



HAL
open science

L'effet des légumineuses sur le fonctionnement biologique du sol : une méta-analyse sur la nématofaune du sol

Cécile Villenave, Camille Chauvin, - Santune Chloé, Hélène Cérémonie, Anne Schneider

► To cite this version:

Cécile Villenave, Camille Chauvin, - Santune Chloé, Hélène Cérémonie, Anne Schneider. L'effet des légumineuses sur le fonctionnement biologique du sol : une méta-analyse sur la nématofaune du sol. *Innovations Agronomiques*, 2018, 69, pp.47-60. 10.15454/FEEUTT . hal-02619181

HAL Id: hal-02619181

<https://hal.inrae.fr/hal-02619181v1>

Submitted on 25 May 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

L'effet des légumineuses sur le fonctionnement biologique du sol : une méta-analyse sur la nématofaune du sol

Villenave C.¹, Chauvin C.¹, Santune C.¹, Cérémonie H.¹, Schneider A.²

¹ ELISOL environnement, ZA des Tourels, 10, avenue du midi, F-30111 Congénies

² Terres Inovia, 1, avenue Lucien Brétignières, Campus de Grignon. F-78850 Thiverval-Grignon

Correspondance : cecile.villenave@elisol.fr

Résumé

Les nématodes sont des bio-indicateurs pertinents pour étudier l'effet de pratiques agricoles sur le fonctionnement biologique du sol. Cette méta-analyse évalue l'effet de la présence de légumineuses comparativement à des plantes non-légumineuses. Les résultats obtenus dans 18 essais conduits dans 14 pays différents ont été codés pour 23 paramètres nématofauniques et analysés. Les populations de nématodes bactérivores, et les paramètres nématofauniques liés à leur présence, sont augmentés dans le sol soumis à l'influence des légumineuses comparativement au sol soumis à l'influence de plantes non-légumineuses. Ce résultat reflète une disponibilité augmentée des nutriments et une activité des décomposeurs primaires accrue, perceptible au niveau de la strate de sol de surface (0-20 cm). Par contre, l'activité biologique globale n'est que peu augmentée et la complexité du réseau trophique du sol n'est pas impactée par la présence des légumineuses.

Mots-Clés : Bio-indicateurs ; Nématodes ; Légumineuses ; Effet d'une pratique ; Fonctionnement biologique du sol.

Abstract : Effect of legumes on soil biological activity: a meta-analysis of soil nematofauna

Nematodes are relevant bioindicators for studying the effect of agricultural practices on soil biological functioning. This meta-analysis evaluates the effect of legumes compared to non-leguminous plants. The results obtained in 18 trials conducted in 14 different countries were coded for 23 nematofaunal parameters and analyzed. The bacterial-feeder nematodes, and the nematofaunic parameters related to their presence, are increased in the soil subjected to the influence of legumes compared to the soil subjected to the influence of non-leguminous plants. This result reflects increased nutrient availability and increased primary decomposer activity, noticeable at the surface soil stratum (0-20 cm). On the other hand, the overall biological activity is only slightly increased and the complexity of the soil food web is not affected by the presence of legumes.

Keywords : Bio-indicateurs ; Nematodes ; Legumes ; Effect of a practice ; Biological functioning

Introduction

Connaitre et valoriser l'effet des pratiques agricoles sur le fonctionnement biologique des sols est une voie prometteuse pour progresser vers des systèmes de culture plus durables. Les plantes ont une forte influence sur le fonctionnement biologique du sol : elles représentent la principale voie d'entrée de matières organiques dans le sol, sous forme de litières et de rhizodépôts (De Deyn et Van der Putten, 2005), en complément des fertilisants organiques à base d'effluents d'élevage et d'autres matières

d'origines résiduelles. Elles influencent ainsi directement les flux d'éléments minéraux et la structure des communautés d'espèces animales et microbiennes du sol. Toutefois, l'effet des plantes sur ces composantes du sol est susceptible de varier selon la nature des couverts. Grâce à leur capacité à fixer l'azote atmosphérique, les légumineuses représentent une source intéressante pour la nutrition azotée des plantes en alternative ou en complément des intrants apportés. C'est pourquoi les espèces de cette famille botanique sont mobilisées en tant que cultures intermédiaires ou au cours des rotations lorsque l'on vise à développer des systèmes de culture innovants à bas intrants ou plus respectueux de l'environnement ; (Drinkwater et al., 1998 ; Schneider et Huyghe, 2015). Cette propriété d'améliorer la fertilité des sols a un intérêt majeur en agriculture, et la dimension chimique n'est certainement pas la seule en jeu. Les effets des légumineuses sur le fonctionnement biologique des sols sont peu connus et cette étude bibliographique a été conduite afin de mieux les comprendre. Elle a pour objectif de renseigner si la présence de légumineuses a un effet spécifique sur le fonctionnement biologique des sols, en évaluant celui-ci par un bioindicateur : les communautés de nématodes du sol appelées aussi « nématofaune ». Les nématodes sont les organismes pluricellulaires (les métazoaires) les plus abondants sur terre ; ils sont utilisés comme bio-indicateurs de l'état biologique des sols depuis les années 1990 (Bongers, 1990 ; Neher, 2001) pour caractériser l'impact d'une pratique agricole ou d'un système de culture sur l'activité et le fonctionnement biologique des sols (Djigal et al., 2012 ; Coll et al., 2012 ; Salomé et al., 2016). Les nématodes sont des organismes microscopiques vermiformes (longueur de l'ordre de 1 mm pour un diamètre de 20 µm). Souvent connus dans le milieu agricole pour leur activité parasitaire et pour les dégâts qu'ils peuvent causer sur les cultures, les nématodes forment en réalité une communauté d'organismes dont les habitudes alimentaires sont très variées : bactérivores, fongivores, omnivores, prédateurs, phytophages, ou entomatopathogènes. Les nématodes participent ainsi 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 (Bongers et Ferris, 1999 ; Ferris, 2010 ; Yeates et Bongers, 1999 ; Trap et al., 2016). Les communautés de nématodes ont ainsi un rôle d'indicateur de la structure et du fonctionnement global des réseaux trophiques du sol.

S'ils sont particulièrement intéressants pour être utilisés comme bio-indicateurs de l'état du sol, c'est parce que :

- Ils sont abondants : dans un sol ordinaire on trouve de l'ordre de 1 million de nématodes par m²,
- Ils présentent une grande diversité taxonomique et fonctionnelle (différents comportements alimentaires, des capacités à coloniser le milieu très variables),
- Ils jouent le rôle clé de micro-régulateurs dans la dynamique des éléments nutritifs dans le sol,
- Ils sont sensibles, de façon variable, aux conditions du milieu et aux perturbations physiques ou chimiques,
- Ils sont faciles à échantillonner et à étudier : la méthode d'étude est normalisée (ISO 23611-4),
- Enfin les nématodes se placent à différents niveaux de la chaîne trophique et de ce fait, leur caractérisation donne une information sur l'ensemble du réseau trophique du sol.

Différents indices nématofauniques basés sur les abondances et la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de nématodes ont été développés et permettent de discuter des flux de nutriments, la stabilité du milieu ou encore des voies de décomposition majeures dans le sol (Bongers, 1990 ; Ferris et al., 2001 ; Ferris, 2010).

Les effets de la présence de légumineuses ont été évalués sur les différents paramètres nématofauniques par une méta-analyse des résultats de publications internationales et de littérature grise.

1. Matériel et méthodes

1.1 Les données bibliographiques exploitées

Les articles traitant de l'effet de la culture de légumineuses sur la nématofaune ont été recherchés sur différents moteurs de recherches d'articles scientifiques (ISI web of science, google scholar, bibliographie interne). Vingt-six études ont été répertoriées (articles de la littérature internationale et rapports). Parmi ces études, 18 dispositifs expérimentaux ont été retenus : 11 issus d'articles de rang A et 7 non publiés (littérature grise) (Tableau 3). Pour être retenues, les études devaient présenter des modalités « légumineuses » ou « associations légumineuses/non-légumineuses » versus des modalités « non-légumineuses » et les communautés de nématodes du sol devaient avoir été caractérisées (abondance totale de nématodes du sol, ou des groupes trophiques, ou des familles, ou des espèces de nématodes, ou des indices nématofauniques, etc).

A partir des 18 études retenues, 245 modalités ont été référencées (Tableau 3) et classées selon :

- Le type de plantes étudiées : légumineuse (L), non-légumineuse (NL) ou association légumineuse/non-légumineuse (L+NL)
- Le type de légumineuses : légumineuses fourragères (F), légumineuses à graines consommables (LG) ou arbres fixateurs d'azote (A).

Les études ont porté sur l'analyse de la nématofaune dans le sol au cours du développement de plantes ou suite à l'apport de résidus végétaux de plantes. Les études retenues ont été conduites, en plein champ ou en serre, dans 14 pays : Espagne (1), Nouvelle-Zélande (1), Suède (3), Danemark (2), USA (Californie) (1), Chine (1), Royaume-Uni (1), Pays-Bas (1), USA (Minnesota) (1), France (3), Brésil (1), Kenya (1), Congo (1), Bénin (1). Elles concernent différents types de productions : grandes cultures, prairies, plantations d'arbres.

1.2 Les paramètres de la nématofaune du sol

Classiquement, les nématodes sont extraits du sol (échantillons composites de l'ordre de 300 g) par élutriation, dénombrés puis identifiés au niveau de la famille ou du genre.

Plusieurs types de paramètres sont utilisés à partir de l'étude de la nématofaune :

- (1) Les abondances des différents groupes trophiques,
- (2) Les indices nématofauniques et de diversité,
- (3) Les empreintes métaboliques.

1.2.1 Abondances des différents groupes trophiques

Les nématodes sont regroupés en fonction de leur groupe trophique et les abondances de ces différents groupes sont calculées :

- Les nématodes microbivores qui incluent :
 - Les nématodes bactériovores (BACTERIVORES)
 - Les nématodes fongivores (FONGIVORES)
- Les nématodes prédateurs de niveaux trophiques supérieurs : omnivores et carnivores
 - Ils sont regroupés sous la dénomination : OMN_CARN
- Les nématodes phytophages (PHYTOPHAGES)
 - Les phytophages obligatoires (PHYTOPARASITES)
 - Les phytophages facultatifs (PHYTO_FAC)

Les nématodes libres du sol sont les bactériovores, les fongivores, les omnivores et les carnivores (LIBRES). Les indications fournies par les différents groupes trophiques sont listées dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Les abondances des différents groupes fonctionnels de nématodes utilisés pour caractériser le fonctionnement biologique du sol.

ABONDANCES	Exprimées en nombre de nématodes pour 100 g de sol sec
BACTERIVORES	Abondance de l'ensemble des nématodes bactérivores (nématodes se nourrissant de bactéries): renseigne sur le compartiment bactérien du sol. Ce groupe peut être subdivisé en 2 sous-groupes
<i>BACTERIVORES_cp1</i>	Abondance des nématodes bactérivores cp1 (sur l'échelle colonisateur-persistant allant de 1 à 5: valeur=1): ces nématodes opportunistes se reproduisent rapidement et renseignent sur "l'enrichissement du milieu".
<i>BACTERIVORES_AUTRES</i>	Abondance de nématodes bactérivores autres que les cp1 (cp= 2 ou 3 ou 4); ces nématodes ont des cycles de vie plus longs.
FONGIVORES	Abondance de nématodes fongivores (nématodes se nourrissant de champignons): renseigne sur le compartiment fongique.
OMN_CARN	Abondance des nématodes omnivores et carnivores, appelés encore prédateurs; ces nématodes se nourrissent de différents organismes du sol: bactéries champignons, protozoaires et autres organismes de la microfaune (protozoaires, nématodes, etc...). Ils sont sensibles aux perturbations physiques et chimiques du sol : ils informent sur la stabilité du milieu et le niveau de perturbation.
LIBRES	Abondance des nématodes vivant librement dans le sol (cad non parasites) : bactérivores + fongivores + omnivores + carnivores. Leur abondance est un indicateur du niveau de l'activité biologique du sol.
<i>PHYTOPARASITES</i>	Abondance des nématodes phytoparasites : ils se nourrissent des racines et peuvent créer des dommages aux plantes qu'ils parasitent
<i>PHYTO_FALC</i>	Abondance des nématodes phytophages facultatifs : ils se nourrissent des racines, mais ne créent usuellement pas de dégâts; ils peuvent également dans certains contextes se nourrir de champignons du sol.
PHYTOPHAGES	Abondance des nématodes phytophages (= phytoparasites + phytophages facultatifs), ces nématodes se nourrissent sur les racines des végétaux exclusivement ou non: ils renseignent sur l'état de la couverture végétale et les risques de perte de rendement pour les plantes cultivées.
TOTAL	Abondance totale de nématodes : libres et phytophages
INDICES DE DIVERSITE	
R_TAXO_FAM R_TAXO_FAM	Richesse Taxonomique : nombre de familles de nématodes identifié dans l'échantillon. Ce paramètre renseigne sur le niveau de diversité patrimoniale. Plus il est élevé, plus la diversité est importante.
DIV_SHANNON_DIV_SHANNON_FAM	L'indice de diversité de Shannon renseigne sur la diversité des familles de nématodes présents en tenant compte également de leur abondance relative. Ce paramètre renseigne sur le niveau de diversité patrimoniale. Plus il est élevé, plus la diversité est importante. $H' = \sum P_i \times \ln P_i \quad P_i = N_i / N$
N: abondance totale des nématodes; Ni: abondance de la famille i	

1.2.2 Abondances des différentes guildes fonctionnelles

Les nématodes peuvent être regroupés en fonction de leurs caractéristiques démographiques (traits d'histoire de vie) telles que définies par Bongers (1990). On obtient alors des guildes fonctionnelles. Par exemple, au sein des nématodes bactérivores on distingue deux sous-groupes : les nématodes bactérivores opportunistes ou cp1 (*BACTERIVORES_cp1*) ont des taux de reproduction très rapides et se multiplient dans les milieux enrichis ; les autres nématodes bactérivores ou cp2-4 (*BACTERIVORES_AUTRES*) ont des temps de génération plus longs et se retrouvent préférentiellement dans des milieux plus stables. Différents indices basés sur les abondances d'individus, leurs habitudes alimentaires, et leurs appartenances aux différentes guildes fonctionnelles au sein des communautés de nématodes ont été développés pour définir les conditions et le fonctionnement du sol (Ferris et al., 2001 ; Bongers, 1990 ; Neher, 2001).

1.2.3 Les indices nématofauniques et de diversité

Deux indices de diversité classiques sont calculés (Tableau 1):

- R_TAX_FAM: Richesse taxonomique mesurée au niveau de la famille
- DIV_SHANNON_FAM : indice de diversité de Shannon calculé au niveau de la famille

Dans cette étude, les résultats de plusieurs indices nématofauniques sont présentés (Figure 2):

- EI: Indice d'Enrichissement
- SI: Indice de Structure
- NCR: Nematode Channel Ratio (pouvant se traduire Indice des Voies de Décomposition en français)
- MI: Indice de Maturité
- PPI: Indice des parasites des plantes
- Le mode de calcul de ces indices ainsi que leur signification sont présentés dans le Tableau 2.

1.2.4 Les empreintes métaboliques

Les empreintes métaboliques fournissent une mesure de l'activité métabolique de la communauté de nématode du sol en se basant sur les quantités de carbone mobilisées, la production de matière et la respiration de chaque guildes fonctionnelle. Elles permettent d'évaluer la magnitude de l'activité et de l'impact de ces différentes composantes de la nématofaune sur le fonctionnement global du sol (Ferris, 2010). Le mode de calcul des empreintes ainsi que leur signification sont présentés dans le Tableau 2.

Tableau 2 : Les différents paramètres et indices nématofauniques utilisés pour caractériser le fonctionnement biologique du sol.

PARAMETRES	DESCRIPTION	FORMULES
INDICES NEMATOFANAIQUES		
EI	Indice d'enrichissement : il donne une indication sur les ressources facilement disponibles dans le sol et sur l'activité des décomposeurs primaires. Il prend en compte en particulier l'abondance relative de la faune d'enrichissement cad des bactérivores cp1 et des fongivores cp2. L'Ei augmente avec la disponibilité en nutriments (azote en particulier).	$EI = \frac{e}{e+b} \times 100$ $e = \sum Ke \times n$ $b = \sum Kb \times n$ (1)
SI	Indice de structure : il donne une information sur la structure du réseau trophique du sol, et renseigne donc sur la stabilité du milieu. Il prend en compte en particulier l'abondance relative de la faune de structure cad des nématodes persistants (nématodes aux cycles de vie long et fragiles). Plus il est élevé, moins le milieu est perturbé, plus le réseau biologique du sol est complexe.	$SI = \frac{s}{s+b} \times 100$ $s = \sum Ks \times n$ $b = \sum Kb \times n$ (1)
NCR	Nematode Channel Ratio : il est calculé à partir des abondances des bactérivores (Ba) et des fongivores (Fu). Comme le CI, il renseigne sur les voies de décomposition de la matière organique du sol. Plus il est élevé, plus la voie bactérienne est importante.	$NCR = \frac{Ba}{Ba + Fu}$ (3)
MI	Indice de maturité : il informe sur la maturité du milieu et sa stabilité. Il est calculé en tenant compte uniquement des nématodes libres (phytoparasites exclus). Plus il est élevé, plus la stabilité est élevée.	$\sum Vi \times Pi$ (4)
PPI	Plant Parasitic Index : il s'agit d'un indice de maturité propre aux nématodes phytoparasites. Plus cet indice est élevé, plus le risque pour les cultures peut être important.	$\sum Vi \times Pi$ (4)
EMPREINTES METABOLIQUES		
EFOOT	empreinte d'enrichissement	$F = \sum [Ni \times (0,1 \times Wi / Vi) + (0,273 \times Wi / 0,75)]$ µg C . kg-1 de sol sec (5)
SFOOT	empreinte de structure	
PLTFOOT	empreinte des phytophages	
BACFOOT	empreinte des bactérivores	
FUNGFOOT	empreinte des fongivores	
COMFOOT	empreinte de la communauté	Elles sont calculées en prenant en compte la production de matière et la respiration des différents nématodes concernés. Pour chaque groupe, plus elles sont élevées, plus l'activité du groupe fonctionnel est importante.
<p>(1) Ke, Kb, Ks : coefficients relatifs respectivement aux différents familles des indicateurs d'enrichissement, faune basale et indicateur de structure ; n : abondance des familles considérées; (2) Fu2 : nombre de fongivores cp2; Ba1: nombre de bactérivores cp1; (3) Ba: nombre de bactérivores; Fu: nombre de fongivores; (4) Vi: valeur cp ; Pi: proportion des nématodes de classe cp considérée ; (5) Ni: abondance de la famille i; Wi: poids moyen d'un nématode de la famille i; Vi: valeur cp de la famille i</p>		

Les résultats de plusieurs empreintes sont présentés (Figure 2) :

- EFOOT : empreinte d'enrichissement
- SFOOT : empreinte de structure
- PLTFOOT : empreinte des phytophages
- BACFOOT : empreinte des bactérivores
- FUNGFOOT : empreinte des fongivores
- COMFOOT : empreinte composite de la communauté totale.

1.3 Codage des données nématofauniques des études

Les données présentes dans les articles (abondances de taxons, indices calculés) ont été importées dans la base de données ELIPTO©, Système d'Information Environnemental (SIE) dédié aux analyses nématologiques développé par ELISOL environnement. A partir des données disponibles, les autres paramètres, tels que les abondances des groupes trophiques, les indices nématofauniques, les indices de diversité et les empreintes métaboliques ont été calculés chaque fois que cela était possible de façon à compléter les données de base présentes dans les publications originelles.

La sélection des traitements retenus pour la méta-analyse a été réalisée selon les règles suivantes. Pour les études pour lesquelles les données de plusieurs répétitions étaient disponibles pour une modalité, les valeurs moyennes ont été calculées et utilisées pour chacun des paramètres étudiés, de façon à ce que le niveau de représentation soit le même quel que soit les études. Pour une étude disposant de données pour L, NL et l'association L+NL, les données L+NL n'ont pas été utilisées. Quand l'étude présentait des données pour NL et L+NL, et pas de modalité L, la comparaison a été effectuée entre NL et NL+L (cela concerne 2 études sur les 18). Quand l'étude présentait plusieurs dates de mesures, une date seulement a été conservée ; sauf pour Grabau et al.(2016) où trois dates ont été retenues en raison du très grand nombre d'analyses nématofauniques réalisées à chaque date. Les témoins « sols nus » ainsi que les témoins « végétation naturelle » hors site n'ont pas été utilisés.

Certains traitements ont été moyennés pour homogénéiser le nombre de données disponibles pour les différentes études (par exemple, moyenne de deux profondeurs échantillonnées ou moyennes des différentes espèces de NL au sein d'une étude).

1.4 Analyse des données

Compte tenu de la grande diversité des contextes d'étude, il a été choisi de travailler sur des résultats relatifs plutôt que sur les résultats bruts. L'effet des légumineuses (traitement) est estimé en comparaison avec les non-légumineuses (témoin) présentes dans la même étude, étudiées aux mêmes dates.

L'effet des légumineuses a été évalué par le % de modifications par rapport au témoin non-légumineuses :

$$\% = \frac{\text{traitement} - \text{témoin}}{\text{témoin}} \times 100$$

L'intervalle de confiance des mesures au seuil de 5% a été calculé par la formule suivante :

$$\text{Intervalle de confiance} = \text{erreur standard} \times 1,96$$

Au final, les 245 modalités (réparties entre les 3 traitements L, L+N, NL) ont été condensées en 46 modalités (différences entre L et NL dans le cas général) qui ont fait l'objet d'une étude statistique (Tableau 3) ; tous les paramètres nématofauniques n'ont pas pu être calculés pour l'ensemble des études considérées compte tenu des données disponibles dans les publications d'origine.

L'analyse a été tout d'abord réalisée sur tous types de plantes confondus, puis en séparant par type de légumineuses : légumineuses à graines (LG), légumineuses fourragères (F), arbres (A).

Tableau 3 : Etudes utilisées pour la méta-analyse

Référence	Pays	nombre de traitements (données source)	nombre de modalités finales	Légumineuses	Facteur secondaire	Témoin (non légumineuses)	Association
Légumineuses fourragères							
Viketoft et al., 2005	Suède	12	4	4 espèces de trèfle		achillée, actuelle, fétuque, marguerite, lotier, léole, baldingère, noncule	NON
Christiansen et al., 2000	Danemark	16	4	vesce	2 distances et 2 dates	orge	NON
Viketoft et al., 2008	Suède	14	2	2 espèces de trèfle		achillée, fétuque, oseille, léole	NON
Sohlenius et al., 2011	Suède	11	2	2 espèces de trèfle		oseille, léole, actuelle, fétuque, achillée	OUI
Villena et al., 2010	France (Auzeville)	18	2	luzerne/vesce		marguerite, baldingère, lotier, noncule, blé	OUI
Crotty et al., 2015	Royaume Uni	10	4	2 espèces de trèfle	2 dates	chicorée, ryegrass	NON
Légumineuses grains							
Nombela et al., 1994	Espagne	13	2	pois, pois chiche		blé, orge, avoine	NON
Georgiev et al., 2005	Danemark	8	2	vesce	2 dates	seigle	OUI
Blanchard et al., 2006	Bénin	3	1	mucuna		maïs	Uniquement
Dupont et al., 2009	Californie	4	2	pois/vesce		avoine, blé, seigle	OUI
Lesueur et al., 2010	Kenya	8	2	soja	Sans N/avec N	maïs	OUI
Villena et al., 2010	France (Auzeville)	18	6	pois, féverole, pois chiche	pas de P, 2 niveaux P	blé	OUI
Hinsinger, 2013	France (Mauguio)	26	3	féverole, pois chiche, lentille	2 niveaux P	blé	NON
Grabau et al., 2016	Waseca (USA)	42	3	soja	3 dates	maïs	NON
Arbres fixateurs d'azote							
Nombela et al., 1994	Espagne	13	1	faux genêt		chêne, olivier, figuier, vigne	NON
Zhao et al., 2014	Chine	8	2	cassia	2 dates	mangier	Uniquement
Robin et al., 2015	Congo	9	1	acacia		eucalyptus	OUI
Robin et al., 2015	Brésil	6	2	acacia	2 plantations d'acacia	eucalyptus	OUI
Robin et al., 2015	France (Restinclières)	6	1	aulne		noyer	OUI
TOTAL		245	46				

2. Résultats et discussion

2.1 Effet global des légumineuses : tous types confondus

La Figure 1 montre que la présence des légumineuses induit une augmentation significative des abondances totales de nématodes (+33%). Ces nématodes sont essentiellement des nématodes libres (+29%) et plus particulièrement des nématodes bactérivores (+43%).

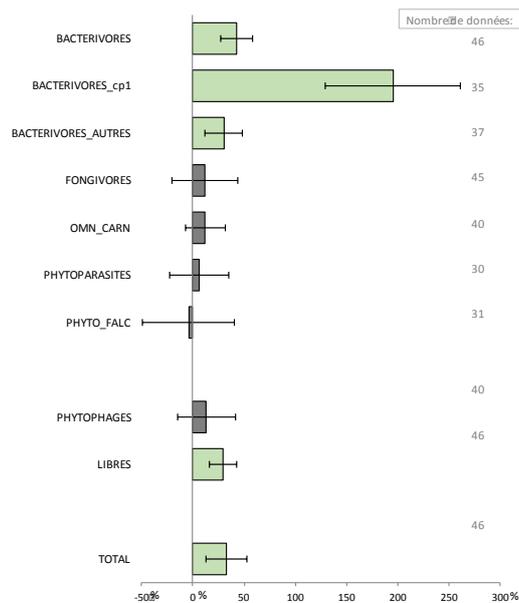


Figure 1 : Différences d'abondances de nématodes exprimées en % entre légumineuses et non-légumineuses ; valeurs moyennes et intervalle de confiance sur la moyenne. En vert : les différences sont significatives.

Parmi ceux-ci, les nématodes Bactérovores_cp1 sont les plus favorisés par la présence des légumineuses (+193%). Les nématodes Bactérovores_autres sont également favorisés, mais dans une moindre mesure (+29%). Les nématodes Bactérovores_cp1 sont des indicateurs du niveau d'enrichissement du milieu, ils se multiplient dans des milieux riches, où les communautés bactériennes exploitent des ressources abondantes et facilement dégradables (Trap et al., 2016). Ce résultat est sûrement à relier à la qualité des litières et des rhizodépôts des légumineuses, particulièrement riches en azote et en éléments facilement dégradables (DuPont et al., 2009 ; Schneider et Huyghe, 2015). Contrairement aux nématodes bactérovores, les abondances de nématodes des hauts niveaux de la chaîne trophique (omnivores et carnivores), les nématodes fongivores et les nématodes phytophages (qu'ils soient phytophages facultatifs ou phytophages obligatoires) ne sont pas significativement modifiées par la présence de légumineuses.

Ces modifications d'abondances des différents groupes fonctionnels de nématodes se répercutent sur les valeurs des indices nématofauniques (Figure 2). L'Indice d'Enrichissement (EI) est augmenté en présence de légumineuses, traduisant des flux de nutriments (en particulier d'azote) plus importants. La réduction de l'Indice de Maturité (MI) sous les légumineuses reflète une plus forte proportion des nématodes des niveaux trophiques inférieurs (bactérovores et fongivores) par rapport aux nématodes des niveaux trophiques supérieurs (omnivores et carnivores). Cette diminution de l'indice indique une spécialisation des réseaux trophiques du sol vers l'exploitation des ressources fournies dans le sol par les légumineuses. En parallèle, l'Indice de Structure (SI) n'est pas significativement modifié ; la présence des légumineuses n'induit pas de conditions favorables à la présence des nématodes sensibles, que sont les nématodes à cycles longs des hauts niveaux de la chaîne trophique (omnivores et carnivores).

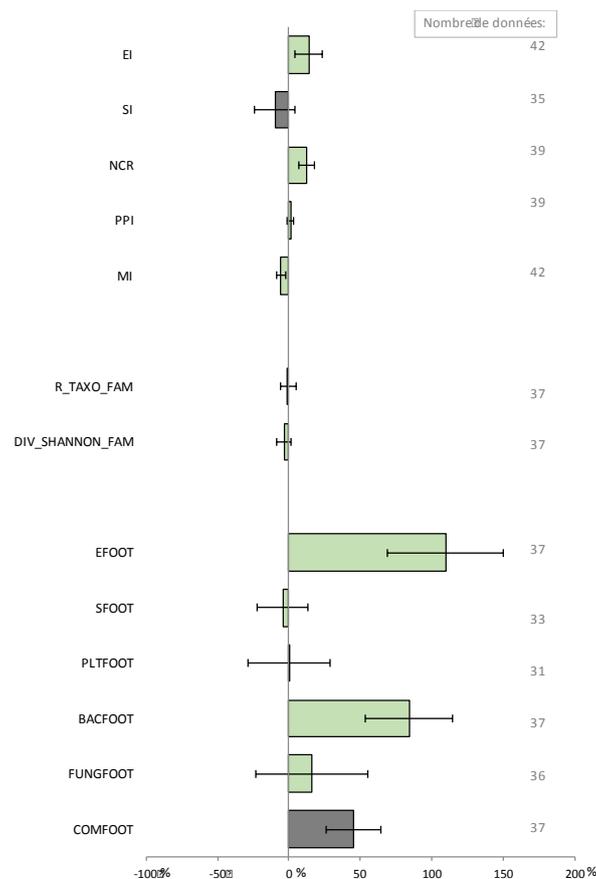


Figure 2 : Différences des indices nématofauniques, de diversité et des empreintes métaboliques entre légumineuses et non-légumineuses (en %) ; valeurs moyennes et intervalle de confiance sur la moyenne. En vert: les différences sont significatives.

L'empreinte métabolique de la communauté de nématodes « d'enrichissement » est fortement augmentée (+110%) ainsi que l'empreinte métabolique des nématodes bactériovores (+84%) ; ce sont ces nématodes qui contribuent à l'augmentation de l'empreinte métabolique de la communauté totale du sol (+45%) car les empreintes métaboliques des autres groupes (fongivores, phytophages, indicateurs de structure) ne sont pas significativement modifiées. Cette augmentation des empreintes totales traduit une augmentation de l'activité biologique des sols en présence de légumineuses en comparaison à des sols sans légumineuses.

L'indice des voies de décomposition (NCR) montre que les voies de décomposition de la matière organique sont modifiées en présence de légumineuses : les légumineuses favorisent la voie bactérienne (NCR augmentée de 12%) au dépend de la voie fongique. Enfin, la diversité taxonomique, mesurée par le nombre de morphotypes de nématodes présents et par l'indice de diversité de Shannon, n'est pas significativement différente en présence de légumineuses.

2.2 Comparaisons entre les différents types de légumineuses : légumineuses à graines, légumineuses fourragères et arbres fixateurs d'azote

La Figure 3 montre les résultats des différences entre les légumineuses et les modalités témoins en séparant les trois types de légumineuses considérées :

- Les légumineuses à graines consommables (LG),
- Les légumineuses fourragères (F),
- Les arbres fixateurs d'azote (A).

L'abondance des nématodes bactériovores est significativement augmentée pour les légumineuses à graines (LG ; +33%) et les légumineuses fourragères (F ; +42%). Pour ces dernières, les abondances des Bactériovores_cp1 et des Bactériovores_autres sont significativement augmentées (+215% et +44% respectivement) tandis que ces abondances ne sont pas significativement modifiées par les légumineuses à graines (LG).

Les abondances de nématodes fongivores sont, à l'inverse, significativement réduites pour les arbres fixateurs d'azote (A) et les légumineuses à graines consommables (LG) (-19% et -27% respectivement). En conséquence de ces effets sur les différents groupes trophiques de nématodes qui composent la nématofaune libre, l'abondance totale des nématodes libres est augmentée de 41% sous les légumineuses fourragères (F) comparativement aux non-légumineuses. Cette augmentation des abondances de nématodes libres, qui traduit une plus forte activité biologique dans les sols, n'est pas significative pour les arbres fixateurs d'azote (A) et les légumineuses à graines (LG). Les abondances de nématodes prédateurs, phytophages facultatifs et phytoparasites ne sont pas significativement différentes entre non-légumineuses et légumineuses des trois types A, LG et F.

Le EI tend à être plus élevé avec les 3 types de légumineuses (A, LG et F) ; il est significativement augmenté de 8% pour les LG : ceci traduit la forte augmentation relative des Bactériovores_cp1 au sein de la communauté des nématodes libres du sol, lié à de plus forts flux de nutriments dans le sol. La tendance sur le SI dépend du type de plante : le SI est significativement plus élevé pour les A (+15%) tandis qu'il tend à être diminué pour les légumineuses fourragères (F ; -29%, non-significatif) et qu'il ne varie pas sous les légumineuses à graines (LG). On peut faire l'hypothèse que, dans le système pérenne que constituent les plantations d'arbres, les nématodes sensibles des hauts niveaux de la chaîne trophique sont favorisés en présence d'arbres fixateurs d'azote et par l'absence du travail du sol comparativement au témoin non-légumineuses.

Le NCR tend à être plus élevé pour les 3 types de légumineuses (A, LG et F) indiquant que la voie de décomposition bactérienne est significativement favorisée par ces cultures. Cet effet est significatif avec les légumineuses de type A et LG (+14% et +12%) par rapport aux témoins non-légumineuses respectifs.

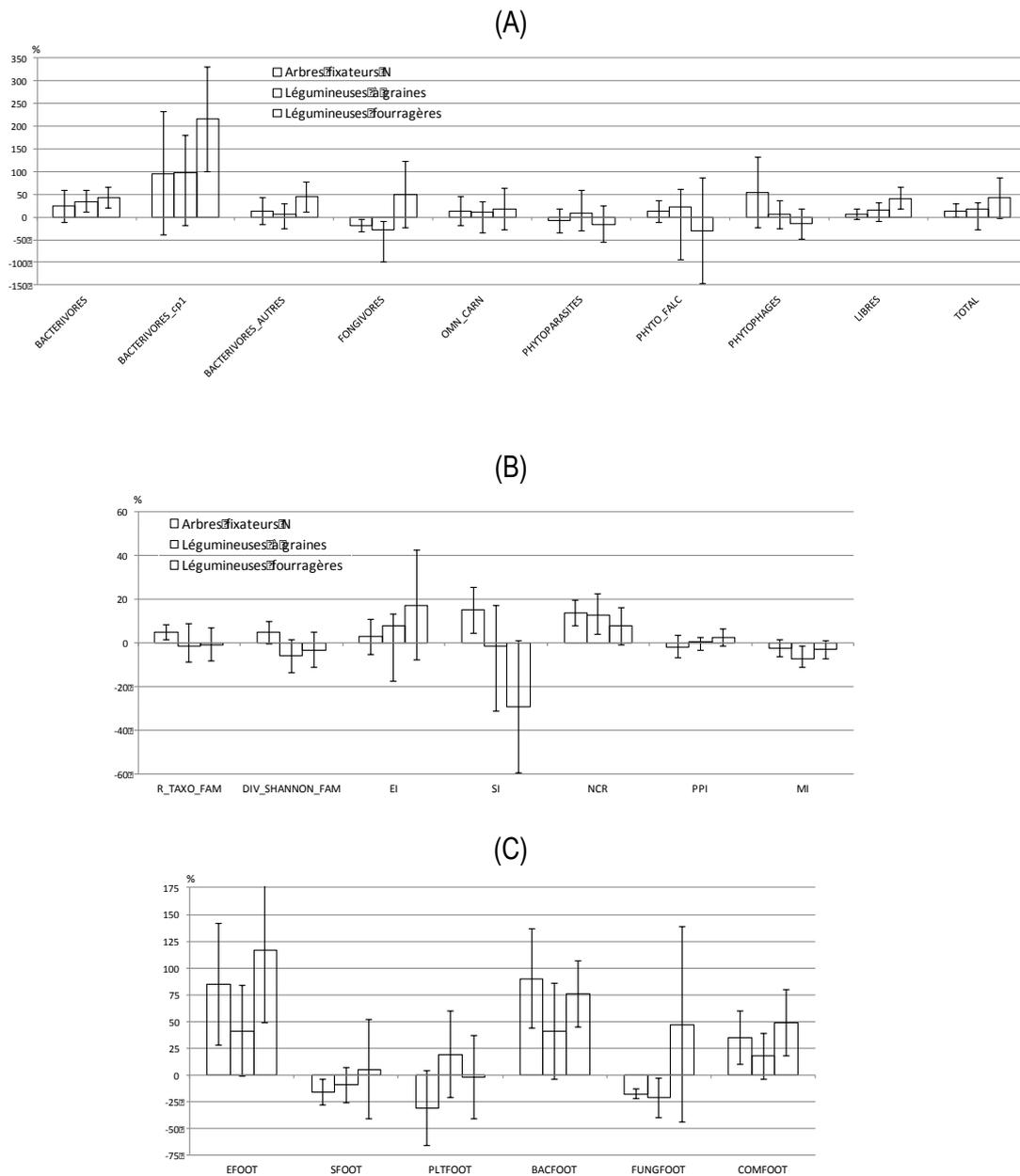


Figure 3: Différences des abondances de nématodes (A), des indices nématofauniques (B), des indices de richesses et des empreintes métaboliques (C) entre les différents types de légumineuses (en %) ; valeurs moyennes et intervalle de confiance sur la moyenne.

Cet effet des légumineuses sur les abondances de nématodes bactériovores comparativement à une culture non-légumineuse peut également être observé lorsque les cultures de non-légumineuses sont fertilisées avec des engrais inorganiques. Dans un essai de longue durée, Blanchart et al. (1998) mettent en avant des abondances de nématodes bactériovores plus élevées dans une culture mixte de maïs et de *Mucuna puriens* (une légumineuse à graine) que dans une culture de maïs pure fertilisée. Palmborg et al. (2005) montrent également que les teneurs en nitrates (NO_3^-) et ammoniacque (NH_4^+) des sols sont plus importantes sous des couverts de légumineuses ou sous des couverts mixtes contenant des légumineuses que sous des couverts de non-légumineuses. En sus, la restitution des litières des légumineuses induit généralement une augmentation des teneurs en azote minérale du sol. Par exemple, une luzerne âgée de 2 à 3 ans peut apporter un équivalent de 100 à 150kg N/ha pour la culture suivante (Scheider et Huyghe, 2015). Ainsi la présence de légumineuse permet à la fois de

stimuler l'activité bactérienne, celles des organismes bactériovores dans les sols et engendrer des flux d'azote importants, pouvant parfois égaler ceux liés à une fertilisation minérale.

Du fait de l'augmentation des abondances et/ou de la proportion des nématodes bactériovores au sein de la communauté de nématodes, l'indice MI tend à être plus faible avec les 3 types de légumineuses (A, LG et F); avec une diminution significative pour les LG (-7%).

De manière plus globale, l'empreinte d'enrichissement (EFOOT) est fortement augmentée pour les trois types de plantes (+85% ; +41% ; +116%), de la même manière que l'empreinte métabolique des bactériovores (BACFOOT) et de celle de l'ensemble de la communauté de nématodes du sol (COMFOOT). L'ensemble de ces résultats reflète une augmentation de l'activité des nématodes bactériovores et donc de l'activité bactérienne pour la dégradation des matières organiques au sein des réseaux trophiques du sol, liée à la présence des légumineuses.

L'empreinte de la communauté des nématodes fongivores (FUNGFOOT) et des nématodes de la faune de structure (SFOOT) sont diminués pour les A et les LG (-28% et -21%), reflétant une moindre activité des nématodes fongivores et des nématodes des niveaux trophiques supérieurs sous les légumineuses de type A et LG que sous leurs témoins non-légumineuses.

Conclusion

Les nématodes du sol sont représentatifs de l'activité biologique du sol ; les variations des abondances des nématodes du sol sous différentes plantes sont le résultat d'interactions biotiques entre les racines, les apports de litières, les micro-organismes, et des effets directs et indirects des plantes sur le sol (bioturbation, allélopathie...). Les légumineuses ont des impacts particuliers sur les composantes physico-chimiques des sols relativement bien documentés et en particulier liés à leur capacité à fixer l'azote atmosphérique (Schneider et Huyghe, 2015).

L'étude des nématodes du sol permet ici de mettre en évidence des effets des légumineuses sur la biologie du sol. En effet, la méta-analyse effectuée révèle des différences significatives dans l'activité biologique du sol entre les légumineuses et les non-légumineuses. Dans une majorité de cas, il y a une spécialisation du réseau trophique des sols vers une exploitation des ressources primaires par voies bactériennes. Cette spécialisation s'observe à travers des populations de nématodes bactériovores (et en particulier les Bactériovores_cp1) augmentées dans les sols soumis à l'influence des légumineuses comparativement aux sols soumis à l'influence de plantes non-légumineuses. Ces nématodes indiquent un enrichissement du milieu, c'est-à-dire une disponibilité augmentée des nutriments et une activité des décomposeurs primaires accrue.

Différents facteurs peuvent expliquer que les populations de nématodes bactériovores soient augmentées en présence de légumineuses comparativement aux non-légumineuses. Le facteur principal est sans doute la qualité des ressources nutritives que fournissent les légumineuses aux organismes du sol : lorsque les plantes sont vivantes, elles produisent des exsudats racinaires et autres rhizodépôts riches en azote. A la mort des plantes la composition biochimique des matières organiques fraîches qui demeurent dans le sol (racines parties aériennes non exportées) est également plus facilement exploitable que pour une majorité de non-légumineuses. Les résidus végétaux issus des légumineuses ainsi que leurs rhizodépôts ayant une quantité d'azote plus importante que les autres plantes, il est probable que la flore bactérienne puisse facilement les exploiter permettant ensuite le développement de nématodes bactériovores qui les consomment (Trap et al., 2016). Cette augmentation significative d'abondance des nématodes bactériovores témoigne d'un sol «enrichi» ; elle contribue à l'augmentation significative d'autres paramètres nématofauniques qui lui sont liés, en particulier : l'EI, l'EFOOT et le BACFOOT.

Cette tendance est observable dans la grande majorité des articles (DuPont et al., 2009 ; Blanchart et al., 2006 ; Vikefto et al., 2008 ; Grabau et Chen., 2016). Dans deux études (Zhao et al., 2014 et Crotty et al., 2015), ce résultat n'est pas observé : il y a au contraire une diminution des populations de nématodes bactériovores. Ceci peut s'expliquer par le contexte pédo-climatique (pH du sol notamment) et l'échelle de temps spécifiques de ces deux études ; les études ont porté sur des arbres ou sur des cultures âgées de quatre ans. La pérennité des espèces et leur physiologie peut également être responsable de cette tendance.

Ces effets observés, liés à la présence de légumineuses dans le système comparativement à des plantes non légumineuses, sont comparables aux effets mesurés suite à une fertilisation minérale, en particulier d'une fertilisation azotée (Bongers et al., 1997 ; Robin et al., 2014 ; Liu et al., 2016 ; Blanchart et al., 2006). Malheureusement, pour une majorité des études prises en compte dans la méta-analyse, il n'est pas précisé si les modalités non-légumineuses des essais ont fait l'objet d'une fertilisation minérale différente des modalités légumineuses ; on peut toutefois supposer que ce n'est pas le cas, car sinon cela aurait réduit les différences entre traitement L et NL, jusqu'à les rendre possiblement nuls. Toutefois une différence majeure entre fertilisation minérale et présence de légumineuses est la temporalité des effets sur le sol qui est sans doute plus durable avec les légumineuses qu'avec un engrais dont l'effet est beaucoup plus fugace (Wang et al., 2006)

De plus, les résultats obtenus par la méta-analyse montrent que quel que soit le type de légumineuses (arbres, plantes à graines ou fourragères), les mêmes grandes tendances existent : les populations de nématodes Bactériovores_cp1, de nématodes libres pris globalement ainsi que l'abondance totale de nématodes du sol sont augmentées, et les populations de fongivores sont un peu réduites. En revanche, la présence des légumineuses n'induit pas de conditions plus favorables aux organismes des niveaux trophiques supérieurs tels que les nématodes prédateurs ; seule la culture d'arbres fixateurs d'azote qui implique un travail du sol moindre, sur la longue durée, peut favoriser ces organismes. Il semble dans ce cas, qu'il s'agisse plus d'un effet lié aux pratiques appliquées au sol qu'un effet direct des arbres fixateurs d'azote.

Enfin, le nombre de nématodes phytoparasites ne varie pas selon le type de végétaux (fixateurs d'azote ou non), mais plutôt avec les espèces de plantes du fait de la spécificité hôte / parasite de nombreux nématodes phytophages. Le risque qu'induit la présence de phytoparasites dans les cultures est indépendant du type de plante : légumineuses ou non-légumineuses.

Il apparaît intéressant de compléter ces conclusions en approfondissant le cas de chacune des 3 types de légumineuses pour préciser expérimentalement les résultats selon les situations agricoles pour mieux les caractériser selon les modes d'exploitation des légumineuses dans les systèmes et pour expliciter l'amplitude des effets selon les contextes pédo-climatiques (Chauvin et al., 2018).

Références bibliographiques

- Blanchart E., Villenave C., Viallatoux A., Barthès B., Girardin C., Azontonde A., Feller C., 2006. Effect of a cover plant (*Mucuna pruriens* var. utilis) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in South Benin. *European Journal of soil Biology* 42, 136-144.
- Bongers T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Bongers T., Ferris H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 224-228.
- Bongers T., van der Meulen H., Korthals G., 1997. Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasitic index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* 6, 195-199.
- 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.

- Chauvin C., Schneider A., Villenave C., 2018. Evaluation de l'effet, et de l'arrière-effet, des légumineuses sur le fonctionnement biologique du sol par l'étude d'un bioindicateur : la nématofaune du sol. 2^{ème} Rencontres Francophones sur les Légumineuses, Toulouse (France).
- Christensen S., Alpehi J., Vestergård M., Vestergaard P., 2007. Nematode migration and nutrient diffusion between vetch and barley material in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1410–1417.
- Coll P., Le Cadre E., Villenave C., 2012. How are nematode communities affected during a conversion from conventional to organic farming in southern French vineyards? *Nematology* 14, 665-676.
- Crotty F.V., Fychan R., Scullion J., Sanderson R., Marley C.L., 2015. Assessing the impact of agricultural forage crops on soil biodiversity and abundance. *Soil Biology & Biochemistry* 91, 119-126.
- De Deyn G.B., Van der Putten W.H., 2005. Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 625-633.
- Djigal D., Saj S., Rabary B., Blanchart E., Villenave C., 2012. Mulch type affects soil biological functioning and crop yield of conservation agriculture systems in a long-term experiment in Madagascar *Soil and Tillage Research* 118, 11-21.
- Drinkwater L.E., Wagoner P., Sarrantonio M., 1998. Legume-based cropping systems have reduced carbon and nitrogen losses. *Nature* 396, 262.
- 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.
- Ferris H., 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology* 46, 97-104.
- Ferris H., Bongers T., de Goede RGM., 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18, 13-29.
- Georgieva S., Christensen S., Stevnbak K., 2005. Nematode succession and microfauna–microorganism interactions during root residue decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1763–1774.
- Grabau Z.J., Chen S., 2016. Influence of long-term corn–soybean crop sequences on soil ecology as indicated by the nematode community. *Applied Soil Ecology* 100, 172-185.
- Hinsinger P. (Coord), 2013. Rapport du projet Percom (AO Systerra): Peuplements complexes performants en agriculture bas intrants - Interactions multitrophiques et facilitation intergénomique : Comprendre le fonctionnement et concevoir des agro-écosystèmes fondés sur des peuplements complexes, associant plusieurs espèces (blé dur et légumineuse) ou variétés de blé dur dans un même champ, en vue de mieux exploiter les processus écologiques et ressources du sol, notamment azote et phosphore, et de réduire l'utilisation des intrants fertilisants.
- Lesueur D., Villenave C., 2010. Résultats du projet MICROBES (ANR-05-BDIV-007: Microbial Observatories for the Management of Soil Ecosystem Services in the Tropics); données non publiées, communication personnelle.
- Liu T., Chen X., Hua F., Rana W., Shena Q., Lia H., Whalenc J.K., 2016. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 199-207.
- Neher D.A., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology* 33, 161-168.
- Nombela G., Navas A., Bello A., 1994. Structure of the nematofauna in Spanish Mediterranean continental soils. *Biology and Fertility of soil* 18, 183-192.
- Robin A., Brauman A., Villenave C., Harmand J.-M., 2013. Données du projet INTENS&FIX coordonné par J.F. Bouillet (CIRAD).
- Robin A., Harmand J.-M., Delporte P., Brauman A., Marechal L., Stella Koutika L., Plassard C., Villenave C., 2014. Nematofauna as indicator of soil N availability in mixed plantations? A case study from tropical forest of Eucalyptus and Acacia in Congo. *Global Soil Biodiversity Conference: Assessing Soil Biodiversity and its Role for Ecosystem Services*, Dijon (France).

- Salomé C., Coll P., Lardo E., Metay A., Villenave C., Marsden C., Blanchart E., Hinsinger O., Le Cadre E., 2016. The soil quality concept as a framework to assess management practices in vulnerable agroecosystems: A case study in Mediterranean vineyards. *Ecologic indicators* 61, 456–465.
- Schneider A., Huyghe C., 2015. *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables*. Éditions Quæ, Versailles. 473 pages.
- Sohlenius B., Bostrom S., Viketoft M., 2011. Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes – a field experiment on grassland run for seven years. *Nematology* 13, 115-131.
- Trap J., Bonkowski M., Plassard C., Villenave C., Blanchart E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant & Soil* 398,1-24.
- Viketoft M., 2008. Effects of six grassland plant species on soil nematodes: A glasshouse experiment. *soil Biology & Biochemistry* 40, 906-915.
- 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.
- Villenave C., Saj S., Jimenez A., Betencourt E., Justes E., Hinsinger P., 2010. Level of P-input and intercropping affect soil nematode community patterns at the field scale. *ESA Agro2010*, Toulouse.
- Wang K.H., McSorley R., Marshall A., Gallaher R.N., 2006. Influence of organic *Crotalaria juncea* hay and ammonium nitrate fertilizers on soil nematode communities. *Applied Soil Ecology* 31, 186-198.
- Yeates G.W., Bongers T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74, 113-135.
- Zhao J., Wang X., Wang X., Fu S., 2014. Legume-soil interactions: legume addition enhances the complexity of the soil food web. *Plant and Soil* 385, 273-286.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL ou DOI).