinctus* (moyenne = 1642g/100g racine fraîche), *R. reniformis* (moyenne = 1439 ind/ racine fraîche), *R. similis* (moyenne = 791 indiv/ racine fraîche) et *Meloidogyne. spp.* (157 indiv/100g racine fraîche) dans les racines de bananiers sains après 8 semaines de culture.

Le potentiel infectieux variait en fonction des parcelles élémentaires et des taxons de nématodes (Figure 1a). La variabilité des résultats entre les parcelles de l'essai a été intégrée comme une variable aléatoire pour les comparaisons des PIN du sol des parcelles élémentaires (Annexe 2). Ces modèles ont indiqué que le Bloc 4 présentait des PIN des sols vis-à-vis d'*H. multincinctus* significativement supérieurs à ceux des Blocs 2 et 6 (Annexe 3). La distribution des PIN nous est apparue donc comme non reliée à la pente de l'essai.

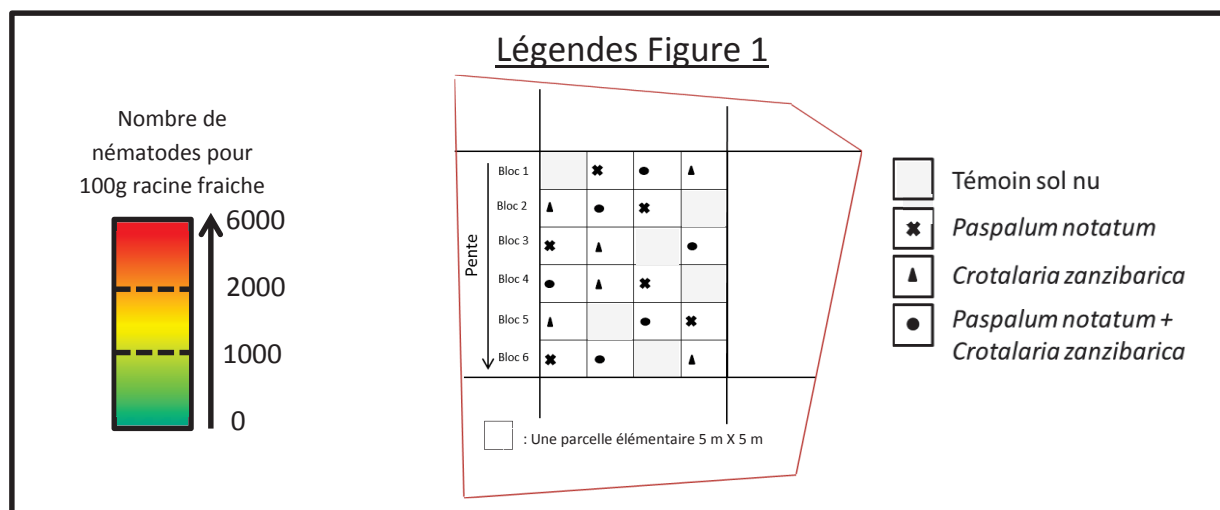


Figure 1 : Potentiels infectieux moyens (n=3) des sols de chaque parcelle élémentaire vis-à-vis de *Radopholus similis* ; *Pratylenchus coffeae* ; *Helicotylenchus multicinctus* ; *Rotylenchulus reniformis* et *Meloidogyne* spp. à (a) T₀ (avant implantation des couverts), (b) T₂₇₀ (9 mois après implantation des couverts) et (c) T₃₆₀ (3 mois après destruction des couverts et restitution des litières au sol sous forme de mulch). Les différents signes indiquent la nature du couvert : *P. notatum* (croix) ; *C. zanzibarica* (Triangle) ; *P. notatum* + *C. zanzibarica* (rond). L'échelle colorée indique la densité de nématodes observée. Voir légendes.

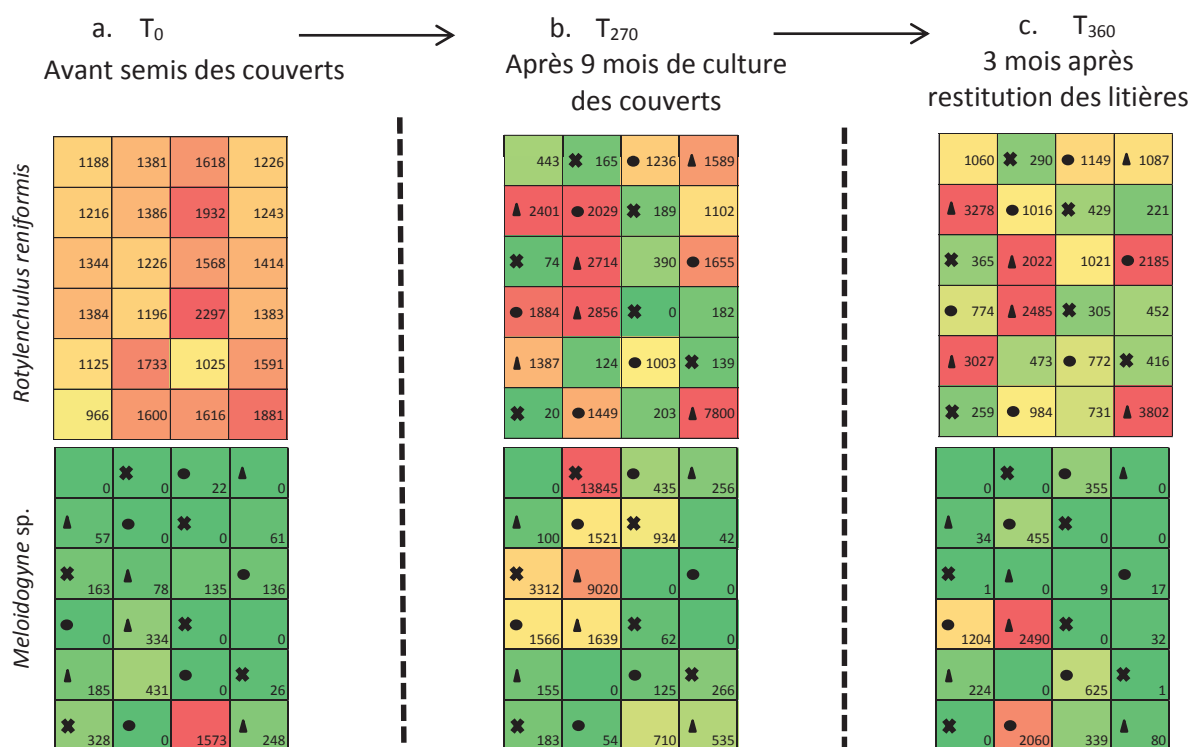


Figure 1 : (suite)

Après 9 mois de culture des différents couverts (T_{270}), *R. similis* n'a plus été observé dans les mesures de PIN des sols (Figure 1b, Figure. 2a) et les abondances de *P. coffeae* étaient trop faibles pour développer des modèles mixtes (résidus non-normaux). Un test de Kruskal-Wallis indique toutefois que les trois couverts végétaux ont induit des PIN des sols vis-à-vis de *P. coffeae* inférieurs au PIN du sol du témoin sol nu à cette date (Fig. 2a). En revanche les PIN des sols vis-à-vis de *H. multicinctus* étaient plus élevés sous les couverts que dans les parcelles du traitement témoin sol nu (Figure 2b). Les sols des traitements Cz et PnCz présentaient les PIN les plus élevés (2278 ind/100g racine fraîche en moyenne) significativement supérieurs au PIN du traitement Pn (663 ind/100g racine fraîche) qui lui-même présentait un PIN supérieur au témoin sol nu (191 ind/100g racine fraîche, p-value < 0,01). Une comparaison des PIN des sols vis-à-vis de ce nématode entre T_0 et T_{270} indique qu'ils ont augmentés pour le traitement Cz et se sont maintenus pour le traitement PnCz sur cette période tandis qu'ils ont diminués pour les traitements Pn et témoin sol nu (Figure 3). A T_{270} , les PIN des sols des traitements Cz et PnCz vis-à-vis de *R. reniformis* étaient supérieurs au témoin sol nu (1588 contre 407 individus/100g sol sec, p-value < 0,05) tandis que les sols du traitement Pn présentaient un PIN inférieur au témoin pour ce nématode (98 indiv/100g sol sec, p-value < 0,01 ; Figure 2b). Le traitement Cz a entraîné une augmentation du PIN des sols vis-à-vis de *R. reniformis* entre T_0 et T_{270} tandis que ce PIN est resté stable pour le traitement PnCz et qu'il a diminué pour les traitements Pn et témoin sol nu (Figure 3). Les couverts ont également induit des PIN des sols vis-à-vis de *Meloidogyne spp.* supérieurs au témoin sol nu (Figure 2a) et la comparaison des PIN des sols

vis-à-vis de ce nématode entre T_0 et T_{270} montre qu'ils ont augmenté sous l'effet des trois types de couverts (Figure 3).

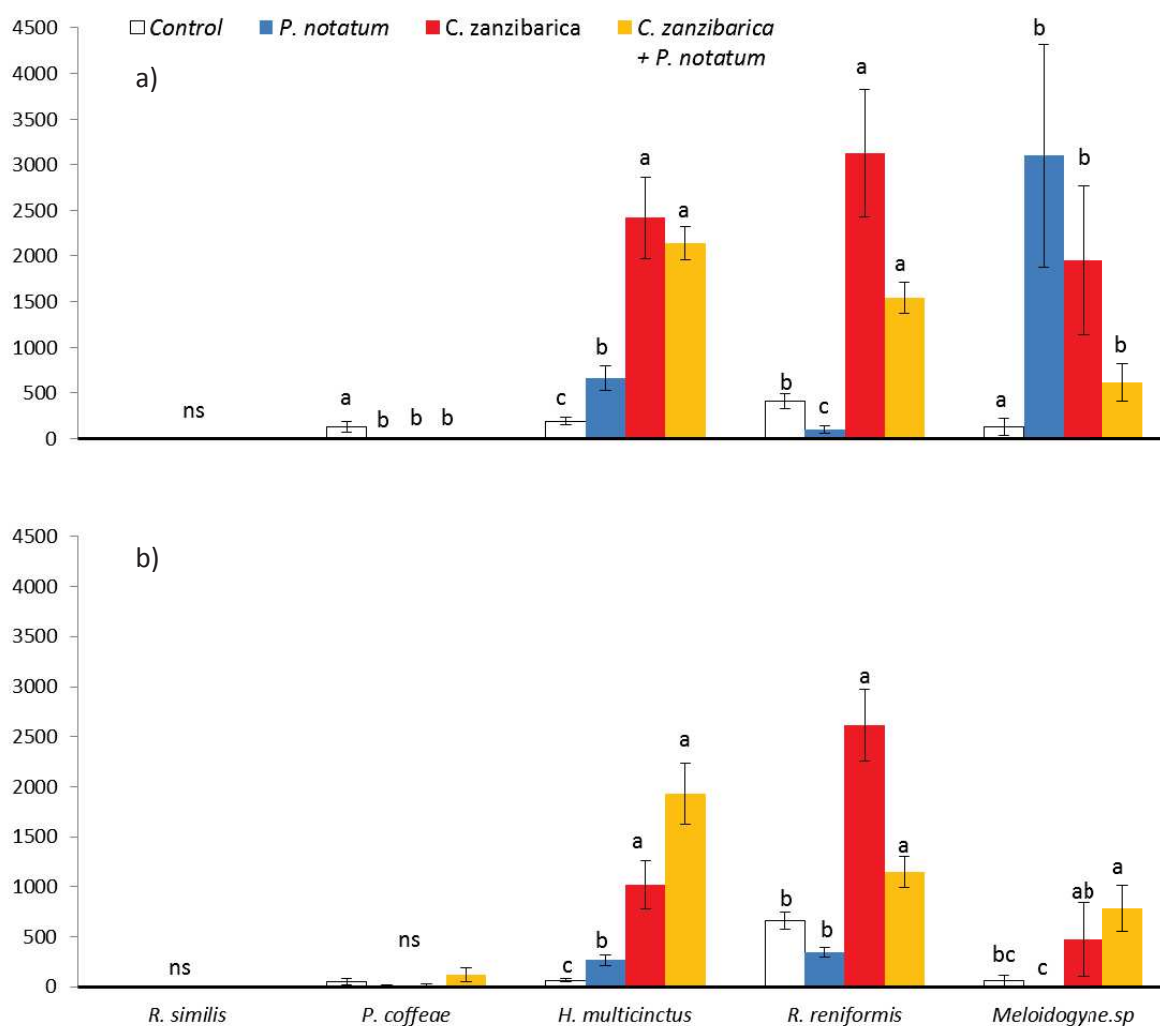


Figure 2 : Potentiels infectieux en nématodes (PIN) des sols (a) après 9 mois de culture (T_{270}) des couverts de *Paspalum notatum*, de *Crotalaria zanzibarica* et un couvert mixte de ces deux espèces ou en maintenant le sol nu (Témoins) (b) 90 jours après la destruction des couverts et la restitution des litières en surface des sols (T_{360}). Les résultats sont exprimés en abondance moyenne de nématodes phytoparasites pour 100g de racine fraîche pour *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae*, *Helicotylenchus multincinctus*, *Rotylenchulus reniformis*, *Meloidogyne spp.* Pour chaque taxon, les moyennes \pm SE (n=18) suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (analyse GLMer, et analyse post-hoc de Tukey, correction Bonferroni ; Test de Kruskal-wallis pour les abondances de *P. coffeae*).

Trois mois après la destruction des couverts et les restitutions de leurs litières en surface des parcelles (T_{360}), les PIN des sols vis-à-vis de *R. similis* et de *P. coffeae* étaient respectivement nuls et faibles sur l'ensemble des parcelles (51 /100g racine fraîche en moyenne ; Figure 1 et 2b). Les différences de PIN des sols vis-à-vis de *H. multincinctus* entre les traitements ont conservé le même ordre que ceux observés à T_{270} : les traitements Cz et PnCz présentaient les PIN des sols les plus élevés (1019 et 1930 ind/100g racine fraîche respectivement), supérieurs aux PIN des sols du traitement Pn (266 ind/100g racine fraîche) qui lui-même présentait un PIN supérieur au témoin (64

ind/100g racine fraîche ; Figure 2c). Toutefois, nous avons observé une diminution de ce PIN entre T₂₇₀ et T₃₆₀ pour les traitements Pn, Cz et témoin sol nu tandis que le PIN des sols du traitement PnCz restait stable sur cette période (Figure 3). A T₃₆₀, les sols des traitements Cz et PnCz présentaient les PIN vis-à-vis de *R. reniformis* les plus élevés (1903 ind/100g racine fraîche en moyenne), significativement supérieurs aux PIN des sols des traitements Pn et témoin sol nu (502 ind/100g racine fraîche en moyenne, p-value < 0,05). Le PIN des sols vis-à-vis de *R. reniformis* a diminué entre T₂₇₀ et T₃₆₀ pour le traitement PnCz tandis qu'il est resté stable pour le traitement *C. zanzibarica* et qu'il a augmenté pour les traitements *P. notatum* et Témoin (Figure 3). A T₃₆₀, seul le traitement PnCz présentait un PIN des sols vis-à-vis de *Meloidogyne* spp supérieur au témoin sol nu (Figure 2). Les PIN des sols vis-à-vis de *Meloidogyne* spp. du traitement PnCz n'ont pas significativement varié entre T₂₇₀ et T₃₆₀ tandis qu'ils ont diminué pour les traitements Pn et Cz (figure 3).

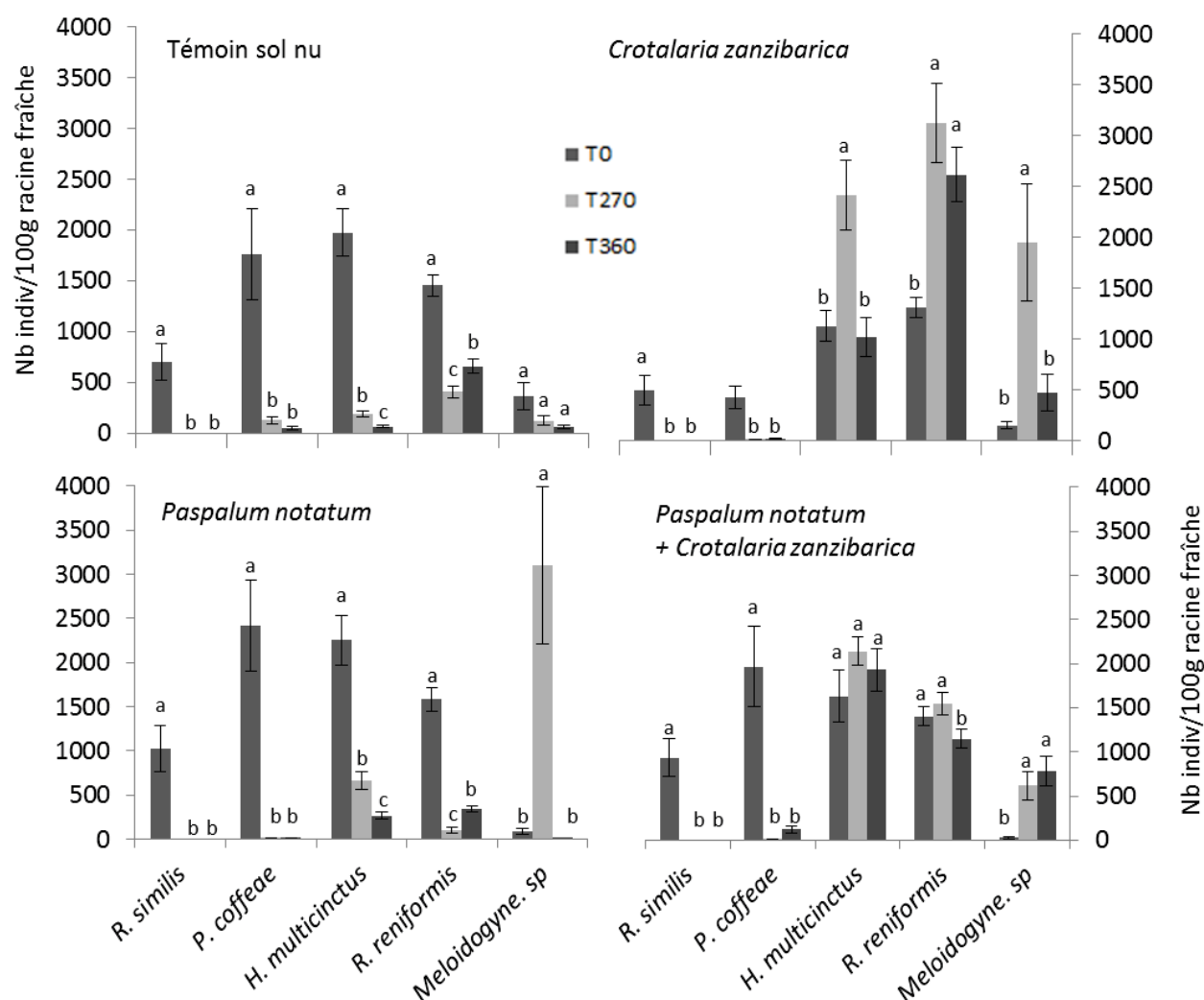


Figure 3 : Potentiels infectieux des sols vis-à-vis de *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multincinctus*, *Pratylenchus coffeae*, *Rotylenchulus reniformis*, *Meloidogyne* spp. des traitements Témoin sol nu, *Crotalaria zanzibarica*, *Paspalum notatum*, *Paspalum notatum + Crotalaria zanzibarica* avant semis des couverts (T₀), après 9 mois de culture des couverts (T₂₇₀) et 90 jours après la destruction des couverts et la restitution des litières en surface des sols (T₃₆₀). Les résultats sont exprimés en abondance moyenne de nématodes phytoparasites pour 100g de racine fraîche. Pour chaque taxon et chaque

date, les moyennes \pm SE (n=18) suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis).

4. Discussion

4.1. Distribution spatiale horizontale hétérogène du potentiel infectieux des sols de bananeraies

A T₀, les potentiels infectieux des sols vis-à-vis des nématodes parasites du bananier présentaient une distribution spatiale horizontale hétérogène. Cette distribution n'était pas reliée à la pente des parcelles et variait d'une parcelle élémentaire à une autre. Nous suggérons que la faible pente des parcelles (< 10%) n'a pas eu d'effet sur la distribution des nématodes parasites du bananier dans notre étude. Par ailleurs nous n'avons pas observés de différences d'abondances de nématodes phytoparasites dans les sols significatifs entre les différents blocs de l'essai à cette date. La mesure du PIN est une mesure basée sur un potentiel infectieux « réel » du sol intégrant la biologie des nématodes ainsi que l'ensemble des facteurs abiotiques et biotiques qui influencent leurs capacités à parasiter les racines de leur hôte. Au début de l'essai, les abondances de *R. similis*, *P. coffeae* et *H. multicinctus* étaient relativement faibles dans les sols, cependant les PIN des sols ont montré qu'ils étaient largement responsables du potentiel infectieux des sols. Ce résultat illustre la stratégie de parasitisme endoparasite de ce nématode qui lui repose sur la capacité d'induire d'importantes populations dans les racines même à partir d'une faible quantité d'individus dans les sols (Cavelier, 1987; Gowen et al., 2005). Nous n'avons pas observé de différences d'abondance de *Helicotylenchus muticintus* dans les sols des différents blocs de l'essai, cependant les potentiels infectieux des sols des blocs vis-à-vis de ce taxon présentaient des variations significatives. Ce résultat indique que les potentiels infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode ont pu être influencés par des facteurs intrinsèques aux différents blocs de l'essai. En effet, les nématodes phytoparasites sont sensibles aux variations de texture, de pH et de teneur en matières organiques des sols (Wallace et al., 1993 ; Vitekoft et al., 2013). Par exemple, Cadet et al. (1998) ont remarqué que les abondances de *P. coffeae* étaient plus importantes dans les sols présentant des pH faibles, de fortes teneurs en sodium (Na) et de faibles teneurs en Calcium (Ca) et en Magnesium (Mg). L'étude de la variation de ces paramètres entre les parcelles élémentaires couplée à une étude géostatistique aurait pu apporter des éléments d'explication des variations de PIN des sols entre les différents Blocs et parcelles élémentaires de l'essai. Des phénomènes de compétition pour la ressource entre les différents taxons présents dans les sols ont également pu influencer les PIN des sols. Des effets de compétitions entre *R. similis* et *H. multicinctus* ont déjà été observés au champ (Gowen et al., 2005 ; Quénéhervé, 1990) et Moens et ses collaborateurs (2006) ont montré dans des essais en laboratoire que la présence de *Meloidogyne incognita* limitait le développement de *R. similis* dans les

racines de bananier. Enfin, la présence d'organismes prédateurs des nématodes phytoparasites dans les sols (e.g. Nématodes, acariens, tardigrades) ou d'organismes symbiotes sur les racines du bananier (e.g. mycorhizes) peuvent avoir influencé la capacité des nématodes à parasiter les racines des bananiers au cours des mesures de PIN (Bilgrami, 1993 ; Khan and Kim, 2007 ; Sanchez-Moreno et al., 2007, 2008 ; Vos et al., 2012). L'ensemble de ces résultats montrent qu'il est nécessaire de coupler les analyses de potentiels infectieux des sols à des analyses des conditions abiotiques (e.g. pH, texture) et biotiques (e.g. communautés de prédateurs) pour mieux comprendre leur distribution à l'échelle d'une parcelle agricole.

4.2. Effets spécifiques des couverts et de leurs débris sur les nématodes phytoparasites

4.2.1. Pas d'assainissement des sols vis-à-vis de *H. multicinctus* et *R. reniformis*

L'implantation des couverts a modifié les communautés de nématodes phytoparasites des sols et les potentiels infectieux qu'ils génèrent. Après 9 mois de culture, les abondances de *R. similis* et le potentiel infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode étaient nuls pour toutes les parcelles élémentaires de l'essai. *P. coffeae* présentait encore quelques individus dans les sols, mais les potentiels infectieux des sols vis-à-vis de ce nématode étaient négligeables sous les couverts. *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* sont non-hôtes de *P. coffeae* et de *R. similis* et nos résultats confirment que la culture de ces plantes de services sur une période de 9 mois permet l'assainissement des parcelles vis-à-vis de ces nématodes et ce, quel que soit le potentiel infectieux initial des parcelles. Ce résultat corrobore ceux de Berry et al., (2010) qui observent que les effets dépressifs des couverts non-hôtes sur les abondances de nématodes parasites dans les sols de champs de canne à sucre étaient maximales après 6 à 9 mois de culture. Des analyses à pas de temps réguliers permettraient de définir la durée minimum de culture des couverts de *P. notatum* et *C. zanzibarica* pour assainir les sols de bananeraies vis-à-vis de ces deux nématodes.

En revanche les statuts d'hôte de *P. notatum* et *C. zanzibarica* vis-à-vis des autres nématodes parasites du bananier n'étaient pas connus. Nos résultats montrent que *C. zanzibarica* est susceptible d'être hôte de *H. multicinctus* et *R. reniformis*. Le traitement Cz a induit une augmentation des abondances d'*Helicotylenchus multicinctus* et de *Rotylenchulus reniformis* dans les sols, ainsi qu'une augmentation des PIN des sols vis-à-vis de *Helicotylenchus multicinctus* et de *Rotylenchulus reniformis*. Le genre *Crotalaria* est connu pour être sensible au genre *Helicotylenchus* (Wang et al., 2002) et nos résultats suggèrent en effet que l'espèce *Crotalaria zanzibarica* présente un statut d'hôte favorable pour *Helicotylenchus multicinctus*. Bien que ce genre soit couramment préconisé pour limiter le développement de *Rotylenchulus reniformis* dans les sols agricoles (Wang et al., 2001 ;

2002), nos résultats suggèrent que l'espèce de *Crotalaria zanzibarica* est favorable au développement de ce nématode.

Paspalum notatum est susceptible de présenter un statut d'hôte faible vis-à-vis de *H. multincinctus* et un statut non-hôte vis-à-vis de *R. reniformis*. Le traitement Pn a induit une diminution du PIN des sols vis-à-vis de *H. multincinctus* et nos résultats suggèrent que *P. notatum* permet un taux de multiplication faible de cette espèce. Pourtant, selon Djigal et al. (2012), les couverts de *Paspalum notatum* cv *Commun* sont défavorables au développement des populations d'*Hélicotylenchus multincinctus*. Ces résultats suggèrent que la variété *Paspalum notatum* cv *Pensecola* soit faible hôte pour ce nématode. Nos résultats montrent que *P. notatum* a induit une diminution du PIN des sols vis-à-vis de *R. reniformis* et corroborent les conclusions de Tsigbey et al. (2009). La mesure du statut d'hôte de *P. notatum* et *C. zanzibarica* vis-à-vis de *H. multincinctus* et *R. reniformis* en laboratoire permettrait de confirmer l'ensemble de ces observations. L'analyse des nématodes présents dans les racines des couverts aurait également permis d'affiner ces observations et devrait être réalisé dans ce type d'expérimentation.

L'association de *Paspalum notatum* et de *Crotalaria zanzibarica* a modifié les potentiels infectieux des sols vis-à-vis de *Helicotylenchus*. sp et de *R. reniformis*. Le couvert mixte a limité l'augmentation du PIN des sols vis-à-vis de ces nématodes entre T_0 et T_{270} . *C. zanzibarica* apparaissant plus favorable au développement de ces deux nématodes que *P. notatum*, l'association de ces deux espèces végétales a pu favoriser un phénomène de dilution de la ressource (Malézieux et al., 2009), c'est-à-dire une diminution de la densité d'hôtes (*C. zanzibarica*) menant à une diminution du développement des parasites associés (*H. multincinctus* et *R. reniformis*). Cependant les couverts mixtes présentaient des biomasses aériennes composées à 70 % de *Crotalaria zanzibarica*, cette espèce végétale était donc majoritaire dans le couvert mixte. Une telle proportion a pu limiter les effets de dilution de la ressource. Il en résulte des effets du couvert mixte similaires aux effets du couvert de *C. zanzibarica* seul sur les PIN des sols vis-à-vis de ces deux nématodes phytoparasites à T_{270} . Ce résultat indique que la proportion des différentes espèces végétales dans les couverts mixtes est un facteur qui doit être maîtrisé pour orienter les effets de ces couverts.

Enfin, les trois couverts ont été favorables à l'augmentation des PIN des sols vis-à-vis de *Meloidogyne*. spp Même si *H. multincinctus*, *R. reniformis* et *Meloidogyne*. spp ne sont pas les taxons de nématodes phytoparasites les plus dommageables vis-à-vis de la culture du bananier (Gowen et al., 2005), il est essentiel d'évaluer l'effet de l'implantation de plantes de services sur leurs populations. Nos résultats montrent que l'assainissement des parcelles doit être discuté en fonction de la composition spécifique des communautés de nématodes phytoparasites présents dans les sols plutôt qu'en les considérant espèce par espèce.

4.2.2. Faibles effets des litières du couvert mixte

La restitution des litières des couverts de *P. notatum* et de *C. zanzibarica* de manière séparée était plus efficace pour réduire les PIN des sols vis-à-vis de *H. multicinctus* et de *Meloidogyne* spp. que les litières du couvert mixte PnCz. La restitution des litières de *C. zanzibarica* a induit une réduction des abondances *Helicotylenchus multicinctus* dans le sol tandis que les litières de *P. notatum* et de *C. zanzibarica* ont réduit les PIN des sols vis-à-vis de *H. multicinctus* et de *Meloidogyne* spp. En revanche les litières du couvert mixte n'ont pas impacté les PIN des sols vis-à-vis de ces nématodes. Les mélanges de litières impliquent une plus grande diversité de substrats pour les communautés libres du sol et peut favoriser leurs diversités et notamment leurs activités de prédation (Oka, 2010). Toutefois les effets sont variables selon la composition des litières (Wardle et al., 2006 ; Keith et al., 2008). Dans notre étude, le mélange des litières de *C. zanzibarica* et *P. notatum* ne semble pas avoir été favorable pour à la réduction des PIN du sol vis-à-vis de de *H. multicinctus* et de *Meloidogyne* spp. Les litières du couvert de Pn étaient les plus efficaces pour réduire les PIN des sols vis-à-vis de ces nématodes.

L'absence de plante hôte et la restitution des litières a induit des abondances de *P. coffeae* et un PIN des sols vis-à-vis de ce nématode quasi-nul, que l'on peut considérer comme négligeables. Enfin, l'augmentation du PIN des sols du témoin sol nu vis-à-vis de *R. reniformis* entre T₂₇₀ et T₃₆₀ demeure inexpliquée.

4.3. Mécanismes de suppression des nématodes

Les mécanismes de suppression des nématodes phytoparasites ont varié sous l'influence des couverts vivants et des litières. À T₂₇₀, le PIN des sols vis-à-vis de *R. similis* était nul dans tous les traitements et indique que l'absence de plantes hôtes (régulation Bottom up) a été le facteur permettant la régulation de ce nématode pour tous les traitements.

En revanche, les valeurs de PIN du sol vis-à-vis de *P. coffeae* étaient inférieures à celles du témoin dans les traitements avec couverts ce qui indique que d'autres mécanismes ont probablement dû affecter les populations de ce nématode. L'implantation des couverts a globalement favorisé l'abondance de nématodes libres omnivores et prédateurs dans les sols (voir partie 1 de ce chapitre). Ces nématodes sont impliqués dans la régulation des nématodes phytoparasites et peuvent être à l'origine de ces différences (Khan and Kim, 2007 ; Sanchez-Moreno and Ferris, 2007). D'autres mécanismes liés à la présence d'organismes symbiotes des racines ou parasites de nématodes (comme les bactéries du genre *Pasteuria* ou les champignons du genre *Arthrobotrys*) peuvent également avoir été stimulés par l'implantation des couverts (Akhtar and Malik, 2000 ; Siddiqui and Mahmood, 1996 ; Vos et al., 2012). L'ensemble de ces mécanismes peut également avoir favorisé la réduction des abondances de *R. reniformis* et des PIN des sols vis-à-vis de ce nématode dans le

traitement Pn. Par ailleurs, les espèces végétales du genre *Crotalaria* ont la capacité d'exsuder des molécules némato-toxiques de types deshydrolizidine et *C. juncea* est déjà préconisé pour la régulation de *R. similis* (Wang et al. 2002). Cette propriété a pu participer à la régulation de *P. coffeae* dans ce traitement.

La restitution des litières de *P. notatum* et de *C. zanzibarica* a induit la régulation de *H. multincinctus* dans notre essai. Les apports de litières de ces espèces végétales ont déjà été étudiés en microcosmes et peuvent induire une stimulation de l'activité microbienne dans les sols menant à la réduction des potentiels infectieux des sols vis-à-vis de *P. coffeae* et de *H. multincinctus* (Chauvin et al., 2015). Dans notre essai au champ, l'apport des litières des couverts aux sols des parcelles a maintenu des abondances de nématodes omnivores et prédateurs supérieurs au témoin sol nu, ainsi qu'une importante activité microbienne liée à la décomposition des litières durant 45 jours (voir partie 1 de ce chapitre). Ces conditions, couplées à l'absence de refuges et ressources (racines vivantes) ont pu favoriser la prédation et le parasitisme envers les nématodes phytoparasites dans les sols (Oka, 2010).

Des mesures de l'activité microbienne et l'identification d'organismes antagonistes pourraient permettre de mieux identifier les régulations biologiques induites par la restitution des litières.

5. Conclusion

A T_0 , les potentiels infectieux des sols vis-à-vis des nématodes parasites du bananier présentaient une distribution spatiale horizontale hétérogène. Cette distribution n'était pas reliée à la pente des parcelles et pouvait varier d'une parcelle élémentaire à l'autre. En prenant en compte l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui influencent l'activité des nématodes parasites, la mesure du PIN permet de mieux révéler le potentiel infectieux d'un sol en nématodes parasites qu'une mesure directe des populations dans le sol. L'étude de la variation de ces paramètres (eg. Présence de prédateurs des nématodes phytoparasites ; symbiotes des racines de bananier ; pH, texture des sols,...) au niveau des parcelles élémentaires pourrait mieux expliquer la distribution spatiale des PIN des sols observées en début d'essai.

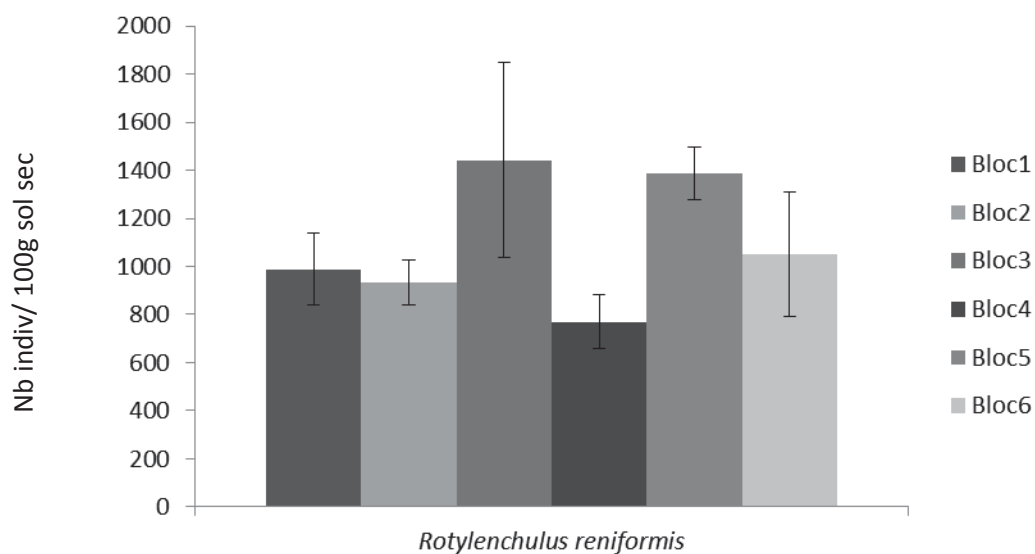
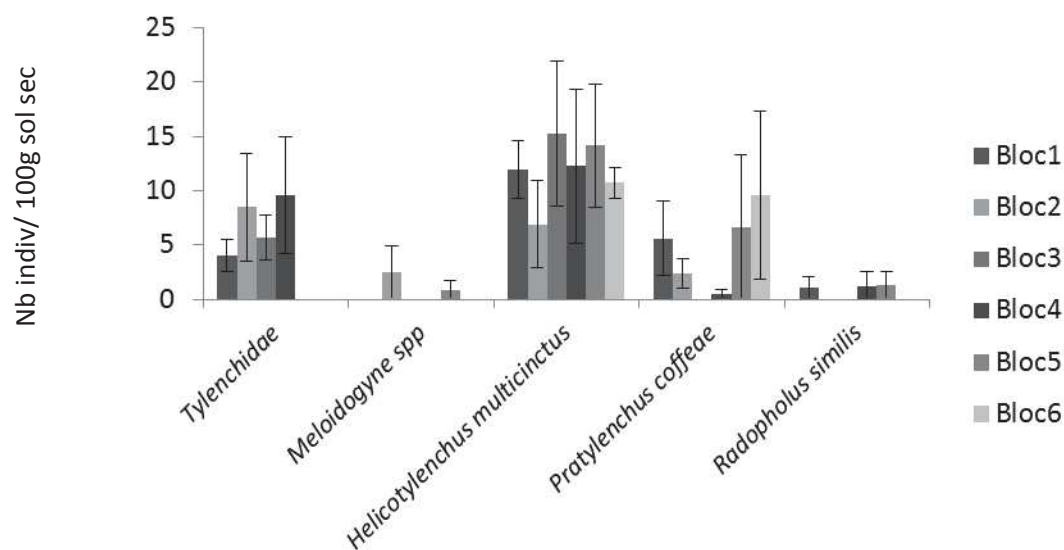
Nos résultats montrent que l'implantation de couverts végétaux et la restitution de leurs litières modifient la composition de l'ensemble des communautés de nématodes phytoparasites dans les sols et la distribution du potentiel infectieux qu'elles génèrent. L'implantation de *P. notatum*, *C. zanzibarica* et *P. notatum* + *C. zanzibarica* et la restitution de leurs litières ont induit par le statut de non-hôte de ces espèces végétales la disparition de *R. similis* et une forte réduction du potentiel infectieux des sols vis-à-vis de *P. coffeae* et ce, quel que soit le potentiel infectieux initial des parcelles au début de l'essai. Ces couverts ont également modifié les abondances et les potentiels infectieux des sols vis-à-vis de *H. multincinctus*, *R. reniformis* et *Meloidogyne* spp. Nos résultats suggèrent cependant que *P. notatum* soit non-hôte de *R. reniformis* et faible hôte de *H. multincinctus* tandis que *C. zanzibarica* soit sensible à ces deux espèces. La proportion des couverts hôtes et non-hôtes dans les couverts mixtes doit donc être maîtrisée pour mieux orienter les effets de ces couverts et notamment favoriser les effets de dilution de la ressource. Des mesures en laboratoire du statut d'hôte de *P. notatum* et *C. zanzibarica* vis-à-vis de *H. multincinctus*, *R. reniformis* et *Meloidogyne* spp. permettront d'affiner ces résultats.

Nos résultats suggèrent que des régulations biologiques ont également participé à la réduction des abondances de *P. coffeae* et *R. reniformis* sous l'influence des couverts. La restitution des litières de *P. notatum* et *C. zanzibarica* semble avoir favorisé les régulations biologiques dans les sols (prédation, parasitisme) et notamment la régulation de *H. multincinctus* et de *Meloidogyne* spp. En revanche, les litières du couvert mixte ne semblent pas avoir favorisé ces régulations.

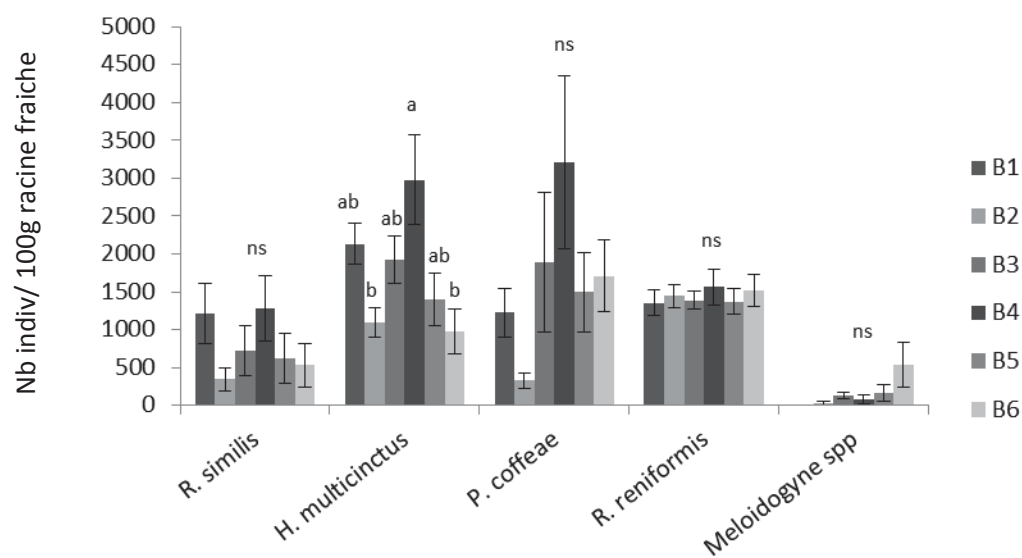
La culture de *P. notatum* et *C. zanzibarica* suivi de la restitution des litières en couvert mono- et bispécifiques peut être préconisée pour assainir les sols de bananeraie vis-à-vis de *P. coffeae* et *R. similis* durant la phase d'interculture.

6. Annexes

Annexe 1 : Abondances de nématodes phytoparasites des taxons Tylenchidae, *Meloidogyne spp*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Pratylenchus coffeae* et *Radopholus similis* dans les sols des différents blocs de l'essai à T₀. Les comparaisons des abondances entre les Bloc par GLM n'ont pas indiqué de différences significatives d'abondances de chacun de ces taxons entre les différents blocs de l'essai.



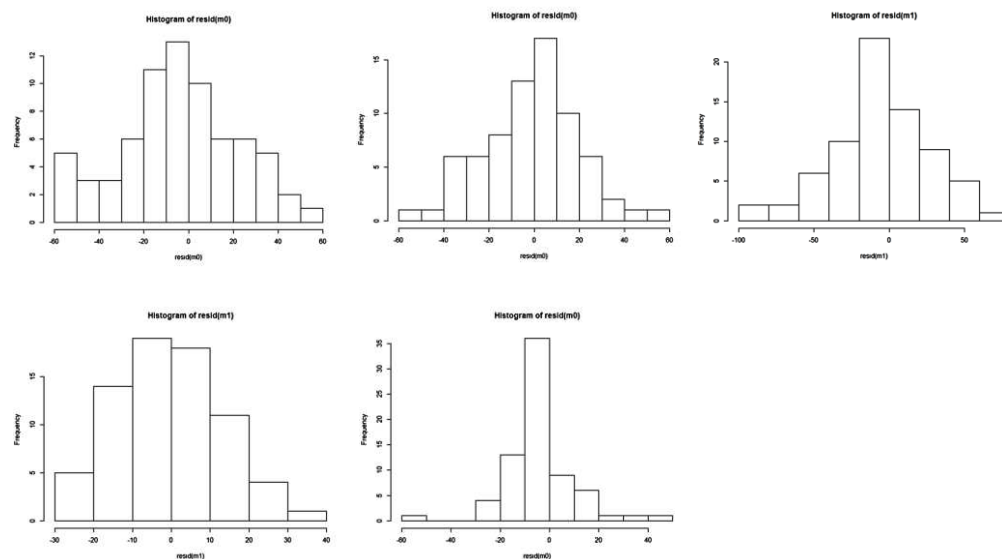
Annexe 2 : Potentiel infectieux des sols des différents Blocs de l'essai vis-à-vis de *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multincinctus*, *Pratylenchus coffeae*, *Rotylenchulus reniformis*, *Meloidogyne* spp. à T₀. Les moyennes (\pm SE, n=6) suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (analyse GLMer, et analyse post-hoc de Tukey, correction Bonferroni)



Annexe 3 : Modèles retenus et distributions de leurs résidus développés pour l'analyse des résultats des PIN vis-à-vis de *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Pratylenchus coffeae*, *Rotylenchulus reniformis*, *Meloidogyne* spp. à T₀, T₂₇₀ et T₃₆₀. Les modèles mixtes avec distribution de Poisson (GLMer) ont été développés par méthode « backward ». A T₂₇₀ et T₃₆₀, nous n'avons pas observé le taxon *R. similis* et les abondances de *P. coffeae* ne permettaient pas de créer un modèle de type GLMer avec des résidus acceptables (na = non-applicable).

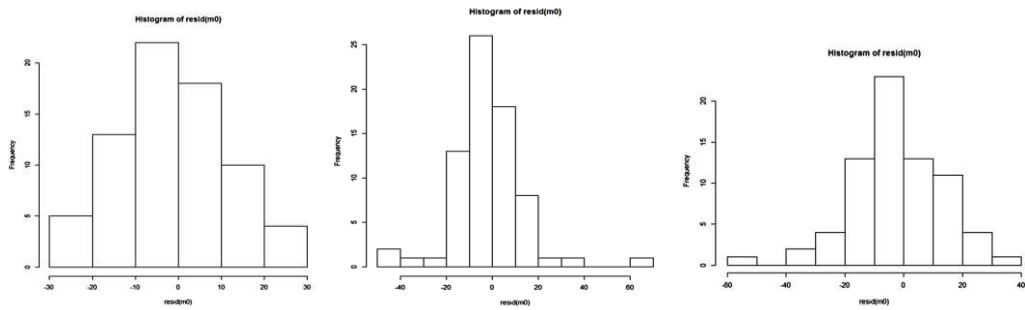
Date	Réponse	Effet fixe	Effet aléatoire	F	DDL
T ₀	<i>R.similis</i>	1	Parcelle	-	-
	<i>P.coffeae</i>	1	Parcelle	-	-
	<i>H.multicinctus</i>	Bloc	Parcelle	3,51	5
	<i>R.reniformis</i>	1	Parcelle	-	-
	<i>Meloidogyne</i> spp	Bloc	Parcelle	2,25	5
T ₂₇₀	<i>R.similis</i>	na	na	-	-
	<i>P.coffeae</i>	na	na	-	-
	<i>H.multicinctus</i>	Traitement	Parcelle	27,91	3
	<i>R.reniformis</i>	Traitement	Parcelle	18,56	3
	<i>Meloidogyne</i> spp	Traitement	Parcelle	6,51	3
T ₃₆₀	<i>R.similis</i>	na	na	-	-
	<i>P.coffeae</i>	na	na	-	-
	<i>H.multicinctus</i>	Traitement	Parcelle	19,76	3
	<i>R.reniformis</i>	Traitement	Parcelle	27,68	3
	<i>Meloidogyne</i> spp	Traitement	Parcelle	7,26	3

Distribution des résidus des modèles développés à T₀ (De gauche à droite : *R.similis*, *P.coffeae*, *H.multicinctus*, *R.reniformis*, *Meloidogyne* spp)

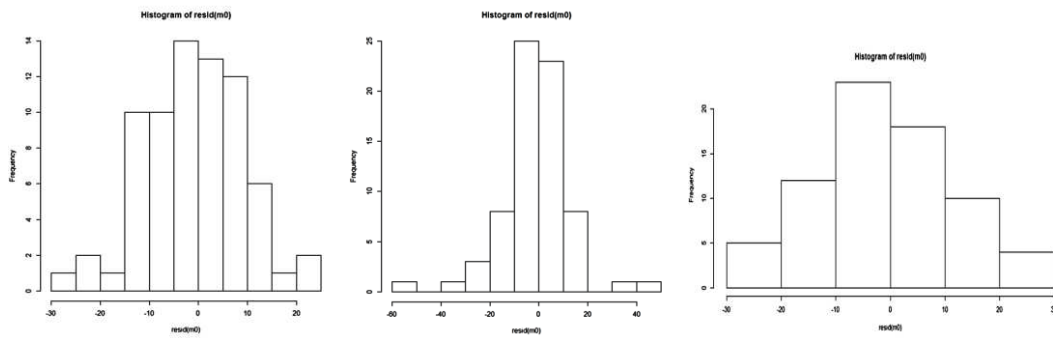


Annexe 3 : suite

Distribution des résidus des modèles développés à T₂₇₀ (De gauche à droite : *H.multicinctus*, *R.reniformis*, *Meloidogyne. spp.*)



Distribution des résidus des modèles développés à T₃₆₀ (De gauche à droite : *H.multicinctus*, *R.reniformis*, *Meloidogyne. spp.*)



Conclusion du chapitre

Les communautés de nématodes présentent des distributions spatiales horizontales et verticales hétérogènes. L'implantation d'un couvert végétal suivie de la restitution de ses litières modifie ces distributions.

Lorsque qu'un couvert végétal est vivant, le statut d'hôte des plantes qui le composent joue un rôle déterminant sur développement et la composition spécifique des communautés de nématodes phytoparasites. Il est essentiel d'évaluer l'effet de l'implantation de plantes de services sur l'ensemble de la communauté de nématodes phytoparasites pour mieux identifier leurs effets. Par ailleurs nous avons confirmé que l'implantation de plantes de services non hôtes réduit les populations de nématodes phytoparasites et ce, quelque que soit le potentiel infectieux des sols de départ. La distribution spatiale horizontale hétérogène des potentiels infectieux des sols de bananeraies n'est donc pas un facteur limitant l'efficacité des plantes de services. Lorsque le couvert est vivant, les plantes qui le composent alimentent les réseaux trophiques du sol par rhizodépôts et par chute naturelle des litières qui peuvent mener à la formation de communautés de nématodes structurées et diversifiées. Celles-ci présentent une distribution verticale qui peut varier en fonction de l'identité des couverts. Dans certains cas les biomasses aériennes des couverts peuvent être reliées aux abondances de nématodes libres dans les sols.

Lorsque le couvert est détruit et les litières restituées en surface du sol, cet apport de matière organique stimule l'activité de décomposition de la matière organique caractérisée par d'importantes biomasses microbiennes et des communautés de nématodes abondantes et diversifiées dans le premier horizon du sol. La composition biochimique des litières et les quantités apportées déterminent les voies de décomposition et les flux d'azote minéralisé issu de ces litières. En parallèle ces apports de matières organiques peuvent favoriser des cascades trophiques avec des régulations bottom-up et top-down au sein des communautés de nématodes. Les nématodes parasites étant sans racines pour se réfugier durant cette période, ils sont exposés à des régulations bottom-up (absence d'hôte) et sont plus vulnérables aux régulations top-down (prédation). La réduction de leurs populations induit une diminution du potentiel infectieux des sols.

Le statut d'hôte, les quantités de biomasses produites (production primaire), la composition biochimique des litières et le mode gestion des couverts de plantes de services influencent les effets des couverts sur la structure et la distribution spatiale des communautés de nématodes dans les sols. L'association de plantes de services présentant des compositions biochimiques des litières et des statuts non-hôte vis-à-vis des nématodes phytoparasites apparaît favorable pour le développement de communautés de nématodes structurées.

Chapitre V : DISCUSSION GENERALE, CONCLUSION ET PERSPECTIVES

**Des traits fonctionnels et des plantes de services pour le
fonctionnement des sols agricoles**

1. Les apports de la thèse

L'objectif de ce travail était de tester le lien entre les traits fonctionnels « statut d'hôte » et « composition biochimique des litières » des plantes de services et leurs effets sur le fonctionnement et la qualité biologique d'un sol en phase d'interculture (entre destruction d'une culture et replantation de la suivante). Pour appréhender le fonctionnement des sols, nous avons utilisé les communautés de nématodes comme bio-indicateurs des réseaux trophiques du sol (Bongers et Bongers, 1998). Nous avons d'abord créé une typologie de plantes de services à partir des différents traits fonctionnels « statut d'hôte », « composition biochimique des litières » et « productivité primaire » a priori reliés à l'influence des plantes sur les communautés de nématodes du sol. Puis, au cours de deux essais en microcosmes, nous avons testé les effets de plantes de services présentant des statuts non-hôtes vis-à-vis des principaux nématodes parasites du bananier ainsi que des valeurs contrastées du trait « qualité biochimique des litières » sur les communautés de nématodes libres du sol. Ce faisant, nous avons évalué leurs effets sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes parasites du bananier en cherchant à cibler tant les effets liés à la plante vivante que ceux liés à ses litières. Ces études nous ont permis de confirmer l'intérêt de ces traits et d'affiner les liens entre les traits des plantes de services et le fonctionnement biologique des sols. Enfin nous avons évalué les effets de l'implantation de ces mêmes plantes de services sur le fonctionnement d'un sol de bananeraie biologiquement dégradé du fait d'un fort développement de nématodes phytoparasites du bananier. Cet essai nous a permis de valider les effets assainissant et fertilisant de ces plantes de services et également de montrer que leur implantation permettait l'établissement d'un sol de bonne qualité biologique, apte à accueillir une culture de bananier. Au cours de cet essai, nous avons montré que le mode de gestion des couverts influençait les communautés de nématodes et le fonctionnement biologique des sols. Les résultats de ces travaux posent les bases expérimentales pour une sélection des plantes de services pouvant satisfaire des services de régulation biologique et de fertilisation des sols agricoles.

1.1. Quelques traits fonctionnels des plantes qui influencent le fonctionnement des sols

Au cours de ce travail de thèse, nous avons plus particulièrement étudié l'influence des plantes de services sur les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation de nématodes phytoparasites à travers leurs effets sur les communautés de nématodes du sol. Ces fonctions sont essentielles pour maintenir des sols sains vis-à-vis des nématodes phytoparasites et riches en nutriments pour la culture du bananier. La figure 1, récapitule les différentes étapes de ce travail de thèse : elle présente les différents traits fonctionnels qui ont été étudiés ainsi que les liens qui ont été définis ou observés entre ces traits, les communautés de nématodes et les flux d'azote

minéral dans les sols. L'analyse bibliographique nous a premièrement permis d'identifier le trait fonctionnel « capacité de recouvrement » comme un trait déterminant des effets des espèces végétales sur le fonctionnement des sols. En effet, la capacité de recouvrement des sols définit l'aptitude des espèces végétales à produire un couvert homogène qui limite le développement d'espèces adventices. Ces dernières peuvent avoir des effets non maîtrisés sur les communautés de nématodes et limiter les effets de l'implantation d'une plante de services (Quénéhervé et al., 2006). Puis, nous avons identifié le trait « statut d'hôte » vis-à-vis des nématodes phytoparasites, qui détermine la capacité des espèces végétales à réguler ces organismes. Ce trait fonctionnel est donc déterminant dans le choix des espèces à planter en tant que plante de services. La mesure de ce trait peut être effectuée en laboratoire à partir de protocoles standardisés (Dorel et al., 2011 ; Van der Veken et al., 2008). Au cours de ce travail, nous avons mesuré le statut d'hôte de 5 espèces végétales vis-à-vis de *Radopholus similis* (*Brachiaria ruzziensis*, *Axonopus affinis*, *Azadirachta indica*, *Moringa sp.*, *Acacia auriculiformis*) et nous avons ainsi contribué à compléter la liste des espèces végétales non hôtes connues pour ce nématode. Une espèce végétale qui présente une forte capacité de recouvrement des sols (régulation des adventices pouvant être hôtes) et un statut non hôte vis-à-vis d'un nématode phytoparasite assure qu'aucun refuge ne sera disponible pour ce nématode sous le couvert qu'elle produit. Les traits « capacité de recouvrement des sol » et « statut d'hôte » sont donc à prioriser pour la sélection de plantes de services qui influencent la régulation des nématodes phytoparasites dans les sols.

Suite à l'implantation d'un couvert de plantes de services pour l'assainissement des sols en nématodes parasites dans les bananeraies, les couverts sont détruits pour la replantation des bananiers du cycle de culture suivant. Cette destruction des couverts implique d'importantes quantités de litières restituées au sol des parcelles. La composition biochimique de ces litières influe sur l'activité et la structure des réseaux trophiques ainsi que sur les flux de nutriments dans les sols. Ces effets sont d'autant plus importants que les quantités de litières sont importantes. Les traits fonctionnels « composition biochimique des litières » et « production primaire » sont donc également à considérer pour la sélection de plantes de services qui influencent la fonction de décomposition de la matière organique dans les sols.

Au cours de ce travail nous n'avons pas pu mettre en avant de lien entre les traits racinaires et les effets des plantes de services sur les communautés de nématodes du sol. Nous avons testé le lien entre biomasse racinaire et abondance de nématodes des différents groupes fonctionnels (Chapitre III, partie 2), mais nous n'avons pas observé de corrélation significative. Pourtant, de nombreuses études montrent que les plantes alimentent la pédofaune par rhizodépôts (Bais et al., 2006 ; Bardget et al., 2014 ; Bonkowski et al., 2009 ; Cesarz et al., 2013 ; Eisenhauer et al., 2012 ; Farrar et al., 2003 ; Polliener et al., 2007). Toutefois, au cours de la culture des couverts de plantes de services dans

l'essai au champ (Chapitre IV, partie 1), nous avons observé des effets liés à l'identité des couverts sur les communautés de nématodes libres du sol. Ces effets semblent liés à la rhizosphère des différentes espèces cultivées. La recherche de traits fonctionnels racinaires en lien avec les effets des plantes sur les communautés de nématodes est donc un champ de recherche qui reste à combler. Dans notre travail, *C. zanzibarica* présentait d'importantes quantités de nodules qui n'ont pas été quantifiées et qui auraient pu apporter des éléments de réponses sur les liens entre traits racinaires, réponse des communautés de nématodes sous ces couverts, et dynamique de minéralisation de l'azote dans le sol.

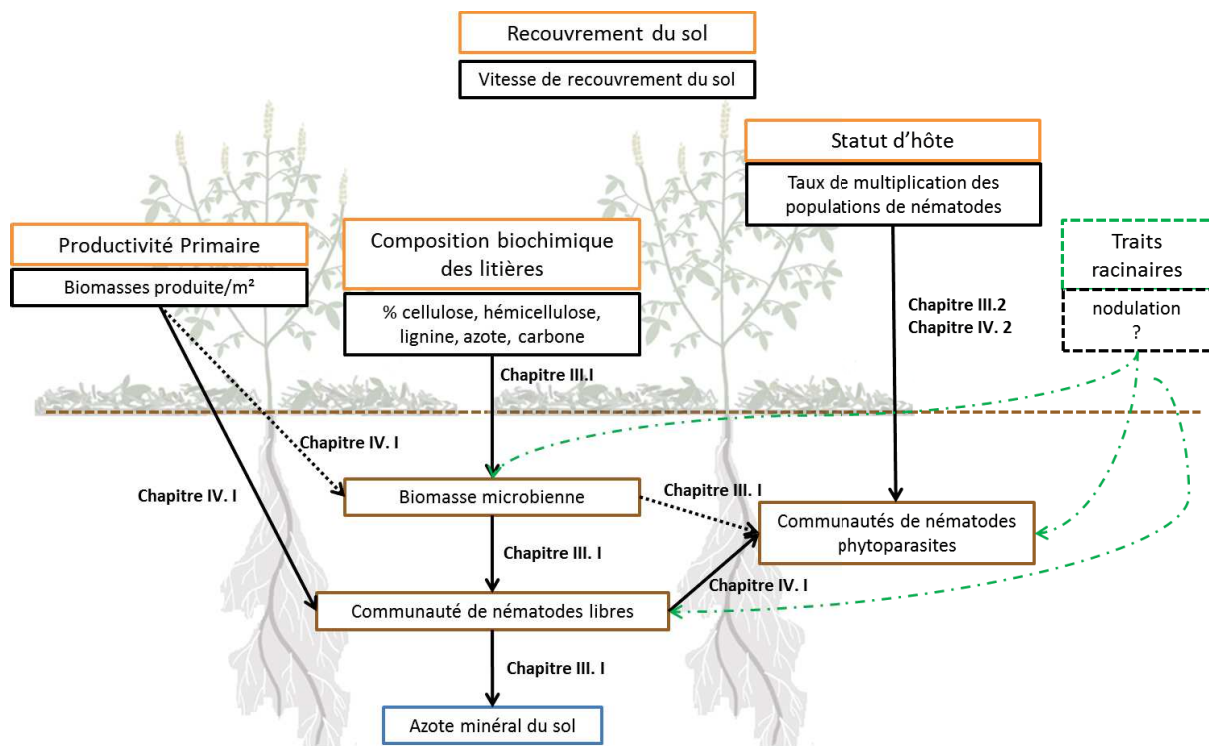


Figure 1: Schéma récapitulatif des apports de la thèse. Les encadrés en orange indiquent les différents traits fonctionnels étudiés au cours de ce travail et les encadrés noirs les unités de mesure de ces traits. Les encadrés en marron représentent les communautés microbiennes et de nématodes dans les sols et l'encadré en bleu représente le stock d'azote minéral du sol. Les flèches noires indiquent les liens que nous avons traités avec une indication sur les chapitres correspondants de la thèse. Les flèches noires et en pointillés indiquent des liens qui ont été soupçonnés, mais pas directement mesurés. Les flèches et encadrés en vert indiquent des effets supposés des traits fonctionnels racinaires sur les communautés du sol dont l'étude pourrait compléter ce travail.

1.2. Effet du statut d'hôte et de la composition biochimique des litières des plantes de services sur les communautés de nématodes

L'effet du statut d'hôte sur les espèces de nématodes phytoparasites du sol est assez trivial : l'implantation d'une plante non-hôte induit une régulation des nématodes phytoparasites pour lesquels elle n'est pas sensible et ce, par inanition des organismes et, dans certains cas, par la production de molécules allélopathiques à propriétés némato-toxiques. Au contraire, une plante hôte permet leur développement et leur multiplication. Nous avons montré dans le chapitre IV que

l'implantation de plantes de services non hôtes permettait la régulation des principaux nématodes parasites du bananier que sont *Pratylenchus coffeae* et *Radopholus similis* après une période de 9 mois de culture et ce, quel que soit le potentiel infectieux initial des sols. Ces résultats corroborent de manière générique les travaux de Berry et collaborateurs (2011) qui préconisent la culture de plantes non hôtes sur une durée de 9 mois pour assainir les sols de nématodes parasites de la canne à sucre. Nos résultats montrent également que la distribution spatiale horizontale des nématodes parasites du bananier et les potentiels infectieux qu'ils génèrent dans une parcelle de bananeraie en début d'interculture est hétérogène. Cette distribution est le résultat des différences de biologie entre les taxons de nématodes parasites du bananier et de facteurs édaphiques et biotiques qui affectent le développement de leurs populations dans les sols. Nous n'avons pas mis en évidence la nature de ces facteurs dans notre étude, mais différents travaux mettent en avant le poids des propriétés physico-chimiques et l'historique floristique (présence passée de plantes hôtes) des sols (Cadet et al., 1998 ; Ferris, 1990 ; Goodell et Ferris, 1980 ; Vikeftoft et al., 2013 ; Wallace et al., 1993). L'effet de l'implantation d'une espèce végétale non hôte sur les communautés de nématodes phytoparasites est plus complexe car la plante peut aussi favoriser d'autres espèces présentes dans les sols en faibles quantités lors de son implantation et ainsi modifier totalement la structure de ces communautés. La mesure du potentiel infectieux en nématodes (PIN) des sols nous a permis de caractériser l'évolution de « l'infectivité » des sols induite par les communautés de nématodes phytoparasites. Nous avons montré dans le chapitre IV que l'implantation de *Crotalaria zanzibarica* et de *Paspalum notatum* dans les parcelles de bananeraies induisait la réduction voire la disparition des nématodes *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* mais avait favorisé le développement des nématodes phytoparasites *Rotylenchulus reniformis* et *Helicotylenchus multicinctus*. L'implantation de plantes non hôtes est donc susceptible d'affecter l'ensemble des communautés de nématodes phytoparasites. Dans les agrosystèmes bananiers où plusieurs espèces de nématodes parasites cohabitent, il est nécessaire de définir les statuts d'hôtes des plantes de services vis-à-vis de l'ensemble des espèces qui composent les communautés nématodes parasites du bananier.

Dans cette étude, nous avons également observé des différences de PIN des sols pour les mêmes communautés de nématodes parasites présentes dans les sols (Chapitre III.2 et IV.2). Ces résultats suggèrent que des facteurs édaphiques et biotiques spécifiques aux sols étudiés impactent la capacité des communautés de nématodes à parasiter les racines d'une plante hôte. La figure 2 récapitule les mécanismes par lesquels les plantes à statut non hôte modifient la composition spécifique et les abondances de nématodes phytoparasites dans les sols, ainsi que les effets supposés des facteurs édaphiques et biotiques sur ces communautés et sur le potentiel infectieux qu'elles génèrent.

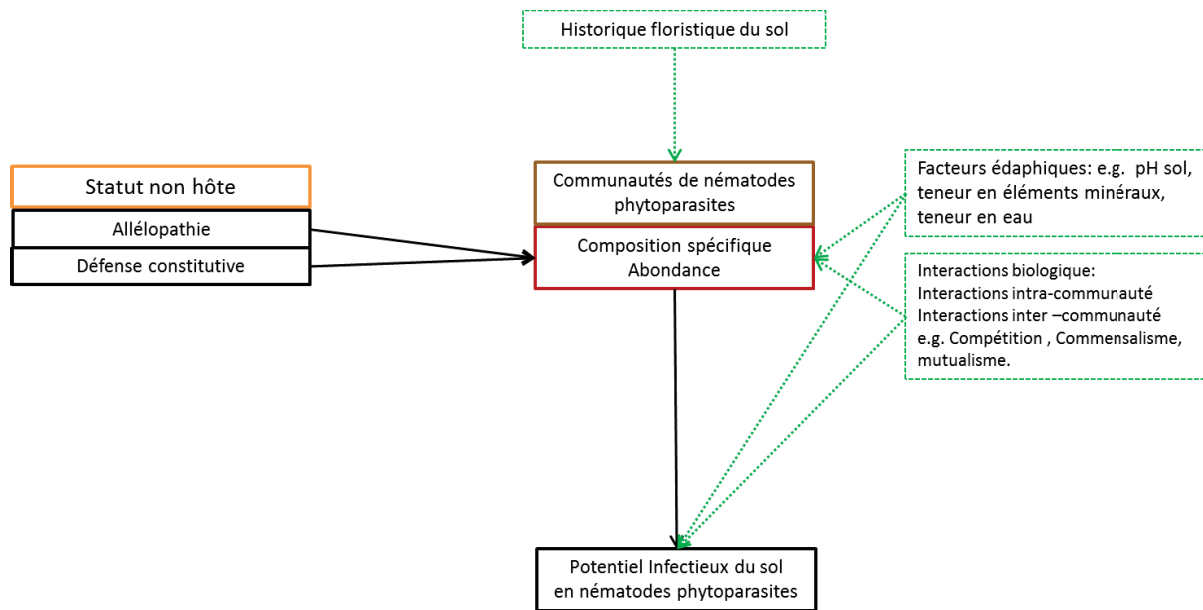


Figure 2 : Schéma récapitulatif des liens entre le trait fonctionnel des plantes « statut non-hôte » et le potentiel infectieux des sols en nématodes phytoparasites observés dans cette étude. Les encadrés noirs indiquent les mécanismes reliés au trait fonctionnel « statut non-hôte », l'encadré rouge indique les propriétés des communautés de nématodes phytoparasites impactées par le statut d'hôte et les encadrés verts indiquent les facteurs qui n'ont pas été étudiés dans notre travail, mais qui affectent les communautés de nématodes phytoparasites dans les sols et le potentiel infectieux des sols qu'elles génèrent.

Les nématodes phytoparasites modifient les flux de carbone des sols via leurs activités parasitaires qui influencent l'ensemble des réseaux trophiques du sol (Poll et al., 2007). Pour Lafferty et collaborateurs (2006), le parasitisme domine dans les réseaux trophiques et doit donc être considéré comme une voie trophique qui augmente la connectance entre les organismes et qui participe à la stabilité des écosystèmes. Puisque l'élimination totale des nématodes phytoparasites dans les sols des parcelles agricole n'est plus un objectif aujourd'hui car trop coûteuse en pesticides et bien souvent peu efficace à long terme (Oka et al., 2000 ; Barker et Koening ; 1998), il est nécessaire d'intégrer ces organismes dans les équilibres biologiques qui structurent les réseaux trophiques du sol. Par exemple, il est possible d'orienter les compositions spécifiques des communautés de nématodes phytoparasites vers des compositions peu ou moins dommageables pour les cultures. Les rotations culturales ont été développées sur ce principe (Nusbaum et Ferris, 1973). Ainsi, dans notre étude l'implantation de *Crotalaria zanzibarica* et de *Paspalum notatum* dans les parcelles de bananeraies a conduit à des communautés de nématodes phytoparasites dominées par *Rotylenchulus reniformis* et *Helicotylenchus multicinctus*. Or ces deux nématodes sont considérés comme beaucoup moins dommageables pour la culture la banane que les Pratylenchidae tels *R. similis* ou *P. coffeae*. Des études sont nécessaires pour déterminer d'une part les compositions de communautés de nématodes phytoparasites qui induisent un parasitisme menant à des dégâts « acceptables » sur les cultures, et d'autre part pour déterminer les facteurs édaphiques et biotiques qui impactent la capacité de ces communautés à parasiter leurs hôtes.

Nous avons montré que la composition biochimique des litières pesait sur les successions écologiques dans les communautés d'organismes du sol lors d'un apport de litière. Ces successions sont reliées aux voies de décomposition de la matière organique, aux flux de matières et d'énergie dans les réseaux trophiques, et impactent par conséquent le fonctionnement des sols.

Nous avons montré que les teneurs en cellulose, hémicellulose, lignine et azote déterminaient en partie les effets des litières. Les résultats du chapitre III montrent que les fortes teneurs en cellulose et hémicellulose des litières favorisent la voie de décomposition fongique tandis que les fortes teneurs en lignine ont tendance à favoriser une décomposition équilibrée entre voie fongique et voie bactérienne. Ces résultats mettent en évidence que la nature des substrats carbonés qui composent les matières organiques, et pas seulement leurs ratio C/N, détermine les voies de décomposition des matières organiques. Ces observations ont également été mises en avant dans d'autres travaux (Bugg et al, 2001 ; Rousk et Baath, 2007).

Dans notre étude, la voie de décomposition majoritaire influe directement sur la structure des communautés de nématodes du sol mais semblent peu reliée aux flux d'azote minéralisé issus des litières apportées. Pourtant il est largement admis que la décomposition bactérienne induit des transferts rapides de nutriments minéralisés dont l'azote tandis que la décomposition fongique est plus lente avec de plus faibles transferts de nutriments (Swift et al, 1979 ; Ruess and Ferris, 2004).

Cependant, l'activité des nématodes microbivores participe également activement à la minéralisation des matières organiques en consommant les populations microbiennes et en excréant d'importantes quantités d'ammonium (NH_4^+) et de phosphate (PO_4^-) dans les sols (Becquer et al, 2014 ; Ferris et al, 2004 ; Chen and Ferris, 1999). Leur activité peut induire jusqu'à 30% de la minéralisation net des matières organiques dans les sols et ce, quelle que soit la voie de décomposition majoritaire (Chen and Ferris, 1999). Lors d'un apport de matière organique, la stimulation de l'activité des organismes microbivores dans les réseaux trophiques des sols est donc à considérer, en plus de la voie de décomposition majoritaire, pour anticiper les flux de nutriments qui en découlent. Le rapport C/N des litières reste toutefois un bon indicateur pour estimer les flux d'azote minéral issus de la décomposition des litières. La figure 3 récapitule ces différents liens entre composition biochimique des litières, communautés de nématodes et flux d'azote dans le sol.

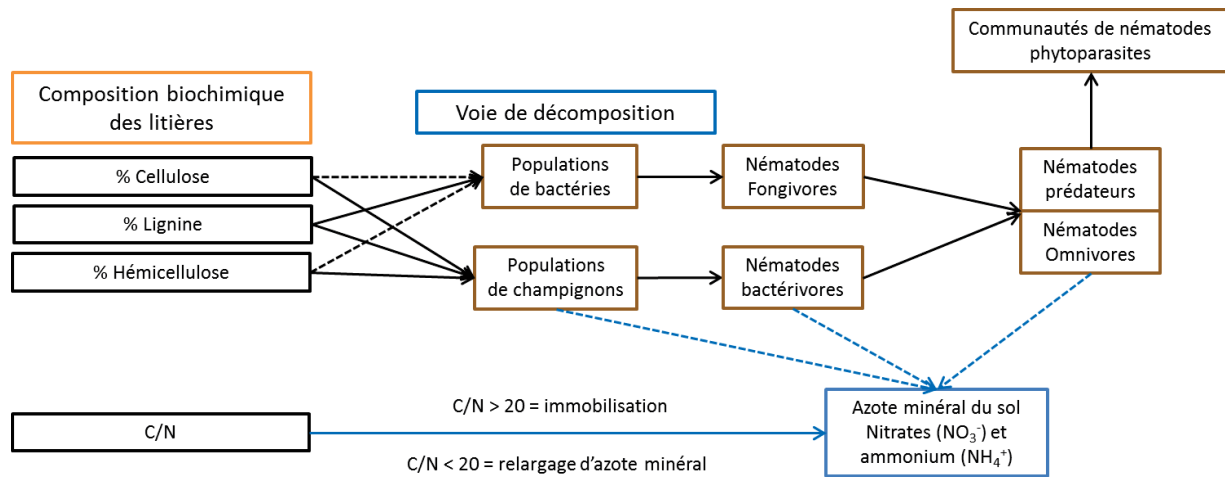


Figure 3 : Schéma récapitulatif des liens entre composition biochimique des litières, communautés de nématodes et flux d'azote dans le sol mis en avant dans cette étude. Les flèches noires indiquent les relations trophiques entre les organismes du sol (flèches dirigées vers le consommateur). Les apports de litières riches en cellulose et en hémicellulose ont préférentiellement stimulé la décomposition fongique, cependant la décomposition bactérienne était également active mais de moindre importance ; ce lien moins important a été indiqué par des flèches en pointillés. Les flèches bleues et en pointillés indiquent les relargages d'azote minéral issu de l'activité des micro-organismes et des nématodes libres dans le sol ; la flèche pleine bleue illustre le statut d'indicateur du rapport C/N des litières pour estimer les flux d'azote à partir des apports de litière. La composition ligno-cellulosique des litières détermine la voie de décomposition majoritaire dans le sol (encadré bleu).

1.3. Cascades trophique bottom-up et interaction entre les fonctions du sol

Nous avons montré que les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites interagissent fortement. Ces fonctions doivent être considérées simultanément pour mieux comprendre les mécanismes de régulations naturelles des nématodes phytoparasites. Au cours de cet étude les apports de litières végétales ont pu induire des cascades trophiques bottom-up au sein des communautés de nématodes et augmenter les abondances de nématodes omnivores et prédateurs (Chapitre III.1 ; Chapitre IV.1). Cela a pour conséquence d'augmenter les régulations top-down au sein des communautés de nématodes et notamment vis-à-vis des nématodes phytoparasites (Figure 3).

Les résultats de l'expérience en microcosmes (Chapitre III.1) indiquent que les voies de décomposition fongiques sont plus favorables au développement de nématodes des niveaux trophiques supérieurs (omnivores). Cependant, les résultats de l'essai au champ (Chapitre IV.1) viennent nuancer ce résultat en montrant que d'importantes populations de nématodes omnivores et prédateurs peuvent se développer quelle que soit la voie de décomposition majoritaire. Il semble donc que ce soit la composition des litières qui ait favorisé les cascades trophiques bottom-up dans ces deux expériences, c'est-à-dire des litières riches en cellulose, en hémicellulose et en azote. De plus, il est apparu dans notre étude que les cascades trophique bottom-up induites par les apports de litières sont plus efficaces lorsque les communautés de nématodes sont préalablement structurées. Ces résultats illustrent la capacité de communautés de nématodes structurées à

maintenir leur structure face à une perturbation telle qu'un apport massif de litières (Chauvin et al, 2015 ; Yang et al, 2008 ; Mc Cann, 2000). Ces résultats suggèrent que des communautés de nématodes structurées ont une plus grande capacité à transférer l'énergie et la matière vers les niveaux trophiques supérieurs pour maintenir leur équilibre. Ces transferts ont également pour conséquence de maintenir les régulations top-down dirigées contre les nématodes phytoparasites. Il apparaît donc indispensable de favoriser la formation de communautés de nématodes structurées avant d'effectuer des apports de litière ou de matière organique pour stimuler leurs activités et augmenter la fertilité des sols. Ce constat amène à penser que des apports réguliers de litières riches en cellulose, hémicellulose et azote dans les parcelles des bananeraies pourraient permettre de maintenir la structure des communautés de nématodes libres du sol ainsi que la régulation des nématodes parasites du bananier tout en fertilisant les sols. Cette hypothèse a déjà été testée dans d'autres travaux (Wang et al., 2011 ; Okada et Harada, 2007) qui montrent que cette méthode permet de maintenir d'importantes populations de nématodes bactérivores et fongivores attendant à la décomposition des matières organiques, d'augmenter les teneurs en azote des sols et dans certains cas d'augmenter les abondances de nématodes des niveaux trophiques supérieurs. Cependant ces auteurs n'ont pas considéré de manière fine la composition biochimique des litières apportées. Une étude à long terme ou au cours d'un cycle de culture avec des apports réguliers de litières riches en cellulose, hémicellulose et azote en surface des sols pourrait permettre de tester cette hypothèse.

1.4. Mode de gestion des plantes de services pour l'interculture en bananeraie

Au cours d'un essai au champ, nous avons montré que le mode de gestion basé sur une implantation de plantes de services suivi de la destruction des couverts et de la restitution de leurs litières en surface des sols permettait d'assainir les sols vis-à-vis de certaines espèces de nématodes phytoparasites et d'améliorer la fertilité du sol. Nos résultats montrent également que cette pratique culturale permet la formation de communautés de nématode diversifiées et structurées, indicateurs d'un sol de bonne qualité biologique. Le broyage des couverts par gyrobroyeur et la restitution des litières au sol a induit la formation d'une zone d'activité biologique intense liée à la décomposition de la matière organique en surface des sols. Cette zone est caractérisée par de fortes biomasses microbiennes, de fortes teneurs en azote minéral et d'importantes populations de nématodes bactérivores et fongivores mais également prédateurs et omnivores. L'azote minéral issu de la décomposition des litières en surface a migré dans les couches sous-jacentes et a pu induire un enrichissement des douze premiers centimètres des sols. Les populations plus importantes de nématodes omnivores et prédateurs ont pu maintenir des régulations top-down et participer à la

diminution des populations de nématodes phytoparasites alors dépourvues de refuge et de ressources (racines vivantes). On remarque également que cette méthode implique la décomposition des racines *in situ* qui doit probablement participer aux effets observés. Ces résultats rejoignent les observations d'autres études sur les effets d'apports de litières en surface des sols (Fu et al., 2000 ; Minoshima et al., 2007 ; Miura et al., 2008 ; Holland, 2004) et qui préconisent de perturber au minimum les équilibres naturels formés dans les différentes couches du sol.

L'association de plantes de services non hôtes dans un couvert bispécifique a également permis le développement d'effets émergents. La gestion des couverts de *C. zanzibarica* et du couvert mixte associant *C. zanzibarica* et *P. notatum* a favorisé les communautés de nématodes les plus riches en espèces et les plus diversifiées avec les plus fortes abondances de nématodes prédateurs Pr5. L'association de ces espèces a pu induire une augmentation de la diversité des substrats carbonés issus des rhizodépôts dans les sols lors de la croissance des plantes. Puis, comme elles présentent des compositions biochimiques des litières contrastées, l'association de ces couverts a augmenté la diversité des substrats carbonés lors de la restitution de litières. La diversité des substrats carbonés peut induire de plus fortes diversités spécifiques et fonctionnelles au sein des communautés du sol (Wardle et al., 2006 ; Ilieva-Makulec et al., 2006 ; Orwin et al., 2006) et favoriser la formation de communautés de nématodes structurées. L'association d'espèces végétales qui présentent des compositions des litières contrastées dans des couverts mixtes est donc à préconiser.

L'association de *P. notatum* et *C. zanzibarica* a induit un léger effet de dilution de la ressource qui a probablement contribué à limiter le développement de *H. multincinctus* et de *R. reniformis* dans le sol. Les résultats de l'essai au champ suggèrent que *P. notatum* soit non-hôte de *R. reniformis* et faiblement hôte de *H. multincinctus* tandis que *C. zanzibarica* soit hôte de ces deux espèces. Cependant, *Crotalaria zanzibarica* était majoritaire dans le couvert mixte (70% des biomasses aériennes), ce qui a limité les effets de dilution sur ces nématodes phytoparasites. Il en résulte des effets du couvert mixte sur les communautés de nématodes libres et phytoparasites très similaires aux effets des couverts de *C. zanzibarica* seul. L'association de plantes de services est donc prometteuse mais nécessite la gestion des proportions des différentes espèces au sein des couverts pour mieux orienter leurs effets.

Enfin, les couverts de *C. zanzibarica* et les couverts mixtes ont induit des teneurs en azote supérieures à celles du témoin sol nu dès les quinze premiers jours suivant la restitution de leurs litières aux sols. L'ensemble de nos résultats permettent donc de préconiser ces couverts pour l'interculture en bananeraie et la replantation des plants de bananiers du cycle de culture suivant directement dans les litières de ces couverts (mulch).

2. Retour critique sur les méthodes d'analyses utilisées au cours de la thèse

2.1. Limites des analyses des communautés de nématodes libres en microcosmes

Au cours de notre étude, nous avons observé de fortes divergences de résultats de la culture de *Paspalum notatum* et de *Crotalaria zanzibarica* sur les communautés de nématodes libres entre les essais en microcosmes (Chapitre III) et l'essai au champ (Chapitre IV). Ce résultat met en exergue que des analyses en microcosmes de courte durée ne sont pas adaptées à l'étude de l'influence des espèces végétales vivantes sur ces communautés. En revanche, les études en microcosmes ont montré une bonne habilité pour définir les effets de la culture d'une espèce végétale sur les communautés de nématodes phytoparasites dans les sols. Le recours à l'analyse du potentiel infectieux s'est également montré performant pour analyser « l'infectivité » des communautés de nématodes phytoparasites. Ces résultats corroborent ceux de Berry et al (2011) qui montrent également qu'un essai de trois mois en pot et en serre est suffisant pour déterminer les effets d'une espèce végétale sur les populations de nématodes phytoparasites. Cependant, une étude au champ est nécessaire pour déterminer le temps minimum de culture de cette espèce végétale pour induire un assainissement des parcelles.

2.2. Analyse spatiale des communautés de nématodes et recours à d'autres bio-indicateurs du sol

Parce qu'elles sont sensibles aux perturbations, qu'elles ont de faibles capacités de migration et des temps de génération généralement rapides, les communautés de nématodes reflètent par leur composition spécifique et fonctionnelle (libres et parasites) les conditions environnementales des sols. Leurs caractéristiques biologiques en font des indicateurs sensibles du fonctionnement et de l'état biologique des sols. Elles permettent également d'observer des modifications sur des laps de temps courts (Ferris et Bongers, 1999). En revanche, ces sensibilités impliquent des limites. Etant donné que les facteurs édaphiques varient à l'échelle d'une parcelle agricole (ex : structure, texture, matière organique, pH des sols) et que les nématodes sont sensibles ces facteurs, la structure des communautés de nématodes peut être naturellement variable à cette échelle (Fromm et al., 1993 ; Robertson and Freekman, 1995 ; Vitekoft et al., 2013). De plus plusieurs études montrent des fluctuations des populations de nématodes (libres en particulier) reliées à des variations climatiques saisonnières (Vershoor et al., 2001). Ces variabilités doivent être prises en compte dans les échantillonnages pour l'analyse des effets d'une perturbation ou d'une pratique agricole sur les communautés de nématodes du sol (Ettema and Wardle, 2002 ; Wallace et al., 1993). L'analyse des conditions édaphiques en termes de pH et de teneurs différents éléments couplée à des analyses de

géostatistiques apparaissent performantes pour étudier la distribution spatiale des communautés de nématodes dans les sols (Wallace, 1993 ; Vitekoft et al, 2013).

Dans une étude de la diversité des sols à l'échelle régionale, Cluzeau et collaborateur (2012) suggèrent que les communautés de nématodes ne sont pas adaptées à cette échelle d'étude mais reflètent néanmoins l'impact des pratiques agricoles. Selon Neher (2005), les comparaisons d'indices nématologiques issus d'écosystèmes différents (que l'on retrouve forcément à l'échelle régionale) sont à effectuer avec précaution car les équilibres biologiques diffèrent en fonction des écosystèmes. L'analyse des communautés de nématodes est donc un bio-indicateur très performant à l'échelle locale, et notamment à l'échelle de la parcelle agricole, cependant le suivi des réseaux trophiques des sols à plus grande échelle (de la parcelle au territoire) doit s'effectuer avec d'autres bio-indicateurs. L'analyse des communautés de vers de terre paraît être adaptée à ces objectifs (Paoletti, 1999 ; Cluzeau et al, 2012). Les vers de terre participent activement à de nombreux processus écologiques dans les sols dont la bioturbation et la décomposition des matières organiques (Milcu et al, 2008), la dispersion de la microflore et de la microfaune dans les sols (Brown, 1995) et peuvent favoriser la croissance des plantes et leurs tolérances aux nématodes phytoparasites (Blouin et al, 2005 ; Sheu, 2003). Ils constituent ainsi des bio-indicateurs complémentaires de l'analyse des communautés de nématodes. Le recours à ces deux types de bio-indicateurs pour l'analyse des effets de l'implantation de plantes de services sur le fonctionnement des sols peut être très informatif à l'échelle de la parcelle agricole et sera adapté pour passer à une échelle plus large (e.g. bassin de production, territoire).

2.3. Adapter les échantillonnages pour une représentation explicite de la distribution spatiale des communautés de nématodes dans les sols

Au cours de cette étude nous avons eu à appréhender la distribution spatiale (verticale et horizontale) des communautés de nématodes libres et parasites. Cette organisation spatiale reflète l'hétérogénéité des sols, l'influence des pratiques culturales, ainsi que la présence de différentes zones d'activités biologiques qui coexistent dans ce milieu. Selon Lavelle (2004), les sols peuvent être appréciés comme une combinaison de domaines fonctionnels, c'est-à-dire des zones influencées par un facteur principal aussi bien biotique qu'abiotique. Ces zones sont caractérisées par un ensemble de structure (pores et agrégats) ainsi que par les communautés d'organismes qui ont colonisées cet environnement. Par exemple, il propose de différencier la rhizosphère (zone sous l'influence des racines) de la drilosphère (zone sous l'influence des vers de terre) et du système litière (zone sous l'influence des litières). La coexistence de différentes zones d'activité biologique (ou domaines fonctionnels) dans les sols est un facteur clef pour favoriser la diversité, la structure et l'activité des réseaux trophiques et ainsi le fonctionnement des sols (Bjorlund et al, 2004 ; Berg et al, 2001 ;

Ettema et Wardle, 2002 ; Ferris et Bongers, 2006 ; Giller, 1995 ; Lavelle, et al, 2006). Les résultats de notre étude montrent que la formation d'une zone de décomposition des litières en surface des sols (système litière) permet la formation de communautés de nématodes structurées et diversifiées avec de plus fortes abondances de nématodes microbivores dans cette zone. Cependant nous avons échantillonné par rapport à des profondeurs de sol et non par rapport aux domaines fonctionnels qui ont pu se mettre en place durant notre essai. Nous proposons que l'échantillonnage des sols au cours des études au champ soit effectué en ciblant les différents domaines fonctionnels dans les sols afin de développer une représentation spatiale explicite de l'activité biologique dans les sols. Un échantillonnage couplé à un profil cultural apparaît adapté à ce questionnement.

3. CONCLUSION GENERALE

Nous avons montré que l'introduction de biodiversité végétale dans les agrosystèmes modifie la structure et la diversité des réseaux trophiques des sols et permet de mobiliser les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites dans les sols. Lorsqu'elles sont sélectionnées sur la base de traits fonctionnels impliqués dans ces fonctions, les plantes de services peuvent satisfaire des services de supports (fertilisation des sols) et de régulation biologiques (régulation des populations de nématodes phytoparasites) essentiels à l'activité agricole. Nous avons identifié quatre traits fonctionnels clés reliés à l'influence des espèces végétales sur les réseaux trophiques des sols et les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulation des nématodes phytoparasites dans les sols : les traits « capacité de recouvrement des sol », « statut d'hôte », « composition biochimique des litières » et « production primaire ». Nous avons proposé une typologie des plantes de services basée sur ces traits. Nous avons montré que l'introduction d'espèces végétales non-hôtes et présentant des litières riches en cellulose ou hémicellulose et azote telles que *Paspalum notatum* et *Crotalaria zanzibarica* permettent de mobiliser efficacement ces fonctions. Enfin, nous avons également montré que le mode de gestion des couverts (implantation, restitution des litières au sol, arrêt du labour et mélange des espèces dans les couverts) influence la distribution spatiale des communautés d'organismes dans les sols et favorise la coexistence des fonctions. L'ensemble de nos résultats montre que les fonctions de décomposition de la matière organique et de régulations de nématodes phytoparasites sont intimement liées.

L'approche par trait fonctionnel des espèces végétales est une méthodologie adaptée pour la sélection de plantes de services et pourrait également être adaptée pour la gestion de couverts plurispécifiques. Ce travail a permis de mieux comprendre le rôle fonctionnel des espèces végétales et des communautés de nématodes dans le fonctionnement des sols des bananeraies antillaises.

4. Perspectives

4.1. Compléter la typologie de plantes de services

4.1.1. Mesure de la composition biochimique des litières de plantes de services par analyse Spectrale Proche Infra-Rouge (SPIR).

Au cours de ce travail, nous avons montré que les compositions ligno-cellulosiques et les teneurs en azote des litières des plantes de services utilisées durant l'interculture en bananeraie constituent un levier d'action pour influencer les réseaux trophiques du sol et les fonctions écosystémiques qu'ils assurent. C'est un critère de sélection des plantes de services qui peut également permettre d'orienter le choix des plantes de services à associer dans des couverts plurispécifiques. La composition ligno-cellulosique des litières varie d'une espèce végétale à une autre (Vanlauwe et al., 2005) et, dans une moindre mesure, au cours de la phénologie des plantes (Serra et al., 1996; Squiers and Good, 1974). La mesure des compositions biochimiques des litières au cours des différents stades phénologiques des plantes de services (levée, floraison, fructification, senescence) permettrait également d'intégrer les variations dues à la phénologie des espèces. Cette information permettra de définir les périodes de la phénologie durant laquelle la restitution des couverts aux sols serait le plus favorable notamment pour la fonction de décomposition de la matière organique et les flux d'azote dans les sols (eg. Teneur en azote, proportion de lignine, teneurs en fraction soluble selon Van Soest). Cependant, l'acquisition de ces mesures par analyses chimiques (extractions successives selon Van Soest pour les compositions ligno-cellulosiques, teneurs en carbone et azote selon Dumas) est longue et onéreuse. Cela peut limiter le développement de ces connaissances.

La spectrophotométrie proche infra-rouge (SPIR) est une méthode rapide et moins onéreuse, hormis le cout de l'équipement et le temps pour établir les l'équation de calibrage liant données spectrales et données analytiques. Elle permet de caractériser les propriétés chimiques d'une large gamme de matériaux organiques tels que des végétaux pouvant être utilisés en tant que litières végétales ou matières premières de fertilisants organiques (Terhoeven-Urselmans et al., 2006; Thuriès et al., 2005). Elle peut être utile pour prévoir la décomposition de ces matériaux organiques dans les sols (Kaboré et al., 2012; Peltre et al., 2011). Cette méthode se base sur la capacité des molécules organiques et l'eau à absorber l'énergie lumineuse de longueur d'onde entre 800 et 2500 nm. En effet, les liaisons organiques (C-H, H-N, OH) présentent une forte polarisation et un grand déséquilibre massique. Elles sont susceptibles de vibrer lors d'une exposition à de telles longueurs d'onde. Elles induisent par conséquent un changement d'absorption du rayonnement électromagnétique qu'il est alors possible de mesurer (Bellon-Maurel et al., 2003). Ces phénomènes

d'absorption relèvent de la physique de la spectrométrie, dépendent des harmoniques et des bandes de combinaisons des modes de vibrations des molécules (Pasquini, 2003). Outre la teneur en eau, certaines propriétés physiques des échantillons (granulométrie, température) ont une influence sur les données spectrales (Roger, 2005).

Le résultat de l'analyse d'un échantillon est un spectre d'absorption ou réponse spectrale SPIR (Figure 1). La mise en relation des spectres aux mesures chimiques sur les mêmes échantillons constitue l'étalonnage. Cette opération s'effectue via des techniques mathématiques multivariées qui permettent de développer des modèles d'analyse du signal (Malley et al., 2004; Stenberg et al., 2004). Une fois développés, calibrés et validés ces modèles permettent d'accéder à une mesure de la composition biochimique des échantillons de matières organiques directement par la SPIR.

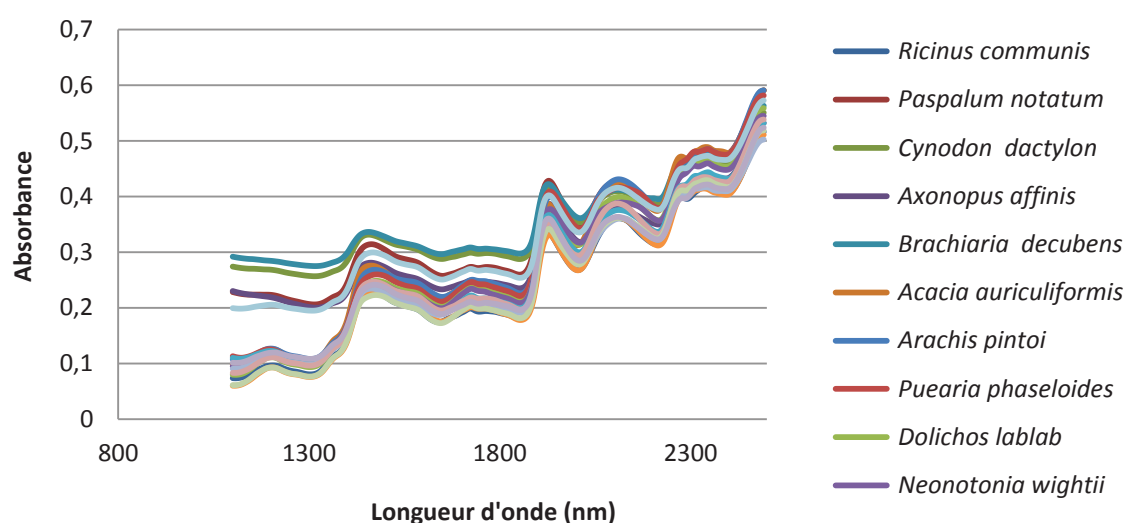


Figure 4 : Exemple de spectres d'absorption (ou réponse spectrale SPIR) d'échantillons de litières récoltée au cours de la thèse. En l'état, on ne peut pas avoir d'information sur les teneurs des composants qui nous intéressent. On doit passer par une étape d'étalonnage

Cette méthode a également l'avantage d'être non destructive et économe en échantillons (seuls quelques grammes sont nécessaires pour une mesure). En revanche, cette méthode ne permet pas de mesurer la teneur en substances minérales ou de détecter de petites quantités de molécules présentes à l'état de traces dans l'échantillon. L'étape de calibrage, qui permet de relier les spectres et les analyses chimiques, est spécifique d'un ensemble spectral donné. Si le spectre d'une nouvelle matière organique n'est pas compatible avec l'ensemble spectral sur lequel un étalonnage a été réalisé, il faut alors reprendre l'étalonnage. Comme pour toute forme d'étalonnage, les modèles SPIR ont une capacité de prédiction limitée à la gamme de calibrage (= d'étalonnage). Ils nécessitent généralement un grand nombre d'échantillons pour éviter de se trouver en présence de matériaux non prédictibles car hors gamme d'étalonnage (eg. Hors gamme spectrale et/ou hors gamme de teneur). Pour compléter les gammes de calibrations des modèles, les modèles doivent être

maintenus en intégrant de nouveaux spectres et de nouvelles mesures chimiques d'échantillons. L'étalonnage des modèles repose aussi sur l'évaluation d'une combinaison de critères. À ce titre, des critères de validation tels que l'écart-type résiduel de validation croisée (SE_{cv}), le R², le « Ratio Performance to Déviation » (RPD) ont été développés (Malley et al., 2002). On considère qu'une valeur de RPD supérieure à 3, indique que le modèle a de bonnes capacités de prédiction pour un jeu de données hétérogène (Malley et al., 2002).

A titre exploratoire des perspectives de cette thèse, nous avons eu pour objectif de tester l'utilisation de la SPIR pour élaborer des modèles d'étalonnage des teneurs en carbone, azote et fractions biochimiques (Van Soest, 1963, 1967; Van Soest et al., 1991) des litières de certaines plantes de services. Nous avons déterminé les compositions ligno-cellulosiques (Van Soest 1967 adapté pour AFNOR, 2009) et les teneurs en carbone et azote selon la méthode de Dumas des litières aériennes et souterraines de 17 plantes de services (cf. Chp II). Nous avons également acquis des spectres SPIR sur ces litières et sur des mélanges de litières effectués sur la base des rapports des biomasses (Partie aérienne/Partie souterraine), soit un total de 51 échantillons analysés.

Afin d'optimiser la qualité des données spectrales (diminution de l'hétérogénéité, minimisation des absorbances des bandes de l'eau), les échantillons ont été séchés et broyés à 1mm puis les spectres ont été acquis sur spectromètre Foss Nirsystem6500 à partir des poudres. Pour chaque échantillon nous avons acquis les spectres par deux remplissages indépendants de mini-coupelles (5cm de diamètre). Ces coupelles sont en quartz et assurent qu'il n'y a pas d'absorbance pour ce matériau. Après vérification des deux répétitions des spectres (contrôle de la dispersion spectrale par un test racine des moindres carrés), les spectres individuels ont été moyennés. Les spectres ont subi des prétraitements mathématiques (SNVD, dérivée seconde, lissage) avant étalonnage en régression linéaire multiple (MLR). Les détails ont déjà été reportés lors d'études précédentes (Thuriès et al., 2005; Fernandes et al., 2011).

La comparaison des réponses spectrales SPIR et des analyses biochimiques des litières ont permis de calibrer des modèles de prédiction des teneurs en fraction soluble au détergent neutre (première extraction de la méthode de Van Soest, notée NDSoluble), hémicellulose, cellulose, lignine, carbone et azote Dumas. Le nombre de données était insuffisant pour effectuer une validation du modèle (généralement effectuée à partir de 100-120 échantillons) mais les résultats indiquent de bonnes performances de calibration (Cf. la faible différence entre SEC et SE_{cv}, R²_{cv}>0,9, RPD_{cv}>3, Tableau 2). Les performances ont été synthétisées sous la forme du coefficient de variation de chaque modèle.

Tableau 3 : Statistiques de calibrage et validation croisée des modèles SPIR développés pour les compositions chimiques et biochimiques (g 100g⁻¹ MS) des litières (n= 51) des 17 espèces végétales retenues.

(g 100g ⁻¹ MS)	n	moyenne	SD	SEC	SECV	R ² cv	RPDcv	CoefVar(%)
NDSoluble	44	25,59	8,53	1,22	2,23	0,93	3,8	9
Hémicellulose	42	21,97	8,73	0,80	1,84	0,95	4,7	8
Cellulose	37	31,94	6,45	0,30	1,25	0,96	5,1	4
Lignine	46	9,65	4,62	0,63	1,21	0,93	3,8	13
C Dumas_mesuré	23	45,80	2,46	0,57	0,86	0,87	2,9	2
N Dumas_mesuré	23	1,23	0,66	0,01	0,13	0,96	5,0	11

SEC : standard error of calibration ; SECV standard error of cross validation, R²cv : R² en cross validation ; RPDcv : ratio performance to deviation en cross validation = SD/SECV ; nota : on considère généralement qu'un modèle dont la valeur de RPDcv est supérieure à 3 est performant (ici valeurs en gras)

Nous remarquons toutefois la présence d'échantillons aberrants (outliers) dans les graphiques de prédiction (Figure 2). Ces échantillons outliers sont principalement des Poacées tandis que notre jeu de données est constitué majoritairement de Fabacées. Les Poacées sont généralement pauvres en azote et riches en cellulose et/ou hémicellulose alors que les Fabacées, qui ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique, ont tendance à avoir de fortes teneurs en azote. Incorporer des mesures d'analyses biochimiques de Poacée couplées à leurs réponses spectrales permettrait probablement d'améliorer les performances prédictives de ces modèles.

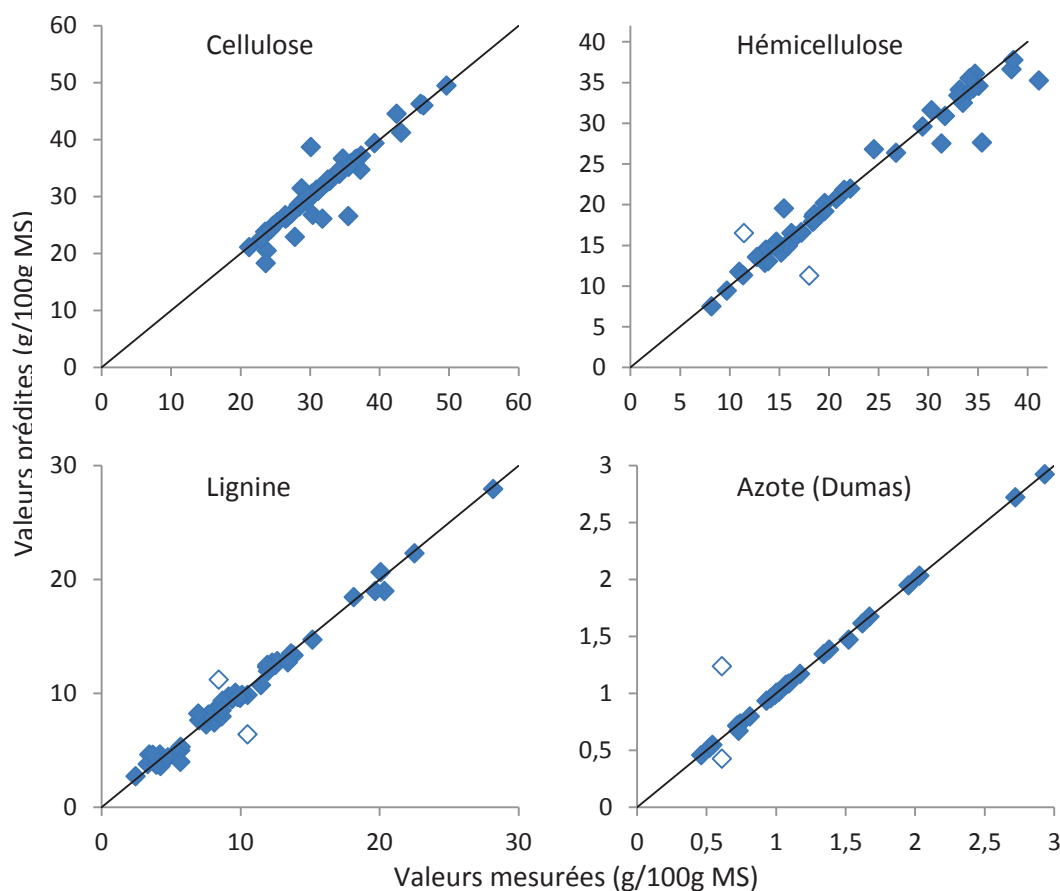


Figure 5 : Valeurs prédites par SPIR opposées aux valeurs mesurées (g/100g MS) sur l'ensemble des données récoltées en Guadeloupe au cours de la thèse. Les échantillons indiquant une variation de valeur prédite supérieur à 30% par rapport à la valeur mesurée ont été considérés comme « outliers » et sont indiqués par les points sans remplissage.

Des travaux de recherche antérieurs sur les compositions des litières de plantes de services en Martinique (Fernandes et al., 2011) ont pu être mobilisés. Les données spectrales et de référence d'un ensemble de 24 plantes de services (dont *Cassia* sp.; *Echinochloa utilis*; *Indigofera hirsuta*; *Raphanus sativus*; *Brassica juncea*; *Avena strigosa*; *Raphanus sativus*; *Brassica juncea*; *Vigna unguiculata*; *Vigna radiata*; *Cajanus cajan*; *Crotalaria juncea*; *Crotalaria spectabilis*, *Cajanus cajan*; *Mucuna deeringiana*; *Vigna radiata*; *Sorghum*) ont été intégrées à notre jeu de données que nous avons nommé « Toutes Antilles ». Il comportait 85 échantillons (plantes entières, parties aériennes, parties souterraines), dont les données ont été acquises sur les mêmes appareils. L'établissement des modèles SPIR a été réalisé selon les mêmes procédures.

Les performances des modèles développés sur le jeu de données « Toutes Antilles » sont résumées dans le Tableau 2.

Tableau 2 : Statistiques de calibrage et validation croisée des modèles SPIR développés pour les compositions chimiques et biochimiques (g 100g⁻¹ MS) des litières (n= 136) des 41 espèces végétales du jeu de données « Toutes Antilles » (17 plantes de services analysées dans cette thèse et provenant de Guadeloupe et 24 autres provenant de Martinique (Fernandes et al., 2011)).

(g 100g ⁻¹ MS)	n	moyenne	SD	SEC	SECV	R ² cv	RPDcv	CoefVar(%)
NDSsoluble	86	28,03	11,80	1,50	1,67	0,98	7,1	6
Hémicellulose	80	19,46	7,35	2,25	2,40	0,89	3,1	12
Cellulose	82	32,85	8,20	1,50	1,61	0,96	5,1	5
Lignine	90	9,50	4,67	0,77	0,82	0,97	5,7	9
C Dumas_mesuré	80	44,64	2,45	0,69	0,76	0,90	3,2	2
N Dumas_mesuré	79	1,63	0,85	0,12	0,13	0,98	6,5	8

SEC : standard error of calibration ; SECV standard error of cross validation, R²cv : R² en cross validation ; RPDcv : ratio performance to deviation en cross validation = SD/SECV ; nota : on considère généralement qu'un modèle dont la valeur de RPDcv est supérieure à 3 est performant (ici valeurs en gras)

Les performances des modèles ainsi améliorées sont très bonnes (Tableau 2 ; Figure 3). Malgré l'augmentation de l'hétérogénéité du jeu de données, on note une amélioration du modèle pour NDSoluble, C et N Dumas. Cela peut être dû à l'élargissement de la gamme, ce qui est particulièrement utile pour les étalonnages. Même si ponctuellement pour certains paramètres on peut noter une légère perte de précision, les modèles présentent une meilleure robustesse. Cela a déjà été noté pour d'autres résidus végétaux (Thuriès et al., 2007). Cette façon de procéder doit nous garantir, à l'avenir, de minimiser le nombre de cas-limites, c'est-à-dire d'échantillons nouveaux hors gamme.

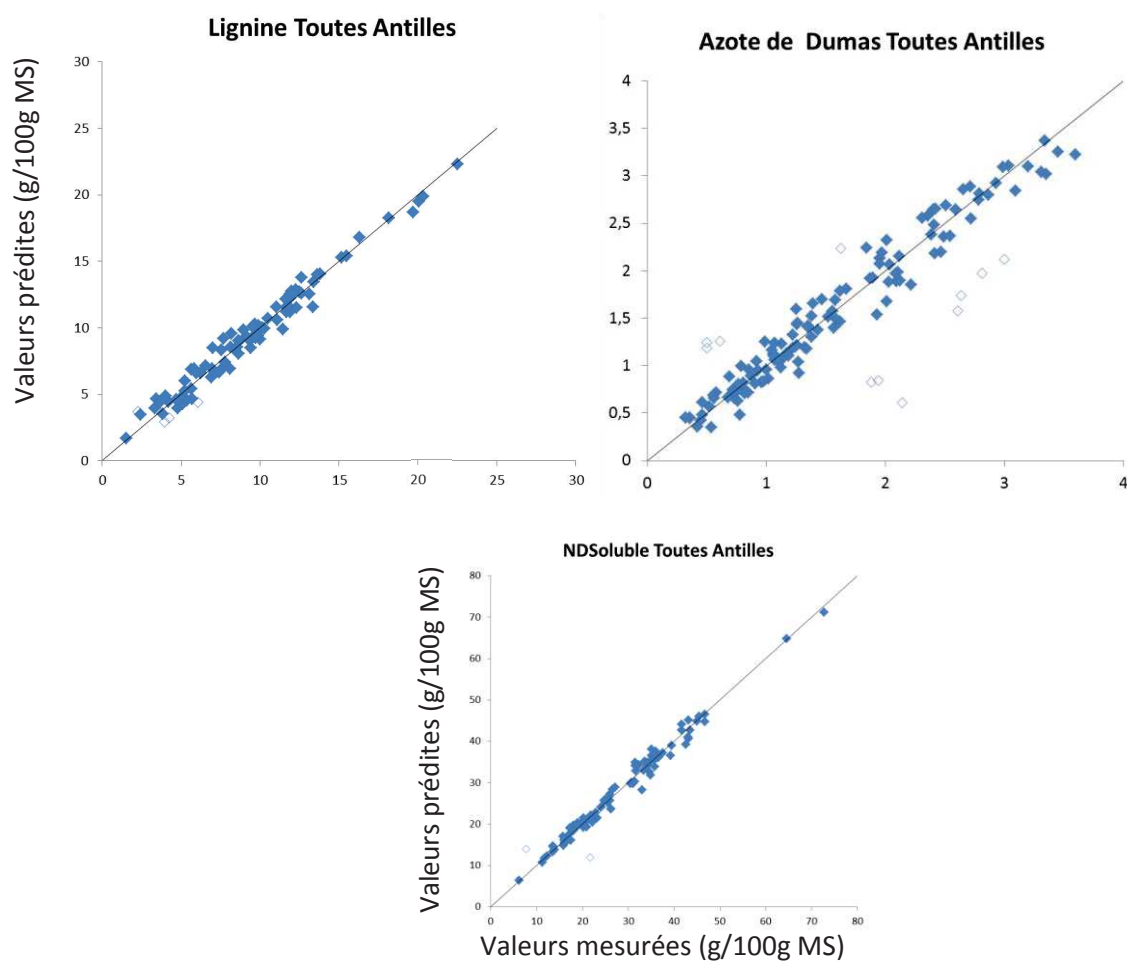


Figure 6 : Valeurs prédites par SPIR opposées aux valeurs mesurées (g/100g MS) sur l'ensemble des données « Toutes Antilles ». Les performances des modèles pour les prédictions de NDSoluble, Lignine et Azote de Dumas ont été améliorée par l'intégration des données issues de Fernandes et al, 2011. Les échantillons indiquant une variation de valeur prédite supérieur à 30% par rapport à la valeur mesurée ont été considérés comme « outliers » et sont indiqués par les points sans remplissage.

Ce travail constitue une voie de recherche pour la sélection et l'intégration des plantes de services dans les agrosystèmes. De plus, l'acquisition de modèles performants et validés permettra d'effectuer des mesures de la composition des litières des plantes de services en routines dans les agrosystèmes bananiers de Guadeloupe.

4.1.2. Formation d'une base de données « statut d'hôte » des plantes de services

La standardisation des mesures de statut d'hôte des espèces végétales permet de renseigner un large panel de plantes de services adaptés aux agrosystèmes bananiers. Cependant, ces informations sont souvent difficiles à trouver pour les chercheurs et les agriculteurs. La création d'une base de données comme l'a débuté Howard Ferris de l'université de Davis (Californie) permettrait de mutualiser les dernières mesures et de compléter les listes d'espèces végétales non hôtes qui peuvent être implantées dans les parcelles de bananeraies (<http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/>). Au cours de cette étude nous avons mis en avant la

nécessité de mesurer le statut d'hôte des espèces végétales vis-à-vis de l'ensemble des communautés de nématodes parasites du bananier. Cette mesure nécessite la culture de ces nématodes (*Helicotylenchus reniformis*, *Meloidogyne* spp., *Rotylenchulus reniformis*) en laboratoire pour effectuer des inoculations de nématodes contrôlées (Moens et al., 2006 ; Wang et al., 2005). En général, les statuts d'hôte sont mesurés vis-à-vis d'une seule espèce à la fois et constituent un lourd travail à effectuer. On peut également imaginer des inoculations plurispécifiques en milieu contrôlé sur bananiers pour déterminer l'infectivité d'une communauté de nématodes phytoparasites en fonction des proportions des différents taxons qui la compose.

4.1.3. La nécessité d'intégrer les traits racinaires dans la typologie des plantes de services

Au cours de cette étude, nous n'avons pas pu mettre en évidence de lien entre traits racinaires et structure des communautés de nématodes. Pourtant, il est certain que les plantes interagissent fortement avec ces communautés via leurs activités racinaires (rhizodépôts). Les traits racinaires sont difficiles à mesurer car difficile à atteindre sans faire de dégâts sur les plantes. De plus, les interactions plantes/communautés de nématodes impliquent souvent des molécules organiques très spécifiques et nécessitent donc des analyses biochimiques poussées pour les caractériser. Ces interactions moléculaires limitent la possibilité de définir des traits fonctionnels relativement simples à mesurer et liés à ces effets. La recherche de traits fonctionnels racinaires est actuellement un champ de recherche en émergence (Bardgett et al, 2014 ; Gregory, 2006). Le taux de nodulation des racines pourrait être relié aux effets des plantes sur les communautés de bactéries et plus largement sur les réseaux trophiques du sol et constituent une voie à explorer.

4.2. Des couverts plurispécifiques pour des services multiples

Dans cette étude, l'association des couverts de *C. zanzibarica* et *P. notatum* a induit des effets émergents sur les communautés de nématodes en plus des nombreux effets additifs issus des effets individuels de chaque espèce. L'association de différentes plantes de services dans des couverts plurispécifiques est donc un moyen de cumuler les effets des espèces individuelles (Damour et al, 2014, 2015) et dans certains cas d'observer des effets émergents. Ceux-ci peuvent se développer en conséquence de la diversité des habitats et des ressources organiques induits par des couverts plurispécifiques (Hattenswiller et al., 2005b ; Malézieux, 2009 ; Tilman et al., 1996 ; Wardle, 2004). L'association de plantes de services doit toutefois faire face aux problématiques de compétitions entre les espèces végétales tout en favorisant la complémentarité et la diversité de leurs traits fonctionnels (Tardy et al, 2015 ; Damour et al, 2015). Des auteurs proposent également de faire

directement le lien entre traits fonctionnels des espèces végétales dans les couverts et les services écosystémiques (Diaz et al, 2007 ; Grigulis et al, 2013 ; Lavorel, 2013).

La prochaine étape consiste poursuivre les recherches visant à optimiser l'association des plantes de services avec la culture des bananiers, sujet de recherche que l'unité GECO du CIRAD développe depuis quelques années. L'association de culture hôte (ex : bananier) avec des cultures non hôtes (ex : plantes de services) permet une dilution de la ressource vis-à-vis des nématodes phytoparasites et limite donc leur développement au bénéfice des cultures (Hambäck et al, 2014 ; Quénéhervé et al, 2012). Ce travail devra également prendre en considération les effets de compétitions entre les bananiers et les couverts de plantes de services pour maintenir la productivité de la culture principale qu'est le bananier. Toutefois, il apparaît que les avantages de l'introduction de plantes de services devront se faire sous forme de compromis entre production et service écosystémiques satisfaits pour les cultures. Selon la méta-analyse réalisée par Letourneau et collaborateurs (2011), l'introduction de diversité végétale dans les agrosystèmes est favorable à la réduction des bioagresseurs, mais l'espace utilisé par cette biodiversité induit également une diminution de la productivité globale de la culture principale à l'hectare. Les auteurs mettent toutefois en avant que les études rassemblées pour la méta-analyse avaient comme premier objectif de réduire les populations de bio-agresseurs et non des objectifs de production. La recherche de règles d'association des espèces végétales dans les couverts pour optimiser leurs effets est un champ prometteur pour l'agriculture (Underwood et al, 2014 ; Malézieux et al, 2009 ; Snapp, 2005) et le recours aux traits fonctionnels s'avère une méthodologie adaptée à ces questionnements (Baxendale et al, 2014 ; Tardy et al, 2015 ; Milcu et al, 2013).

4.3. Etudier plus précisément le comportement de l'espèce de nématode phytoparasite *Rotylenchulus reniformis*

Au cours de notre étude, *R. reniformis* n'a pas présenté un comportement strictement parasite. Nous avons observé des augmentations de ses populations dans les sols alors qu'aucune plante vivante n'étaient présentes (voir chapitre III et IV). *R. reniformis* présente un comportement très différent des autres nématodes phytoparasites dans notre étude, et il est souvent retrouvé en forte densité dans les inter-rangs des bananeraies (Risède, com personnelle). Ces observations demeurent inexplicées. Villenave et collaborateurs (1997) ont également observé des augmentations des abondances d'*Helicotylenchus dihystera* dans un essai en microcosmes et en l'absence de plante hôte mais n'ont pas avancé d'explications à cet état de fait. Une analyse plus précise de la biologie de *R. reniformis*, notamment de ses habitudes alimentaires, de ses capacités de survie et de multiplication, pourrait apporter des éléments de réponse à ces fluctuations inexplicées.

BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR-NF-ISO-14256-2, 2007. Determination of nitrate, nitrite and ammonium in field-moist soils by extraction with potassium chloride solution - Part 2: Automated method with segmented flow analysis. . Soil Quality AFNOR (ed).
- AFNOR-XP-U44.162, 2009. Soil improvers and growing media-characterization of organic matter by biochemical fractioning and estimation of it biological stability. AFNOR (Ed) Saint-Denis-la-Plaine, France.
- Ainsworth, E.A., Gillespie, K.M., 2007. Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin–Ciocalteu reagent. *Nature protocols* 2, 875-877.
- Akhtar, M., Malik, A., 2000. Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technol* 74, 35-47.
- Altieri, M., Nicholls, C., 2004. *Biodiversity and pest management in agroecosystems*. CRC Press.
- Altieri, M.A., 1983. *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*. *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*.
- Altieri, M.A., 1995. *Agroecology: The science of sustainable agriculture*. Westview press 2nd edition.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment* 74, 19-31.
- Amato, M., Ladd, J.N., 1988. Assay for Microbial Biomass Based on Ninhydrin-Reactive Nitrogen in Extracts of Fumigated Soils. *Soil Biol Biochem* 20, 107-114.
- Anderson, J., 1988. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils* 6, 216-227.
- Aneja, M.K., Sharma, S., Fleischmann, F., Stich, S., Heller, W., Bahnweg, G., Munch, J.C., Schloter, M., 2006. Microbial colonization of beech and spruce litter - Influence of decomposition site and plant litter species on the diversity of microbial community. *Microb Ecol* 52, 127-135.
- Assessment, M.E., 2005a. *Ecosystems and human well-being*. Island Press Washington, DC.
- Assessment, M.E., 2005b. *Environmental degradation and human well-being: Report of the millennium ecosystem assessment*. *Popul Dev Rev* 31, 389-398.
- Authority, E.-E.F.S., 2014. *The 2012 European Union Report on pesticide residues in food*. EFSA 156 p.
- Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L.G., Gilroy, S., Vivanco, J.M., 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu Rev Plant Biol* 57, 233-266.
- Bajwa, W.I., Kogan, M., 1997. *Compendium of IPM definitions (CID)*. Electronic Publication (<http://www.ippc.orst.edu/IPMdefinitions>).
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol Lett* 9, 1146-1156.
- Bardgett, R.D., McAlister, E., 1999. The measurement of soil fungal : bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils* 29, 282-290.
- Bardgett, R.D., Mommer, L., De Vries, F.T., 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 29, 692-699.

- Barekye, A., Kashaija, I., Tushemereirwe, W., Adipala, E., 2000. Comparison of damage levels caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multincinctus* on bananas in Uganda. *Annals of Applied Biology* 137, 273-278.
- Barker, K.R., Koenning, S.R., 1998. Developing sustainable systems for nematode management. *Annu Rev Phytopathol* 36, 165-205.
- Barros, E., Curmi, P., Hallaire, V., Chauvel, A., Lavelle, P., 2001. The role of macrofauna in the transformation and reversibility of soil structure of an oxisol in the process of forest to pasture conversion. *Geoderma* 100, 193-213.
- Bastow, J.L., 2012. Resource quality in a soil food web. *Biology and Fertility of Soils* 48, 501-510.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Eigen, C., Rcpp, L., 2015. Package 'lme4'.
- Bates, D.M., DebRoy, S., 2004. Linear mixed models and penalized least squares. *Journal of Multivariate Analysis* 91, 1-17.
- Baudoin, E., Benizri, E., Guckert, A., 2001. Metabolic fingerprint of microbial communities from distinct maize rhizosphere compartments. *European Journal of Soil Biology* 37, 85-93.
- Baujard, P., Martiny, B., 1995. Ecology and Pathogenicity of the Hoplolaimidae (Nemata) from the Sahelian Zone of West-Africa .7. *Helicotylenchus Dihystera* (Cobb, 1893) Sher, 1961 and Comparison with *Helicotylenchus Multincinctus* (Cobb, 1893) Golden, 1956. *Fund Appl Nematol* 18, 503-511.
- Baxendale, C., Orwin, K.H., Poly, F., Pommier, T., Bardgett, R.D., 2014. Are plant–soil feedback responses explained by plant traits? *New Phytologist* 204, 408-423.
- Beare, M.H., Coleman, D.C., Crossley, D.A., Hendrix, P.F., Odum, E.P., 1995. A Hierarchical Approach to Evaluating the Significance of Soil Biodiversity to Biogeochemical Cycling. *Plant and Soil* 170, 5-22.
- Beaugendre, J., Edmond Mariette, P., 2005. Rapport d'information sur l'utilisation du chloredecone et autres pesticides dans l'agriculture martiniquaise et guadeloupéenne. *Assemblée nationale N°2430*.
- Becquer, A., Trap, J., Irshad, U., Ali, M.A., Claude, P., 2014. From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers in plant science* 5.
- Bellon-Maurel, V., Grenier, P., Crochon, M., Roger, J.-M., 2003. Spectroscopie optique pour caractériser l'état physiologique de plantes : quelques exemples. *Ingénieries*, NS2, 35-45.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol Evol* 18, 182-188.
- Berg, M., De Ruiter, P., Didden, W., Janssen, M., Schouten, T., Verhoef, H., 2001. Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil. *Oikos*, 130-142.
- Berry, S.D., Rhodes, R., Foster, J., Risede, J.-M., van Antwerpen, R., 2011. The effect of cover crops on plant parasitic-nematodes of sugarcane. *International Journal of Pest Management* 57, 363-375.
- Bertrand, I., Chabbert, B., Kurek, B., Recous, S., 2006. Can the biochemical features and histology of wheat residues explain their decomposition in soil? *Plant and Soil* 281, 291-307.
- Bezemer, T.M., Fountain, M.T., Barea, J.M., Christensen, S., Dekker, S.C., Duyts, H., van Hal, R., Harvey, J.A., Hedlund, K., Maraun, M., Mikola, J., Mladenov, A.G., Robin, C., de Ruiter, P.C., Scheu, S., Setälä, H., Smilauer, P., van der Putten, W.H., 2010. Divergent composition but similar function of soil food webs of individual plants: plant species and community effects. *Ecology* 91, 3027-3036.
- Bezemer, T.M., van Dam, N.M., 2005. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends Ecol Evol* 20, 617-624.

- Biederman, L.A., Boutton, T.W., 2009. Biodiversity and trophic structure of soil nematode communities are altered following woody plant invasion of grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1943-1950.
- Biederman, L.A., Boutton, T.W., Whisenant, S.G., 2008. Nematode community development early in ecological restoration: The role of organic amendments. *Soil Biol Biochem* 40, 2366-2374.
- Bilgrami, A., 1994. Predatory behaviour of a nematode feeding mite *Tyrophagus putrescentiae* (Sarcoptiformes: Acaridae). *Fund Appl Nematol* 17, 293-297.
- Birkhofer, K., Bezemer, T.M., Bloem, J., Bonkowski, M., Christensen, S., Dubois, D., Ekelund, F., Fließbach, A., Gunst, L., Hedlund, K., 2008. Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2297-2308.
- Bjornlund, L., Christensen, S., 2005. How does litter quality and site heterogeneity interact on decomposer food webs of a semi-natural forest? *Soil Biol Biochem* 37, 203-213.
- Blanchart, E., Villenave, C., Viallatoux, A., Barthes, B., Girardin, C., Azontonde, A., Feller, C., 2006. Long-term effect of a legume cover crop (*Mucuna pruriens* var. *utilis*) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in southern Benin. *European Journal of Soil Biology* 42, S136-S144.
- Blandin, P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systemes ecologiques. *Bulletin d'écologie*.
- Blouin, M., Zuily-Fodil, Y., Pham-Thi, A.T., Laffray, D., Reversat, G., Pando, A., Tondoh, J., Lavelle, P., 2005. Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecol Lett* 8, 202-208.
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol Evol* 28, 230-238.
- Bongers, T., 1990. The Maturity Index - an Ecological Measure of Environmental Disturbance Based on Nematode Species Composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Bongers, T., Bongers, M., 1998. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10, 239-251.
- Bongers, T., Ferris, H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol Evol* 14, 224-228.
- Bonkowski, M., Villenave, C., Griffiths, B., 2009. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil* 321, 213-233.
- 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, 256-266.
- Bridge, J., Starr, J.L., 2007. *Plant nematodes of agricultural importance: A colour handbook*. CRC Press.
- Brockwell, J., Searle, S.D., Jeavons, A.C., Waayers, M., 2005. Nitrogen fixation in acacias: an untapped resource for sustainable plantations, farm forestry and land reclamation. Australian centre for international agricultural research (ACIAR).
- Broeckling, C.D., Broz, A.K., Bergelson, J., Manter, D.K., Vivanco, J.M., 2008. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. *Appl Environ Microb* 74, 738-744.
- Brown, G.G., 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? The Significance and Regulation of Soil Biodiversity. Springer, pp. 247-269.

- Bruand, A., 2009. Qu'est ce qu'un sol ? in Stengel, P., Bruckler, L., Balesdent, J., Le sol. Dossier INRA, édition QUAE 180p, pp12-17.
- Brussaard, L., Behan-Pelletier, V.M., Bignell, D.E., Brown, V.K., Didden, W., Folgarait, P., Fragoso, C., Freckman, D.W., Gupta, V.V.S.R., Hattori, T., Hawksworth, D.L., Klopatek, C., Lavelle, P., Malloch, D.W., Rusek, J., Soderstrom, B., Tiedje, J.M., Virginia, R.A., 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26, 563-570.
- Brussaard, L., de Ruiter, P.C., Brown, G.G., 2007a. Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agr Ecosyst Environ* 121, 233-244.
- Brussaard, L., Pulleman, M.M., Ouédraogo, É., Mando, A., Six, J., 2007b. Soil fauna and soil function in the fabric of the food web. *Pedobiologia* 50, 447-462.
- Bugg, T.D., Ahmad, M., Hardiman, E.M., Rahmanpour, R., 2011. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi. *Natural product reports* 28, 1883-1896.
- Cadet, P., Floret, C., 1999. Effect of plant parasitic nematodes on the sustainability of a natural fallow cultural system in the Sudano-Sahelian area in Senegal. *European Journal of Soil Biology* 35, 91-97.
- Cadet, P., Thioulouse, J., 1998. Identification of soil factors that relate to plant parasitic nematode communities on tomato and yam in the French West Indies. *Applied Soil Ecology* 8, 35-49.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 98, 572-592.
- Carrillo, Y., Ball, B.A., Bradford, M.A., Jordan, C.F., Molina, M., 2011. Soil fauna alter the effects of litter composition on nitrogen cycling in a mineral soil. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1440-1449.
- Carrillo, Y., Ball, B.A., Strickland, M.S., Bradford, M.A., 2012. Legacies of plant litter on carbon and nitrogen dynamics and the role of the soil community. *Pedobiologia* 55, 185-192.
- Castaño-Meneses, G., Palacios-Vargas, J.G., Cutz-Pool, L.Q., 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche, *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, pp. 135-142.
- Castillo, L.E., Ruepert, C., Solis, E., 2000. Pesticide residues in the aquatic environment of banana plantation areas in the north Atlantic zone of Costa Rica. *Environmental toxicology and chemistry* 19, 1942-1950.
- Caswell, E., DeFrank, J., Apt, W., Tang, C., 1991. Influence of nonhost plants on population decline of *Rotylenchulus reniformis*. *J Nematol* 23, 91.
- Cavelier, A., 1987. Le mode d'action des nématicides non-fumigants.
- Cayrol, J.-C., Djian-Caporalino, C., Panchaud-Mattei, E., 1992. La lutte biologique contre les Nématodes phytoparasites. *Courrier de la cellule Environnement de l'INRA* 17, 31-44.
- Cécillon, L., 2009. Quels indicateurs pour évaluer la qualité de sols forestiers soumis à des contraintes environnementales fortes ? Thèse de doctorat-Université de Neuchâtel.
- 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, 23-32.
- Cesarz, S., Ruess, L., Jacob, M., Jacob, A., Schaefer, M., Scheu, S., 2013. Tree species diversity versus tree species identity: Driving forces in structuring forest food webs as indicated by soil nematodes. *Soil Biol Biochem* 62, 36-45.

- Chabrier, C., Carles, C., Quénéhervé, P., Cabidoche, Y.-M., 2008. Nematode dissemination by water leached in soil: Case study of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on nitisol under simulated rainfall. *Applied Soil Ecology* 40, 299-308.
- Chabrier, C., Mauleon, H., Bertrand, P., Lassoudiere, A., Queneherve, P., 2005. Banane antillaise, les systèmes de culture évoluent : special végétaux du soleil. *Phytoma-La défense des végétaux*, 12-16.
- Chabrier, C., Queneherve, P., 2003. Control of the burrowing nematode (*Radopholus similis* Cobb) on banana: impact of the banana field destruction method on the efficiency of the following fallow. *Crop protection* 22, 121-127.
- Chabrier, C., Quénéhervé, P., 2008. Preventing nematodes from spreading: a case study with *Radopholus similis* (Cobb) Thorne in a banana field. *Crop protection* 27, 1237-1243.
- Chabrier, C., Tixier, P., Duyck, P.-F., Carles, C., Quénéhervé, P., 2010. Factors influencing the survivorship of the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb.) Thorne in two types of soil from banana plantations in Martinique. *Applied Soil Ecology* 44, 116-123.
- Chamberlain, P.M., McNamara, N.P., Chaplow, J., Stott, A.W., Black, H.I., 2006. Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 2655-2664.
- Chapin III, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E., Tilman, D., 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277, 500-504.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Chaplin - Kramer, R., O' Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta - analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol Lett* 14, 922-932.
- Chapman, S.K., Newman, G.S., 2010. Biodiversity at the plant-soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. *Oecologia* 162, 763-769.
- Charlier, J.-B., Cattan, P., Voltz, M., Moussa, R., 2009. Transport of a nematicide in surface and groundwaters in a tropical volcanic catchment. *Journal of environmental quality* 38, 1031-1041.
- Chauvel, A., Grimaldi, M., Barros, E., Blanchart, E., Desjardins, T., Sarrazin, M., Lavelle, P., 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398, 32-33.
- Chauvin, C., Dorel, M., Villenave, C., Roger-Estrade, J., Thuries, L., Risède, J.-M., 2015. Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, organic matter decomposition, and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil. *Applied Soil Ecology* 96, 131-140.
- Chen, J., Ferris, H., 2000. Growth and nitrogen mineralization of selected fungi and fungal-feeding nematodes on sand amended with organic matter. *Plant and Soil* 218, 91-101.
- Chen, Z., Dickson, D., 1998. Review of *Pasteuria penetrans*: Biology, ecology, and biological control potential. *J Nematol* 30, 313.
- Chitamba, J., Manjeru, P., Chinheya, C.C., Handiseni, M., 2014. Evaluation of legume intercrops on the population dynamics and damage level of burrowing nematode (*Radopholus similis*) in banana (*Musa* spp.). *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 47, 761-773.
- Chitwood, D.J., 2002. Phytochemical based strategies for nematode control. *Annu Rev Phytopathol* 40, 221-+.
- Cichini, K., Schwienbacher, E., Marcante, S., Seeber, G.U.H., Erschbamer, B., 2011. Colonization of experimentally created gaps along an alpine successional gradient. *Plant Ecol* 212, 1613-1627.

- Clark, H.A., Snedeker, S.M., 2005. Critical evaluation of the cancer risk of dibromochloropropane (DBCP). *Journal of Environmental Science and Health Part C* 23, 215-260.
- Cluzeau, D., Guernion, M., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Villenave, C., Cortet, J., Ruiz-Camacho, N., Pernin, C., Mateille, T., Philippot, L., 2012. Integration of biodiversity in soil quality monitoring: baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *European Journal of Soil Biology* 49, 63-72.
- Colegate, S.M., Gardner, D.R., Joy, R.J., Betz, J.M., Panter, K.E., 2012. Dehydropyrrolizidine alkaloids, including monoesters with an unusual esterifying acid, from cultivated *Crotalaria juncea* (Sunn Hemp cv. 'Tropic Sun'). *J Agr Food Chem* 60, 3541-3550.
- Coolen, W., d'Herde, C., 1972. A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue. Ghent.
- 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 crop residues in soil columns. *Eur J Soil Sci* 57, 894-905.
- Corbeels, M., 2001. Plant litter and decomposition: general concepts and model approaches. *Neer workshop proceedings* 8, 123-129.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez - Harguindeguy, N., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol Lett* 11, 1065-1071.
- Couteaux, M.M., Bottner, P., Berg, B., 1995. Litter Decomposition, Climate and Litter Quality. *Trends Ecol Evol* 10, 63-66.
- Culliney, T.W., 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture* 3, 629-659.
- Culman, S., DuPont, S., Glover, J., Buckley, D., Fick, G., Ferris, H., Crews, T., 2010. Long-term impacts of high-input annual cropping and unfertilized perennial grass production on soil properties and belowground food webs in Kansas, USA. *Agriculture, ecosystems & environment* 137, 13-24.
- D'Hont, A., Denoeud, F., Aury, J.-M., Baurens, F.-C., Carreel, F., Garsmeur, O., Noel, B., Bocs, S., Droc, G., Rouard, M., 2012. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants. *Nature* 488, 213-217.
- Dalgaard, T., Hutchings, N.J., Porter, J.R., 2003. Agroecology, scaling and interdisciplinarity. *Agriculture, ecosystems & environment* 100, 39-51.
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risède, J.-M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52, 218-228.
- Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risède, J.-M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants: A Review of Potentialities in Banana Cropping Systems. *Advances in Agronomy*.
- Dashtban, M., Schraft, H., Syed, T.A., Qin, W., 2010. Fungal biodegradation and enzymatic modification of lignin. *International journal of biochemistry and molecular biology* 1, 36.
- Datta, S., Datta, R., Sinhababu, S., Sukul, N., 2000. Acaciasides and Root-knot Nematode Extract Suppress *Melodogyne Incognita* Infection in Lady's Finger Plants, *Proceeding of the National Seminar on Environ. Biol*, pp. 205-209.
- Davidson, D.A., Grieve, I.C., 2006. Relationships between biodiversity and soil structure and function: evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology* 33, 176-185.

- De Ascensao, A.R., & Dubery, Ian. A., 2003. Soluble and wall-bound phenolics and phenolic polymers in *Musa acuminata* roots exposed to elicitors from *Fusarium oxysporum* ssp. *cubense*. *Phytochemistry* 63, 679-686.
- De Deyn, G., Raaijmakers, C., Van der Putten, W., 2004. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology* 92, 824-834.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D., 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecol Lett* 11, 516-531.
- De Deyn, G.B., Van der Putten, W.H., 2005. Linking aboveground and belowground diversity. *Trends Ecol Evol* 20, 625-633.
- De Lapeyre de Bellaire, L.d.L., Fouré, E., Abadie, C., Carlier, J., 2010. Black Leaf Streak Disease is challenging the banana industry. *Fruits* 65, 327-342.
- De Mesel, I., Derycke, S., Moens, T., Van der Gucht, K., Vincx, M., Swings, J., 2004. Top - down impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community structure: a microcosm study. *Environmental Microbiology* 6, 733-744.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.-M., Moore, J.C., 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science-New York then Washington-*, 1257-1257.
- Decaëns, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecol Biogeogr* 19, 287-302.
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G., Lavelle, P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42, S23-S38.
- Deguine, J.-P., Ferron, P., 2004. Protection des cultures et développement durable. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 52, 57-65.
- Deprince, A., 2003. La faune du sol-diversité, méthodes d'études, fonctions et perspectives. *Le Courrier de l'environnement de l'Inra*, 123-138.
- Desaeger, J., Rao, M., 2000. Parasitic nematode populations in natural fallows and improved cover crops and their effects on subsequent crops in Kenya. *Field Crops Research* 65, 41-56.
- DGCCRF - Direction Générale de la Concurrence, d.l.c.e.d.l.r.d.f., 2012. Surveillance et contrôle des résidus de pesticides dans les produits d'origine végétale en 2010. DGCCRF 2p.
- Dijkstra, F.A., Cheng, W.X., 2007. Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition. *Ecol Lett* 10, 1046-1053.
- Djigal, D., Chabrier, C., Duyck, P.F., Achard, R., Queneherve, P., Tixier, P., 2012. Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biol Biochem* 48, 142-150.
- Donn, S., Neilson, R., Griffiths, B.S., Daniell, T.J., 2012. A novel molecular approach for rapid assessment of soil nematode assemblages—variation, validation and potential applications. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 12-23.
- Doran, J.W., Zeiss, M.R., 2000. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology* 15, 3-11.
- Doré, T., Sène, M., Pellissier, F., Gallet, C., 2004. Approche agronomique de l'allélopathie. *Cah Agric* 13, 249-256.
- Dorel, M., Tixier, P., Dural, D., Zanoletti, S., 2011. Alternatives aux intrants chimiques en culture bananière. *Innovations Agronomiques* 16, 1-11.

- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol Lett* 10, 522-538.
- Duponnois, R., Cadet, P., Senghor, K., Sougoufara, B., 1997. Sensibilité de plusieurs acacias australiens au nématode à galles *Meloidogyne javanica*, *Annales des sciences forestières*. EDP Sciences, pp. 181-190.
- Duponnois, R., Founoune, H., Lesueur, D., Thioulouse, J., Neyra, M., 2000. Ectomycorrhization of six *Acacia auriculiformis* provenances from Australia, Papua New Guinea and Senegal in glasshouse conditions: effect on the plant growth and on the multiplication of plant parasitic nematodes. *Aust J Exp Agr* 40, 443-450.
- DuPont, S.T., Ferris, H., Van Horn, M., 2009. Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology* 41, 157-167.
- Duvigneaud, P., 1980. *La synthèse écologique : Populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère*. Paris : Doin.
- Duyck, P.-F., Dortel, E., Tixier, P., Vinatier, F., Loubana, P.-M., Chabrier, C., Quénéhervé, P., 2012. Niche partitioning based on soil type and climate at the landscape scale in a community of plant-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 44, 49-55.
- Duyck, P.F., Pavoine, S., Tixier, P., Chabrier, C., Queneherve, P., 2009. Host range as an axis of niche partitioning in the plant-feeding nematode community of banana agroecosystems. *Soil Biol Biochem* 41, 1139-1145.
- Dyer, L.A., Letourneau, D., 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecol Lett* 6, 60-68.
- Ehler, L.E., 2006. Integrated pest management (IPM): definition, historical development and implementation, and the other IPM. *Pest management science* 62, 787-789.
- Eisenhauer, N., Beßler, H., Engels, C., Gleixner, G., Habekost, M., Milcu, A., Partsch, S., Sabais, A., Scherber, C., Steinbeiss, S., 2010. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology* 91, 485-496.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A.C., Bessler, H., Brenner, J., Engels, C., Klärner, B., Maraun, M., Partsch, S., Roscher, C., 2011. Plant diversity surpasses plant functional groups and plant productivity as driver of soil biota in the long term. *PloS one* 6, e16055.
- Eisenhauer, N., Reich, P.B., 2012. Above- and below-ground plant inputs both fuel soil food webs. *Soil Biol Biochem* 45, 156-160.
- Elsen, A., Baimey, H., Swennen, R., De Waele, D., 2003. Relative mycorrhizal dependency and mycorrhiza-nematode interaction in banana cultivars (*Musa* spp.) differing in nematode susceptibility. *Plant and Soil* 256, 303-313.
- Ettema, C.H., 1998. Soil nematode diversity: Species coexistence and ecosystem function. *J Nematol* 30, 159-169.
- Ettema, C.H., Bongers, T., 1993. Characterization of Nematode Colonization and Succession in Disturbed Soil Using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils* 16, 79-85.
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends Ecol Evol* 17, 177-183.
- Evert, D., Bertrand, P., 1987. Influence of bahiagrass on ring nematodes in a peach orchard, *HortScience*. Amer Soc Horticultural Science, pp. 720.

- Evert, D.R., Bertrand, P.F., Mullinix, B.G., 1992. Nematode populations and peach tree survival, growth, and nutrition at an old orchard site. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117, 6-13.
- FAO, 1994. Draft World Reference Base for Soil Resources. FAO, ISSS and ISRIC, Rome-Wageningen.
- Fargette, M., Queneherve, P., 1988. Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in me Ivory Coast.1. The nematofauna occurring in the banana producing areas, *Revue Nématologie*.
- Farrar, J., Hawes, M., Jones, D., Lindow, S., 2003. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology* 84, 827-837.
- Fernandes, P., Deberdt, P., Risède, J.-M., Soler, A., Thuriès, L., 2011. Rapport final du Programme de Recherche du ministère de l'Outre-mer (MOM) 2007-2010 : Introduction de plantes assainissantes dans des systèmes de culture innovants en Martinique : impacts sur la biodiversité microbienne et le parasitisme tellurique. Cirad, 60pp.
- Ferris, H., 2010. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *J Nematol* 42, 63.
- Ferris, H., Bongers, T., 2006. Nematode indicators of organic enrichment. *J Nematol* 38, 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, 13-29.
- Ferris, H., Matute, M.M., 2003. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology* 23, 93-110.
- Ferris, H., Mullens, T.A., Foord, K.E., 1990. Stability and Characteristics of Spatial Description Parameters for Nematode Populations. *J Nematol* 22, 427-439.
- Ferris, H., Sanchez-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.
- Ferris, H., Venette, R.C., Lau, S.S., 1996. Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility. *Applied Soil Ecology* 3, 161-175.
- Ferris, H., Venette, R.C., Scow, K.M., 2004. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology* 25, 19-35.
- Ferron, P., 1999. Protection intégrée des cultures : évolution du concept et de son application. FRAVAL A., SILVY C., La lutte biologique (II), INRA Editions, Paris, 19-28.
- Fioretto, A., Di Nardo, C., Papa, S., Fuggi, A., 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1083-1091.
- Fischesser, B., Dupuis-Tate, M.-F., Moyne, M.-L., Sardat, N., Cazalis, A., 2007. Le guide illustré de l'écologie. Ed. de la Martinière.
- Fogain, R., Gowen, S., 1995. Investigations on possible mechanisms of resistance to nematodes in *Musa*. *Euphytica* 92, 375-381.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337-342.

- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L., 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* 35, 837-843.
- Foy, J.H., 2013. Going for the gold with seashore *Paspalum* putting green. *USGA green section record* 51, 5.
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., 2003. Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of sustainable agriculture* 22, 99-118.
- Fromm, H., Winter, K., Filser, J., Hantschel, R., Beese, F., 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60, 109-118.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2004. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Coll. Sciences Sup, 3ème édition, Dunod, Paris.
- FruiTrop, 2003. Banane for ever : La diversité génétique des bananiers. CIRAD -FruiTrop N°99., 106p
- FruiTrop, 2015. Dossier du mois : Banane. FruiTrop, CIRAD N°231, 104p.
- Fu, S., Coleman, D.C., Hendrix, P.F., Crossley, D., 2000. Responses of trophic groups of soil nematodes to residue application under conventional tillage and no-till regimes. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1731-1741.
- Garbeva, P., Van Veen, J., Van Elsas, J., 2004. Microbial diversity in soil: selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42, 243-270.
- Garrett, S., 1951. Ecological groups of soil fungi: a survey of substrate relationships. *New Phytologist* 50, 149-166.
- Gartner, T.B., Cardon, Z.G., 2004. Decomposition dynamics in mixed - species leaf litter. *Oikos* 104, 230-246.
- Gastine, A., Scherer-Lorenzen, M., Leadley, P.W., 2003. No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities. *Applied Soil Ecology* 24, 101-111.
- Gavrilescu, M., 2005. Fate of pesticides in the environment and its bioremediation. *Engineering in Life Sciences* 5, 497-526.
- Geber, M.A., Griffen, L.R., 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences* 164, S21-S42.
- Georgieva, S., Christensen, S., Stevnbak, K., 2005. Nematode succession and microfauna–microorganism interactions during root residue decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1763-1774.
- Georgieva, S.S., McGrath, S.P., Hooper, D.J., Chambers, B.S., 2002. Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge. *Applied Soil Ecology* 20, 27-42.
- Germani, G., Plenchette, C., 2005. Potential of *Crotalaria* species as green manure crops for the management of pathogenic nematodes and beneficial mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 266, 333-342.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol* 25, 372-380.

- Ghorbani, R., Wilcockson, S., Koocheki, A., Leifert, C., 2008. Soil management for sustainable crop disease control: a review. *Environmental Chemistry Letters* 6, 149-162.
- Giller, K.E., Beare, M.H., Lavelle, P., Izac, A.M.N., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Applied Soil Ecology* 6, 3-16.
- Giller, P.S., 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity & Conservation* 5, 135-168.
- Giri, B., Kapoor, R., Mukerji, K., 2003. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. *Biology and Fertility of Soils* 38, 170-175.
- Gliesman, S., 1998. *Agroecology: Ecological Ecological Processes in Sustainable Agriculture*. Lewis. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Gliessman, S.R., 2015. *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. CRC Press.
- Godoy, G., Rodriguez-Kabana, R., Morgan-Jones, G., 1983. Fungal parasites of *Meloidogyne arenaria* eggs in an Alabama soil. A mycological survey and green-house studies. *Nematropica* 13, 201-213.
- Goodell, P., Ferris, H., 1980. Plant-parasitic nematode distributions in an alfalfa field. *J Nematol* 12, 136.
- Gowen, S., 1979. Review: Some Considerations of Problems Associated with the Nematode Pests of Bananas. *Nematropica* 9, 79-91.
- Gowen, S., R, Queneherve, P., Fogain, R., 2005. Nematode parasites of bananas and plantains. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture - M.Luc, R.A. Sikora and J. Bridge -Cabi (Ed) 871pp, p 611- 643.*
- Grayston, S.J., Wang, S.Q., Campbell, C.D., Edwards, A.C., 1998. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. *Soil Biol Biochem* 30, 369-378.
- Greaves, H., 1971. The bacterial factor in wood decay. *Wood Science and Technology* 5, 6-16.
- Gregory, P.J., George, T.S., 2011. Feeding nine billion: the challenge to sustainable crop production. *J Exp Bot*, err232.
- Griffiths, B.S., 1994. Microbial-Feeding Nematodes and Protozoa in Soil - Their Effects on Microbial Activity and Nitrogen Mineralization in Decomposition Hotspots and the Rhizosphere. *Plant and Soil* 164, 25-33.
- Griffon, M., 2010. Pour des agricultures écologiquement intensives.
- Gruver, L.S., Weil, R.R., Zasada, I.A., Sardanelli, S., Momen, B., 2010. Brassicaceous and rye cover crops altered free-living soil nematode community composition. *Applied Soil Ecology* 45, 1-12.
- Habte, M., Zhang, Y., Schmitt, D., 1999. Effectiveness of *Glomus* species in protecting white clover against nematode damage. *Canadian Journal of Botany* 77, 135-139.
- Hambäck, P.A., Inouye, B.D., Andersson, P., Underwood, N., 2014. Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: resource dilution and associational effects. *Ecology* 95, 1370-1383.
- Hanson, C.A., Allison, S.D., Bradford, M.A., Wallenstein, M.D., Treseder, K.K., 2008. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil. *Ecosystems* 11, 1157-1167.
- Hartmann, A., Rothballer, M., Schmid, M., 2008. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil* 312, 7-14.

- Hartmann, A., Schmid, M., Van Tuinen, D., Berg, G., 2009. Plant-driven selection of microbes. *Plant and Soil* 321, 235-257.
- Hättenschwiler, S., Gasser, P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *P Natl Acad Sci USA* 102, 1519-1524.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V., Scheu, S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 191-218.
- Hector, A., Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188-190.
- Heidemann, K., Hennies, A., Schakowske, J., Blumenberg, L., Ruess, L., Scheu, S., Maraun, M., 2014. Free - living nematodes as prey for higher trophic levels of forest soil food webs. *Oikos* 123, 1199-1211.
- Henriques, W., Jeffers, R.D., Lacher, T.E., Kendall, R.J., 1997. Agrochemical use on banana plantations in Latin America: perspectives on ecological risk. *Environmental toxicology and chemistry* 16, 91-99.
- Hewlett, T., Cox, R., Dickson, D., Dunn, R., 1994. Occurrence of *Pasteuria* spp. in Florida. *J Nematol* 26, 616.
- Hol, W.G., Cook, R., 2005. An overview of arbuscular mycorrhizal fungi–nematode interactions. *Basic Appl Ecol* 6, 489-503.
- Holland, E., Coleman, D., 1987. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology*, 425-433.
- Holland, J., 2004. The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, ecosystems & environment* 103, 1-25.
- Hölscher, D., Dhakshinamoorthy, S., Alexandrov, T., Becker, M., Bretschneider, T., Buerkert, A., Crecelius, A.C., De Waele, D., Elsen, A., Heckel, D.G., 2014. Phenalenone-type phytoalexins mediate resistance of banana plants (*Musa* spp.) to the burrowing nematode *Radopholus similis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 105-110.
- Holt-Giménez, E., Altieri, M.A., 2013. Agroecology, food sovereignty, and the new green revolution. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 37, 90-102.
- Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S.C., van der Putten, W.H., de Ruiter, P.C., 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *Applied Soil Ecology* 39, 23-34.
- Hooks, C.R., Wang, K.-H., Ploeg, A., McSorley, R., 2010. Using marigold (*Tagetes* spp.) as a cover crop to protect crops from plant-parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* 46, 307-320.
- Hooper, D.U., Bignell, D.E., Brown, V.K., Brussard, L., Mark Dangerfield, J., Wall, D.H., Wardle, D.A., Coleman, D.C., Giller, K.E., Lavelle, P., 2000. Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks. *Bioscience* 50, 1049-1061.
- Hooper, D.U., Chapin Iii, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75, 3-35.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., 2008. multcomp: simultaneous inference for general linear hypotheses. 2009. URL <http://CRAN.R-project.org/package=multcomp>. R package version, 1.0-7.

- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M.T., 2015. Package 'multcomp'.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 723-732.
- Hussain, M.A., Mukhtar, T., Kayani, M.Z., 2011. Efficacy evaluation of *Azadirachta indica*, *Calotropis procera*, *Datura stramonium* and *Tagetes erecta* against root-knot nematodes *Meloidogyne incognita*. *Pak. J. Bot* 43, 197-204.
- Ilieva-Makulec, K., Olejniczak, I., Szanser, M., 2006. Response of soil micro-and mesofauna to diversity and quality of plant litter. *European Journal of Soil Biology* 42, S244-S249.
- Ingham, R.E., Trofymow, J., Ingham, E.R., Coleman, D.C., 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological monographs* 55, 119-140.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199-202.
- Ives, A.R., Carpenter, S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317, 58-62.
- Jaffee, B., Ferris, H., Scow, K., 1998. Nematode-trapping fungi in organic and conventional cropping systems. *Phytopathology* 88, 344-350.
- Jamet, P., Piedallu, M., Hascoet, M., 1974. Migration et dégradation de Faldicarbe dans différents types de sols. *Comparative Studies of food and environmental Contamination*. IAEA Vienna, 393-415.
- Jannoyer, M.L., Le Bellec, F., Lavigne, C., Achard, R., Malézieux, E., 2011. Choosing cover crops to enhance ecological services in orchards: A multiple criteria and systemic approach applied to tropical areas. *Procedia Environmental Sciences* 9, 104-112.
- Jas, N., 2010. Pesticides et sante des travailleurs agricoles en France : questions anciennes, nouveaux enjeux. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 59, 47-59.
- Jasy, T., and P. K. Koshy, 1994. Effect of certain leaf extracts and leaves of *Glyciridia maculata* (H. B. &K) Steud. as green manure on *Radopholus similis*. *India Journal of Nematology* 22, 117:121.
- Johnson, C., Reiling, B., Mislevy, P., Hall, M., 2001. Effects of nitrogen fertilization and harvest date on yield, digestibility, fiber, and protein fractions of tropical grasses. *Journal of Animal Science* 79, 2439-2448.
- Joly, P.-B., 2010. La saga du chlordécone aux Antilles françaises Reconstruction chronologique 1968-2008. *Science en société*, INRA 82p.
- Jonathan, E., Barker, K., Abdel-Alim, F., Vrain, T., Dickson, D., 2000. Biological Control Of *Meloidogyne Incognita* on Tomato and Banana with *Rhizobacteria*, *Actinomycetes*, and *Pasteuria Penetrans*. *Nematropica* 30, 231-240.
- Jones, D.L., Hodge, A., Kuzyakov, Y., 2004. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* 163, 459-480.
- Jones, D.L., Nguyen, C., Finlay, R.D., 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil* 321, 5-33.
- Jones, J.T., Haegeman, A., Danchin, E.G., Gaur, H.S., Helder, J., Jones, M.G., Kikuchi, T., Manzanilla - López, R., Palomares - Rius, J.E., Wesemael, W.M., 2013. Top 10 plant - parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 14, 946-961.

- Joosten, L., van Veen, J.A., 2011. Defensive properties of pyrrolizidine alkaloids against microorganisms. *Phytochemistry Reviews* 10, 127-136.
- Jourand, P., Rapior, S., Fargette, M., Mateille, T., 2004. Nematostatic activity of aqueous extracts of West African *Crotalaria* species. *Nematology* 6, 765-772.
- Kaboré, W., Pansu, M., Hien, E., Houot, S., Zombré, N., Masse, D., 2011. Usefulness of TAO model to predict and manage the transformation in soil of carbon and nitrogen forms from West-Africa urban solid wastes. *Waste management* 31, 154-167.
- Kadhel, P., Monfort, C., Costet, N., Rouget, F., Thomé, J.-P., Multigner, L., Cordier, S., 2014. Chlordecone exposure, length of gestation, and risk of preterm birth. *American journal of epidemiology* 179, 536-544.
- Kamel, F., 2013. Paths from Pesticides to Parkinson's. *Science* 341, 722-723.
- Kandji, S.T., Ogol, C.K., Albrecht, A., 2001. Diversity of plant-parasitic nematodes and their relationships with some soil physico-chemical characteristics in improved fallows in western Kenya. *Applied Soil Ecology* 18, 143-157.
- Kandji, S.T., Ogol, C.K., Albrecht, A., 2002. Influence of some agroforestry practices on the temporal structures of nematodes in western Kenya. *European Journal of Soil Biology* 38, 197-203.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Sardanelli, S., Denno, R.F., 2008. Constitutive and induced defenses to herbivory in above-and belowground plant tissues. *Ecology* 89, 392-406.
- Kayani, M.Z., Mukhtar, T., Hussain, M.A., 2012. Evaluation of nematicidal effects of *Cannabis sativa* L. and *Zanthoxylum alatum* Roxb. against root-knot nematodes, *Meloidogyne incognita*. *Crop protection* 39, 52-56.
- Keith, A.M., Brooker, R.W., Osler, G.H.R., Chapman, S.J., Burslem, D.F.R.P., van der Wal, R., 2009. Strong impacts of belowground tree inputs on soil nematode trophic composition. *Soil Biol Biochem* 41, 1060-1065.
- Keith, A.M., Van der Wal, R., Brooker, R.W., Osler, G.H., Chapman, S.J., Burslem, D.F., Elston, D.A., 2008. Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology* 89, 2657-2664.
- Kerry, B., 1988. Fungal parasites of cyst nematodes. *Agriculture, ecosystems & environment* 24, 293-305.
- Khan, Z., Kim, Y.H., 2007. A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* 35, 370-379.
- Kibblewhite, M., Ritz, K., Swift, M., 2008. Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 685-701.
- Kogan, M., 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual review of entomology* 43, 243-270.
- Kögel-Knabner, I., 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 139-162.
- Köhler, H.-R., Triebkorn, R., 2013. Wildlife ecotoxicology of pesticides: can we track effects to the population level and beyond? *Science* 341, 759-765.
- Koltai, H., Dhandaydham, M., Opperman, C., Thomas, J., Bird, D., 2001. Overlapping plant signal transduction pathways induced by a parasitic nematode and a rhizobial endosymbiont. *Mol Plant Microbe In* 14, 1168-1177.

- Krishnaiah, D., Sarbatly, R., Nithyanandam, R., 2011. A review of the antioxidant potential of medicinal plant species. *Food Bioprod Process* 89, 217-233.
- Lashermes, G., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Thuries, L., Chaussod, R., Guillotin, M.L., Lineres, M., Mary, B., Metzger, L., Morvan, T., Tricaud, A., Villette, C., Houot, S., 2009. Indicator of potential residual carbon in soils after exogenous organic matter application. *Eur J Soil Sci* 60, 297-310.
- Lashermes, G., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Thuries, L., Chaussod, R., Guillotin, M.L., Lineres, M., Mary, B., Metzger, L., Morvan, T., Tricaud, A., Villette, C., Houot, S., 2010. Typology of exogenous organic matters based on chemical and biochemical composition to predict potential nitrogen mineralization. *Bioresource Technol* 101, 157-164.
- Lassoudière, A., 2007. *Bananier et sa culture (le)*. Editions Quae.
- Lassoudière, A., 2010. *L'histoire du bananier*. QUAE editions 351p.
- Lavelle, P., 2002. Functional domains in soils. *Ecological research* 17, 441-450.
- 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.
- Lavorel, S., 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101, 4-8.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 16, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol Evol* 12, 474-478.
- Lazarova, S.S., de Goede, R.G.M., Peneva, V.K., Bongers, T., 2004. Spatial patterns of variation in the composition and structure of nematode communities in relation to different microhabitats: a case study of *Quercus dalechampii* Ten. forest. *Soil Biol Biochem* 36, 701-712.
- Leach, M., Agudelo, P., Lawton-Rauh, A., 2012. Genetic variability of *Rotylenchulus reniformis*. *Plant Dis* 96, 30-36.
- Li, Z.-H., Wang, Q., Ruan, X., Pan, C.-D., Jiang, D.-A., 2010. Phenolics and plant allelopathy. *Molecules* 15, 8933-8952.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417.
- Loeillet, D., 2005. Le commerce international de la banane : entre évolution et révolution. *Fruiti-Trop* 129, 2-19.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J., Hector, A., Hooper, D., Huston, M., Raffaelli, D., Schmid, B., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of physical biology*. Ed. Williams and Wilkins company, 495p.
- Lovell, S.T., Nathan, C.A., Olson, M.B., Mendez, V.E., Kominami, H.C., Erickson, D.L., Morris, K.S., Morris, W.B., 2010. Integrating agroecology and landscape multifunctionality in Vermont: An evolving framework to evaluate the design of agroecosystems. *Agr Syst* 103, 327-341.
- Mäder, P., Fliessbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., Niggli, U., 2002. Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science* 296, 1694-1697.
- Mahato, S.B., Pal, B.C., Price, K.R., 1989. Structure of acaciaside, a triterpenoid trisaccharide from *Acacia auriculiformis*. *Phytochemistry* 28, 207-210.
- Malézieux, E., 2012. Designing cropping systems from nature. *Agron Sustain Dev* 32, 15-29.

- Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev* 29, 43-62.
- Malley, D., Martin, P., Ben-Dor, E., 2004. Analysis of soils. in Roberts, Craig Arthur, Workman, Jerry; Reeves, James B ; Near-infrared spectroscopy in agriculture; American Society of Agronomy, Madison.
- Malley, D., Martin, P., Ben-Dor, E., 2004. Analysis of soils. in Roberts, Craig Arthur Workman, Jerry Reeves, James B Near-infrared spectroscopy in agriculture. American Society of Agronomy, Madison.
- Malley, D., Yesmin, L., Eilers, R., 2002. Rapid analysis of hog manure and manure-amended soils using near-infrared spectroscopy. *Soil Sci Soc Am J* 66, 1677-1686.
- Mandal, P., Sinha Babu, S., Mandal, N., 2005. Antimicrobial activity of saponins from *Acacia auriculiformis*. *Fitoterapia* 76, 462-465.
- Marahatta, S.P., Wang, K.H., Sipes, B.S., Hooks, C.R.R., 2010. Strip-tilled Cover Cropping for Managing Nematodes, Soil Mesoarthropods, and Weeds in a Bitter Melon Agroecosystem. *J Nematol* 42, 111-119.
- Marie, P., Dave, B., Cote, F., 1993. Utilisation des vitroplants de bananiers aux Antilles Françaises : atouts et contraintes. *Fruits* 48, 89-94.
- Marschner, P., Crowley, D., Yang, C.H., 2004. Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type. *Plant and Soil* 261, 199-208.
- Mateille, T., 1994. Biologie de la relation plantes-nématodes : perturbations physiologiques et mécanismes de défense des plantes. *Nematologica* 40, 276-311.
- Mateille, T., Cadet, P., Fargette, M., 2008. Control and Management of Plant Parasitic Nematode Communities in a Soil Conservation Approach, Integrated Management and Biocontrol of Vegetable and Grain Crops Nematodes. Springer, pp. 79-97.
- Mateille, T., Tavoillot, J., 2013. Reconnaître les nématodes phytoparasites. e-phytia.inra.fr INRA.
- Mathew, R.P., Feng, Y., Githinji, L., Ankumah, R., Balkcom, K.S., 2012. Impact of no-tillage and conventional tillage systems on soil microbial communities. *Applied and Environmental Soil Science* 2012.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A., Swift, M., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504-509.
- Matute, M.M., Manning, Y.A., Kaleem, M.I., 2012. Community structure of soil nematodes associated with *Solanum tuberosum*. *Journal of Agricultural Science* 5, p44.
- McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405, 228-233.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21, 178-185.
- McSorley, R., 1999. Host suitability of potential cover crops for root-knot nematodes. *J Nematol* 31, 619.
- McSorley, R., 2011. Overview of organic amendments for management of plant-parasitic nematodes, with case studies from Florida. *J Nematol* 43, 69.
- McSorley, R., Frederick, J.J., 1999. Nematode population fluctuations during decomposition of specific organic amendments. *J Nematol* 31, 37-44.

- McSorley, R., Parrado, J., 1986. Nematological reviews: *Helicotylenchus multicinctus* on bananas: an international problem. *Nematropica* 16, 73-91.
- McSorley, R., Seal, D., Klassen, W., Wang, K.-H., Hooks, C., 2009. Non-target effects of sunn hemp and marigold cover crops on the soil invertebrate community. *Nematropica* 39, 235-245.
- Melillo, J.M., Aber, J.D., Linkins, A.E., Ricca, A., Fry, B., Nadelhoffer, K.J., 1989. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter, *Ecology of Arable Land—Perspectives and Challenges*. Springer, pp. 53-62.
- Méndez, V.E., Bacon, C.M., Cohen, R., 2013. Agroecology as a transdisciplinary, participatory, and action-oriented approach. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 37, 3-18.
- Mikola, J., Setälä, H., 1998. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* 83, 180-194.
- Milcu, A., Allan, E., Roscher, C., Jenkins, T., Meyer, S.T., Flynn, D., Bessler, H., Buscot, F., Engels, C., Gubsch, M., 2013. Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology* 94, 1878-1885.
- Milcu, A., Partsch, S., Scherber, C., Weisser, W.W., Scheu, S., 2008. Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient. *Ecology* 89, 1872-1882.
- Minoshima, H., Jackson, L.E., Cavagnaro, T.R., Sanchez-Moreno, S., Ferris, H., Temple, S.R., Goyal, S., Mitchell, J.P., 2007. Soil food webs and carbon dynamics in response to conservation tillage in California. *Soil Sci Soc Am J* 71, 952-963.
- Miura, F., Nakamoto, T., Kaneda, S., Okano, S., Nakajima, M., Murakami, T., 2008. Dynamics of soil biota at different depths under two contrasting tillage practices. *Soil Biol Biochem* 40, 406-414.
- Moens, T., Araya, M., Swennen, R., De Waele, D., 2006. Reproduction and pathogenicity of *Helicotylenchus multicinctus*, *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus coffeae*, and their interaction with *Radopholus similis* on Musa. *Nematology* 8, 45-58.
- Moore, J.C., 1994. Impact of Agricultural Practices on Soil Food-Web Structure - Theory and Application. *Agr Ecosyst Environ* 51, 239-247.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., Ruiters, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol Lett* 7, 584-600.
- Moore, J.C., de Ruiters, P.C., 1991. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within below-ground food webs. *Agriculture, ecosystems & environment* 34, 371-397.
- Moore, S.R., Lawrence, K.S., Arriaga, F.J., Burmester, C.H., Van Santen, E., 2010. Natural migration of *Rotylenchulus reniformis* in a no-till cotton system. *J Nematol* 42, 307.
- Moseley, D.A., P.; Bateman, R.; T. Kirkpatrick, 2010. Controlling nematodes on golf course. University of Arkansas (Ed), 15p.
- Mulder, C., Boit, A., Bonkowski, M., De Ruiters, P.C., Mancinelli, G., Van der Heijden, M.G., Van Wijnen, H.J., Vonk, J., Rutgers, M., 2011. A belowground perspective on Dutch agroecosystems: how soil organisms interact to support ecosystem services. *Advances in ecological research* 44, 277-357.
- Nahar, M.S., Grewal, P.S., Miller, S.A., Stinner, D., Stinner, B.R., Kleinhenz, M.D., Wszelaki, A., Doohan, D., 2006. Differential effects of raw and composted manure on nematode community, and its indicative value for soil microbial, physical and chemical properties. *Applied Soil Ecology* 34, 140-151.
- Nakamoto, T., Tsukamoto, M., 2006. Abundance and activity of soil organisms in fields of maize grown with a white clover living mulch. *Agriculture, ecosystems & environment* 115, 34-42.

- Neher, D., Wu, J., Barbercheck, M., Anas, O., 2005. Ecosystem type affects interpretation of soil nematode community measures. *Applied Soil Ecology* 30, 47-64.
- Neher, D.A., 1999. Nematode communities in organically and conventionally managed agricultural soils. *J Nematol* 31, 142.
- Neher, D.A., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J Nematol* 33, 161.
- Neher, D.A., 2010. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annu Rev Phytopathol* 48, 371-394.
- Nguyen, C., 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie-Sciences des Productions Vegetales et de l'Environnement* 23, 375-396.
- Norton, D., Hoffmann, J.K., 1974. Distribution of selected plant parasitic nematodes relative to vegetation and edaphic factors. *J Nematol* 6, 81.
- Nusbaum, C., Ferris, H., 1973. The role of cropping systems in nematode population management. *Annu Rev Phytopathol* 11, 423-440.
- O' hara, R.B., Kotze, D.J., 2010. Do not log - transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 118-122.
- Oka, Y., 2010. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments-A review. *Applied Soil Ecology* 44, 101-115.
- Oka, Y., Koltai, H., Bar - Eyal, M., Mor, M., Sharon, E., Chet, I., Spiegel, Y., 2000. New strategies for the control of plant - parasitic nematodes. *Pest management science* 56, 983-988.
- Okada, H., Harada, H., 2007. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology* 35, 582-598.
- Orwin, K.H., Wardle, D.A., Greenfield, L.G., 2006. Ecological consequences of carbon substrate identity and diversity in a laboratory study. *Ecology* 87, 580-593.
- Osana, Y., Flittner, A., Janes, J.K., Theobald, P., Pendall, E., Newton, P.C., Hovenden, M.J., 2012. Decomposition and nitrogen transformation rates in a temperate grassland vary among co-occurring plant species. *Plant and Soil* 350, 365-378.
- Ou, W., Liang, W., Jiang, Y., Li, Q., Wen, D., 2005. Vertical distribution of soil nematodes under different land use types in an aquic brown soil. *Pedobiologia* 49, 139-148.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14, 483-488.
- Palm, C., Sanchez, P., 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 83-88.
- Palm, C.A., Gachengo, C.N., Delve, R.J., Cadisch, G., Giller, K.E., 2001. Organic inputs for soil fertility management in tropical agroecosystems: application of an organic resource database. *Agriculture, ecosystems & environment* 83, 27-42.
- Pankhurst, C., Doube, B.M., Gupta, V., 1997. *Biological indicators of soil health*. Cab International. 451p
- Paoletti, M.G., 1999. The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators. *Agriculture, ecosystems & environment* 74, 137-155.
- Pasquini, C., 2003. Near infrared spectroscopy: fundamentals, practical aspects and analytical applications. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 14, 198-219.

- Pattison, A., Moody, P., Badcock, K., Smith, L., Armour, J., Rasiah, V., Cobon, J., Gulino, L.-M., Mayer, R., 2008. Development of key soil health indicators for the Australian banana industry. *Applied Soil Ecology* 40, 155-164.
- Pattison, A.B., Badcock, K., Sikora, R.A., 2011. Influence of soil organic amendments on suppression of the burrowing nematode, *Radopholus similis*, on the growth of bananas. *Australas Plant Path* 40, 385-396.
- Pavao-Zuckerman, M.A., Coleman, D.C., 2007. Urbanization alters the functional composition, but not taxonomic diversity, of the soil nematode community. *Applied Soil Ecology* 35, 329-339.
- Pelosi, C., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., 2009. Earthworm community in conventional, organic and direct seeding with living mulch cropping systems. *Agron Sustain Dev* 29, 287-295.
- Peltre, C., Thuriès, L., Barthès, B., Brunet, D., Morvan, T., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Houot, S., 2011. Near infrared reflectance spectroscopy: A tool to characterize the composition of different types of exogenous organic matter and their behaviour in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 197-205.
- Pen-Mouratov, S., He, X., Steinberger, Y., 2004. Spatial distribution and trophic diversity of nematode populations under *Acacia raddiana* along a temperature gradient in the Negev Desert ecosystem. *J Arid Environ* 56, 339-355.
- Perrier, X., De Langhe, E., Donohue, M., Lentfer, C., Vrydaghs, L., Bakry, F., Carreel, F., Hippolyte, I., Horry, J.-P., Jenny, C., 2011. Multidisciplinary perspectives on banana (*Musa* spp.) domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 11311-11318.
- Pingali, P.L., 2012. Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 12302-12308.
- Ploetz, R.C., 2006. Fusarium wilt of banana is caused by several pathogens referred to as *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *Phytopathology* 96, 653-656.
- Poll, J., Marhan, S., Haase, S., Hallmann, J., Kandeler, E., Ruess, L., 2007. Low amounts of herbivory by root-knot nematodes affect microbial community dynamics and carbon allocation in the rhizosphere. *FEMS microbiology ecology* 62, 268-279.
- Pollierer, M.M., Langel, R., Korner, C., Maraun, M., Scheu, S., 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecol Lett* 10, 729-736.
- Ponge, J.-F., 2012. Le sol est-il un écosystème ? MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle. 10p.
- Porazinska, D.L., Bardgett, R.D., Blaauw, M.B., Hunt, H.W., Parsons, A.N., Seastedt, T.R., Wall, D.H., 2003. Relationships at the aboveground-belowground interface: Plants, soil biota, and soil processes. *Ecological monographs* 73, 377-395.
- 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* 13, 69-86.
- Porazinska, D.L., Sung, W., GIBLIN - DAVIS, R.M., Thomas, W.K., 2010. Reproducibility of read numbers in high - throughput sequencing analysis of nematode community composition and structure. *Molecular Ecology Resources* 10, 666-676.
- Post, D.M., 2002. The long and short of food-chain length. *Trends Ecol Evol* 17, 269-277.
- Postma-Blaauw, M.B., de Goede, R.G.M., Bloem, J., Faber, J.H., Brussaard, L., 2010. Soil biota community structure and abundance under agricultural intensification and extensification. *Ecology* 91, 460-473.

- Power, M.E., 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology* 73, 733-746.
- Purvis, A., Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212-219.
- Quaranta, B., 2009. Effet des plantes de services sur les bio-agresseurs des cultures- Etude bibliographique sur les plantes utilisées dans les systèmes de culture sur couverture végétale (SCV) à Madagascar. CIRAD - Departement Persyst -, 90p.
- Quénéhervé, P., 1990. Spatial arrangement of nematodes around the banana plant in the Ivory Coast: Related comments on the interaction among concomitant phytophagous nematodes. *Acta Oecologica* 11, 875-886.
- Quénéhervé, P., Barrière, V., Salmon, F., Houdin, F., Achard, R., Gertrude, J.-C., Marie-Luce, S., Chabrier, C., Duyck, P.-F., Tixier, P., 2011. Effect of banana crop mixtures on the plant-feeding nematode community. *Applied Soil Ecology* 49, 40-45.
- Quénéhervé, P., Chabrier, C., Auwerkerken, A., Topart, P., Martiny, B., Marie-Luce, S., 2006a. Status of weeds as reservoirs of plant parasitic nematodes in banana fields in Martinique. *Crop protection* 25, 860-867.
- Quénéhervé, P., Godefroid, M., Topart, P., Marie-Luce, S., Salmon, F., Marie, P., Chabrier, C., 2012. Differential responses to plant-feeding nematodes among sibling cultivars of dessert bananas (Cavendish subgroup) and a synthetic hybrid. *Crop protection* 42, 30-35.
- Quénéhervé, P., Marie-Luce, S., Barout, B., Grosdemange, F., 2006b. Une technique de criblage variétal précoce des bananiers envers les nématodes phytoparasites. *Nematology* 8, 147-152.
- Rahman, L., Chan, K.Y., Heenan, D.P., 2007. Impact of tillage, stubble management and crop rotation on nematode populations in a long-term field experiment. *Soil Till Res* 95, 110-119.
- Rasmann, S., Agrawal, A.A., 2008. In defense of roots: a research agenda for studying plant resistance to belowground herbivory. *Plant physiology* 146, 875-880.
- Rasmann, S., Bauerle, T.L., Poveda, K., Vannette, R., 2011. Predicting root defence against herbivores during succession. *Funct Ecol* 25, 368-379.
- Rasmussen, J., Soegaard, K., Pirhofer-Walzl, K., Eriksen, J., 2012. N-2-fixation and residual N effect of four legume species and four companion grass species. *European Journal of Agronomy* 36, 66-74.
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron Sustain Dev* 32, 273-303.
- Rauh, V.A., Perera, F.P., Horton, M.K., Whyatt, R.M., Bansal, R., Hao, X., Liu, J., Barr, D.B., Slotkin, T.A., Peterson, B.S., 2012. Brain anomalies in children exposed prenatally to a common organophosphate pesticide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 7871-7876.
- Reeves, D.W., Mansoer, Z., Wood, C.W., 1996. Suitability of sunn hemp as an alternative legume cover crop. *Proceedings of the new technology and conservation tillage* 96, 125-130.
- Reich, P., Wright, I., Cavender - Bares, J., Craine, J., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, S143-S164.
- Rice, E., Leon, 1984. Allelopathy. Florida: Academic Press Inc., pp 422.
- Risède, J.-M., Simoneau, P., 2004. Pathogenic and genetic diversity of soilborne isolates of *Cylindrocladium* from banana cropping systems. *Eur J Plant Pathol* 110, 139-154.

- Risede, J., du Montcel, H.T., 1997. Banana monocultures and environmental protection: assessment and perspectives. *Fruits* 4, 225-232.
- Risede, J.M., Chabrier, C., Dorel, M., Dambas, T., Achard, R., Queneherve, P., 2010. Integrated management of banana nematodes: lessons from a case of study in the French West Indies. From science to field - Endure Publication Banana Case Study- Guide Number 4, 1-8.
- Robertson, G.P., Wedin, D., Groffman, P., Blair, J., Holland, E., Nedelhoffer, K., Harris, D., Coleman, D., Bledsoe, C., Sollins, P., 1999. Soil carbon and nitrogen availability. Nitrogen mineralization, nitrification and soil respiration potentials. *Standard soil methods for long-term ecological research.*, 258-271.
- Robin, D., 1997. Intérêt de la caractérisation biochimique pour l'évaluation de la proportion de matière organique stable après décomposition dans le sol et la classification des produits organominéraux. *Agronomie* 17, 157-171.
- Robinson, A., Inserra, R., Caswell-Chen, E., Vovlas, N., Troccoli, A., 1997. *Rotylenchulus* species: Identification, distribution, host ranges, and crop plant resistance. *Nematropica* 27, 127-180.
- Rodriguez-Kabana, R., Kokalis-Burelle, N., Robertson, D., King, P., Wells, L., 1994. Rotations with coastal bermudagrass, cotton, and bahiagrass for management of *Meloidogyne arenaria* and southern blight in peanut. *J Nematol* 26, 665.
- Rodriguez, A., Perestelo, F., Carnicero, A., Regalado, V., Perez, R., Falcon, M., 1996. Degradation of natural lignins and lignocellulosic substrates by soil - inhabiting fungi imperfecti. *FEMS microbiology ecology* 21, 213-219.
- Roger, J.-M., 2005. Développements chimiométriques pour améliorer la robustesse des mesures spectrométriques appliquées aux agro-procédés. Université Montpellier II-Sciences et Techniques du Languedoc.
- Rossi, J.-P., Delaville, L., Quénéhervé, P., 1996. Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Applied Soil Ecology* 3, 17-26.
- Rousk, J., Bååth, E., 2007. Fungal and bacterial growth in soil with plant materials of different C/N ratios. *FEMS microbiology ecology* 62, 258-267.
- Roy, D., Sinhababu, S., Sukul, N., Mahato, S., 1990. Nematicidal principle from the funicles of *Acacia auriculiformis*. *Indian Journal of Nematology* 20, 152-157.
- Ruess, L., Ferris, H., 2004. Decomposition pathways and successional changes. *Nematol Monogr Persp* 2, 547-556.
- Ruess, L., Zapata, E.J.G., Dighton, J., 2000. Food preferences of a fungal-feeding Aphelenchoides species. *Nematology* 2, 223-230.
- Ruf, A., 1998. A maturity index for predatory soil mites (*Mesostigmata: Gamasina*) as an indicator of environmental impacts of pollution on forest soils. *Applied Soil Ecology* 9, 447-452.
- Ruf, A., Kuzyakov, Y., Lopatovskaya, O., 2006. Carbon fluxes in soil food webs of increasing complexity revealed by C-14 labelling and C-13 natural abundance. *Soil Biol Biochem* 38, 2390-2400.
- Sanchez-Moreno, S., Ferris, H., 2007. Suppressive service of the soil food web: Effects of environmental management. *Agr Ecosyst Environ* 119, 75-87.
- Sánchez-Moreno, S., Ferris, H., Guil, N., 2008. Role of tardigrades in the suppressive service of a soil food web. *Agriculture, ecosystems & environment* 124, 187-192.

- Sanchez-Moreno, S., Minoshima, H., Ferris, H., Jackson, L.E., 2006. Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology* 8, 703-715.
- Sánchez-Moreno, S., Nicola, N.L., Ferris, H., Zalom, F.G., 2009. Effects of agricultural management on nematode–mite assemblages: soil food web indices as predictors of mite community composition. *Applied Soil Ecology* 41, 107-117.
- Sanitaire, A.-A.N.d.S., 2013. Evaluation des risques liés aux résidus de pesticides dans l'eau de distribution - Contribution a l'exposition alimentaire totale -. ANSES 215p.
- Sarah, J.L., 1989. Nematological review: Banana nematodes and their control in Africa. *Nematropica* 19, 199-216.
- Sarah, J.L., 1999. Nematode Patogens in Diseases of banana, abacá and enset ed by D. R. Jones. CABI publishing.
- Sasser, J.N., 1989. Plant-parasitic nematodes: the farmer's hidden enemy. *Plant-parasitic nematodes: the farmer's hidden enemy*.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468, 553-556.
- Scheu, S., 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives: the 7th international symposium on earthworm ecology Cardiff Wales 2002. *Pedobiologia* 47, 846-856.
- Schulze, E.-D., Mooney, H.A., 1994. *Ecosystem function of biodiversity: a summary*. Springer.
- Seinhorst, J., 1962. Modification of the elutriation method extracting nematodes from soil. *Nematologica* 8, 117-128.
- Seneviratne, G., 2000. Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: a synthesis. *Biology and Fertility of Soils* 31, 60-64.
- Serra, A., Serra, S., Fujihara, M., Orden, E., Cruz, L., Ichinohe, T., Fujihara, T., 1996. Monthly nutrient variation of Paragrass (*Brachiaria mutica*) and Stargrass (*Cynodon plectostachyum*) collected from pastures grazed by goats. *Asian Australasian journal of animal sciences* 9, 203-210.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *ACM SIGMOBILE Mobile Computing and Communications Review* 5, 3-55.
- Siddiqui, Z., Mahmood, I., 1999. Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technol* 69, 167-179.
- Siddiqui, Z.A., Mahmood, I., 1996. Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: a review. *Bioresource Technol* 58, 229-239.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature (London)* 163:688.
- Singh, R., Singh, S., Kumar, S., Arora, S., 2007. Evaluation of antioxidant potential of ethyl acetate extract/fractions of *Acacia auriculiformis*. *A. Cunn. Food and chemical toxicology* 45, 1216-1223.
- Singh, S.K., Paini, D.R., Ash, G.J., Hodda, M., 2014. Prioritising plant-parasitic nematode species biosecurity risks using self organising maps. *Biol Invasions* 16, 1515-1530.
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K., Batten, K.M., 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 70, 555-569.

- Small, R., 1979. The effects of predatory nematodes on populations of plant parasitic nematodes in pots. *Nematologica* 25, 94-103.
- Snapp, S., Swinton, S., Labarta, R., Mutch, D., Black, J., Leep, R., Nyiraneza, J., O'Neil, K., 2005. Evaluating cover crops for benefits, costs and performance within cropping system niches. *Agronomy Journal* 97, 322-332.
- Sohlenius, B., Sandor, A., 1987. Vertical distribution of nematodes in arable soil under grass (*Festuca pratensis*) and barley (*Hordeum distichum*). *Biology and Fertility of Soils* 3, 19-25.
- Squiers, E.R., Good, R.E., 1974. Seasonal changes in the productivity, caloric content, and chemical composition of a population of salt-marsh cord-grass (*Spartina alterniflora*). *Chesapeake Science* 15, 63-71.
- Steffen, K.T., Hofrichter, M., Hatakka, A., 2000. Mineralisation of C-14-labelled synthetic lignin and ligninolytic enzyme activities of litter-decomposing basidiomycetous fungi. *Appl Microbiol Biot* 54, 819-825.
- Stenberg, B., Jensen, L.S., Nordkvist, E., Breland, T.A., Pedersen, A., Gudmundsson, J., Bruun, S., Salo, T., Palmason, F., Henriksen, T.M., 2004. Near infrared reflectance spectroscopy for quantification of crop residue, green manure and catch crop C and N fractions governing decomposition dynamics in soil. *J. Near Infrared Spectrosc* 12, 331-346.
- Stockdale, E., Brookes, P., 2006. Detection and quantification of the soil microbial biomass—impacts on the management of agricultural soils. *The Journal of Agricultural Science* 144, 285-302.
- Stokstad, E., Grullon, G., 2013. Infographic: pesticide planet. *Science* 341, 730-731.
- Stotzky, G., van ELAS, J., Trevors, J., Wellington, E., 1997. Soil as an environment for microbial life. *Modern soil microbiology.*, 1-20.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Univ of California Press.
- Sy, A., Giraud, E., Jourand, P., Garcia, N., Willems, A., de Lajudie, P., Prin, Y., Neyra, M., Gillis, M., Boivin-Masson, C., 2001. Methylobacterium bacteria nodulate and fix nitrogen in symbiosis with legumes. *Journal of bacteriology* 183, 214-220.
- Tabarant, P., Villenave, C., Risede, J.M., Roger-Estrade, J., Thuries, L., Dorel, M., 2011. Effects of four organic amendments on banana parasitic nematodes and soil nematode communities. *Applied Soil Ecology* 49, 59-67.
- Takeda, M., Nakamoto, T., Miyazawa, K., Murayama, T., Okada, H., 2009. Phosphorus availability and soil biological activity in an Andosol under compost application and winter cover cropping. *Applied Soil Ecology* 42, 86-95.
- Tansley, A.G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284-307.
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy* 71, 10-18.
- Tarjan, A., 1961. Longevity of *Radopholus similis* (Cobb) in host-free soil. *Nematologica* 6, 170-175.
- Team, R.C., 2014. *R: A language and Environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Team, R.C., 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical Computing, Vienna, Austria.

- Terhoeven - Urselmans, T., Michel, K., Helfrich, M., Flessa, H., Ludwig, B., 2006. Near - infrared spectroscopy can predict the composition of organic matter in soil and litter. *J Plant Nutr Soil Sc* 169, 168-174.
- Ternisien, E., Ganry, J., 1990. Rotations culturales en culture bananière intensive. *Fruits*, 98-102.
- Thakker, J.N., Patel, P., Dhandhukia, P.C., 2011. Induction of defence-related enzymes in susceptible variety of banana: role of Fusarium-derived elicitors. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 44, 1976-1984.
- Thoden, T.C., Boppré, M., Hallmann, J., 2009. Effects of pyrrolizidine alkaloids on the performance of plant - parasitic and free - living nematodes. *Pest management science* 65, 823-830.
- Thrupp, L.A., 1991. Sterilization of workers from pesticide exposure: the causes and consequences of DBCP-induced damage in Costa Rica and beyond. *International Journal of Health Services* 21, 731-757.
- Thuriès, L., Bastianelli, D., Davrieux, F., Bonnal, L., Oliver, R., Pansu, M., Feller, C., 2005. Prediction by near infrared spectroscopy of the composition of plant raw materials from the organic fertiliser industry and of crop residues from tropical agrosystems. *Journal of near infrared spectroscopy* 13, 187.
- Thuriès, L., Bastianelli, D., Bonnal, L., Davrieux, F., 2007. NIRS predictions on heterogeneous databases, In: Burling-Claridge, G.R., Holroyd, S.E., Sumner, R.M.W. (Eds.), *Proceedings of the 12th International Conference on Near Infrared Spectroscopy (2005)*. New Zealand NIRS Society Inc. ed. New Zealand NIRS Society Inc. AgResearch MIRINZ pp. 262-265.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720.
- Tixier, P., 2004. Conception assistée par modèle de systèmes de culture durables : Application aux systèmes bananiers de Guadeloupe. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier-AGRO M.
- Tixier, P., Risede, J.M., Dorel, M., Malezieux, E., 2006. Modelling population dynamics of banana plant-parasitic nematodes: A contribution to the design of sustainable cropping systems. *Ecol Model* 198, 321-331.
- Tsai, B.Y., 2008. Anhydrobiosis of *Pratylenchus coffeae*. *Plant Pathology Bulletin* 17, 17-24.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan - Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol Lett* 8, 857-874.
- Tsigbey, F., Rich, J., Marois, J., Wright, D., 2009. Effect of bahiagrass (*Paspalum notatum* fluegge) on nematode populations in the field and their behavior under greenhouse and laboratory conditions. *Nematropica* 39, 111-120.
- Underwood, N., Inouye, B.D., Hambäck, P.A., 2014. A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *The Quarterly review of biology* 89, 1-19.
- Van der Putten, W.H., 2003. Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. *Ecology* 84, 2269-2280.

- Van der Veken, L., Win, P.P., Elsen, A., Swennen, R., De Waele, D., 2008. Susceptibility of banana intercrops for rhizobacteria, arbuscular mycorrhizal fungi and the burrowing nematode *Radopholus similis*. *Applied Soil Ecology* 40, 283-290.
- Van Eekeren, N., van Liere, D., de Vries, F., Rutgers, M., de Goede, R., Brussaard, L., 2009. A mixture of grass and clover combines the positive effects of both plant species on selected soil biota. *Applied Soil Ecology* 42, 254-263.
- Van Soest, P., 1962. A rapid method for the determination of fiber and lignin using detergent. USD A DCRB, ARS. Beltsville, Maryland.
- Van Soest, P.u., Wine, R., 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *J. Assoc. Off. Anal. Chem* 50, 50-55.
- Van Soest, P.v., Robertson, J., Lewis, B., 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of dairy science* 74, 3583-3597.
- van Straalen, N.M., 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Applied Soil Ecology* 9, 429-437.
- Vanlauwe, B., Gachengo, C., Shepherd, K., Barrios, E., Cadisch, G., Palm, C.A., 2005. Laboratory validation of a resource quality-based conceptual framework for organic matter management. *Soil Sci Soc Am J* 69, 1135-1145.
- 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, 213-233.
- Viketoft, M., 2007. Plant induced spatial distribution of nematodes in a semi-natural grassland. *Nematology* 9, 131-142.
- Viketoft, M., 2008. Effects of six grassland plant species on soil nematodes: A glasshouse experiment. *Soil Biol Biochem* 40, 906-915.
- Viketoft, M., 2013. Determinants of small-scale spatial patterns: Importance of space, plants and abiotics for soil nematodes. *Soil Biol Biochem* 62, 92-98.
- Viketoft, M., Bengtsson, J., Sohlenius, B., Berg, M.P., Petchey, O., Palmborg, C., Huss-Danell, K., 2009. Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands. *Ecology* 90, 90-99.
- Viketoft, M., Palmborg, C., Sohlenius, B., Huss-Danell, K., Bengtsson, J., 2005. Plant species effects on soil nematode communities in experimental grasslands. *Applied Soil Ecology* 30, 90-103.
- Viketoft, M., Sohlenius, B., 2011. Soil nematode populations in a grassland plant diversity experiment run for seven years. *Applied Soil Ecology* 48, 174-184.
- Viketoft, M., Sohlenius, B., Bostrom, S., Palmborg, C., Bengtsson, J., Berg, M.P., Huss-Danell, K., 2011. Temporal dynamics of soil nematode communities in a grassland plant diversity experiment. *Soil Biol Biochem* 43, 1063-1070.
- 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. *Applied Soil Ecology* 17, 43-52.
- Villenave, C., Cadet, P., 1998. Interactions of *Helicotylenchus dihystra*, *Pratylenchus pseudopratensis*, and *Tylenchorhynchus gladiolatus* on two plants from the Soudano-Sahelian zone of West Africa. *Nematropica* 28, 31-39.

- Villenave, C., Cadet, P., Pate, E., N'Diaye, N., 1997. Microcosm experiments on the development of different plant parasitic nematode fauna in two soils from the Soudanese-Sahelian zone of West Africa. *Biology and Fertility of Soils* 24, 288-293.
- 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, 882-892.
- Visser, T., 1959. The effect of marigolds and some other crops on the *Pratylenchus* and *Meloidogyne* populations in tea soil.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558-560.
- Vos, C., Van Den Broucke, D., Lombi, F.M., De Waele, D., Elsen, A., 2012. Mycorrhiza-induced resistance in banana acts on nematode host location and penetration. *Soil Biology and Biochemistry* 47, 60-66.
- Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F., van der Heijden, M.G., 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 5266-5270.
- Wallace, M.K., Rust, R.H., Hawkins, D.M., Macdonald, D.H., 1993. Correlation of Edaphic Factors with Plant-Parasitic Nematode Population-Densities in a Forage Field. *J Nematol* 25, 642-653.
- Wang, K.-H., McSorley, R., Gallaher, R., 2004a. Effect of *Crotalaria juncea* amendment on squash infected with *Meloidogyne incognita*. *J Nematol* 36, 290.
- Wang, K.-H., McSorley, R., Gallaher, R., 2004b. Relationship of soil management history and nutrient status to nematode community structure. *Nematropica* 34, 83-96.
- Wang, K.-H., McSorley, R., Gallaher, R.N., Kokalis-Burelle, N., 2008. Cover crops and organic mulches for nematode, weed and plant health management. *Nematology* 10, 231-242.
- Wang, K.-H., McSorley, R., Marshall, A., Gallaher, R., 2004c. Nematode community changes associated with decomposition of *Crotalaria juncea* amendment in litterbags. *Applied Soil Ecology* 27, 31-45.
- Wang, K.-H., McSorley, R., Marshall, A., Gallaher, R., 2006. Influence of organic *Crotalaria juncea* hay and ammonium nitrate fertilizers on soil nematode communities. *Applied Soil Ecology* 31, 186-198.
- Wang, K.-H., Sipes, B.S., Schmitt, D.P., 2003. Enhancement of *Rotylenchulus reniformis* suppressiveness by *Crotalaria juncea* amendment in pineapple soils. *Agriculture, ecosystems & environment* 94, 197-203.
- Wang, K.H., 2013. *Reniformis* Nematode, *Rotylenchulus reniformis* Linford and Oliveira (Nematoda:Tylenchida:Tylenchoidea:Hoplolaimidae:Rotylenchulinae). Entomology and Nematology department,UF/IFAS Extension, University of Florida, 4.
- Wang, K.H., Hooks, C.R.R., 2009. Plant-Parasitic Nematodes and Their Associated Natural Enemies within Banana (*Musa* Spp.) Plantings in Hawaii. *Nematropica* 39, 57-73.
- Wang, K.H., Hooks, C.R.R., Marahatta, S.P., 2011. Can using a strip-tilled cover cropping system followed by surface mulch practice enhance organisms higher up in the soil food web hierarchy? *Applied Soil Ecology* 49, 107-117.
- Wang, K.H., Sipes, B., Schmitt, D., 2002. *Crotalaria* as a cover crop for nematode management: a review. *Nematropica* 32, 35.

- Wang, K.H., Sipes, B.S., Schmitt, D.P., 2001. Suppression of *Rotylenchulus reniformis* by *Crotalaria juncea*, *Brassica napus*, and *Tagetes erecta*. *Nematropica* 31, 235-249.
- Wardle, D., Yeates, G., Nicholson, K., Bonner, K., Watson, R., 1999. Response of soil microbial biomass dynamics, activity and plant litter decomposition to agricultural intensification over a seven-year period. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1707-1720.
- Wardle, D.A., 1999. How soil food webs make plants grow. *Trends Ecol Evol* 14, 418-420.
- Wardle, D.A., 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecol Lett* 9, 870-886.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., Van Der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.
- Wardle, D.A., Yeates, G.W., Barker, G.M., Bonner, K.I., 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1052-1062.
- Wardle, D.A., Yeates, G.W., Williamson, W., Bonner, K.I., 2003. The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos* 102, 45-56.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2011. Agroecology as a science, a movement and a practice, *Sustainable Agriculture Volume 2*. Springer, pp. 27-43.
- Wezel, A., Soldat, V., 2009. A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability* 7, 3-18.
- Wik, M., Pingali, P., Brocai, S., 2008. Global agricultural performance: past trends and future prospects.
- Wuyts, N., Lognay, G., Verscheure, M., Marlier, M., De Waele, D., Swennen, R., 2007. Potential physical and chemical barriers to infection by the burrowing nematode *Radopholus similis* in roots of susceptible and resistant banana (*Musa* spp.). *Plant pathology* 56, 878-890.
- Yang, J., Wang, L., Ji, X., Feng, Y., Li, X., Zou, C., Xu, J., Ren, Y., Mi, Q., Wu, J., 2011. Genomic and proteomic analyses of the fungus *Arthrobotrys oligospora* provide insights into nematode-trap formation. *PLoS Pathog* 7, e1002179.
- Yang, L.H., Bastow, J.L., Spence, K.O., Wright, A.N., 2008. What can we learn from resource pulses? *Ecology* 89, 621-634.
- Yeates, G., 1999. Effects of plants on nematode community structure. *Annu Rev Phytopathol* 37, 127-149.
- Yeates, G.W., 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils* 37, 199-210.
- Yeates, G.W., Bongers, T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agr Ecosyst Environ* 74, 113-135.
- Yeates, G.W., Bongers, T., DeGoede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S., 1993. Feeding-Habits in Soil Nematode Families and Genera - an Outline for Soil Ecologists. *J Nematol* 25, 315-331.
- Yeates, G.W., Percival, H.J., Parshotam, A., 2003. Soil nematode responses to year-to-year variation of low levels of heavy metals. *Aust J Soil Res* 41, 613-625.
- Yeates, G.W., Wardle, D.A., Watson, R.N., 1999. Responses of soil nematode populations, community structure, diversity and temporal variability to agricultural intensification over a seven-year period. *Soil Biol Biochem* 31, 1721-1733.

Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D., Tilman, D., 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology* 84, 2042-2050.

Zasada, I., Ferris, H., 2004. Nematode suppression with brassicaceous amendments: application based upon glucosinolate profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1017-1024.

Zelenev, V., Berkelmans, R., Van Bruggen, A., Bongers, T., Semenov, A., 2004. Daily changes in bacterial-feeding nematode populations oscillate with similar periods as bacterial populations after a nutrient impulse in soil. *Applied Soil Ecology* 26, 93-106.

Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological economics* 64, 253-260.

Résumé

L'introduction de biodiversité végétale dans les agroécosystèmes peut modifier la structure des réseaux trophiques du sol et les fonctions écosystémiques qu'ils assurent. Cette thèse fixe les bases d'une démarche expérimentale pour sélectionner des espèces végétales à partir de différents traits fonctionnels et pour évaluer leurs effets sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des sols. Nous avons plus particulièrement cherché à sélectionner des plantes de services pouvant induire la régulation des nématodes parasites du bananier *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* et favoriser la décomposition des matières organiques durant l'interculture dans les bananeraies antillaises. C'est à dire durant la période séparant la destruction d'une ancienne bananeraie et la replantation d'une nouvelle. Au cours de ce travail, les réseaux trophiques du sol ont été appréhendés par une analyse fonctionnelle des communautés de nématodes.

Une étude bibliographique nous a permis de montrer que les traits fonctionnels « statut d'hôtes » vis-à-vis des nématodes phytoparasites, « composition biochimique des litières » et « productivité primaire des espèces végétales » contribuent aux effets des plantes sur les réseaux trophiques du sol et sur les deux services écosystémiques étudiés. Nous avons donc effectué une typologie des plantes de services à partir de ces traits. Puis pour étudier les effets d'apports de litières de composition biochimique contrastée sur les communautés de nématodes du sol, nous avons sélectionné les espèces végétales *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* et *Acacia auriculiformis* dont les litières présentaient des teneurs variables en hémicellulose, cellulose, azote, et lignine. Une étude en microcosmes a montré que la composition biochimique des litières détermine les successions écologiques au sein des communautés de nématodes et stimule de manière contrastée les voies de décomposition de la matière organique dans les sols. Nous avons discuté des mécanismes de régulation des nématodes parasites du bananier induits par ces apports de litières. Nous avons également montré que la culture de ces trois espèces induit une diminution des populations de *R. similis* dans les sols. Enfin, nous avons évalué les effets au champ de couverts de *P. notatum*, de *C. zanzibarica* et d'un couvert associant ces deux espèces. Pour cela, nous avons cultivé ces couverts durant neuf mois avant de les détruire et de restituer leurs litières à la surface des sols. Nos résultats montrent que ces couverts végétaux influencent différemment l'abondance en nématodes phytoparasites et le potentiel infectieux du sol. Ils induisent également des régulations bottom-up et top down dans leurs communautés. Après la restitution des litières, nous avons observé de fortes abondances de nématodes liées à la décomposition des litières dans la couche de surface du sol. Celle-ci fournit les couches sous-jacentes du sol en azote minéral et favorise le développement des nématodes omnivores et prédateurs. Il en résulte la formation de communautés de nématodes structurées et diversifiées concomitantes à la réduction des populations de *R. similis* et *P. coffeae*. Ces résultats étaient plus marqués pour les couverts monospécifiques de *C. zanzibarica* et les couverts mixtes.

Nos travaux confirment que les traits fonctionnels « statut d'hôte », « production primaire », « composition biochimique des litières » sont déterminant pour sélectionner des plantes de services pour l'interculture en bananeraies.

Abstract

Increased plant diversity may alter soil food web structure and soil function in agroecosystems. This thesis sets the basis for an experimental approach in order to select some plant species in regard to several functional traits and to assess their effect on soil food web and soil functioning. We focused on cover-crops able to induce regulation of the banana parasitic nematodes *Radopholus similis* and *Pratylenchus coffeae* and to promote decomposition of organic matter during the fallow period in banana plantations in the French West Indies (FWI). We used functional analysis of nematode communities as a soil food web bio-indicator.

Bibliography studies show us that “plant host status” with respect to plant-parasitic nematodes, “biochemical characteristics of litters” and “primary productivity of plants” are functional traits involved in plant species effects on soil food web and on the ecosystemic service we targeted. We therefore use those traits to perform a typology of cover-plants. Furthermore, to study the effects of litter inputs with contrasted biochemical characteristics we pick out the plant species *Paspalum notatum*, *Crotalaria zanzibarica* and *Acacia auriculiformis* which show differential hemicellulose, cellulose, lignin and nitrogen content. A microcosm assay shows that biochemical characteristics of litter determine ecological successions in nematode communities and promote, in a contrasted manner, the decomposition pathway of organic matter. We discussed the mechanisms of plant parasitic nematodes suppression involved by those litter inputs. We also confirm that the culture of those three plant species can diminish the population of *R. similis* in soils. We also assessed the effects of plant covers composed of *P. notatum* and *C. zanzibarica* and a mix of those two plant species on nematodes communities during a field trial. In order to do so, we cultivated those cover-plants during a nine months period and then destroyed them to reconstitute plant litter in soils surface. Our results showed that cover-plant alters differentially plant-parasitic nematodes and the infectious potential of soils. Cover-crop cultivation also induced bottom-up and top-down regulations in plant parasitic nematode communities. After litter restitution, we observed high abundance of nematodes involved in litter decomposition within the soil surface layer. The latter provides underlying soil layers with mineral nitrogen and improves omnivore and predator nematode abundances. It results in the formation of a structured and diversified nematode community concomitantly with *R. similis* and *P. coffeae* regulation in soils. We observed greater effects with the cover-crop composed of *C. zanzibarica* and the mix of *C. zanzibarica* and *P. coffeae*.

This study confirms that the functional traits of “host status”, “biochemical composition of litter” and “primary production” of plant species are decisive in the selection of cover-crop for the fallow period in banana plantation.