

**MEMOIRE POUR L'OBTENTION DE
L'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES**

UNIVERSITE DE MONTPELLIER

**Ecole Doctorale GAIA – Biodiversité Agriculture
Alimentation Environnement Terre Eau**

**Filière
Ecologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques**

**Nématodes libres et fonctions des sols
*mécanismes et déterminisme***

Jean Trap

Institut de Recherche pour le Développement
UMR Eco&Sols

Avant-propos

Je déclare avoir respecté, dans la conception et la rédaction de ce mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, les valeurs et principes d'intégrité scientifique destinés à garantir le caractère honnête et scientifiquement rigoureux de tout travail de recherche, visés à l'article L.211-2 du Code de la recherche et énoncés par la Charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et la Charte d'intégrité scientifique de l'Université de Montpellier. Je m'engage à les promouvoir dans le cadre de mes activités futures d'encadrement de recherche. Le présent manuscrit comprend une première partie sur le candidat, une seconde partie sur les activités réalisées avant mon recrutement à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), une troisième partie mémoire de recherche sur les activités depuis mon recrutement à l'IRD, et une quatrième partie sur le projet de recherche que je souhaite développer au sein de l'unité Eco&Sols pour les prochaines années.

Résumé

Le changement climatique et l'érosion de la biodiversité qui se manifestent à l'échelle mondiale impactent notre agriculture et nous imposent une transition de l'agriculture conventionnelle vers de nouvelles pratiques plus respectueuses de l'environnement pour répondre au défi de produire durablement. Du fait de son importance agronomique, de sa faible disponibilité dans le sol, et de l'état des réserves en roches phosphatées, la gestion de la fertilité du phosphore (P) s'inscrit dans cette transition. Les nématodes bactérivores des sols, en interagissant avec les racines des plantes et les microorganismes, jouent des rôles clefs dans la mobilisation du P pour les cultures via la boucle microbienne des sols. Les travaux menés avec des approches expérimentales au laboratoire nous ont permis de quantifier les effets des nématodes sur les flux de P et sur la croissance des plantes, ainsi que d'identifier les principaux mécanismes de la boucle microbienne. La culture du riz pluvial sur les sols ferrallitiques des hauts-plateaux malgaches a servi de cadre pour identifier les leviers agronomiques susceptibles de piloter la boucle microbienne des sols, parmi lesquels la fertilisation bio-organo-minérale, la diversité végétale et la diversité génétique de la plante cultivée émergent comme prometteurs. L'analyse des effets des pratiques agricoles à l'échelle mondiale nous a également permis de proposer un outil d'aide à la décision en libre accès, SIPANEMA, qui permet de sensibiliser les utilisateurs sur les rôles joués par les nématodes. Cet outil estime les risques de pression parasitaire et de perte du fonctionnement biologique et permet à l'utilisateur de comparer différents scénarios agronomiques. Le projet de recherche proposé s'inscrit dans la nécessité de répondre aux enjeux agro-écologiques et propose d'intensifier et de piloter les interactions biologiques au sein du micro-réseau trophique du sol afin d'améliorer de manière durable les fonctions du sol et de la plante cultivée des agrosystèmes tropicaux et méditerranéens. En prenant en compte à la fois la production de connaissances académiques et le développement d'outils finalisés, le projet s'attache en priorité (i) à la boucle microbienne induite par les différents taxons de nématodes bactérivores comme modèle d'étude, (ii) aux flux de P à l'interface sol-plante, (iii) aux pratiques agricoles affectant la boucle microbienne des sols avec un accent sur la gestion des matières fertilisantes transformées et (iv) au changement climatique susceptible de moduler les effets des pratiques sur les fonctions des sols. L'objectif finalisé est d'affiner nos indicateurs en permettant de mieux prendre en compte l'intensification écologique des fonctions des sols et d'améliorer nos outils d'aide à la décision.

Remerciements

J'ai eu la chance tout au long de mon parcours d'avoir été entouré d'excellents scientifiques bienveillants et disponibles pour m'aider, me former, me conseiller, échanger et discuter. Il est évident que les résultats présentés dans ce mémoire n'auraient pas vu le jour sans tous ces échanges, et je souhaite retranscrire ce travail d'équipe à travers ces remerciements.

Je remercie très vivement Edith Le Cadre (Professeur Institut Agro Rennes-Angers), Alain Mollier (Chargé de Recherche INRAE), Céline Pelosi (Directeur de Recherche, INRAE), Stephan Hattenschwiler (Directeur de Recherche CNRS), et Sébastien Barot (Directeur de Recherche IRD) qui ont répondu positivement à ma demande d'être rapporteurs de mon HDR. C'est un honneur de vous avoir dans mon jury.

Je tiens à remercier toute l'équipe du Laboratoire Ecodiv de l'Université de Rouen au sein de laquelle j'ai réalisé ma thèse. C'est le point de départ de mes activités scientifiques que j'ai eu la chance d'initier dans un environnement tout simplement idéal pour un étudiant en thèse. Un grand merci à Michael Aubert et Thibaud Decaëns, mes directeurs de thèse, pour m'avoir mis le pied à l'étrier. Merci à Estelle L. et Estelle F, Matthieu, Fabrice, Pierre, Ana et Marthe pour vos nombreuses aides et discussions, mais aussi Gabriel et Benoit, mes deux compagnons de route. Un merci tout spécial à Benoit, à la fois confident et conseiller, pour nos nombreux échanges, son aide précieuse dans le codage R, et au-delà de la Science, pour son amitié. Un très très grand merci à Philippe, qui au-delà d'avoir été un collègue indispensable dans ma thèse, est devenu un de mes amis les plus proches. Mon passage à Ecodiv m'a profondément marqué et j'en garde un souvenir joyeux que je remémore souvent.

Je voulais également remercier l'équipe Biosol de l'ESITPA, dirigée par Karine Laval et Isabelle Gattin, pour m'avoir accueilli durant deux années au sein de leur laboratoire. Merci à elles et à Marc, Christophe, Wassila et Lisa, qui m'ont permis d'accroître mes connaissances en microbiologie du sol, et aussi, à travers le projet BioIndicateurs, de rencontrer des scientifiques d'autres laboratoires.

Mes chaleureux remerciements s'adressent à l'ensemble des membres de l'unité Eco&Sols qui m'accompagnent depuis 10 ans maintenant dans mes activités de recherche ; merci pour leur sympathie, pour leur aide dans les expériences, leur disponibilité, et tout simplement les nombreuses heures à discuter au café, à la cantine ou au laboratoire. Merci à la direction de l'unité, Jean-Luc Chotte et Laurent Cournac, de m'avoir accompagné dans mes choix. Un grand merci à toute l'équipe technique de l'unité, en particulier Carlos, Nancy, Aline, Jean-Marc, Damien, Maxime, Alain, Laurie, Cyril, Anne-Laure, Didier, Catherine, sans qui la Recherche n'existerait pas. Merci à Michelle, Farid, Mélanie, Cassandre et Isabelle pour votre soutien dans la gestion administrative de mes activités. Et enfin, un grand merci à mes collègues chercheurs de l'unité, en particulier ceux du thème 1, Eric, Claude, Mickael, Claire, Laetitia, Agnès, Amandine, Florine, Elisa, Benoît, Alain, Siobhan, Hervé, Chiara, Gabin, Tanguy, Simon, Didier, pour nos riches discussions et collaborations passées et futures. Un grand merci également à Thierry Becquer, auprès de qui j'ai eu beaucoup de plaisir à travailler et discuter, merci pour son appui en pédologie et pour tous les bons moments vécus ensemble à Madagascar et à Montpellier. Un merci également à tous les autres collègues de l'unité pour votre disponibilité et les collaborations ; je pense en particulier à Tiphaine, Lydie, Dominique, Komi, Cathy, Karel, Louis, Christophe et Michel. Un grand merci à Jean-Pierre pour son humour, sa bonne humeur, nos activités à Madagascar et les bons moments partagés dans notre bureau au LRI.

Une étape importante de mon parcours a été mon affectation au sein du Laboratoire des Radio-Isotopes à Madagascar. Ce fut une expérience inoubliable pour moi et ma famille. Je voudrais en premier lieu remercier son ancienne directrice, Pr. Lilia Rabeharisoa, et son actuelle directrice, Pr. Tantely Razafimbelo, de m'avoir accueilli au sein de leur laboratoire. Merci à toute l'équipe, Tovo, Malaladiana, Michel, Tovo, Andry, Marie-Paule, Narivo, Damase, Sarah, Odette, Fidy et tous les autres membres, pour votre accueil, votre gentillesse. J'ai une pensée émue pour Modeste qui m'a accompagné durant mon séjour, celui qui trouvait toujours une solution à nos difficultés techniques et qui apportait une gaieté communicative. Un grand merci à Damase pour son aide précieuse et sa gentillesse. Je voulais exprimer également mes remerciements à toute l'équipe de la Représentation IRD pour leur appui, Régine, Hary-liva, Hans, Noly, Philibert, Lala, Mamy. Un grand merci à Claude-Anne Gauthier, Représentante de l'Institut durant mon séjour, pour sa sympathie, son soutien, son dynamisme, sa bonne humeur et pour les réunions agréables organisées aux tables du Palissandre. Je souhaite adresser mes remerciements à tous les partenaires du dispositif SPAD à Madagascar, coordonnée d'une main de fer par Paulo Salgado. Merci à Paulo pour son efficacité et son dynamisme. Cette structure a été pour moi la pierre angulaire du succès de nos activités à Madagascar.

J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler avec l'ensemble des partenaires de ce dispositif. Un grand merci aux collègues Ciradiens de SPAD, Mathilde, Éric, Sarah, Kirsten, Aude, Jean-Michel, Jean-François, Bertrand, Hervé. Un grand merci à Patrice Autfray pour son enseignement en agronomie, pour tous les moments d'échange. J'ai beaucoup apprécié notre trio d'encadrement de la thèse de Miora. Je te suis très reconnaissant. Un merci aux membres du FIFAMANOR (Vololonain, José et les autres) et aux membres du FOFIFA (Jaqueline, Lala, Alain, Bodovololona, Richard et les autres) du dispositif.

Les résultats présentés dans ce mémoire sont le fruit du travail de nombreux étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer. Je tiens à leur exprimer ici tout ma gratitude. Je remercie particulièrement les doctorantes que j'ai encadrées ; Patricia, Manoa, Angelina, Sariaka, Miora et Margot. Merci pour leur confiance, leur joie, leur motivation, leur bonne humeur. J'espère leur avoir apporté au moins autant qu'elles m'ont apporté. Un grand merci à Jeremy pour nous avoir fait confiance dans le projet IPANEMA, pour son efficacité, sa pertinence scientifique, mais aussi son humour, et les discussions toujours intéressantes que nous avons eues.

Je voudrais exprimer ma gratitude à mes récents partenaires marocains de la Faculté des Sciences d'Agadir. Je voudrais remercier en particulier le Pr. Hassan Mayad pour sa gentillesse, sa grande disponibilité, son accueil chaleureux, sa grande motivation. J'ai hâte de pouvoir poursuivre et renforcer nos collaborations futures. Un grand merci également à Mohamed Ait Hamza pour son accueil et les échanges que nous avons eus durant ma mission. Merci à toute l'équipe du LBVRN pour son accueil.

Je tiens également à remercier Philippe Mora d'avoir été mon tuteur IRD durant mes premières années à l'Institut. Un grand merci à Cécile Villenave et Camille Chauvin de la société ELISOL Environnement. C'est toujours un plaisir de travailler avec Cécile et Camille et j'espère avoir la chance de pouvoir le faire dans les prochaines années. Merci à Cécile pour ses nombreux conseils en nématologie qui m'ont permis de mettre en place mes activités, je mesure la chance que nous avons d'avoir une grande spécialiste en nématologie à nos côtés. Merci également aux membres de l'UMR ISPA et en particulier à Christian Morel pour nos très nombreux échanges sur le phosphore. J'ai appris tellement à ses côtés, je lui suis très reconnaissant. Un grand merci également aux collègues du CEFÉ, en particulier Stephan et Johanne, pour nos collaborations actuelles sur la biodiversité des sols. Merci aussi à Laurent Thuriès pour son aide dans la thèse de Manoa.

Pour terminer (ou presque), je souhaite exprimer mes plus sincères remerciements à trois collègues qui ont joué un rôle capital, chacun à leur manière, dans mon parcours. Tout d'abord, je souhaite remercier **Michael Aubert**, Professeur à l'Université de Rouen et ancien directeur du Laboratoire Ecodiv, mon encadrant de thèse, qui m'a transmis cette passion pour la Recherche et l'importance de la rigueur scientifique. Michael m'a toujours soutenu durant et après ma thèse. Je lui serai toujours très reconnaissant pour sa pédagogie, sa disponibilité, sa grande justesse scientifique que j'envie, et sa qualité d'encadrant que je tente de reproduire avec mes étudiants. Ensuite, je remercie vivement **Claude Plassard**, Directeur de Recherche à l'INRAE qui, dès mon arrivée à l'unité Eco&Sols, m'a pris sous son aile. A travers le projet UnlockP dirigé par Claude, j'ai pu initier très rapidement la nouvelle thématique du projet que j'avais proposé au concours IRD. Claude est tout simplement la collègue que tout le monde souhaite avoir à ses côtés. D'une profonde gentillesse, toujours souriante, d'une grande humilité, Claude a toutes les réponses à mes questions. J'ai appris et j'apprends toujours copieusement à ses côtés, c'est un vrai bonheur et une chance de pouvoir travailler avec Claude. Enfin, un très grand merci à **Eric Blanchart**, Directeur de Recherche à l'IRD, qui, depuis notre premier échange sur Skype lors de ma préparation au concours, jusqu'à la relecture de ce document HDR, a toujours été à mes côtés et m'a apporté un soutien sans faille. Il m'est impossible de résumer tous les nombreux bons moments vécus avec Eric depuis maintenant 10 ans, aussi bien à Montpellier qu'à Madagascar. Sur le plan scientifique, il suffit de parcourir rapidement ma liste de production scientifique pour mesurer à quel point Eric est omniprésent. Et au-delà de la Science, Eric est un collègue toujours souriant, attentif, humble, motivant, un exemple que je tente de suivre. Pour tout cela, je lui dois un immense merci.

Et enfin, je remercie mon épouse Eléonore pour son soutien, son aide et sa patience, et mes deux fils d'être tout simplement à mes côtés. Merci pour votre présence qui m'apporte le bonheur au quotidien.

Table des matières

<i>Avant-propos</i>	2
<i>Résumé</i>	3
<i>Remerciements</i>	4
<i>Table des matières</i>	6
PREMIERE PARTIE - PRESENTATION DU CANDIDAT	8
I.1. Résumé de mon parcours académique et professionnel	9
I.2. Curriculum vitae détaillé	10
I.3. Synthèse de la production scientifique et des collaborations	30
DEUXIEME PARTIE - L'AVANT IRD	32
II.1. Introduction	33
II.2. Relations flux d'azote et macro-morphologie de l'épisolum humifère	34
II.3. Communautés microbiennes du sol	35
II.4. Indicateurs biologiques de la qualité des sols	37
TROISIEME PARTIE – MES RECHERCHES A L'IRD	38
III.1. Contexte et cadre conceptuel	39
<i>III.1.1. Changement climatique, crise de la biodiversité et agroécologie</i>	39
<i>III.1.2. Intensification écologique des processus des sols : cadre théorique</i>	39
<i>III.1.3. Energie et lutte contre les mécanismes écologiques</i>	40
<i>III.1.4. S'inspirer des écosystèmes en équilibre dynamique</i>	41
III.2. La gestion du phosphore en agriculture : un enjeu majeur pour une agriculture durable	41
<i>III.2.1. Cycle du phosphore</i>	41
<i>III.2.2. Les enjeux de la gestion de la fertilité phosphatée</i>	43
<i>III.2.3. Développement des écosystèmes terrestres et phosphore - l'importance du P organique</i>	46
III.3. Mobiliser le P via la boucle microbienne des sols	47
<i>III.3.1. Minéralisation du P organique par, et surtout pour les microorganismes!</i>	47
<i>III.3.2. Le P microbien, puits et source de P pour la plante</i>	50
<i>III.3.3. Libérer le P microbien, l'aide précieuse de la boucle microbienne</i>	51
<i>III.3.4. Mécanismes du recyclage du P organique par les nématodes</i>	60
<i>III.3.5. Bactéries, nématodes bactérivores et champignons mycorrhiziens ; les forces alliées pour mobiliser le P organique</i>	67

III.4. Nématodes libres des sols et pratiques agricoles : cas des sols ferrallitiques de Madagascar	73
<i>III.4.1. Contexte agro-pédologique</i>	73
<i>III.4.2. Fertilité et vulnérabilité des Ferralsols de Madagascar</i>	73
<i>III.4.3. Effets des pratiques agricoles sur les nématodes des sols</i>	75
III.5. Impact des pratiques agricoles sur les nématodes à l'échelle globale	84
III.6. Vers un outil d'aide à la décision - SIPANEMA	87
<i>III.6.1. Introduction de l'outil</i>	87
<i>III.6.2. Le calcul du RFB (Risque sur le Fonctionnement Biologique)</i>	88
<i>III.6.3. Le calcul du RPP (Risque de Pression Parasitaire due aux nématodes phytoparasites)</i>	90
<i>III.6.4. Présentation des résultats dans l'Application SIPANEMA</i>	91
III.7. Changement climatique et boucle microbienne des sols	92
<i>III.7.1. Réponse des nématodes à l'élévation du CO₂ atmosphérique</i>	92
<i>III.7.2. Effets croisés de la boucle microbienne et de l'élévation du CO₂ atmosphérique</i>	94
III.8. Outils méthodologiques pour explorer la diversité des nématodes	96
<i>III.8.1. NEMATRAIT</i>	94
<i>III.8.2. NEMATOR</i>	97
QUATRIEME PARTIE - PROJET SCIENTIFIQUE	99
IV.1. Problématique et structure générale du projet	100
IV.2. Objectifs spécifiques et organisation	101
<i>IV.2.1. Axe 1. Mécanismes de la boucle microbienne des sols et diversité des nématodes bactérivores</i>	101
<i>IV.2.2. Axe 2. Pratiques agricoles</i>	108
<i>IV.2.3. Axe 3. Changement climatique</i>	110
<i>IV.2.4. Axe 4. Bio-indication et intensification écologique</i>	111
IV.3. Sites d'études	112
IV.4. Conclusion	113
Références bibliographiques	114
Liste des figures	128
Liste des tableaux	135
Annexes	136

**PREMIERE PARTIE – PRESENTATION DU
CANDIDAT**

I.1. Résumé de mon parcours académique et professionnel

J'ai réalisé une grande partie de mon parcours académique à l'Université d'Orléans, depuis le D.E.U.G « Sciences de la Vie et de la Terre » (2001-2003) jusqu'à la première année de Master « Ecosystèmes Terrestres et Action de l'Homme » en 2005 après une Licence en Biologie des Organismes. A travers des stages en Licence et en Master I avec le Pr. J-C. Vala sur l'entomofaune des jachères fleuries, j'ai eu la chance d'être initié à la taxonomie et à l'écologie des écosystèmes terrestres. Ce fut ma première véritable expérience scientifique en biodiversité des écosystèmes terrestres qui a fait naître cette passion qui m'anime depuis.

Après l'obtention d'un Master II en Ecologie et Environnement à l'Université Paris Sud, je me suis orienté vers un stage en écologie fonctionnelle des sols en 2006, proposé par le laboratoire ECODIV de l'Université de Rouen sous la direction de Pr. M. Aubert. Je n'avais jamais fait d'écologie fonctionnelle avant ce stage et j'étais très curieux de connaître les méthodes permettant d'accéder aux mesures de biomasse microbienne et des flux de nutriments dans le système sol. C'est donc la technique qui a attisé ma curiosité dans un premier temps et qui m'a incité à faire ce stage. Je réalise aujourd'hui que ce stage a constitué une étape très importante dans ma vie professionnelle en amorçant ma carrière de chercheur en écologie fonctionnelle des sols. J'ai poursuivi ce travail d'écologie fonctionnelle dans le cadre d'une thèse, dans la même équipe, sous l'encadrement de Pr. T. Decaëns et Pr. M. Aubert. Ce travail de thèse s'est attaché à mieux comprendre les mécanismes de contrôle du cycle de l'azote à l'interface sol-plante le long d'une chronoséquence de hêtraie normande en lien avec les changements macro-morphologiques de l'épisolum humifère. J'ai eu la chance de bénéficier au sein de cette équipe d'un environnement humain et matériel idéal pour mener une thèse, d'aborder l'écologie fonctionnelle, la microbiologie, la pédologie et la foresterie.

Afin de finaliser ma thèse, je fus Attaché Temporaire en Enseignement et en Recherche en 2009-2010 l'Université de Rouen puis j'ai réalisé un post-doctorat de 2 ans au sein du laboratoire Biosol (actuellement l'unité AGHYLE) de l'Ecole Supérieur d'Ingénieur des Techniques et Pratiques Agricoles (actuellement UniLasalle Institut Polytechnique) sous l'encadrement de Dr. K. Laval et Dr. I. Gattin entre 2010 et 2012. Cette expérience post-doctorale, qui m'a été offerte par l'équipe Biosol, m'a permis de développer des compétences en microbiologie des sols et d'aborder la thématique complexe de la bio-indication. Dans le cadre du programme BioIndicateur II, j'ai pu en effet travailler sur le développement des indicateurs (micro)biologiques des sols permettant de renseigner la qualité du sol. Poursuivre dans la Recherche Scientifique était pour moi plus qu'un souhait, même si j'ignorais comment perdurer dans cette voie professionnelle.

Après un échec en 2011 sur un concours CEMAGREF, j'ai eu la chance de rejoindre l'unité mixte de recherche Eco&Sols à Montpellier, en tant que chargé de recherche IRD en octobre 2012 sur un projet de recherche sur la boucle microbienne et le recyclage des nutriments dans les sols. Le projet de recherche que je développe depuis s'inscrit dans la nécessité de répondre aux enjeux agro-écologiques qui exigent (1) une connaissance approfondie des processus écologiques et biologiques impliqués dans les fonctions des sols : e.g. la régulation de la production des nutriments, les cycles biogéochimiques, la croissance, la nutrition et la protection des plantes cultivées et (2) une identification des leviers agronomiques susceptibles de piloter ces processus écologiques des sols pour une durabilité de la fourniture des services agrosystémiques. La problématique générale de mon projet de recherche est la suivante : **Comment intensifier et piloter les interactions biologiques au sein du micro-réseau trophique du sol afin d'améliorer de manière durable la croissance et la nutrition des plantes cultivées des agrosystèmes méditerranéens et tropicaux ?** J'ai initié mon projet de recherche sur le riz pluvial à Madagascar en 2014 avec les membres du thème 1 de l'unité et les partenaires, en particulier le Laboratoire des Radio-Isotopes de l'Université d'Antananarivo au sein duquel j'ai été affecté entre 2015 et 2019. J'ai également développé mon projet avec les membres de mon unité sur d'autres chantiers au Sud, notamment en Thaïlande, au Sénégal, en Côte d'Ivoire et plus récemment dans la région Méditerranéenne (France et Maroc).

I.2. Curriculum vitae détaillé

JEAN TRAP

Chargé de Recherche – Institut de Recherche pour le Développement

Je suis écologue des sols au sein de l'UMR Eco&Sols, spécialiste de la biodiversité des sols et des flux biogéochimiques. Mes travaux portent sur les relations entre les organismes du micro-réseau trophique du sol et la disponibilité des nutriments en lien avec l'usage des sols. J'étudie particulièrement les interactions entre les racines, les microorganismes et les formes libres de nématodes et la disponibilité du phosphore pour les plantes. Mes travaux s'inscrivent dans l'intensification écologique des fonctions des sols, les Sciences de la Durabilité et l'innovation agronomique pour un usage durable des sols.



Unité

UMR Eco&Sols – Ecologie fonctionnelle et cycles biogéochimiques des sols et des agrosystèmes

Disciplines & Thématiques

Ecologie des sols, Ecologie fonctionnelle ; Biodiversité, Cycles biogéochimiques, Recyclage du Phosphore, Nématodes, Boucle microbienne, Communautés microbiennes, Mycorhizes, Agro-écologie, Sécurité alimentaire, Sols et agro-écosystèmes tropicaux, Changement climatique, Pratiques agricoles, Sciences de la Durabilité, Transfert de connaissance, Diffusion de la recherche, Région Méditerranéenne, Madagascar, Maroc, Afrique de l'Ouest, Asie du Sud-Est.

Site personnel jeantrap.wixsite.com/jeantrap

ResearchGate www.researchgate.net/profile/Jean-Trap

Twitter twitter.com/JeanTrap1

ORCID orcid.org/0000-0002-9269-1296

Etat civil

Nom Prénom : TRAP Jean

Nationalité : française

Age : 39 ans

Situation familiale : marié, deux enfants

Adresse professionnelle : UMR Eco&Sols (IRD, INRAE, CIRAD, Institut Agro), Bâtiment 12, 2 Place Viala, 34060 Montpellier

Téléphone : 33+ (0)4 99 61 21 41

Email : jean.trap@ird.fr

Parcours académique

- **2006-2010** : Doctorat en écologie fonctionnelle (mention Très honorable avec félicitations du jury). Laboratoire Ecodiv - Université de Rouen.
- **2005-2006** : Master 2 Ecologie & Environnement, Université Paris Sud Orsay.
- **2004-2005** : Master 1 Ecosystèmes Terrestres et Action de l'Homme, Université d'Orléans.
- **2003-2004** : Licence de Biologie des Organismes, Université d'Orléans.

Parcours professionnel

- **Depuis 2019** : Nouvelle affectation. Montpellier, France.
- **2015-2019** : Nouvelle affectation. Laboratoire des Radio-Isotopes, Université d'Antananarivo, Madagascar.
- **2012-2015** : Chargé de Recherche CR2 Institut de Recherche pour le Développement. UMR Eco&Sols (IRD, CIRAD, INRAE, Institut Agro). Montpellier, France.
- **2010-2012** : Contrat post-doctoral en écologie microbienne des sols, Ecole Supérieure d'Ingénieur des Pratiques et Techniques Agricoles. Programme ADEME « Bioindicateur ». Mont Saint Aignan.
- **2009-2010** : Attaché Temporaire en Enseignement et Recherche, Université de Rouen. Ecodiv. Mont Saint Aignan.
- **2006-2009** : Moniteur, Université de Rouen. Ecodiv. Mont Saint Aignan.

Missions internationales

- **2022** : Une mission d'un mois à Agadir, Maroc. Construction d'un partenariat Eco&Sols-Faculté des Sciences.
- **2020** : Une mission d'un mois à Antananarivo, Madagascar. Activités de recherche dans le cadre du projet SECURE.
- **2017** : Une mission de trois semaines à l'Université de Wageningen sur l'identification des nématodes
- **2013-2014** : Deux missions de trois semaines chacune en Thaïlande. Rencontre des partenaires, échantillonnage de la faune du sol et mise en place d'expériences de décomposition des litières au sein des peuplement d'hévéa.
- **2013-2014** : Deux missions de trois semaines chacune à Madagascar. Rencontre des partenaires. Mise en place des projets de recherche et du laboratoire de Biologie du Sol.
- **2013** : Une mission d'une semaine à Dakar, Sénégal. Rencontre des partenaires et des sites.

Valorisation scientifique

- **45 articles** dans des revues internationales avec comité de lecture et facteur d'impact dont **13** en premier auteur et **9** en dernier auteur. **19** articles co-signés avec les partenaires du Sud.
- **6 articles** dans des revues sans facteur d'impact dont 2 co-signés avec le Sud.
- Indice H (Scopus): **16** (1159 citations).
- **4.8** Impact facteur moyen des revues (1.22 – 42.70 min-max).
- **5** chapitres de livre.
- **62** communications dans congrès nationaux et internationaux (poster et oral).
- **11** conférences invitées.
- **25** productions de vulgarisation, diffusion de la culture scientifique, outil d'aide à la décision.

Encadrement et formation

- **1** chercheur post-doctorant en France en 2019 (10 mois) et **7** doctorants (4 comme unique encadrant, 3 comme co-encadrant) dont 5 au Sud.
- **21** étudiants de Master dont 12 au Sud depuis 2015.
- **Participation régulière** à l'école thématique « Sols et services écosystémiques » à Madagascar depuis 2015.
- **Participation régulière** dans le Master « Ecologie & Environnement » (Montpellier SupAgro), le Master ABC de l'ESSA (Madagascar) et d'autres formations depuis 2015.

Projets de recherche

1. Coordinateur

- **O-NEMATO-P.** 2022-2024. Optimiser le recyclage du phosphore par les nématodes. Financé par **ANR JCJC**. Budget 237 000€. France.
- **IPANEMA.** 2019-2020. Impact des pratiques agricoles sur la nématofaune. Financé par l'**AFB**. Budget 76 000€. France.
- **INDICE.** 2015-2016. Développement d'indicateurs de la boucle microbienne en riz pluvial à Madagascar. Financé par **Agropolis Fondation**. Budget 30 000€. Madagascar.
- **BAC-RIP.** 2016-2017. Identification des compartiments et des flux de phosphore assimilable sous la régulation des BACtérivores dans la rhizosphère du riz sur sol tropical à l'aide du Radlo-isotope 33P. Financé par **CNRS EC2CO**. Budget 15 000€. Madagascar.

Projets en cours d'évaluation retenus pour la seconde phase

- **EcoNEMAR.** Eco-intensification pour une gestion intégrée et durable des nematodes dans les systèmes horticoles de la biosphère de l'Arganier. Porteur Sud Pr. El Hassan Mayad. Coordinateur IRD J. TrapBailleur **IRD**. Budget 50 000€. Maroc.
- **NEMABIOME.** Le microbiome des nématodes bactériovores des sols. Coordinateur J. Trap. Bailleur **CNRS EC2CO**. Budget 50 000€. France.

2. Responsable de Work Packages

- **EcoAfrica.** 2017-2021. ECOlogical intensification pathways for the future of crop-livestock integration in AFRICAn agriculture. Coordinateur : FIFAMANOR. Financé par **African Union**. Budget 875 000 €. Madagascar. 2017-2021.
- **SOCA.** 2017-2021. Beyond climate, soil C sequestration to sustain family farming in the Tropics. Coordinatrice : L. Chapuis-Lardy. Financé par **BNP Paribas Fondation**. Budget 707 000 €. Madagascar, Bénin, Cameroun, Sénégal, Côte d'Ivoire.
- **SECURE.** 2017-2020. Restoration of soil functions Soil ECOlogical function Restoration to enhance agrosystem services in rainfed rice cropping systems in agroecological transition. Coordinateur: E. Blanchart. Financé par **Agropolis Fondation**. Budget 240 000€. Madagascar.

3. Participant

- **DINAAMICC.** 2022-2025. Démarches intégrées et accompagnement pour une agriculture familiale à Madagascar innovante et résiliente aux changements climatiques. Coordinateur : B. Muller. Financé par Union Européenne Projet Desira. 4 300 000 €. France.
- **IFOSSA.** 2022-2024. Distribution des réseaux d'interactions et des fonctions dans un système spatialement hétérogène, cas de l'agroforesterie. Coordinateur : M. Hedde. Financé par Metaprogramme Biosefair. Budget 43 245€. France.
- **Innov'Earth.** 2022-2024. Innovative agricultural nature-based solutions to reduce climate change, land degradation and food insecurity: the potential of earthworms and vermicompost in small tropical farms. Coordinateur : E. Blanchart. Financé par **Agropolis Fondation**. Budget 196 452€. Madagascar.
- **BELOW.** 2021-2023. Soil Biodiversity and Ecosystem multifunctionality in Occitanie under water constraints. Coordinateurs : G. Freschet & S. Hattenschwiler. Financé par la **Région Occitanie** (BiodivOc). Budget 330 000€. France.
- **eCO2THREATS.** 2019-2022. Alteration of plant nutrients content by elevated CO₂: consequences for crop quality, human health and environmental protection. Coordinateur : A. Goujon. Financé par MUSE. Budget 360 000€. France.
- **STRADIV.** 2015-2018. System approach for the TRAnSition to bio-DIVersified agroecosystems - from process analysis to multi-scale co-conception with actors. Coordinateurs : E. Scopel & Ph. Tixier. Financé par Agropolis Fondation. Madagascar.

- **Cammisole**. 2014-2019. Effet du Changement global en Afrique de l'ouest et à Madagascar sur la diversité des Microorganismes du Sol et ses conséquences sur les services Ecosystémiques. Coordinatrice : L. Bernard. Financé par la FRB. Budget 190 000€. France, Madagascar, Afrique de l'Ouest (Mali, Burkina Faso, Sénégal, Ghana).
- **UnlockP**. 2012-2016. Mobilisation des réserves de Phytate du sol : quelles sont les clefs nécessaires pour accéder au phosphore de ce trésor ? Coordinatrice : C. Plassard. Financé par l'ANR. Budget 250 000€. France.

Projets en cours d'évaluation retenus pour la seconde phase

- **Sharing Med**. Soil Health and Agriculture Resilience through an Integrated Geographical information systems of Mediterranean Drylands. Coordinateur S. Saia. Coordinateurs IRD T. Chevallier. Bailleurs **ANR PRIMA**. Budget 4 000 000€. Zone méditerranéenne.

Animation et évaluation de la recherche et expertise

- Responsable de l'animation de l'axe **GFSE** (Gestion de la Fertilité et Services Ecosystémiques) du DP (Dispositif Partenarial) SPAD (Système de Production d'Altitude et Durabilité) entre 2015 et 2019.
- Membre adjoint du conseil UMR Eco&Sols depuis 2017. Réélu en 2022.
- Membre de l'équipe d'animation de la **CoSav Biodiversité** (IRD) depuis 2022.
- Membre élu de la **Commission Scientifique Sectorielle 3** « Sciences des systèmes écologiques » de l'IRD entre 2020 et 2024.
- Membre nommé du **jury** CIRAD PERSYST-01-CDI-5776 pour le poste Chercheur.e en biologie fonctionnelle des sols tropicaux à Eco&Sols en 2022.
- Membre nommé du **jury** de l'INRAE Ingénieur de Recherche 06 en 2021.
- Membre nommé du **jury** IRD Ingénieur de Recherche 03 2020 BAP ABCDE.
- Nématologiste – Identification des nématodes des sols à la famille et au genre
- Référent pour de nombreuses revues internationales (e.g., Pedobiologia, Biology and Fertility of soil, New phytologist, Applied soil ecology, Soil Biology & Biochemistry, European Journal of Soil Biology, Geoderma, Agriculture, Ecosystems and Environment)
- **2021 Examineur** de la thèse de MASSON Anne-Sophie. Le microbiote associé aux racines de riz dans un contexte d'infection par des nématodes phytoparasites : une approche écologique d'un système plante-pathogène. UMR Montpellier Ecole Doctorale GAIA. Unité de recherche UMR PHYM.
- **2021 Examineur** de la thèse de DETREY Jeremy. Pratiques agro-écologiques en micro-fermes maraichères : influence de la culture sur butte et de l'association végétales des cultures sur les performances végétales de la tomate et des nématodes bioindicateurs du fonctionnement du sol. Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées Université de Poitiers.
- **2019 Examineur** de la thèse de RAHANTALALAO-RAKOTONIRAINY Solonirina Holy Ravaka. Déterminants physico-chimiques de la phyto-disponibilité du phosphore dans les sols malgaches. Ecole Doctorale A2E Université d'Antananarivo.
- **2018 Examineur** de la thèse de MANITRANIRINA Henintsoa. Dynamique et disponibilité du phosphore : cas d'un sol ferrallitique malgache. Ecole Doctorale A2E Université d'Antananarivo & GAIA Montpellier.
- **2022-2024 Membre** du comité de pilotage de BIRYOL Charlotte. Impact de la gestion forestière et du changement climatique sur la biodiversité du sol et le processus de décomposition des litières en forêt. Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie.
- **2022-2025 Membre** du comité de pilotage de FEI Chao. Understanding the recycling of organic phosphorus under Mediterranean agroforestry. Ecole Doctorale GAIA Montpellier.
- Mise en place d'un laboratoire de Biologie du Sol au Laboratoire des Radio-Isotopes de l'Université d'Antananarivo.

Liste complète des publications

Les publications sont classées par ordre chronologique. « ^{SUD} » indique que la publication est co-signée avec un partenaire du Sud. Les étudiants encadrés sont soulignés.

• Articles parus dans des revues indexées


- [45] 2022_7. Hedde M, Blight, Biones M.J.I, Bonfanti J, Brauman A, Brondani M, Calderon Sanou I, Clause J, Conti E, Cortet J, Decaëns T, Erktan A, Gérard S, Goulpeau A, Iannelli M, Joiem-Boulanger S, Jouquet P, Le Guillarme N, Marsden C, Martinez Almoyna C, Mulder, C, Perrin W, Pétilion J, Pey B, Potapov A, Si-moussi S, Thuiller W, Trap J, Vergnes, Zaytsev. Avoiding cacophony in soil fauna classifications. *Geoderma*, 426, 116073.
- [44] 2022_6. Brondani M, Plassard C, Ramstein E, Cousson A, Hedde M, Bernard L, Trap J. Morpho-anatomical traits explain the effect of bacterial-feeding nematodes on soil and plant functions. *Geoderma*, 425, 116068.
- ^{SUD}[43] 2022_5. Raminoarison M, Blanchart E, Razafimbelo T, Thuriès L, Trap J. Chemical and biochemical quality of organic and/ or mineral fertilization resources – A dataset from the Highlands of Madagascar. *Data in Brief*. 108458
- ^{SUD}[42] 2022_4. Razafimbelo T, Albrecht A, Becquer T, Bernard L, Chevallier T, Erktan A, Chapuis-Lardy L, Trap J, Andriamananjara A, Rabenarivo M, Rapolisy T, Rakotoson T, Ramifehiarivo N, Razafindrakoto, Blanchart E. Priorities for soil research and sustainable management in Madagascar. *Geoderma Regional*, 29 e00518.
- ^{SUD}[41] 2022_3. Razafintsalama H, Trap J, Rabary B, Razakatiana A.T.E, Heriniaina R, Rabehrisoa L, Becquer T. Effect of Rhizobium inoculation on growth of common bean in low fertility tropical soil amended with phosphorus and lime. *Sustainability*, 14, 4907.
- ^{SUD}[40] 2022_2. Rasoarinaivo A, Razafimbelo T, Blanchart E, Chapuis-Lardy L, Chevallier T, Bouillet J-P, Trap J. Specific effects of tree species on soil carbon sequestration in a rice-tree association mesocosm experiment: Evidence from natural ¹³C abundance. *Rhizosphere*, 21: 100485.
- [39] 2022_1. Sebag D, Verrecchia E.P, Adatte T, Aubert M, Cailleau G, Decaëns T, Kowalewski I, Trap J, Bureau F, Hedde M. Size-fractions of organic matter pools influence their stability: applying Rock-Eval® analysis to Beech forest soils. *Pedosphere*, 32(4):1-11.
- ^{SUD}[38] 2021_10. Razafintsalama H, Sauvadet M, Trap J, Autfray P, Ripoche A, Becquer T. Legume nitrogen fixation and symbioses in low-inputs rainfed rice rotations. *Sustainability*. 13(22): 12349
- [37] 2021_9. Puissant J, Villenave C, Chauvin C, Plassard C, Blanchart E, Trap J. Quantification of global impact of agricultural practices on soil nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*. 161: 108383.
- ^{SUD}[36] 2021_8. Ripoche A, Autfray, P, Rabary B, Randriamanantsoa R, Blanc E, Trap J, Sauvadet M, Becquer T, Letourmy. *Increasing plant diversity promotes ecosystem functions in rainfed rice based short rotations in Malagasy highlands. Agriculture, Ecosystems & Environment*. 320: 107576.
- ^{SUD}[35] 2021_7. Sauvadet M, Trap J, Damou G, Plassard C, van den Meersche, Achard, R, Allinne C, Autfray P, Bertrand I, Blanchart E, Deberdt P, Enock S, Essobo J-D, Freschet, G.T, Hedde, M, de Melo Virginio Filho E, Rabary B, Rakotoarivelo M, Randriamanantsoa R, Rhino B, Ripoche A, Rosalie E, Saj S, Becquer T, Tixier P, Harmand J-M. Agroecosystem diversification with legumes or non-legumes improves differently soil fertility according to soil type. *Science of the Total Environment*, 795:148934.

- SUD[34] 2021_6. **Trap J**, Ranoarisoa P, Raharijaona S, Rabeharisoa L, Plassard C, Mayad E.L, Bernard L, Becquer T, Blanchart E. Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability*, 13(13), 7181.
- SUD[33] 2021_5. Vain A.C, Rakotondrazafy N, Razanamalala K, **Trap J**, Marsden C, Blanchart E, Bernard L. The fate of primed soil carbon between biomass immobilization and respiration is controlled by nutrient availability. *European Journal of Soil Biology*, 105: 103332.
- SUD[32] 2021_4. Ratsiatosika O, Blanchart E, Razafimbelo E, Razafindrakoto M, vom Brocke K, Cao-Hamadou T, Rakotomalala J, Ramanantsoanirina A, **Trap J**. Does rice breeding affect the ability of plants to interact with earthworms in nutrient-depleted Ferrasols? *Applied Soil Ecology* 163: 103958.
- SUD[31] 2021_3. **Trap J**, Ranoarisoa P, Irshad U, Plassard C. Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture* 11(157):1-9.
- SUD[30] 2021_2. Ratsiatosika O, Razafindrakoto M, Razafimbelo T, Rabenarivo M, Becquer T, Bernard L, **Trap J**, Blanchart E. Earthworm inoculation improves upland rice crop yield and other agrosystem services in Madagascar. *Agriculture* 60(11):1-14.
- SUD[29] 2021_1. **Trap J**, Blanchart E, Ratsiatosika, O, Razafindrakoto M, Becquer T, Andriamananjara A, Morel C. Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on rice P nutrition and plant available? *Applied Soil Ecology*, 160:103867.
- SUD[28] 2020_5. Razakatiana A.T.E, **Trap J**, Baohanta R.H, Raherimandimby M, Le Roux C, Duponnois R, Ramanankierana H, Becquer T. Benefits of dual inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia on *Phaseolus vulgaris* planted in a low-fertility tropical soil. *Pedobiologia – Journal of soil Ecology*, 83 (2020) 150685.
- SUD[27] 2020_4. van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle D.A, de Goede R.G.M, Adams B.J, Ahmad W., Andriuzzi W. S, Bardgett R.D, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares J.E, Caruso T, Chen X, Costa S.R, Creamer R, Castro J.M, Dam M, Caixeta L, Djigal D, Escuer M, Griffiths B.S, Gutiérrez C, Hohberg K, Kalinkina D, Kardol, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin A.A, Li Q, Liang W-J, Magilton M, Marais M, Rodriguez Martin J.A, Matveeva E, Mayad E.H, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Nguyen T.A.D, Nielsen U.N, Okada H, Palomares-Rius J.E, Pan K, Peneva V, Pelissier L, da Silva J.C.P, Pitteloud C, Powers T.O, Powers K, Quist J.W, Rasmann S, Sánchez S, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov A.V, **Trap J**, van der Putten W.H, Vestergård M, Villenave C, Waeyenberge L, Wall D, Wilschut R, Wright D.R, Yang J-I, Crowther T. W. A global database of soil nematode abundance and functional group composition. *Scientific Data*, 7(1), 1-8.
- SUD[26] 2020_3. Ranoarisoa M.P., **Trap J**, Pablo A.-L, Dezette D, Plassard C. Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with phytate. *Soil Biology & Biochemistry*, 143, 107728.
- SUD[25] 2020_2. Raminoarison M, Razafimbelo T, Rakotoson T, Becquer T, Blanchart E, **Trap J**. Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in Ferrasols : a greenhouse nutrient-omission trial. *Journal of Plant Nutrition*, 43(2), 270-284.
- SUD[24] 2020_1. Blanchart E, Ratsiatosika O, Raveloson H, Razafimbelo T, Razafindrakoto M, Sester M, Becquer T, Bernard L, **Trap J**. Nitrogen supply reduces the earthworm-silicon control on rice blast disease in a Ferrasol. *Applied Soil Ecology*, 145, 103341.
- SUD[23] 2019_3. van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle D.A, de Goede R.G.M, Adams B.J, Ahmad W., Andriuzzi W. S, Bardgett R.D, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares J.E, Caruso T, Chen X, Costa S.R, Creamer R, Castro J.M, Dam M, Caixeta L, Djigal D, Escuer M, Griffiths B.S, Gutiérrez C,

Hohberg K, Kalinkina D, Kardol, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin A.A, Li Q, Liang W-J, Magilton M, Marais M, Rodriguez Martin J.A, Matveeva E, Mayad E.H, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Nguyen T.A.D, Nielsen U.N, Okada H, Palomares-Rius J.E, Pan K, Peneva V, Pelissier L, da Silva J.C.P, Pitteloud C, Powers T.O, Powers K, Quist J.W, Rasmann S, Sánchez S, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov A.V, **Trap J.**, van der Putten W.H, Vestergård M, Villenave C, Waeyenberge L, Wall D, Wilschut R, Wright D.R, Yang J-I, Crowther T. W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572 (7768), 194-198.

🏆 *As of March/April 2022, this highly cited paper received enough citations to place it in the top 1% of the academic field of **Environment/Ecology** based on a highly cited threshold for the field and publication year.*

- ^{SUD}[22] 2019_2. Ratsiatosika O, Bernard L, Rabary B, Rainihanjarimanana I, Randriamanantsoa R, Razafimbelo T, Razafindrakoto M, **Trap J** and Blanchart E. Earthworm Functional Groups, Residue Quality and Management Impact on Upland Rice Growth and Yield – An Experimental Study in the Madagascar Highlands. *Journal of Experimental Agriculture International*, 1-14.
- ^{SUD}[21] 2019_1. Thoumazeau A, Bessou C, Renevier MS, **Trap J**, Marichal R, Mareschal L, Decaens T, Bottinelli N, Jaillard B, Chevallier T, Suvannang N, Sajjaphan K, Thaler P, Gay F, Brauman A. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecological Indicators*, 97, 100-110.
- ^{SUD}[20] 2018_4 Ranoarisoa MP, Morel C, Andriamananjara A, Jourdan C, Bernard L, Becquer T, Rabeharisoa L, Rahajaharilaza K, Plassard C, Blanchart E, **Trap J**. Effects of a bacterivorous nematode on rice 32P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 122, 39-49.
- ^{SUD}[19] 2018_3. Razanamalala K, Fanomezana RA, Razafimbelo T, Chevallier T, **Trap J**, Blanchart E, Bernard L. The priming effect generated by stoichiometric decomposition and nutrient mining in cultivated tropical soils: Actors and drivers. *Applied Soil Ecology*, 12, 21-33.
- ^{SUD}[18] 2018_2. Peerawat M, Bland A, **Trap J**, Chevallier T, Alonso P, Gay F, Thaler P, Spor A, Sebag D, Choosai C, Suvannang N, Sajjaphan K, Brauman A. Rubber plantation ageing controls soil biodiversity after land conversion from cassava. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 257:92-102
- [17] 2018_1. Aubert M, **Trap J**, Chauvat M, Hedde M, Bureau F. Forest humus forms as a playground for studying aboveground-belowground relationships: Part 2, a case study along the dynamic of a broad lived plain forest ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 123: 391-397
- ^{SUD}[16] 2017_3. Razanamalala K, Razafimbelo T, Maron PA, Ranjard L, Chemidlin N, Lelièvre M, Ramaroson VH, Marsden C, Becquer T, **Trap J**, Blanchart E, Bernard L. Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *The ISME journal*, 12(2) 451
- ^{SUD}[15] 2017_2. Ranoarisoa MP, Blanchart E, vom Brocke K, Ramanantsoanirina A, Sester M, Plassard C, Cournac L, **Trap J**. Attractancy of bacterivorous nematodes to root-adhering soils differs according to rice cultivars. *Rhizosphere*, 3:128-131
- [14] 2017_1. **Trap J**, Akpa-Vinceslas M, Margerie P, Boudsocq S, Richard F, Decaens T, Aubert M. Slow decomposition of leaf litter from mature *Fagus sylvatica* trees promotes offspring nitrogen acquisition by interacting with ectomycorrhizal fungi *Journal of Ecology*, 105(2): 528-539
- [13] 2016_1. **Trap J**, Bonkowski M, Villenave C, Plassard C, Blanchart E. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant & Soil*. 398:1–24.

 As of March/April 2022, this highly cited paper received enough citations to place it in the top 1% of the academic field of Agricultural Sciences based on a highly cited threshold for the field and publication year.

- [12] 2015_2. **Trap J**, Ranoarisoa MP, Bernard L, Pablo A-L, Plassard, C, Brauman A, Blanchart E. Plant roots increase bacterivorous nematode and associated-bacteria dispersion through wet polydisperse granular media. *Journal of Nematology*, 47(4):296–301.
- [11] 2015_1. Forey E, **Trap J**, Aubert M. Liming still impacts beech leaf traits and litter decomposition 15 years after amendment. *Forest ecology management*, 353:67-76.
- [10] 2014_2. Becquer A, **Trap J**, Irshad U, Ali MA, Claude P. From soil to plant, the outward journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers in Plant Sciences*, 5:548.
- [9] 2014_1. Perez G, Decaëns T, Aubert M, **Trap J**, Chauvat M. Home-field advantage effect: a matter of interaction between litter quality and decomposer biota. *Soil Biology & Biochemistry*, 67:245-254.
- [8] 2013_2. **Trap J**, Hattenschwiler S, Gattin I, Aubert M. Forest ageing: An unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes. *Forest Ecology & Management*, 302:338-345
- [7] 2013_1. **Trap J**, Bureau F, Perez G, Aubert, M. PLS-regressions highlight litter quality as the major predictor of humus forms shifts along forest maturation. *Soil Biology & Biochemistry*, 49:1-3.
- [6] 2012_1. **Trap J**, Riah W, Akpa M, Bailleul C, Laval K, Gattin I. Improved effectiveness and efficiency in measuring soil enzymes as universal soil quality indicators using microplate fluorimetry. *Soil Biology & Biochemistry*, 45:98-101.
- [5] 2011_3. **Trap J**, Bureau F, Brêthes A, Jabiol B, Ponge J-F, Decaëns T, Aubert M. Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? *Soil Biology & Biochemistry*, 43:1-8.
- [4] 2011_2. **Trap J**, Laval K, Akpa-Vinceslas M, Gangneux C, Decaëns T, Aubert M. Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-yr-old *Fagus sylvatica* chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*, 43:1553-1562.
- [3] 2011_1. **Trap J**, Bureau F, Akpa-Vinceslas M, Decaëns T, Aubert M. Changes in humus forms and soil N pathways along a pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science*, 68:595-606.
- [2] 2010_1. Aubert M, Margerie P, **Trap J**, Bureau F. Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology & Management*, 259:563-572.
- [1] 2009_1. **Trap J**, Bureau F, Akpa-Vinceslas M, Chevalier R, Aubert M. Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology Management*, 258:1284-1293.

• **Articles parus dans des revues à comité de lecture non indexées**

- [6] 2022_2. Villenave C, Chauvin C, **Puissant J**, **Henaus M**, **Trap J**. Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les nématodes. *Etude et Gestion des Sols*, 29, p-199-209.
- [5] 2022_1. Erktan A, Coq S, Blanchart E, Chevallier T, **Trap J**, Bernard L, Nahmani J, Hartmann C, Hedde M, Ganault P, Barot S, Cortet J. Intensifier les fonctions

écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. *Etude et Gestion des Sols*, 29(1), p-153-167.

- [4] 2020_1. Blanchart E. & **Trap J.** Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. *Etude et Gestion des Sols*, 27(1), p-121.
- ^{SUD}[3] 2019_1. Blanchart E., Raharrijaona S., Razafindrakoto M., Becquer T., Bernard L., **Trap J.**, & Razafimbelo, T. "Les sols et notre environnement": une animation diversifiée et interactive sur les services rendus par les sols, dans le cadre de l'Année Internationale des Sols, à Madagascar. *Etude et Gestion des Sols*, 26(1), 115-123.
- ^{SUD}[2] 2015_1. Plassard C., Robin A., Le Cadre E., Marsden C., **Trap J.**, Herrmann L., Waithaisong K., Lesueur D., Blanchart E., Chapuis-Lardy L., Hinsinger P. Améliorer la biodisponibilité du phosphore : comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol ? *Innovations Agronomiques*, 43, 115-138.
- [1] 2011_1. Chauvat M., **Trap J.**, Perez G., Delporte P., Aubert M. Changes within soil springtails assemblages across a 135-yr chronosequence of beech forest. *Soil Organisms*, 83:405-418.

• **Ouvrages et chapitres d'ouvrages**

- [6] 2021_1. Blanchart E, Bernard L, **Trap J**, Razafimbelo T, Ratsiatosika O, Razanamalala K, Autray P, Salgado P, Audouin S. Intensification écologique des sols en agriculture ; In FAO & ITPS (Eds.) Recarbonizing global soils : a technical manual of recommended management practices. Volume 4. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- [5] 2021_1. Blanchart E, Bernard L, Chapuis-Lardy L, **Trap J**. Intensification écologique des sols en agriculture tropicale : rôles de la biodiversité des sols. Les Techniques de l'Ingénieur. 45 pages.
- [4] 2018_1. Berthelin J, Blanchart E, **Trap J**, Munch J.C. Soils are Biosystems, Habitats and Reserves of Biodiversity. Soils as a Key Component of the Critical Zone 1: Functions and Services, 1, 117-145.
- [3] 2017_2. Plassard C, **Trap J**, Ranoarisoa P, Irshad U, Villenave C, Brauman A. Les relations trophiques microfaune-bactéries rhizosphériques-mycorhizes : quel rôle dans le recyclage des nutriments (N et P)? Les sols et la vie souterraine : Des enjeux majeurs en agroécologie:133.
- [2] 2017_1. Plassard C, Le Cadre E, Marsden C, **Trap J**, Hinsinger P. Le sol et ses facteurs de fertilité. Guide de la fertilisation raisonnée, Editions France Agricole, 608p., 978-2-85557-412-4.
- [1] 2015_1. Hinsinger P, Herrmann L, Lesueur D, Robin A, **Trap J**, Waithaisong K, Plassard C. Impact of roots, microorganisms and microfauna on the fate of soil phosphorus in the rhizosphere. Annual Plant Reviews, Phosphorus Metabolism in Plants 48: 377.

• **Communications de vulgarisation, diffusion de la culture scientifique, outil d'aide à la décision**

- [26] 2023_1. Janvier. La biodiversité des sols : une ressource indispensable pour les sociétés. Cosavez-vous ? Les webinaires des cosav Biodiversité. Présentation avec O. Ratsiatosika, K. Razanamalala et E. Blanchart.
- [25] 2021_4. Septembre. La source et la mobilité des nutriments dans les sols régulent l'effet de la richesse microbienne sur la nutrition de la plante : cas du phosphore. Les dossiers d'Agropolis International – Agroecological transformation for sustainable food systems. Special France-CGIAR partnership. Number 26.

- [24] 2021_3. 6 Juillet. Présentation orale à l'OFB de l'application libre d'accès SIPANEMA. Réunion de restitution de fin de projet.
- [23] 2021_2. Juin. Application libre d'accès SIPANEMA – outil d'aide à la décision Scenarii d'impacts des pratiques agricoles sur les nématodes des sols. <https://www.sipanema.fr/>
- [22] 2021_1. Février. Brochure IPANEMA – Présentation d'application SIPANEMA Scenarii d'impacts des pratiques agricoles sur les nématodes des sols.
- [21] 2020_1. Ben Naâmane C.K, Autfray P, Audouin S, Bélières J.F, Blanchart E, Razafimahatratra M, Razanakoto O.R & Salgado P. Gestion comparée de la fertilité au niveau des exploitations agricoles familiales du Moyen-Ouest de la région Vakinankaratra et des Hautes Terres de la région Itasy à Madagascar. Livret (en français et malgache) à destination des bailleurs, ONG et décideurs. 23 pages
- [20] 2020_1. Ben Naâmane C.K, Autfray P, Audouin S, Bélières J.F, Blanchart E, Razafimahatratra M, Razanakoto O.R & Salgado P. Des matières fertilisantes adaptées à la riziculture pluviale et à la gestion de la fertilité des Hautes Terres de Madagascar. Fascicule (en français et malgache) à destination des agriculteurs et conseillers agricoles.
- [19] 2020_1. Le 4 Juin. Webinaire AFES – Les nématodes des sols, une taille minuscule mais une importance capitale. <https://vimeo.com/425945028>
- [18] 2019_6. Rapport d'activité sur les essais mycorhize à Madagascar. Perspectives. Rakotoarivelo Miora, Autfrau Patrice, Trap J. CIRAD-IRD-PremierTech
- [17] 2019_5. Libération. Chronique « l'âge bête » par Florian Bardou. Les nématodes, par trillions sous nos pieds. https://www.liberation.fr/planete/2019/12/22/les-nematodes-par-trillions-sous-nos-pieds_1767778/
- [16] 2019_4. Libération. Libé des animaux par Florian Bardou. Les nématodes, vers l'infini. https://www.liberation.fr/france/2019/12/23/les-nematodes-vers-l-infini_1770874/
- [15] 2019_3. Le Figaro – Sciences par Soline roy. Les nematodes, de minuscules géants des sols. Le figaro – Sciences. Samedi 3-dimanche 4 aout 2019.
- [14] 2019_2. IRD le Mag'. Microscopiques, les nématodes pèsent lourd ! <https://lemag.ird.fr/fr/microscopiques-les-nematodes-pesent-lourd>
- [13] 2019_1. Participation à l'école thématique : « Les services écosystémiques rendus par les sols » au Laboratoire des Radio-Isotopes de Madagascar. Mai 2019. LRI-Madagascar.
- [12] 2018_5. Ratsiatosika O, Blanchart E, Raveloson H, Razafindrakoto M, Sester M, Becquer T, Bernard L, Trap J. Effets des vers de terre et de la silice sur la résistance du riz pluvial à la pyriculariose. Académie Malgache.
- [11] 2018_4. Video Youtube – Pourquoi appliquer les fertilisants organiques en couches ? Jean Trap, Madagascar <https://www.youtube.com/watch?v=moKwwl-lqYo>
- [10] 2018_3. Video Youtube – Comment observer les nématodes de vos sols ? Jean Trap, Madagascar <https://www.youtube.com/watch?v=y1kduGS3Ue8>
- [9] 2018_2. Video Youtube – Nématodes : des résultats de recherche croustillants ! Jean Trap, Madagascar <https://www.youtube.com/watch?v=qtFpX4RJVS0>
- [8] 2018_1. Participation à l'école thématique : « Les services écosystémiques rendus par les sols » au Laboratoire des Radio-Isotopes de Madagascar. Mai 2018. LRI-Madagascar.
- [7] 2017_1. Participation à l'école thématique : « Les services écosystémiques rendus par les sols » au Laboratoire des Radio-Isotopes de Madagascar. Mai 2017. LRI-Madagascar.

- [6] 2016_3. Table ronde au Lycée Français d'Antananarivo sur la gestion de la fertilité des sols de Madagascar
- [5] 2016_2. Entretien avec les lycéens du Lycée Français d'Antananarivo sur le parcours scientifique d'un chercheur à l'IRD.
- [4] 2016_1. Participation à l'école thématique : « Les services écosystémiques rendus par les sols » au Laboratoire des Radio-Isotopes de Madagascar. Mai 2016. LRI-Madagascar.
- [3] 2015_2. Participation à l'école thématique : « Les services écosystémiques rendus par les sols » au Laboratoire des Radio-Isotopes de Madagascar. Juin 2015. LRI-Madagascar.
- [2] 2015_1. Participation à l'exposition sur les sols à l'Institut Français de Madagascar (collaboration IFM-IRD-LRI) du 7 au 19 décembre 2015 dans le cadre de l'année internationale des sols.
- [1] Depuis 2015. Site internet personnel avec blog. <https://jeantrap.wixsite.com/jeantrap>

• **Communications orales : congrès, symposiums, colloques nationaux et internationaux, réunions de travail**

- [43] 2023_1. The 3RD Global Soil Biodiversity Conference. Dublin, Ireland. le 13-15 mars 2023.
- [42] 2022_2. The Seventh International Congress of Nematology ICN 2022. Antibes, France, le 1-6 mai 2022. Puissant J., Villenave C, Chauvin C, Plassard C, Blanchart E, **Trap J.** Impact global des pratiques agricoles sur les nématodes des sols : une méta-analyse.
- [41] 2022_1. Journée francophones des mycorhizes JFM6. Dijon le 7-8 juin 2022. Rakotoarivelo M, Taschen E, Rahetlah V.B, Trap J, Autfray P. Bio-inoculant et communautés de champignons mycorhiziens de trois variétés de riz pluvial à Madagascar.
- [40] 2021_13. 8^{ième} journées de l'Ecole Internationale de Recherche, Biodiversité, Biotechnologies, durabilité et innovation. Agadir, Maroc – 22-24 décembre. **Trap J.** La diversité fonctionnelle des nématodes des sols.
- [39] 2021_12. 8^{ième} journées de l'Ecole Internationale de Recherche, Biodiversité, Biotechnologies, durabilité et innovation. Agadir, Maroc – 22-24 décembre. Brondani M, Mareschal L, Plassard C, **Trap J.** Effet du fort CO₂ atmosphérique sur les traits fonctionnels des nématodes des sols sous blé et tomate.
- [38] 2021_11. 8^{ième} journées de l'Ecole Internationale de Recherche, Biodiversité, Biotechnologies, durabilité et innovation. Agadir, Maroc – 22-24 décembre. Raharijaona S, Razafindrakoto M, Rafolisy T, Blanchart E, **Trap J.** Utiliser les nématodes des sols pour identifier les pratiques d'assemblages de matières organo-minérales qui optimisent les fonctions des sols tropicaux à Madagascar
- [37] 2021_10. European Association of Geoscientists & Engineers – 12 septembre. Sebag D, Verrecchia D, Kowalewski I, Adatte T, Aubert M, Cailleau G, Decaëns T, **Trap J.** Bureau F, Hedde M. Evolution of Organic Matter Using Rock-Eval® Pyrolysis in Beech Forest Soils After Their Particle Size-Fractionation
- [36] 2021_9. Journées Nationales d'Etudes des Sols (AFES) – 14-18 juin. **Trap J.** Puissant J, Blanchart E, Plassard C, Chauvin C, Villenave C. Impact global des pratiques agricoles sur les nématodes des sols.
- [35] 2021_8. Journées Nationales d'Etudes des Sols (AFES) – 14-18 juin. Raminoarison M, Blanchart E, Razafimbelo T, Rahajaharilaza K, Jaillard B, **Trap J.** Les assemblages des matières organiques et minérales comme pratiques innovantes de restauration de la fertilité des sols.
- [34] 2021_7. Journées Nationales d'Etudes des Sols (AFES) – 14-18 juin. Rasiatosika O, Rakotoarivelo N, Herinasandra V, Razafimbelo T, Autfray P, Bernard L, **Trap J.**

Blanchart E. L'introduction d'organismes du sol améliore-t-elle l'effet des amendements organiques sur la croissance du riz cultivé dans un sol déficient en phosphore.

- [33] 2021_6. Keep soil alive, protect soil biodiversity: Global Symposium on Soil Biodiversity – 19-22 avril (Food & Agriculture Org.). Bernard L, **Trap J**, Autfray P, Ripoche A, Audouin S, Müller B, Bélières JF, Razafimahatratra M, Rabary B, Randriamanantsoa R, Ratsiatosika O, Razanamalala K, Razafindrakoto M, Razafimbelo T, Salgado P, Blanchart E. Development of a multi-criteria evaluation of agroecological practices involving soil biodiversity, agronomic performance and farmer perception
- [32] 2021_5. Conférence internationale « Vers une connexion entre la recherche innovante, la société et les enjeux du développement durable ». Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo. 14-15 janvier Blanchart E, Ratsiatosika O, Razafimbelo T, Razafindrakoto M, Razafintsalama H, Razanamalala K, Raharijaona S, Raminoarison M, Ranoarisoa P, Rasoarinaivo A, Rabary B, Randriamanantsoa R, Autfray P, Rakotoarivelo M, Ripoche A, Sauvadet M, Becquer T, Chapuis-Lardy L, Chotte JL, Bernard L, **Trap J**. Intensifier les processus écologiques du sol pour améliorer la productivité et la durabilité des Ferralsols de Madagascar.
- [31] 2021_4. Conférence internationale « Vers une connexion entre la recherche innovante, la société et les enjeux du développement durable ». Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo. 14-15 janvier. Raharijoana S., Razafindrakoto M, Rafolisy T, Blanchart E, **Trap J**. Réponses des communautés de nématodes après apports de matières organo-minérales sur les sols ferrallitiques.
- [30] 2021_3. Conférence internationale « Vers une connexion entre la recherche innovante, la société et les enjeux du développement durable ». Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo. 14-15 janvier. Ratsiatosika O, Razanamalala K, Razafindrakoto M, Razafimbelo T, Salgado P, Autfray P, Bernard L, **Trap J**, Blanchart E. Effets de la restauration des fonctions écologiques du sol sur la nutrition phosphatée du riz pluvial dans les Hautes Terres de Madagascar.
- [29] 2021_2. Conférence internationale « Vers une connexion entre la recherche innovante, la société et les enjeux du développement durable ». Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo. 14-15 janvier. Razafindrakoto M, Blanchart E, **Trap J**, Bernard L, Ratsiatosika O, Razanamalala K, Razafimbelo T. Comment déterminer la biodiversité des sols et ses fonctions écologiques à Madagascar.
- [28] 2021_1. Journée d'information scientifique vers les décideurs : l'intensification écologique pour une agriculture durable sur les Hautes Terres de Madagascar. Ratsiatosika O, **Trap J**, Razafimbelo T, Blanchart E. Intensification écologique, productivité et durabilité : la gestion de la fertilité des sols.
- [27] 2019_3. 6th International Symposium for Farming systems design, 18 aout. Ripoche A, Blanchart E, **Trap J**, Sauvadet M, Autfray P, Randriamanantsoa R, Rabary B. Does an increase in plant diversity enhance agroecosystem services? Case study in rainfed rice based cropping systems in Madagascar.
- [26] 2019_2. Congrès BETSI Amiens. **Trap J**. The global soil nematode trait spectrum.
- [25] 2019_1. 4th World Congress on Agroforestry, Montpellier, France. Rasoarinaivo A., Blanchart E., Andriamananjara A., Rakotovao N., Razafimbelo T., **Trap J**. *Does soil carbon storage in agroforestry reach the 4 per 1000 objectives? A diachronic analysis in Madagascar.*
- [24] 2018_1. Symposium on Phosphorus in Soils and Plants, 10-13 septembre 2018, Leuven, Belgique Razafindrakoto M., Raharijaona S., **Trap J**, Blanchart E. The effect of coupling earthworms and residues on the availability of soil phosphorus and plant growth in the Highlands of Madagascar.

- [23] 2016_1. International EcoSummit Congress, Montpellier France. 29 August - 1 September. Thoumazeau A., Bessou C., Gay F., Thaler P., **Trap J.**, Phongjinda A., Suvannang N., Sajjaphan K., Brauman A. « Biofunctool » : a framework to assess the impact of agricultural practices on soil quality based on soil functions.
- [22] 2015_3. Colloque de l'Académie de l'agriculture de France – Sections Sciences de la vie et interactions milieu-êtres vivants. Plassard C., **Trap J.**, Ranoarisoa P., Irshad U., Villenave C., Brauman A. Les relations trophiques microfaune - bactéries rhizosphériques - mycorhizes : quel rôle dans le recyclage des nutriments ?
- [21] 2015_2. 5th International Symposium on Soil Organic Matter (Göttingen, Germany). 20-24 September. Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.A., Ranjard L., Chemidlin N., Lelievre M., Dequiedt S., **Trap J.**, Becquer T., Blanchart E., Bernard L.. Drivers of Priming Effect intensity depend on climatic gradients in Madagascar.
- [20] 2015_1. 9th International Symposium on Root Research, 6-9 October, Canberra (Australie). Plassard C, Ranoarisoa P, Trives C, Pablo A-L, Dezette D, Pernot C, **Trap J.** Effects of trophic relationships and P source (mineral P versus phytate) on root development and architecture of *Pinus pinaster* seedlings.
- [19] 2014_8. AfA Agroecology for Africa (Antananarive, Madagascar). Blanchart E., Bernard L., Brauman A., Chapuis-Lardy L., Rabary B., Rabearisoa L., Rabenarivo M., Randriamanantsoa R., Ratsiatosika O., Razafimbelo T., Razafindrakoto M., **Trap J.** *Intensification of soil ecological processes. How to manage soil biodiversity in tropical cropping systems?*
- [18] 2014_7. Phosphorus in Soil and Plant (PSP) 5th International Symposium (Montpellier, France). Plassard C., **Trap J.**, Irshad U., Ranoarisoa P., Perrin A. *Do trophic relationships in soil enhance plant P nutrition: Phytate mineralization as a case study.*
- [17] 2014_6. BIOGEOMON (University of Baryeuth, Germany). Plassard C., **Trap J.**, Ranoarisoa P., Perrin A. *Do trophic relationships in soil enhance organic P cycling and plant P nutrition? Phytate mineralization as a case study.*
- [16] 2014_5. Workshop "Nematology" (Hanoi, Viet-Nam). **Trap J.**, Ranoarisoa P., Perrin A., Brauman A., Irshad U., Villenave C., Plassard C. *Do trophic relationships in soil enhance organic P cycling and plant P nutrition? Phytate mineralization as a case study.*
- [15] 2014_4. International Conference on Rubber (Thaksin University, Phattalung, Thailand). Kyulavski V., Promnok T., Till M., Peerawat M., Villenave C., Suvannang N., **Trap J.**, Nimkingrat P., Brauman A. *Impact of agricultural practices on soil biological functioning in Rubber plantations.*
- [14] 2014_3. International Conference on Rubber (Thaksin University, Phattalung, Thailand). Brauman A., Perawatchara M., Lafaye De Micheaux M., Nopmanee S., Choosai C., Robain H., Sebag D., Chevallier T., Abadie J., **Trap J.**, Gay F. *Does afforestation of arable land with rubber tree improve soil functioning? a case study in a chronosequence of rubber plantation in Thailand.*
- [13] 2014_2. International Conference on Rubber (Thaksin University, Phattalung, Thailand). Perawatchara M., Chevallier T., Abadie J., Pablo A-L., **Trap J.**, Lafaye De Micheaux M., Gay F., Robain H., Junrungreang S., Nopmanee S., Brauman A. *Impact of rubber plantations on the soil microbial community: case study of a rubber trees chronosequence in Chachoengsao province, Thailand.*
- [12] 2014_1. Phosphorus in Soil and Plant (PSP) 5th International Symposium (Montpellier, France). Placella S., Abadie J., Daudin G., Guillot E., Cros C., Chevallier T., Martin A., Robin A., Marsden C., Nunan N., **Trap J.**, Hinsinger P. *Acid phosphatase activity in the rhizosphere: how a cereal and a legume create local hotspots.*

- [11] 2013_1. Conférence Jacques Monod, « Interactions bactéries-champignons : un domaine de recherche fédérateur pour la microbiologie fondamentale et appliquée » (Roscoff, France). **Trap J.**, Irshad U., Becquer A., Brauman A., Villenave C., Plassard C. *Plant phosphorus (P) acquisition from poorly available organic P source: role of rhizosphere trophic interactions.*
- [10] 2011_2. ECOVEG 7 (Lausanne). **Trap J.**, Riah, W., Laurent, N., Legras, M., Aubert, M., Gattin, I., Laval, K. *Bioindicateur de l'état des sols – Des concepts aux applications.*
- [9] 2011_1. SCALE SER (Rouen). **Trap J.**, Riah, W., Laurent, N., Legras, M., Aubert, M., Gattin, I., Laval, K. *Bioindicateur de l'état des sols – Des concepts aux applications.*
- [8] 2010_3. 8th International Seminar on Apterygota (Italy, Siena). Chauvat M, **Trap J.**, Perez G., Aubert M. *Soil springtails assemblages during beech forest chronosequence.*
- [7] 2010_2. ECOVEG 6 (Rouen). **Trap J.**, Laval K., Akpa-Vinceslas M., Decaëns T., Aubert M. *Variabilité de la qualité de la litière de hêtre le long d'une chronoséquence de hêtre.*
- [6] 2010_1. SCALE SER (Caen). **Trap J.**, Laval K., Akpa-Vinceslas M., Decaëns T., Aubert M. *Variabilité de la qualité de la litière de hêtre le long d'une chronoséquence de hêtre.*
- [5] 2009_2. Eurobeech Cost E52 (Sopron, Hungary). **Trap J.**, Forey E., Aubert M. *Beech leaf litter quality change along stand ageing.*
- [4] 2009_1. 10^{ièmes} JNES (Strasbourg). **Trap J.**, Laval K., Akpa-Vinceslas M., Decaëns T., Aubert M. *Profil fonctionnel des communautés bactériennes du sol le long d'une chronoséquence de hêtraie pure.*
- [3] 2008_2. EuroSoils (Vienna, Austria). **Trap J.**, Bureau F., Akpa-Vinceslas M., Chevalier R., Aubert M. *N mineralization pathways in the humic epipedon along chronosequences of a pure beech and a mixed oak-hornbeam even-high forests.*
- [2] 2008_1. SCALE SER (Rouen). **Trap J.**, Bureau F., Akpa-Vinceslas M., Chevalier R., Aubert M. *Dynamique de l'azote au sein de l'épisolum humifère le long d'une chronoséquence de 130 ans : Cas des sols forestiers acides sous peuplements purs de hêtre.*
- [1] 2007_1. 9^{ièmes} JNES (Angers). **Trap J.**, Bureau F., Akpa-Vinceslas M., Chevalier R., Aubert M. *Variabilité temporelle de la minéralisation potentielle de l'azote et des décomposeurs actifs le long d'une sylvoséquence de chênaie-charmaie en contexte acide.*

• **Communications sous forme de poster dans des congrès internationaux ou nationaux**

- [20] 2022_1. Congrès mondial d'agroforesterie. Quebec, Canada. 17 juillet 2022. Rasoarainivo Angelina, Razafimbelo T, Blanchart, E, Chapuis-Lardy L, Chevallier T, Rabearison J, Bouillet J.P, **Trap J.** Which agroforestry tree species meet the challenges of climate change mitigation and soil fertility restoration in the highlands of Madagascar?
- [19] 2021_3. Conférence internationale « Vers une connexion entre la recherche innovante, la société et les enjeux du développement durable ». Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo. 14-15 janvier 2021. Autfray P, Razafimahatratra M, Ben Naâmane C, Bélières JF, R Razanakoto O, Audouin S, **Trap J.**, Blanchart E, Razafimbelo T, Salgado P, Andrianary A. L'interdisciplinarité en appui au développement durable : produits de communication sur la gestion de la fertilité des terres cultivées sur les Plateaux d'Altitude à Madagascar.
- [18] 2021_2. Global Symposium on Soil Biodiversity (GSOBI21). 19 – 22 April 2021. Bernard L, **Trap J.**, Autfray P, Ripoche A, Audouin S, Muller B, Bélières J.F, Razafimahatratra M, Rabary B, Randriamanantsoa R, Ratsiatosika O, Razanamalala K, Razafindrakoto M, Razafimbelo T, Salgado P, Blanchart E. Development of a multi-criteria evaluation

of agroecological practices involving soil biodiversity, agronomic performance and farmer perception.

- [17] 2021_1. Global Symposium on Soil Biodiversity (GSOBI21). 19 – 22 April 2021. Blanchart E, Bernard L, Chotte, J.L, Cournac L, Chapuis-Lardy L, Ndour P.M.S, Ratsiatosika O, Razafimbelo T, **Trap J.** Ecological intensification of soil processes for agrosystem services in the tropics.
- [16] 2020_2. Global Symposium on Soil Biodiversity (GSOBI20). 10 – 12 March 2020. Bernard L, **Trap J.**, Autfray P, Ripoche A, Audouin S, Muller B, Bélières J.F, Razafimahatratra M, Rabary B, Randriamanantsoa R, Ratsiatosika O, Razanamalala K, Razafindrakoto M, Razafimbelo T, Salgado P, Blanchart E. Development of a multi-criteria evaluation of agroecological practices involving soil biodiversity, agronomic performance and farmer perception.
- [15] 2020_1. Congrès REVUT. Vision scientifique multidimensionnelle, au service de la recherche et du développement *Colloque international – Première Édition 15 au 18 décembre 2020, Université de Toamasina – Madagascar.* Rasoarainivo Rondrotsifantenana A, Razafimbelo T, Blanchart E, Chapuis-lardy L, Rakotovao N.H, **Trap J.** Typology of agroforestry practices and study of adoption factors by Malagasy farmers.
- [14] 2016_3. Soil biodiversity for our future earth XVII International Colloquium on Soil Zoology and XIV International Colloquium on Apterygota (Nara, Japon). Ranoarisoa M. P., Blanchart E., Rabeharisoa L., Plassard C., **Trap J.** (August 2016) Impacts of agronomic practices on bacterivorous nematode-induced benefits on rice growth and nutrition in Madagascar.
- [13] 2016_2. Ecological Sustainability: Engineering Change 5th International EcoSummit (Montpellier, France). Ranoarisoa M.P., Blanchart E., Plassard C., Rabeharisoa L., **Trap J.** (September 2016) Impacts of agronomic practices on bacterivorous nematode-induced benefits on rice growth and nutrition in Madagascar.
- [12] 2016_1. Ecological Sustainability: Engineering Change 5th International EcoSummit (Montpellier, France). Ranoarisoa M.P., Blanchart E., Plassard C., Rabeharisoa L., **Trap J.** (September 2016) Attractiveness of various upland rice genotypes to soil bacterivorous nematodes.
- [11] 2014_5. First Global Soil Biodiversity Conference (Dijon, France). **Trap J.**, Akpa-Vinceslas M., Margerie, P; Richard F., Boudsocq S., Decaens T., Aubert M. Faster is not always better: slow decomposition of litter produced by mature trees promotes offspring nitrogen acquisition and growth by interacting with ectomycorrhizal fungi.
- [10] 2014_4. First Global Soil Biodiversity Conference (Dijon, France). **Trap J.**, Ranoarisoa P., Perrin A, Irshad U., Villenave C., Brauman A., Plassard C. Does soil functional diversity enhance organic P cycling and plant P nutrition? phytate mineralization as a case study.
- [9] 2014_3. First Global Soil Biodiversity Conference (Dijon, France). Marsden C., Placella, S., Guillot, E., Abadie, J., Robin, A., **Trap J.**, Nunan N., Hinsinger P. How an endogeic earthworm shapes soil nutrient availability: a study of the temporal and spatial dynamics of enzyme activity in the drilosphere.
- [8] 2014_2. Phosphorus in Soil and Plant (PSP) 5th International Symposium (Montpellier, France). Guillot E., Cros C., Placella S., Abadie J., Daudin G., Marsden C., Robin A., **Trap J.**, Hinsinger P. Fine mapping of soil phosphatase activity as affected by endogeic earthworms in presence or absence of plants.
- [7] 2014_1. Phosphorus in Soil and Plant (PSP) 5th International Symposium (Montpellier, France). Cros C., Camille C., Placella S., Abadie J., Daudin G., Marsden C., Robin A., **Trap J.**, Hinsinger P. Fine mapping of soil phosphatase activity in the rhizosphere of intercropped chickpea and durum wheat.

- [6] 2012_4. 10^{ème} colloque Ecoveg Nancy. Forey, E., **Trap, J.**, Aubert, M. Impact du chaulage sur la qualité des feuilles de hêtre 16 ans après traitement.
- [5] 2012_3. EuroSoils (Vienna, Austria). **Trap J.**, Akpa-Vinceslas M., Bureau F., Laval K., Gangneux C., Gattin I., Aubert M. Does leaf litter quality affect soil microbial biomass along pure beech forest ageing.
- [4] 2012_2. 13^{èmes} Journées HélioSPIR. **Trap J.**, Ailhas J, Bernard P-Y, Laval K, Gattin I, Legras M. Suivi de l'état des sols agricoles en Haute-Normandie à l'aide de la SPIR : stratégie d'échantillonnage intra-parcellaire.
- [3] 2012_1. 11^{èmes} JNES (Versailles). **Trap J.**, Bureau F., Aubert M. La qualité de la litière et non celle du sol est le principal facteur responsable de la succession des formes d'humus le long de la maturation des peuplements purs de hêtre.
- [2] 2010_1. SCALE SER (Caen). **Trap J.**, Akpa-Vinceslas M., Delporte P., Decaëns T., Aubert M. Effets des litières et racines de hêtre sur la minéralisation de l'azote.
- [1] 2007_1. SCALE SER (Rouen). **Trap J.**, Akpa-Vinceslas M., Delporte P., Decaëns T., Aubert M. Effets des litières et racines de hêtre sur la minéralisation de l'azote.

• **Conférences scientifiques francophones sollicitées pour des évènements divers**

- [11] 2021 (décembre). Journée scientifique de l'UMR DGIMI. **Trap J.** Les approches pour analyser les nématodes des sols. Présentation et échanges avec la salle.
- [10] 2021 (novembre). Webinaire « Protection des écosystèmes terrestres » de l'Université de Picardie. **Trap J.** Intensification écologique des fonctions des sols ferrallitiques sous riz pluvial à Madagascar : le projet SECURE. Présentation et échanges avec la salle.
- [9] 2021 (septembre). Journée scientifique de l'UMR Recyclage & Risque. **Trap J.** Les nématodes des sols, diversité, réponses, fonctions et bio-indications.
- [8] 2020 (septembre). Journée scientifique de l'UMR ABSys – Agrosystèmes Biodiversifiés. **Trap J.** Les traits fonctionnels des nématodes.
- [7] 2020 (novembre). Journée montage de projet PHYM. **Trap J.** La nématofaune des sols : amis ou ennemis de la plante cultivée ?
- [6] 2020 (juin). GDU et webinaire « Santé des plantes dans leur environnement, mobiliser la communauté Agro face aux crises sanitaires ». Agropolis Fondations. **Trap J.** Rôles des organismes libres des sols sur la santé de la plante cultivée.
- [5] 2019_3 (novembre). Journée du département Ecobio. **Trap. J** & Blanchart E. The Worms of the World.
- [4] 2019_1 (septembre). Conférence au sein de l'UMR ISPA Bordeaux. **Trap J.** Carences nutritives des microorganismes des sols tropicaux.
- [3] 2018 (novembre). Journée indicateurs Agropolis International, Montpellier. Blanchart E, Bernard L, Brauman A, Hedde M, **Trap J.** Le biofonctionnement des sols. Que sait-on ? Que cherche-t-on ?
- [2] 2017 (octobre). Journée restitution des projet Agropolis International, Montpellier. **Trap J.** Blanchart, E, Bernard L, Becquer T, Ranoarisoa P, Razafimbelo T. INDICE, Ecological intensification INDicators in rICE agrosystems. Development of ecological intensification indicators in upland rice agrosystems in Madagascar.
- [1] 2015 (octobre). Académie d'agriculture de France. Plassard C, **Trap J.** Ranoarisoa P, Irshad U, Villenave C, Brauman A. Les relations trophiques microfaune – bactéries rhizosphériques – mycorhizes : quel rôle dans le recyclage des nutriments à Madagascar.

Liste complète des encadrements

• Encadrement de post-doctorant

[1] **Puissant Jeremy** (actuellement CR CRNS LECA). 2019-2020. Projet IPANEMA Impact des pratiques agricoles sur les nématodes des sols : une méta-analyse. Collaboration avec ELISOL Environnement.

• Encadrement de doctorants

[7] **Maeva Iannelli**. Ecole doctorale GAIA Université de Montpellier. Soutenance prévue en 2024. Directeur de thèse M. Hedde. Encadrant 50% Dr. Jean Trap & Claire Marsden. Bourse de la Fondation de France. Titre : Etude de l'effet de l'implantation d'arbres dans de grandes cultures sur les réseaux d'interactions écologiques et le fonctionnement du sol.

[6] **Brondani Margot**. Ecole doctorale GAIA Université de Montpellier. Soutenance prévue en 2024. Directeur de thèse Dr. Claude Plassart. Encadrant 100% Dr. Jean Trap. Bourse sur convention projet ANR O-NEMATO-P. Titre : Rôle des nématodes sur le recyclage du phosphore.

^{SUD}[5] **Rakotoarivelo Naliharilala Miora**. Ecole doctorale A2E Université d'Antananarivo. Soutenance prévue juin 2022. Directrice de thèse Pr. Rahetlah Volatsara Baholy. Encadrant 50% Dr. Jean Trap & Dr. Patrice Autfray. Bourse sur convention Premier Tech. Titre : Efficience de l'inoculation mycorhizienne sur le riz pluvial à Madagascar.

^{SUD}[4] **Raharijaona Fabienne Sariaka**. Ecole doctorale A2E Université d'Antananarivo. Soutenance prévue juin 2022. Directeurs de thèse Pr. Tantely Razafimbelo & Dr. Eric Blanchart. Encadrant 50% Dr. Malaladiana Razafindrakoto & Dr. Jean Trap. Bourse sur convention EcoAfrica. Titre provisoire : Interactions vers de terre – nématode dans les sols ferrallitiques de Madagascar.

^{SUD}[3] **Raminoarison Manoa** (actuellement post-doctorante avec l'IRD à Madagascar). Ecole doctorale A2E Université d'Antananarivo. Soutenue le 1 juillet 2021. Directeurs de thèse Pr. Tantely Razafimbelo & Dr. Eric Blanchart. Encadrant 100% Dr. Jean Trap. Bourse sur convention SECURE. Titre : Conception d'assemblages complexes de matières fertilisantes organiques et minérales pour accroître la fertilité des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar. Forte collaboration avec C. Morel (UMR ISPA Bordeaux) et L. Thuries (UMR Recyclages et Risques, Montpellier).

^{SUD}[2] **Rasoarinaivo Rondrotsifantenana Angelina** (actuellement post-doctorante avec le CIRAD). Ecole doctorale A2E Université d'Antananarivo. Soutenue le 24 juin 2021. Directeurs de thèse Pr. Tantely Razafimbelo & Dr. Eric Blanchart. Encadrant 100% Dr. Jean Trap. Bourse sur convention SOCA. Titre : Influence de l'agroforesterie sur la dynamique de séquestration du carbone des sols ferrallitiques : cas des régions Itasy, Alaotra Mangoro et Analanjirofo de Madagascar.

^{SUD}[1] **Ranoarisoa Mahafaka Patricia** (actuellement responsable du service "Appui au pilotage scientifique" à l'INIST - CNRS). Ecoles doctorales GAIA Université de Montpellier et A2E Université d'Antananarivo. Soutenue le 29 janvier 2018. Directeurs de thèse Pr. Lilia Rabeharisoa & Dr. Eric Blanchart. Encadrant 100 % Dr. Jean Trap. Bourse IRD. Titre : Rôle des interactions bactéries-nématodes bactérivores sur la disponibilité du N et P au sein de la rhizosphère du riz sur sol ferrallitique à Madagascar : mécanismes et facteurs de contrôle. Forte collaboration avec C. Morel (UMR ISPA Bordeaux).

• Encadrement d'étudiants de Licence ou Master

[26] 2023. **Léa Bataille**. France. Master 2 mention « Biodiversité, Ecologie, Evolution, B2E », parcours Ecosystèmes. Université de Montpellier & Montpellier SupAgro. Effet court

- versus long terme de 12 espèces de nématodes bactérivores sur la nutrition N et P du Pin maritime en sol sableux. *Co-encadrement avec Margot Brondani*. 6 mois. Projet O-NEMATO-P.
- [25] 2022. **Jeanne Inglin**. France. Master 2 « Sciences de la Terre et des Planètes, Environnement. AgroParisTech. Effet croisé de l'élévation de la concentration atmosphérique en CO₂ et de l'inoculation des nématodes bactérivores sur la nutrition et la croissance de l'arabette. 6 mois. Projet eCO₂Threats.
- [24] 2022. **Rémi Arassus**. France. Master 2 mention « Hydrogéologie, Sol et Environnement ». Université d'Avignon. Effet de la carence du phosphore sur les communautés de nématodes des sols. *Co-encadrement avec Margot Brondani*. 6 mois. Projet O-NEMATO-P.
- [23] 2021. **Groupe FIRE**. Foucaud Berthelot, Cassandra Favale, Lea Souq, Zora Baudet, Théo Maisonhaute, Valentin Bondoux. Master 2 mention « Biodiversité, Ecologie, Evolution, B2E ». L'effet des antibiotiques sur les nématodes des sols.
- [22] 2021. **Brondani Margot**. France. Master 2 mention « Biodiversité, Ecologie, Evolution, B2E », parcours Ecosystèmes. Université de Montpellier & Montpellier SupAgro. Effet de l'élévation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur les communautés de nématodes du sol : conséquences sur la nutrition de la tomate et du blé dur. 6 mois. Projet eCO₂Threats.
- [21] 2021. **Ramstein Estelle**. France. Master 2 Chimie du Vivant. Université Aix-Marseille. Effet de la diversité fonctionnelle des nématodes bactérivores du sol sur le recyclage du phytate. 6 mois. Pré-projet O-NEMATO-P.
- [20] 2021. **Forte Pauline**. France. Licence 3 Biologie Fonctionnelle des Plantes. Université Montpellier. Effet de l'augmentation du CO₂ atmosphérique et des nématodes bactérivores sur la croissance d'*Arabidopsis*. *Co-encadrement avec Louis Mareschal*. 2 mois. *Co-encadrement avec Louis Mareschal*. Projet eCO₂Threats.
- [19] 2021. **Henaus Mélanie**. Fin d'études Université Technologique de Compiègne. Conception et développement de l'outil SIPANEMA pour une meilleure gestion des sols cultivés. Scénarii d'Imapct des pratiques agricoles sur la nématofaune du sol. *Co-encadrement avec Cécile Villenave*. 6 mois. Projet IPANEMA.
- [18] 2020. **Maurice Kenji**. France. Master 2 mention « Biodiversité, Ecologie, Evolution, B2E », parcours Ecosystèmes. Université de Montpellier & Montpellier SupAgro. L'utilisation des traits morpho-anatomiques chez les nématodes terrestres pour la mise en évidence de la variabilité intra-guildes et l'attribution de nouveaux genres. 6 mois.
- ^{SUD}[17] 2020. **Andriamanantena Nancia**. ESSA Université d'Antananarivo. Master 2. Identification des variétés de riz pluvial à forte efficacité d'utilisation d'amendements complexes sur les sols ferrallitiques. *Co-encadrement avec Kirsten vom Brocke*. 6 mois. Projet SECURE.
- ^{SUD}[16] 2019. **Rakotorahalahy Tantely Sarobidy**. Madagascar. ESSA Université d'Antananarivo. Master 2. Mise au point d'assemblages complexes de matières fertilisantes par une approche a posteriori au champ. 6 mois. Projet SECURE.
- ^{SUD}[15] 2019. **Rahajaharilaza Koloïna**. Madagascar. ESSA Université d'Antananarivo. Master 2. Mise au point d'assemblages complexes de matières fertilisantes par une approche a posteriori en serre. 6 mois. Projet SECURE.
- ^{SUD}[14] 2019. **Rabearison Jeriniaina**. Madagascar. ESSA Forêt Université d'Antananarivo. Master 2. Etude de la contribution des espèces ligneuses eucalyptus, caféiers, mandariniers sur le stock de carbone du sol dans les systèmes agroforestiers. 6 mois. Projet SOCA.

- [13] 2018. **De Troij Antoine**. France - Madagascar. Stage Assistant Ingénieur Groupe ISA Lille – Yncréa. Carences nutritives des micro-organismes des sols ferrallitiques. 3 mois. Projet SECURE.
- ^{SUD}[12] 2018. **Rahajaharilaza Koloïna**. Madagascar. ESSA Université d'Antananarivo. Master 1. Influence des nématodes sur l'architecture racinaire du riz pluvial. 3 mois. Projet BAC-RIP.
- ^{SUD}[11] 2018. **Boakamisy Annelysse Célestina**. Institut Polytechnique de Madagascar. Effet du changement d'usage des terres sur la décomposition des litières. 6 mois. Projet Andasibe.
- ^{SUD}[10] 2018. **Raharijaona Sariaka Navalona Fabienne**. Madagascar. Master ABC Université d'Antananarivo. Master 2. Effets des nématodes bactérivores sur la croissance et la nutrition minérale du riz pluvial sur sols ferrallitiques. 6 mois.
- ^{SUD}[9] 2017. **Randrianasolo Andry Nantenaina Eric**. Madagascar. ESSA Université d'Antananarivo. Master 2. Les effets interactifs des organismes du sol (vers de terre et nématodes) et des fertilisants (chimique ou organique) sur la croissance et la nutrition de deux variétés de riz pluvial. 6 mois. Projet BAC-RIP.
- ^{SUD}[8] 2017. **Seydina Ba**. Madagascar. Master ABC Université d'Antananarivo. Master 2. Impact du changement d'usage des terres sur la dynamique de décomposition des litières : cas de l'agriculture sur brûlis « Tavy » sur la cote Est de Madagascar – Région d'Andasibe. *Co-encadrement avec Jean-Pierre Bouillet*. 6 mois. Projet Andasibe.
- ^{SUD}[7] 2017. **Rakotoarimalala Harisoa Sandrine**. Madagascar. ESSA Université d'Antananarivo. Master 2. Identification et hiérarchisation des nutriments limitant la productivité du riz pluvial sur des sols ferrallitiques des plateaux d'altitude de Madagascar – Essais soustractifs sous serre. 8 mois. Projet SECURE.
- ^{SUD}[6] 2017. **Rahajarijaona Sariaka**. Madagascar. Master ABC Université d'Antananarivo. Master 2. Effet des pratiques agricoles du riz pluvial à Madagascar sur la boucle microbienne des sols. Projet INDICE.
- [5] 2016. **Lhuillery Valentin**. France. Licence Professionnelle Conseil en systèmes de culture agroécologiques. Université Toulouse III Paul Sabatier. Effet des pratiques culturales sur la boucle microbienne du sol : cas de la culture de riz pluvial sur sol ferrallitique à Madagascar. *Co-encadrement avec Claude Plassard*. 3 mois. Projet INDICE.
- ^{SUD}[5] 2015. **Rahajaharilaza Koloïna**. Madagascar. Licence professionnelle en environnement ISSEG. L'effet des géotypes de riz pluvial sur l'attractivité et la croissance des nématodes bactérivores des sols. 3 mois. Projet BAC-RIP.
- [4] 2015. **Bonhomme Camille**. Master 1 Biologie des Organismes, Populations et Ecosystèmes Université Toulouse Paul Sabatier. Effet des pratiques agricoles du riz pluvial à Madagascar sur la boucle microbienne des sols. 3 mois. Projet INDICE.
- ^{SUD}[3] 2014. **Ranoarisoa Mahafaka Patricia**. France. Master 2 Sciences et Technologies, Ecosystèmes, Biodiversité et Evolution, SupAgro Montpellier. Effets des interactions biologiques sur l'acquisition par la plante d'une ressource peu mobile : le phosphore. *Co-encadrement avec Claude Plassard*. 6 mois. Projet UnlockP.
- [2] 2008. **Legras Pierre**. Master 1 Biologie des Populations et des Ecosystèmes Université de Rouen. Diversité fonctionnelle des communautés bactériennes au sein de l'épisolum humifère d'une hêtraie régulière pure au cours d'un cycle sylvicole. *Co-encadrement avec Michael Aubert*. 3 mois. Projet Vilflorhum.
- [1] 2007. **Traverso Ludmila**. Master 1 Biologie des Populations et des Ecosystèmes Université de Rouen. Dynamique de l'azote dans l'épisolum humifère d'une hêtraie régulière pure au cours d'un cycle sylvicole. *Co-encadrement avec Michael Aubert*. 3 mois. Projet Vilflorhum.

• **Encadrement de contrats à durée déterminée**

[3] **Boakamisy Annelysse Célestina**. Mars-Décembre 2019. Activité scientifique de laboratoire dans le cadre du projet Andasibe.

[2] **Rahajaharilaza Koloina** (actuellement en thèse ED A2E). Mars-Décembre 2017. Activité scientifique de laboratoire dans le cadre du projet BAC-RIP.

[1] **Damase Razafihalamafy**. Mars-Décembre 2017. Activité scientifique de laboratoire dans le cadre du projet BAC-RIP.

Enseignement

Le tableau 1 ci-dessous résume mes différentes interventions dans les formations supérieures.

Tableau 1. Liste des enseignements

Années	Niveaux	Enseignements	Heures
Chargé de Recherche IRD			
2022	5 ^{ème} année SupAgro-Institut Agro	Les nématodes des libres et l'amélioration génétique des plantes	2 h
2021	Tous niveaux - Université Antananarivo	Ecole Thématique - Les microbivores des sols	2 h
2021	Master 2 BEE Montpellier	Projet FIRE Tutorat	12 h TD
2021	Master 2 BEE Montpellier	Réseaux trophiques, boucle microbienne des sols	1,5 h CM
2021	Master 2 BEE Montpellier	UE Professionalisation & Insertion. La Recherche, C'est quoi?	1,5 h CM
2021	Master 2 BEE Montpellier	Phytobiome - Les nématodes libres des sols	1,5 h CM
2021	Master 2 IMHE Montpellier	Le sols - habitat pour les microorganismes	1,5 h CM
2020	Master 2 BEE Montpellier	UE Professionalisation & Insertion. La Recherche, C'est quoi?	1,5 h CM
2020	Master Ecosystème Montpellier	Les microbivores - acteurs du fonctionnement du sol	1,5 h CM
2020	ED A2E Antananarivo	Cycles biogéochimiques des sols	2 h CM
2020	ED A2E Antananarivo	Durabilité des agrosystèmes - Transfert des concepts écologiques	3 h CM
2020	ED A2E Antananarivo	Durabilité des agrosystèmes - Transfert des concepts écologiques	4 h TD
2019	Master Ecosystème Montpellier	Les microbivores - acteurs du fonctionnement du sol	1,5 h CM
2019	ED A2E Antananarivo	Cycles biogéochimiques des sols	4,5 h CM
2019	ED A2E Antananarivo	Durabilité des agrosystèmes - Transfert des concepts écologiques	3 h CM
2019	ED A2E Antananarivo	Durabilité des agrosystèmes - Transfert des concepts écologiques	4 h TD
2019	Master SPAD Antsirabe	Cycles biogéochimiques - Les microbivores des sols	3h CM
2018	Tous niveaux - Université Antananarivo	Ecole Thématique - Les microbivores des sols	2 h CM
2018	ED A2E Antananarivo	Rôle de la biodiversité des sols	2 h CM
2018	Master SPAD Antsirabe	Cycles biogéochimiques - Les microbivores des sols	3h CM
2017	Tous niveaux - Université Antananarivo	Ecole Thématique - Les microbivores des sols	2 h CM
2017	ED A2E Antananarivo	Rôle de la biodiversité des sols	2 h CM
2017	Master SPAD Antsirabe	Les nématodes des sols	3h TD
2017	Master SPAD Antsirabe	Cycles biogéochimiques - Les microbivores des sols	3h CM
2016	Tous niveaux - Université Antananarivo	Ecole Thématique - Les microbivores des sols	2 h CM
2016	ED A2E Antananarivo	Rôle de la biodiversité des sols	2 h CM
2016	Master SPAD Antsirabe	Méthodes d'étude des microorganismes des sols	3 h TD
2016	Master SPAD Antsirabe	Pédologie générale	2h CM
2015	Master 2 B2E Montpellier	La boucle microbienne des sols	1h CM
2015	Master SPAD Antsirabe	Méthodes d'étude des microorganismes des sols	3 h TD
2013	Master 2 BEE Montpellier	Les interactions biologiques dans les sols	2 h CM
Vacataire - Responsable du module Ecologie à l'Esitpa			
2012	Esitpa 1 ^{ère} année	Ecologie générale	22 h CM
2012	Esitpa 1 ^{ère} année	Ecologie des populations, synécologie	32 h TD
2012	Esitpa 1 ^{ère} année	Ecosystème forestier et limnique/Ecologie de l'étranger	18 h TP
A.T.E.R. à l'Université de Rouen			
2010	Licence Sciences de la Vie 2 ^{ème} année	Organisation et cycle de reproduction des grands groupes végétaux	6 h TP
2009	Licence Sciences de la Vie 3 ^{ème} année	Sciences du Sol et formations superficielles	84 h TP
2009	Maîtrise ESEB-BIODIV	Organisation, Fonctionnement et Dynamique des Ecosystèmes	2 h TD
2009	Maîtrise ESEB-BIODIV	Organisation, Fonctionnement et Dynamique des Ecosystèmes	9 h TP
2009	Maîtrise ESEB-BIODIV	Organisation, Fonctionnement et Dynamique des Ecosystèmes	8 h CM
Moniteur à l'Université de Rouen			
2006/2007/2008	Licence Sciences de la Vie 2 ^{ème} année	Organisation et cycle de reproduction des grands groupes végétaux	192 h TP
2009	Licence Sciences de la Vie 3 ^{ème} année	Sciences du Sol et formations superficielles	42 h TP
2008	Esitpa 1 ^{ère} année	Module Terrain/Initiations aux formes d'humus	6 h TP
2006/2007/2008	Master 1 BPE Rouen	Sciences du Sol et formations superficielles	18 h TP
2006/2007	Master 1 BPE Rouen	Stage pluridisciplinaire de terrain	30 h TP
Total			552

I.3. Synthèse de la production scientifique et des collaborations

Depuis 2009 (à la date du 31/10/2022), j'ai participé à un total de 45 articles, dont 31% en premier auteur et 20% en dernier auteur (Tableau 2). Les articles impliquant les partenaires du Sud correspondent à 58% de l'ensemble de la production, et 72% si on considère uniquement la période depuis mon recrutement à l'IRD. L'impact facteur moyen des revues dans lesquelles j'ai publié est de 4,82 avec un nombre de citation total (sans-autocitation) de 995 et un h-index de 16 (WOS, date 31/10/2022). L'article le plus cité est celui publié dans la revue Nature sur la biogéographie des nématodes à l'échelle mondiale (334 citations). Cet article est surtout cité dans les introductions des études pour justifier de l'abondance et l'ubiquité de ce groupe à l'échelle planétaire. Le second article le plus cité est la synthèse quantitative sur l'importance écologique des bactérivores publiée dans Plant & Soil en 2016 (161 citations). Dans cette étude, nous avons quantifié et détaillé les fonctions portées par les bactérivores dans les sols. Nous avons également présenté un cadre théorique se basant sur la stœchiométrie des sols pour expliquer les effets nutritionnels et non nutritionnels. Enfin, le troisième article est une review sur les flux de phosphore à l'interface sol-plante au sein de laquelle nous présentons la boucle microbienne du sol. Il s'agit du premier article publié dès mon arrivée à l'IRD.

Tableau 2. Synthèse de la production scientifique

Rang	Effectif	%
Total	45	
1 ^{er} auteur	14	31
Dernier auteur	9	20
[Sud]	26	58 (72*)
Impact facteur moyen		
<i>minimum</i>	1.13	
<i>maximum</i>	42.7	
<i>médiane</i>	3.71	
<i>moyenne</i>	4.72	
Citations	1027 dont 995 sans auto-citation	
H-index	16	

*Depuis mon arrivée à l'IRD

Ma production scientifique et le nombre de citations ont surtout augmenté à partir de 2018, avec un pic en 2021 (Figure 1.A). Les citations sont réparties à travers le monde mais se concentrent en Europe, en Chine et aux Etats-Unis (Figure 1.B). Sans surprise, les mots les plus fréquents dans les titres de mes articles sont « soil » « phosphorus » « forest » « rice » « nematode » « bacterivores » « mycorrhiza » « earthworm » « quality », « beech », « Madagascar » et « effect ». Les termes « ecology ou ecological » ou « interactions » sont finalement peu présents. La représentation en nuage des noms des co-auteurs des articles publiés reflète les différentes collaborations que j'ai eues depuis 2009 (Figure 1.C). Je distingue cinq groupes de collaboration :

(i) **avant l'IRD** avec mon équipe encadrante de thèse (Laboratoire Ecodiv, Université de Rouen) et de post-doctorant (équipe Biosol, Esitpa) dont les collègues les plus présents sont M. Aubert, T. Decaëns, F. Bureau et M. Akpa ;

(ii) **Depuis mon arrivée à Ecosols** avec l'ensemble de mes collègues des 3 thèmes de Recherche (E. Blanchart, L. Bernard, C. Plassard, T. Becquer, A. Robin, A. Brauman, M. Hedde, A. Erktan, E. Taschen, F. Degruene, T. Chevallier, L. Chapuis-Lardy, D. Masse, C. Marsen, C. Pistocchi, L. Mareschal, C. Jourdan, L. Cournac, B Jaillard) ;

(iii) **Les partenaires du Sud** et en particulier le Laboratoire des Radio-Isotopes et le FOFIFA (T. Razafimbelo, T. Rafolisy, L. Rabeharisoa, B. Rabary, A. Andriamananjara, M. Razafindrakoto), mais également plus récemment la Faculté des Sciences d'Agadir (E.H. Mayad, M. Ait Hamza) ;

(iv) **Les partenaires du Nord**, français ou internationaux, en particulier ELISOL Environnement (C. Villenave, C. Chauvin), l'UMR ISPA (C. Morel, A. Mollier), l'UPR AIDA (P. Autray, A. Ripoche, M. Sester), l'UMR AGAP (B. Muller, K. vom Brocke), UMR ABSys (M. Sauvadet, A. Thoumazeau), UMR SELMET (P. Salgado), M. Bonkowski (Université de Cologne), S. Geisen (WUR), C. Mulder (Université de Catane), O. Holovachov (MNHN Suède) et d'autres partenaires avec lesquels je collabore récemment mais qui n'apparaissent pas sur le nuage des mots, par exemple l'UMR PHIM (S. Bellafore), l'UMR IPSIM (A. Gojon, A. Martin), l'UMR ISEM (J.M. Mortillaro), le CEFE (S. Hättenschwiler, J. Nahmani), l'UR Recyclage et Risque (L. Thuriès).

(v) le dernier mais certainement le plus important regroupe les étudiants de master ou de thèse que j'ai encadré ou avec lesquels j'ai eu la chance de travailler, e.g. O. Ratsiatosika, P. Ranoarisoa, M. Raminoarisoa, A. Becquer, K. Razanamalala (Figure 1.C).

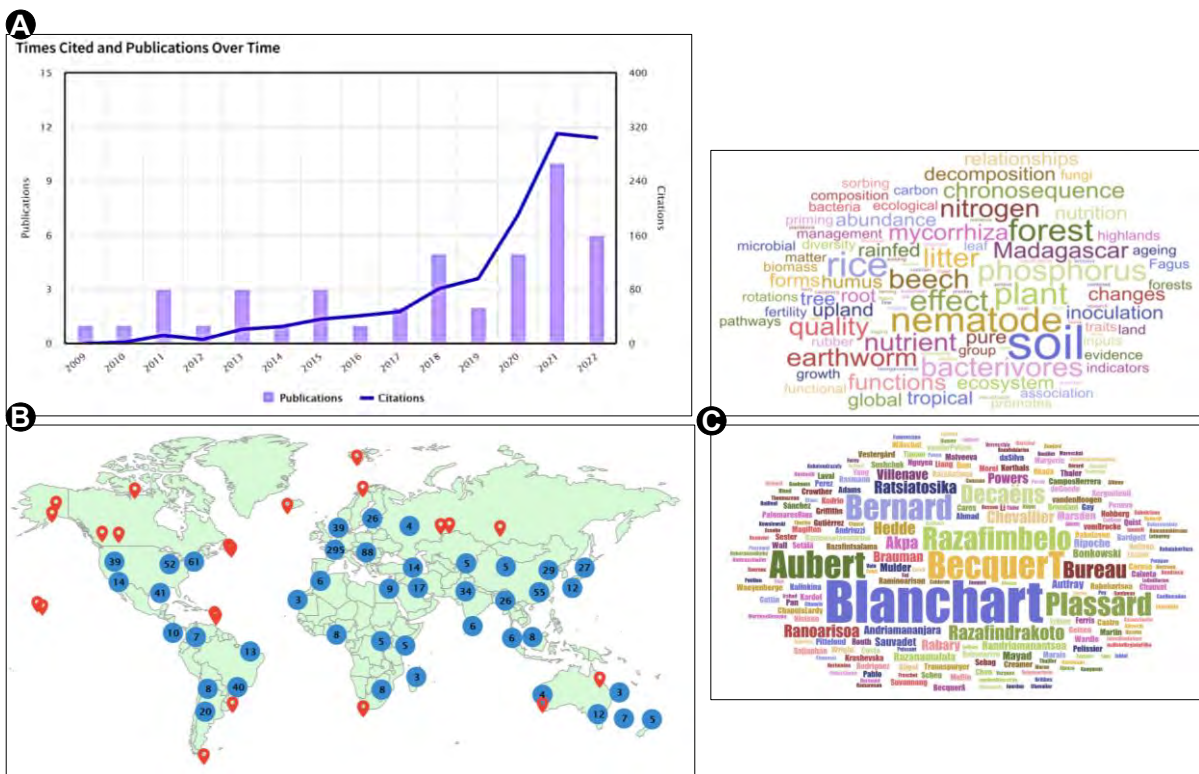


Figure 1. (A) nombre d'articles scientifiques et citations par an. (B) Localisation géographique des auteurs citant mes travaux. (C) Nuage de mots sur la base des titres des articles publiés dans des revues à comité de lecture incluant les 100 mots les plus fréquents et co-auteurs de ces articles.

DEUXIEME PARTIE – L'AVANT IRD

II.1. Introduction

Avant mon recrutement à l'IRD, mes travaux de thèse (Laboratoire Ecodiv, Université de Rouen) et post-doctorat (ESITPA équipe Biosol, actuellement UniLaSalle) se sont attachés aux mécanismes et aux facteurs de contrôle du **cycle de l'azote** (minéralisation, nitrification, lessivage, dénitrification) dans les sols en relation avec les communautés microbiennes à l'interface sol-végétation. Je me suis intéressé à l'identification des **facteurs écologiques** susceptibles de contrôler le cycle de l'azote et les communautés microbiennes (e.g. la composition chimique de la matière organique fraîche, les interactions biotiques incluant les champignons ectomycorrhiziens, la qualité physico-chimique du sol). Entre septembre 2010 et août 2012, j'ai principalement mis l'accent sur l'écologie microbienne des sols, et plus précisément sur la mise au point **d'indicateurs biologiques microbiens** de la qualité des sols le long de gradients d'anthropisation. Mes travaux réalisés au sein du laboratoire d'écologie de l'Université de Rouen (Ecodiv) et du laboratoire d'écologie microbienne des sols de l'Esitpa (Biosol), s'inscrivaient dans deux projets de recherche nationaux, « Vilflorhum » (GIP ECOFOR) et « Bioindicateur phases I & II » (ADEME) et un projet régional « AlterAgro » (GRR VATA). Je synthétise brièvement ci-dessous les principales questions et résultats de cette période de mes activités.

II.2. Relations flux d'azote et macro-morphologie de l'épisolum humifère

La problématique générale de ces travaux reposait sur le constat suivant : *au cours de la maturation des peuplements forestiers semi-naturels, la morphologie de l'épisolum humifère, désignée par le terme « forme d'humus », évolue depuis des **mulls** sous les jeunes peuplements jusqu'à des formes d'humus de type **moder** sous les peuplements matures (Arpin et al. 1998; Bernier and Ponge 1994).*

En contexte géré, Aubert et al. (2004) ont observé l'apparition des formes d'humus de type moder le long d'une chronoséquence de 195 ans de hêtraie pure située en Forêt d'Eawy. Plus précisément, ce changement morphologique se traduit par : (i) l'apparition d'un horizon d'humification ou OH constitué de matière organique fine (Figure 2). La matière organique fine est principalement constituée d'amas de boulettes fécales et de micro débris végétaux et mycéliens non reconnaissables à l'oeil nu; (ii) un épaissement des horizons holorganiques constitués de matériel organique peu modifié (horizon OL) ou fragmenté en mélange avec de la matière organique fine (horizon OF); (iii) un passage d'un horizon organo-minéral (A) biomacrostructuré (complexes argilo-humiques abondants) à un horizon A peu structuré, dit de juxtaposition (complexes argilo-humiques peu abondants). Or, la traduction macro-morphologique de l'épisolum humifère présenterait un caractère indicateur en termes de recyclage de la matière organique. Les formes d'humus de type **mull** (horizon OL peu épais, absence d'horizon OH, horizon A épais à structure biologique grumeleuse ou microgrumeleuse) résulteraient d'un recyclage rapide de la matière organique, contrairement aux **moders** (horizon OL et OF épais, horizon OH présent, horizon A de juxtaposition peu épais), qui reflèteraient un fonctionnement moins actif (Ponge 2003; Ponge et al. 2002; Toutain 1987a; b).

Ce constat nous interroge sur la nature et l'intensité des conséquences fonctionnelles de ces modifications morphologiques au sein de l'épisolum humifère au cours de la croissance des arbres. La question était donc la suivante : **comment expliquer ces changements morphologiques et quelles sont les conséquences fonctionnelles de ces changements** ? L'objectif de ce travail était de contribuer à la compréhension (i) des relations morphologie - fonctionnement de l'épisolum humifère le long de la maturation des peuplements forestiers, (ii) du cycle de l'azote au sein des différents horizons de l'épisolum, (iii) de la variabilité du cycle de l'azote le long de la maturation des peuplements forestiers et (iv) des facteurs écologiques responsables du développement des formes d'humus et régulant le cycle interne de l'azote dans le sol.

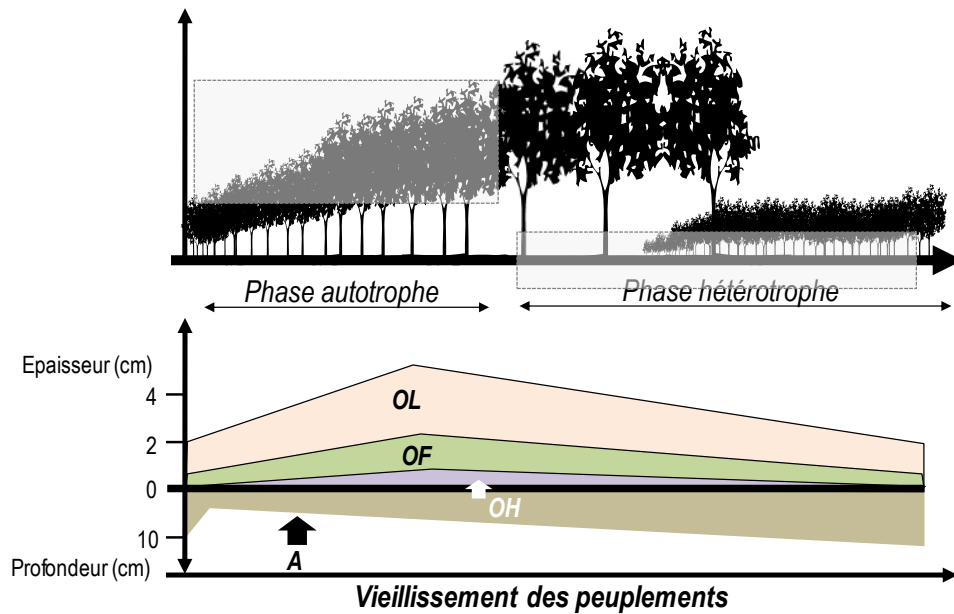


Figure 2. Evolution de la macro-morphologie de l'épisolum humifère au cours du vieillissement des peuplements forestiers (Arpin et al. 1998; Ponge et al. 1998; Ponge and Delhaye 1995). OL : litière non fragmentée, OF : litière fragmentée, OH : litière humifiée.

Nous nous sommes intéressés au cycle de l'azote. Les résultats issus des différents travaux ont montré que les processus en amont du cycle (apport d'azote, ammonification) sont favorisés au cours de la maturation des peuplements forestiers alors que les processus en aval du cycle (nitrification, dénitrification) diminuent (Figure 3) (Trap et al. 2009; Trap et al. 2011a). Le prélèvement de l'azote minéral (surtout l'ammonium) et le lessivage des ions ammonium augmentent avec l'âge des peuplements. Ces travaux soulignent l'importance du vieillissement des peuplements sur la quantité et la qualité des transformations de l'azote.

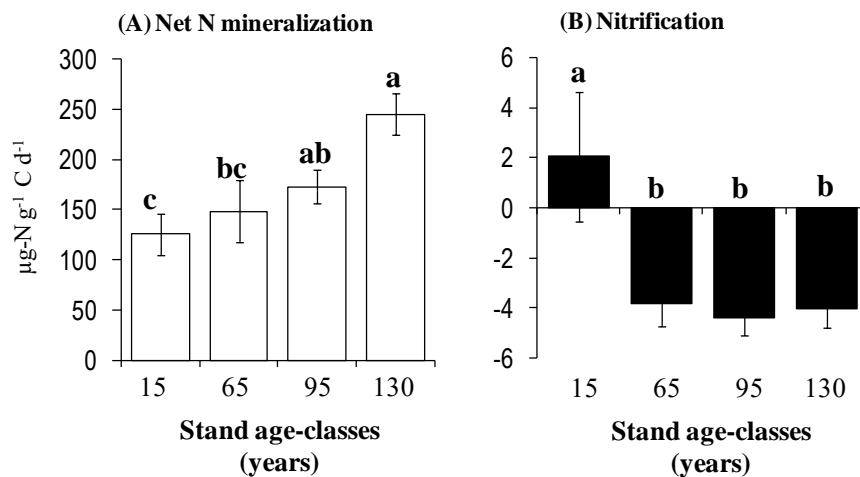


Figure 3. Minéralisation potentielle nette de l'azote et nitrification potentielle nette (exprimée en $\mu\text{g-N g}^{-1} \text{C d}^{-1}$) au sein de l'horizon OL (litière pas transformée) le long d'une chronoséquence de 130 ans de hêtraie pure, Haute Normandie. Les lettres (a et b) indiquent des différences significatives entre les classes d'âge d'après l'ANOVA et le test de Tukey HSD ($P < 0.05$) (Trap et al. 2011a).

Comment expliquer ces changements fonctionnels ? Dans un second temps, nous nous sommes intéressés aux facteurs écologiques impliqués dans le contrôle du cycle interne de l'azote (qualité physico-chimique du sol, faune du sol, qualité de la matière organique, formes d'humus). Parmi ces derniers, la qualité de la litière de hêtre (nutriments et fibres) nous a beaucoup intéressé (Trap et al. 2011b; Trap et al. 2013a; Trap et al. 2013b) (Figure 4).

Le vieillissement des peuplements purs de hêtre s'accompagne d'une forte variabilité de la qualité de litière avec des conséquences importantes sur les formes d'humus, la minéralisation de l'azote, la dynamique de l'azote durant la décomposition de la litière et l'immobilisation de l'azote par les microorganismes. De plus, ces modifications du cycle de l'azote au cours du vieillissement des peuplements semblent significativement impacter la nutrition azotée de l'arbre.

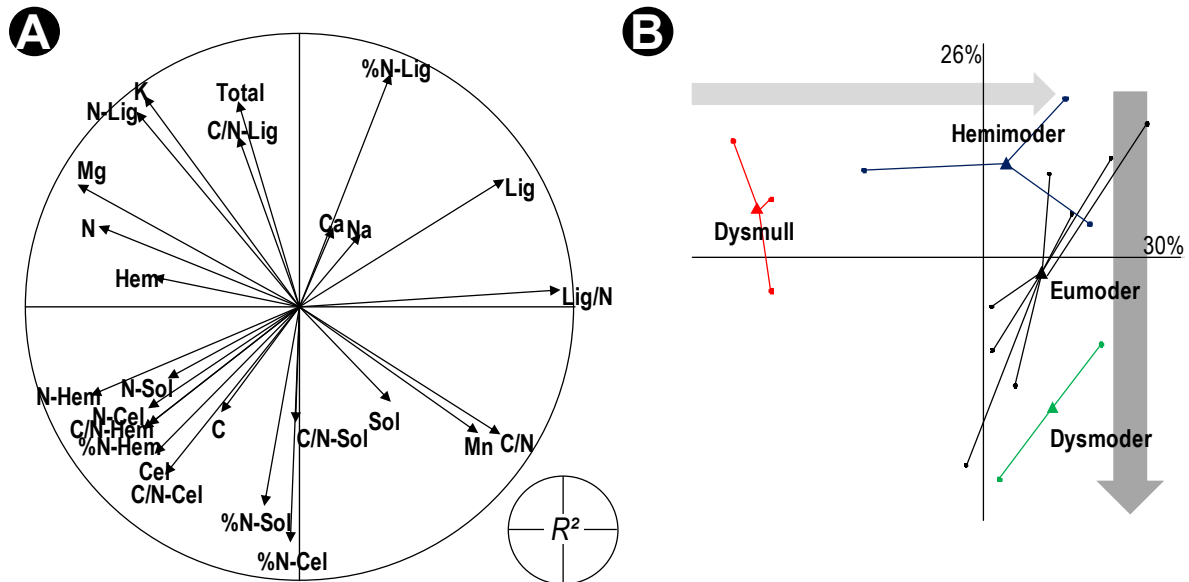


Figure 4. Analyse en Composantes Principales sur la qualité des litières de hêtre au cours du vieillissement des peuplements avec (A) le cercle des corrélations et (B) le plan des individus (cluster par formes d'humus) (Trap et al. 2011b; Trap et al. 2013b).

L'hypothèse d'un contrôle du cycle de l'azote via les mycorhizes et une modification de la qualité des litières a vite émergée au regard de la littérature existant sur d'autres systèmes (Gadgil and Gadgil 1975; Gadgil and Gadgil 1971; Wurzbürger and Hendrick 2009). Une expérience en mésocosme a été mise en place et nous a permis de mettre en évidence le rôle de la litière de hêtre et des racines vivantes, ectomycorhizées ou non, sur le cycle de l'azote (pools d'azote, ammonification, nitrification et immobilisation microbienne) dans le sol, et surtout sur la nutrition de l'arbre (Trap et al. 2017). L'étude a consisté à caractériser après six mois de croissance, les pools et flux d'azote dans un sol couvert ou non de litière de hêtre, avec ou sans un semis de hêtre fortement ectomycorhizé ou non ectomycorhizé. Les principaux résultats montrent que la litière inhibe fortement la nitrification alors que les racines, ectomycorhizées ou non, favorisent l'ammonification mais seules les racines ectomycorhizées inhibent la nitrification autotrophe. Des effets synergiques litière/racine ectomycorhizées sur le cycle de l'azote ont été mis en évidence : l'arbre prélève plus d'azote lorsqu'il est mycorhizé et en présence de litière de moins bonne qualité issue d'arbre âgés (Figure 5).

II.3. Communautés microbiennes du sol

Le recyclage de l'azote étant fortement régulé par les microorganismes du sol, leur caractérisation est donc indispensable afin d'apporter des éléments de réponse quant à la variabilité des transformations de l'azote. Dans la continuité des travaux précédents, je me suis donc intéressé aux profils structuraux et fonctionnels des communautés microbiennes du sol et aux patrons de variation des différents descripteurs microbiens le long de la chronoséquence. Les aspects microbiens m'ont particulièrement séduit, ce qui m'a amené à poursuivre cette thématique dans le cadre d'un post-doctorat.

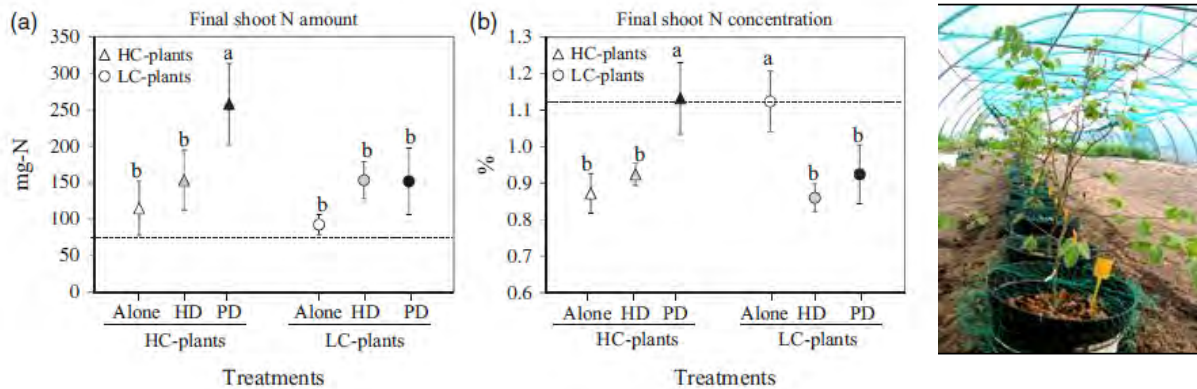


Figure 5. Quantité (a) et concentration (b) d'azote dans la partie aérienne de la plante à la fin de l'expérience selon les traitements. Les barres verticales correspondent à l'écart-type. Les microcosmes sont plantés avec un hêtre présentant un fort ('HC', triangle) ou un faible ('LC', cercle) taux de mycorrhization. Le sol a été nu ('alone', symbole blanc), recouvert de litière facilement décomposable ('HD', symbole gris) ou faiblement décomposable ('PD', symbole noir). La ligne en pointillée correspond aux valeurs initiales. Les lettres (a et b) indiquent des différences significatives entre les traitements au seuil de 5% (ANOVA et test de Tukey HSD). A gauche, une photographie des mésocosmes.

La caractérisation des communautés microbiennes des sols est un défi technique. L'utilisation simultanée d'outils biogéochimiques (biomasse C et N), de biologie moléculaire (qPCR 16S et 18S), de méthodes biochimiques (ergostérol total et libre), et d'approches fonctionnelles (profils Biolog et activités enzymatiques), permet une analyse intégrative des microorganismes du sol (Trap et al. 2011c). Dans le cadre des travaux de thèse, j'ai pu montrer que la quantité d'azote de la biomasse microbienne est plus élevée au sein des horizons organiques qu'au sein de l'horizon organo-minéral quel que soit l'âge des peuplements. La quantification de la biomasse bactérienne et fongique par PCR quantitative montre que la communauté fongique domine dans l'OL alors que les bactéries dominent au sein de l'horizon organo-minéral quel que soit l'âge du peuplement. Les résultats montrent également une augmentation du ratio biomasse fongique/biomasse bactérienne au sein de l'horizon de fragmentation et d'humification le long de la chronoséquence (Trap et al. 2011c). Outre des changements structurels, le profil fonctionnel des communautés microbiennes présente une variabilité temporelle et spatiale importante. Par exemple, la diversité fonctionnelle de la communauté bactérienne mesurée à l'aide des profils métaboliques Biolog au sein des horizons organiques est plus élevée dans les peuplements âgés. Au contraire, la diversité fonctionnelle est plus élevée dans le stade le plus jeune au sein de l'horizon organo-minéral. L'approche pluridisciplinaire pour la caractérisation des communautés microbiennes a permis d'obtenir des profils riches d'information. Par exemple, le ratio ergostérol/ADN fongique (ADN 18S) peut être utilisé comme indicateur de biomasse fongique « active ». Une augmentation du ratio peut être assimilée à une augmentation de la biomasse fongique active (augmentation de la quantité d'ergostérol structurel dans le mycélium alors que les quantités d'ADN fongique restent constantes). L'étude de ce ratio montre qu'au sein de la litière pas ou peu transformée, la biomasse fongique est de plus en plus active avec l'âge des peuplements. Les résultats obtenus suggèrent également que la nature du processus (fongique ou bactérien) peut expliquer la quantité d'azote minéral produite.

Nous avons également les communautés microbiennes du sol dans le cadre de l'expérience en mésocosme citée précédemment. La litière favorise le compartiment fongique ainsi que la diversité fonctionnelle bactérienne en apportant de nouvelles sources carbonées. Certaines fonctions microbiennes apparaissent ou disparaissent en présence de litière ou de racines mycorhizées alors que les racines nues n'ont aucun effet par rapport au contrôle (Figure 6).

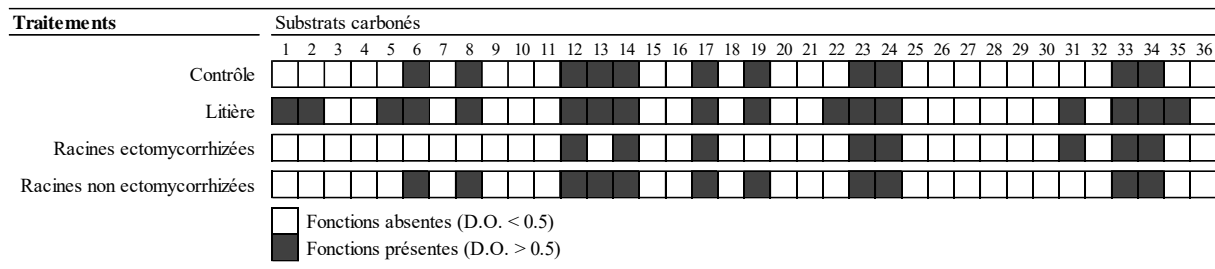


Figure 6. Effet de la litière et des racines vivantes de hêtre sur le profil métabolique potentiel des bactéries hétérotrophes (Ecoplates Biolog) après 6 mois d'expérience en mésocosme. Le traitement « contrôle » est un sol sans litière ni racine, le traitement « litière » est un sol avec de la litière, les traitements « Racines ectomycorhizées » et « Racines non ectomycorhizées » sont des sols avec un hêtre d'un an, fortement ectomycorhizés ou pas. Ces résultats n'ont pas été publiés.

II.4. Indicateurs biologiques de la qualité des sols

L'évaluation de l'impact des activités anthropiques sur les communautés microbiennes est au centre des enjeux actuels pour la caractérisation de l'état des sols. La société doit pouvoir disposer d'outils de suivi et de contrôle qui reposent sur un ensemble d'indicateurs fiables, indispensables à la mise en place et l'application d'une directive future pour la préservation des sols. Ce volet, entrepris durant mon post-doctorat, s'attache à l'élaboration d'indicateurs de l'état des sols et s'inscrit dans le cadre du programme « Bioindicateurs » (ADEME). Dans le cadre de ce programme, je participe activement à l'exploitabilité et à la valorisation des travaux menés au sein du laboratoire Biosol concernant la mise au point d'indicateurs microbiens de la qualité des sols le long d'un gradient d'anthropisation. Ce gradient comprend de multiples sous-gradients incluant les pratiques agricoles, le travail des sols, la contamination organique et d'éléments traces métalliques. Parmi les descripteurs microbiens, je m'attache plus particulièrement aux activités enzymatiques des sols qui fournissent un profil fonctionnel des communautés microbiennes des sols (Trap et al. 2012).

TROISIEME PARTIE – MES RECHERCHES A L'IRD

III.1. Contexte et cadre conceptuel

Cette partie introductive est extraite d'un article d'opinion rédigé avec Eric Blanchart et publié dans EGS : Blanchart & Trap. Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. Etude et gestion des Sols., 27 (1), p. 121-134. Cet article a été traduit et soumis dans Current Research in Environmental Sustainability.

III.1.1. Changement climatique, crise de la biodiversité et agroécologie

Nous vivons actuellement deux crises environnementales mondiales interconnectées qui impactent nos sociétés et les écosystèmes. Dans notre défi de produire durablement, le changement climatique et la crise de la biodiversité nous imposent une transition de l'agriculture conventionnelle vers des pratiques agroécologiques plus respectueuses de l'environnement prenant mieux en compte ces modifications et nos attentes en terme de développement (Pretty et al. 2011). Dans cette dynamique, le sol occupe une place très particulière, en accord avec les nombreux services écosystémiques (production de nourriture, régulation des maladies, régulation de l'érosion, régulation du climat, etc.) qu'il fournit (Keesstra et al. 2016). L'un des pionniers de cette vision fut Basil Bensing, promoteur au début du 20^e siècle du terme « agroécologie » qu'il positionnait comme science de la conservation du sol, insistant sur l'importance des adaptations des plantes aux conditions du milieu (dans (Doré and Bellon 2019)). La nécessité de la prise en compte des processus écologiques pour favoriser la durabilité des agroécosystèmes a été prônée assez tôt par Miguel Altieri (2004). Parmi les cinq principes que cet auteur propose, le sol est omniprésent à travers la biodiversité, le recyclage des nutriments, la croissance des plantes, les interactions biologiques bénéfiques et la promotion des processus écologiques-clé. De nombreux ouvrages insistent sur la nécessité de promouvoir la biodiversité du sol dans les systèmes cultivés, d'assumer la complexité écologique des systèmes et de s'appuyer sur les processus écologiques (Altieri 1999; Barrios 2007; Brussaard et al. 2007; Kibblewhite et al. 2008; Van der Putten et al. 2004). Cette intensification écologique se définit comme une approche alternative à l'intensification conventionnelle, avec pour objectif de maintenir ou d'accroître les rendements tout en minimisant les impacts négatifs sur l'environnement (Bommarco et al. 2013; Doré et al. 2011).

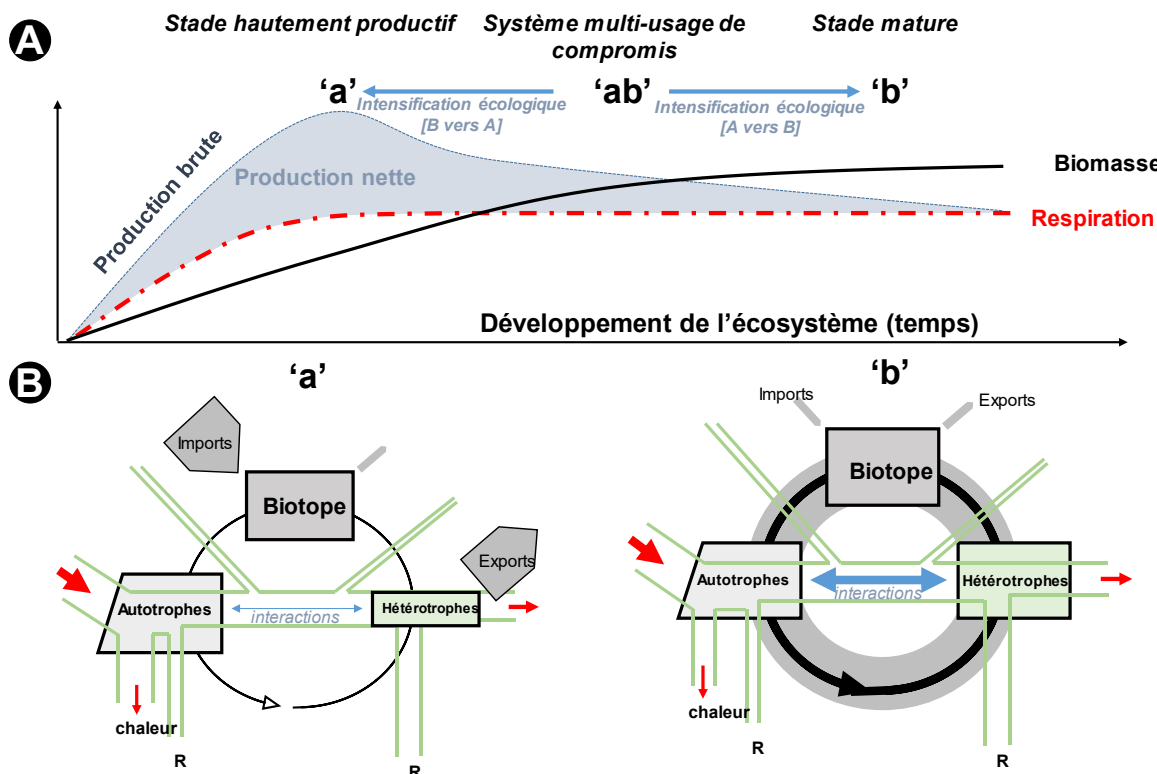
III.1.2. Intensification écologique des processus des sols : cadre théorique

Dans le milieu du 20^{ième} siècle, alors que l'agriculture productiviste se développe, l'écologie des écosystèmes et ses théories associées émergent. La théorie de la stratégie du développement des écosystèmes terrestres proposée par Eugene P. Odum en 1969 (Odum 1969), au sein de laquelle les sols et sa biodiversité occupent une place majeure, décrit alors l'évolution au cours du temps des propriétés fonctionnelles des écosystèmes terrestres pas (ou peu) anthropisés. Ces propriétés, ou plus précisément « *prédictions* », ont été par la suite observées à de nombreuses reprises (Corman et al. 2019). Brièvement, les stades pionniers laissent rapidement place aux stades les plus productifs, précoces donc, et transitoires, constitués d'espèces végétales à croissance rapide, puis à des stades matures à faible productivité composés d'espèces à croissance lente (Figure 7.A). A très long-terme, une phase rétrogressive (perte de biomasse végétale) se met en place (Wardle et al. 2004). Il est connu que la fertilité minérale du sol, la teneur en matières organiques et la composition taxonomique et fonctionnelle de la biodiversité édaphique évoluent également au cours des successions végétales (Figure 7.B). De même, les interactions entre les organismes s'accroissent et la fermeture des cycles biogéochimiques se renforcent. Les mécanismes écologiques impliqués dans ces successions écologiques épigées et souterraines conduisent inexorablement ces stades productifs vers des stades en équilibre dynamique ou « biostatiques » (Oldeman 1990) dont les propriétés fonctionnelles diffèrent nettement (Corman et al. 2019). Il apparaît donc que les règles écologiques imposent une opposition entre forte productivité transitoire et stabilité dynamique des écosystèmes naturels. **Maintenir un écosystème terrestre hautement productif, c'est donc s'opposer aux mécanismes impliqués dans les successions écologiques.**

Pour lutter contre cette loi de la nature, il n'existe qu'une seule solution : **injecter de l'énergie**. Puisqu'une majorité des mécanismes écologiques impliqués dans les successions s'opèrent au sein des sols, la gestion des sols et l'injection d'énergie au sein des sols en agronomie s'avère centrale dans l'objectif de maintenir une forte productivité (travail du sol, gestion des pathogènes et adventices par apport de pesticides, apports d'engrais minéraux ou organiques, etc.). La question de la durabilité de cette gestion se pose.

III.1.3. Energie et lutte contre les mécanismes écologiques

L'énergie investie au sein des agrosystèmes permet donc de lutter temporairement contre l'ensemble des mécanismes écologiques qui conduirait inexorablement l'agrosystème vers un état de fonctionnement moins productif. Maintenir un apport énergétique continu ne suffit pas, néanmoins, pour atteindre les objectifs de produire durablement. Un apport continu, ou ponctuellement massif d'énergie (majoritairement non renouvelable) au sein de l'agrosystème peut durablement perturber l'agrosystème et favoriser des changements faibles ou drastiques des propriétés fonctionnelles de l'écosystème, pouvant conduire à d'importants « dysfonctionnements » sur le long terme (Pimentel 2006; Reganold et al. 1987). Ceci renvoie à la notion de résilience écologique des écosystèmes (Griffiths and Philippot 2013; Holling 1996). Par exemple, un usage excessif des fertilisants chimiques favorise une minéralisation accrue de la matière organique des sols, conduisant, entre autres, à une diminution de l'abondance relative de certaines souches mutualistes au profit de souches pathogènes (Gryndler et al. 2006; Johnson 1993). Ces pratiques, bien qu'initialement mises en place pour augmenter et maintenir la productivité des agrosystèmes, tendent à nuire à la durabilité de la fourniture des services écosystémiques. La stagnation et parfois la chute des rendements des grandes cultures observées en Europe en témoigne (Brisson et al. 2010). De ces constats, un changement radical de la gestion des sols au sein d'une nouvelle agriculture s'impose.



III.1.4. S'inspirer des écosystèmes en équilibre dynamique

Les propriétés biologiques des sols observées au sein des écosystèmes en équilibre dynamique autorisent un fonctionnement « quasi-durables » dans le sens où elles ne s'opposent pas aux règles de la succession. Observer, analyser et décrire avec précision le fonctionnement des sols au sein de ces systèmes est donc central pour comprendre les liens entre les propriétés biologiques des sols et la durabilité du fonctionnement des écosystèmes. Il est important de souligner que la dynamique successione ne conduit pas à une « optimisation » des processus des sols pour la production d'un service écosystémique souhaité (Odum 1969). Ainsi, l'intensification écologique des sols pourrait se définir comme un ensemble de techniques s'attachant à maximiser la fourniture de services écosystémiques par la biodiversité des sols, tout en minimisant l'impact des mécanismes écologiques de la dynamique successione, conférant aux agrosystèmes une meilleure résilience écologique et une plus grande durabilité (Yachi and Loreau 1999). Pour cela, l'agro-écologue doit identifier les processus écologiques des sols potentiellement « intensifiables » au sein des agrosystèmes et posséder des leviers pour les mettre en œuvre et des outils pour les mesurer. Un effort de la recherche scientifique doit être fait en écologie des sols afin d'identifier ces processus écologiques et les leviers agronomiques appropriés.

En bref

Constat. Les crises environnementales impactent notre agriculture et la sécurité alimentaire dans certains pays du monde. Ce contexte nous impose une transition de l'agriculture conventionnelle vers des pratiques agroécologiques plus respectueuses de l'environnement pour répondre au défi de produire durablement.

Théorie. La théorie du développement des écosystèmes terrestres nous fournit un cadre pour identifier les processus écologiques des sols potentiellement « intensifiables » au sein des agrosystèmes et posséder des leviers pour les mettre en œuvre et des outils pour les mesurer.

Implications. Les activités de recherche doivent donc s'inscrire dans cette nécessité d'optimiser les fonctions et les interactions biotiques dans les sols pour la mise en place de multiples services agrosystémiques (services écosystémiques principalement attendus/fournis par les agrosystèmes) et la durabilité des systèmes. Je m'efforce donc de me poser cette question : qu'observe-t-on au cours du développement des écosystèmes terrestres, et en particulier au sein des écosystèmes en équilibre dynamique ?

Mes travaux associés. *Projet SECURE. Article : • Blanchart E. & Trap J. 2020. Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. Etude et Gestion des Sols, 27(1), p-121.*

III.2. La gestion du phosphore en agriculture : un enjeu majeur pour une agriculture durable

III.2.1. Cycle du phosphore

Au niveau de la parcelle, le cycle du phosphore (P) se résume par les flux d'entrée et de sortie (Figure 8). Comme flux d'entrée, il y a l'apport des fertilisants, la restitution des résidus de culture, l'altération de la roche et le dépôt atmosphérique. Pour les sorties, l'exportation par la récolte des résidus de culture compte pour la majorité du P mais il y a aussi des pertes par lixiviation, ruissellement et érosion. Dans le sol, le P se trouve sous diverses formes (Figure 8).

- Le P inorganique libre (P-ions) dans la solution du sol. Le réservoir P-ions, représenté par les anions orthophosphates (H_2PO_4^- et HPO_4^{2-}) en solution, est biologiquement important car c'est la seule forme de P prélevée par les plantes. Lorsque ce réservoir est quantifié à l'aide de la méthode du « P résine » et du « P Olsen », les concentrations sont très faibles et représentent quelques mg-P.kg^{-1} de sol. Son temps de renouvellement est très court.

- Le P lié à des squelettes carbonés ou P organique. Le P organique représente un réservoir plus important que le P-ions, *i.e.* plusieurs dizaines à centaines de mg-P.kg⁻¹ de sol. Les formes organiques de P peuvent être solubles et adsorbées à la phase solide du sol. Son temps de renouvellement n'est pas connu.
- Le P immobilisé dans la biomasse microbienne (bactéries et champignons) qui représente plusieurs dizaines de mg-P.kg⁻¹ de sol. Le temps de renouvellement est relativement court, estimé à quelques dizaines de jours.
- Le P immobilisé dans la biomasse des autres organismes des sols (nématodes par exemple) représente uniquement quelques µg-P.kg⁻¹ de sol.
- Les formes dites insolubles de P inorganique sont des formes minérales dans lesquelles le groupement phosphate forme des liaisons fortes avec des cations comme l'aluminium et le fer, phénomène très important en milieu acide, alors qu'en milieu alcalin, il forme des liaisons avec le calcium pour former des minéraux apatitiques (Hinsinger 2001).

Quantitativement, même si les teneurs en P total d'un sol peuvent être élevées (plusieurs centaines à milliers de grammes par kg), les concentrations en P-ions dans la solution du sol sont généralement très faibles et varient de 0,01 à 5 mg.kg⁻¹ selon les sols (Hinsinger 2001; Schachtman et al. 1998). Ces faibles concentrations sont dues en particulier à la très grande réactivité de l'anion phosphate avec les cations du sol (Vance et al. 2003). Du fait de cette forte réactivité et de la faible concentration en P-ions qui en résulte dans la solution du sol, le P est fourni aux racines principalement par diffusion plutôt que par « mass flow » (Barber et al. 1963; Hinsinger 2001). Accéder à la quantité de P réellement disponible pour les plantes est donc un enjeu technique dont les méthodes restent aujourd'hui très variables et discutées au sein de la communauté d'experts (cf. encadré 1).

III.2.2. Les enjeux de la gestion de la fertilité phosphatée

Le P est un élément majeur qui s'inscrit parfaitement dans ce cadre théorique et cette problématique d'une gestion durable de son cycle pour les raisons suivantes :

- (1) Cet élément est **indispensable** pour tous les êtres vivants, et bien sûr pour les cultures. Il est indispensable pour un grand nombre de processus biologiques. Aucun autre élément ne peut le remplacer. Il contribue notamment à la structure de l'ATP et à la formation des acides nucléiques, à la structure des sucres phosphatés et des phosphoprotéines et entre dans la composition des membranes cytoplasmiques (phospholipides).
- (2) Cet élément est **très peu disponible** pour les cultures. En effet, les racines absorbent le P uniquement sous forme d'ions orthophosphates (cf. section III.3.2). Or, ces ions sont rapidement complexés aux cations (Ca, Fe, Al) ou aux oxydes de fer et d'aluminium. De plus, ces ions ont une faible vitesse de diffusion dans la solution, très inférieure à celle de l'ion nitrate. Le prélèvement rapide des ions P par les racines entraîne un appauvrissement du P dans la solution du sol.
- (3) Pour assurer le besoin des cultures en P, les producteurs, lorsqu'ils le peuvent, ont recours aux engrais minéraux **coûteux** et **polluants**, en particulier en métaux lourds tels que le cadmium (Bumb and Baanante 1996; Cordell et al. 2009a; Delgado and Scalenghe 2008). Ces fertilisants P reposent sur l'exploitation de gisements de roches phosphatées dont les réserves facilement exploitables connues seront épuisées d'ici 50 à 100 ans (Cordell et al. 2009a; Cordell et al. 2009b). De plus, la multiplication des recours aux fertilisants phosphatés induit une nette diminution d'efficacité de ces derniers (Hinsinger et al. 2011). Seulement 10% à 20% des apports en engrais phosphatés sont acquis par les plantes au cours de la première année de culture (Rose et al. 2010).
- (4) Ces apports massifs d'engrais sont également connus pour avoir des **impacts environnementaux**, *e.g.* sur l'eutrophisation des écosystèmes lacustres et côtiers (Delgado and Scalenghe 2008), et sur les communautés biologiques natives des sols (Johnson 1993; Lekberg et al. 2021; Yazici et al. 2021).

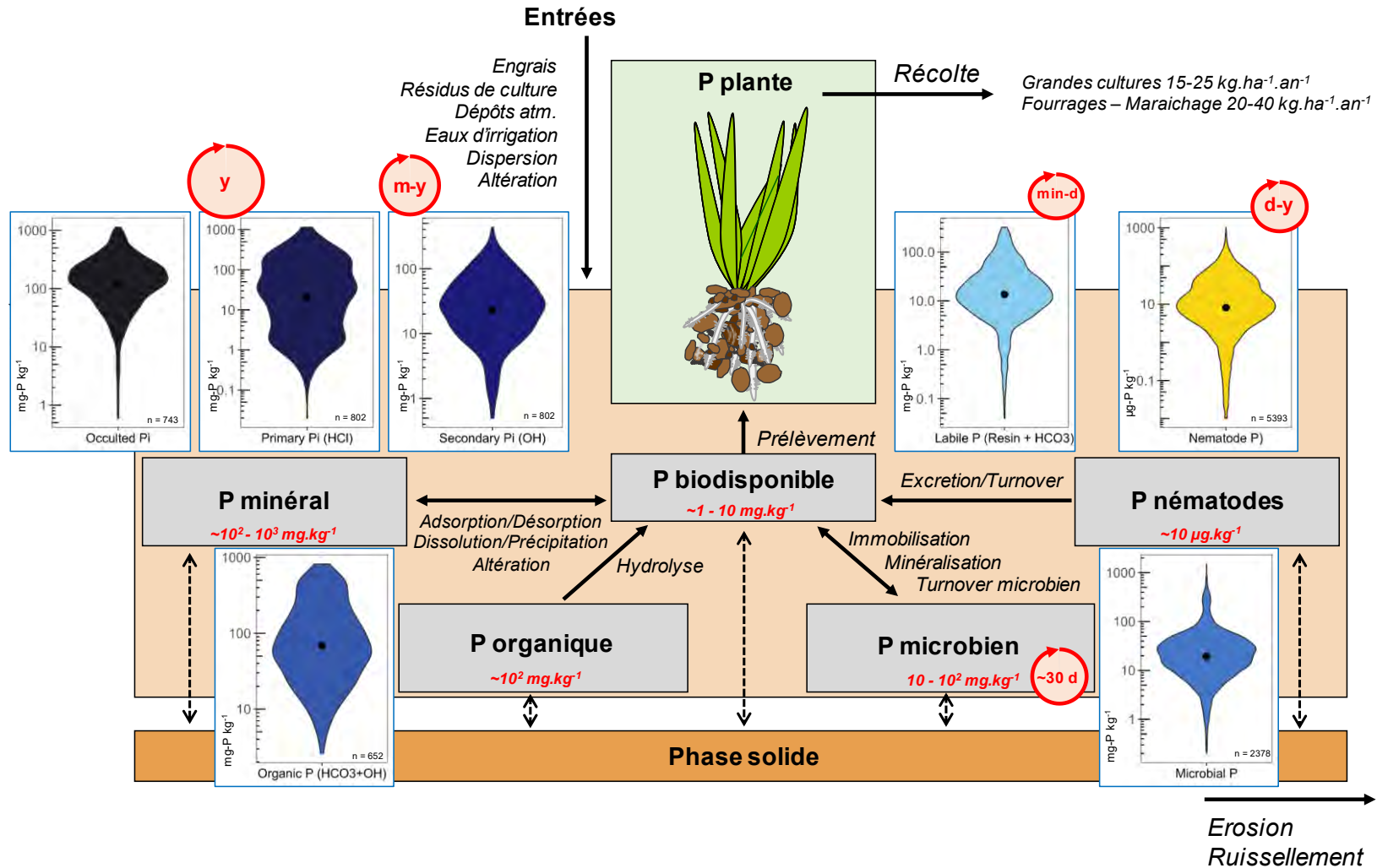


Figure 8. Cycle simplifié du phosphore (P) dans un agrosystème. Les flèches noires représentent les flux de P. Les flèches en pointillées précisent que toutes les formes de P sont susceptibles d'être adsorbées sur la phase solide du sol. Les rectangles gris correspondent aux réservoirs de P. Les flèches rouges correspondent au temps de résidence du P dans le réservoir avec min = minutes, d = jours, m = mois, y = années. Les représentations en violon correspondent à la taille des réservoirs. D'après (Helfenstein et al. 2020; Hou et al. 2018; Spohn and Widdig 2017; van den Hoogen et al. 2019; Wang et al. 2022).

Encadré 1 : Mesurer la disponibilité du P pour les plantes

La quantité de P disponible pour les plantes est désignée P **phytodisponible**, biodisponible ou assimilable. Il s'agit de la fraction du P dans le sol susceptible d'être prélevée par les plantes. Puisque les racines n'explorent qu'une faible partie du sol, et que le coefficient de diffusion des ions phosphate dans la solution n'est que de quelques millimètres par an, le P phytodisponible est donc une réserve qui pourra ou non être absorbée. Le concept de **phytodisponibilité** est au centre du fonctionnement du cycle biogéochimique du P des agro-écosystèmes; il conditionne à la fois le prélèvement et le rendement ainsi que les pertes vers l'environnement. Historiquement, la détermination de la disponibilité du P pour les plantes est apparu assez tôt (dyer 1894). Evaluer la teneur totale en P dans le sol n'a que peu d'intérêt, car elle ne fournit aucun renseignement sur la disponibilité pour les plantes. Elle renseigne néanmoins sur des évolutions à long terme de hausse ou baisse des stocks de P. Pour simplifier, il existe trois grandes approches méthodologiques pour évaluer le P phytodisponible du sol : (i) les **extractions chimiques** (utilisées pour raisonner la fertilisation phosphatée), (ii) l'évaluation **fonctionnelle et mécaniste** basée sur la prise en compte quantitative des mécanismes d'acquisition du P par les racines et (iii) les **bio-essais** avec une plante modèle. Dans le cadre de mes travaux, j'ai utilisé les trois approches pour répondre aux différents objectifs.

(i) Les **extractions chimiques** consistent à extraire le P du sol avec des réactifs chimiques. Il existe de nombreuses procédures qui varient selon le réactif utilisé, la concentration, le rapport d'extraction sol-solution, la durée de l'extraction (Tableau 3). La sélection des réactifs les plus appropriés se base sur des relations statistiques entre le P extrait et le P prélevé par une culture – test dans des conditions plus ou moins standardisées. Les résultats récents de Zehetner et al. sur le blé (*Triticum aestivum*) montrent néanmoins que ces relations, pour une période de 88 jours de croissance en serre, ne sont pas satisfaisantes dès qu'un large panel de sol (50 sols) est utilisé, et ceci pour 14 méthodes différentes. Ces analyses chimiques ne donnent en fait que des informations approximatives. Ces résultats s'expliquent par la dissolution de formes de P qui ne sont pas absorbées par les racines dans les conditions au champs ou sous serre. Cette proportion extraite de P non phytodisponible dépend de la solution chimique d'extraction, de la durée d'extraction, du type de sol et de son historique (Fardeau et al. 1988). Par rigueur, il serait donc plus correct d'éviter d'utiliser les termes de phytodisponible, assimilable ou disponible mais plutôt de P « **extractible** » (en précisant la méthode).

ii) l'évaluation **fonctionnelle et mécaniste** consiste à quantifier le transfert par diffusion des ions-P à l'interface solide-solution en couplant des expériences de sorption-désorption (ESD) avec des cinétiques de dilution isotopique.

- Le principe d'une ESD consiste à ajouter des ions-P dans une suspension de sol, d'analyser après une durée « t » la concentration des ions en solution et de calculer la quantité d'ions-P ajoutée qui a été transférée sur la phase solide du sol. Elle fournit donc **la quantité nette d'ions-P transférée** sur la phase solide entre le début et la fin de l'expérience. La valeur d'ions-P absorbés est positive ou parfois négative pour un ajout initial nul. Dans les ESD, la sorption désigne le transfert net d'ions-P entre les deux phases mais ne fait pas référence à un mécanisme particulier (adsorption, complexation de surface, précipitation, dissolution, diffusion de la phase solide, échange d'ions, interactions électrostatiques). En général, les courbes de sorption/désorption (aussi appelées isotherme) sont déterminées après une seule période de contact sol-solution. Parfois, l'effet du temps est pris en compte (Chardon et Blaauw, 1998). La courbe est d'autant plus curvilinéaire que la durée est brève ; la quantité de P adsorbé augmente avec la concentration mais moins que proportionnellement.

- Le dénombrement de la population d'ions orthophosphates par application de la dilution isotopique consiste à introduire des ions-P radioactifs dans la solution d'une suspension de sol et à mesurer régulièrement la radioactivité restant dans la solution (Fardeau 1981; Fardeau and Jappe 1978; Fardeau 1995). Le dénombrement est basé sur le principe de dilution isotopique, i.e. les ions marqués (³²P et ³³P) et non marqués ont le même comportement et la même composition isotopique dans chacun des deux compartiments de la suspension de sol. A une concentration donnée, la fraction de radioactivité restant dans la solution du sol diminue en fonction de la durée de l'échange isotopique. La quantité d'ions-P isotopiquement échangeables, qui lui est inversement proportionnelle, augmente ainsi avec le temps.

Le couplage des deux méthodes permet de rendre compte des effets interactifs du temps et de la concentration des ions-P dans la solution sur la dynamique du **transfert brut** sol-solution des ions-P diffusibles. Les ESD créent une gamme de concentration des ions-P dans la solution en équilibre avec des ions-P de la phase solide, et les cinétiques de dilution isotopique permettent de chiffrer le transfert entre les deux phases pour les différents niveaux de concentration et pour différentes échelles de temps.

L'application du principe de dilution isotopique permet de calculer la quantité Pr, quantité des ions-P diffusibles à l'interface solide-solution. L'analyse déterministe montre que la fonction cinétique de Freundlich rend compte précisément des effets du temps et de Cp (concentration en P dans la solution) : $Pr = v C_p^w t^p$ avec $Pr < P \text{ minéral}$. « v » exprime la quantité en ions-P diffusibles à une minute avec une concentration de 1 mg-P.L⁻¹. Ce paramètre rend compte de la réaction d'échange rapide. « w » rend compte de l'effet moins que proportionnel de l'augmentation de la valeur de Pr avec l'augmentation de la concentration ; ce paramètre exprime la diminution exponentielle de l'affinité des ions-P avec la saturation des surfaces du sol. « p » rend compte de l'effet moins que proportionnel de l'augmentation de la valeur de Pr avec le temps ; ce paramètre intègre le poids des réactions lentes qui sont probablement liées à la diffusion des ions dans la micro- et nano-porosité des agrégats du sol. Les paramètres v, w, p reste inchangé à partir du moment où les propriétés physico-chimiques des constituants du sol ne changent pas. Cette méthode a permis de simuler l'évolution pluriannuelle de la concentration des ions-P dans la solution sur plusieurs décennies à l'échelle de la couche labourée de parcelles cultivées et également le long du profile de sol de parcelles non labourées (Li et al., 2018).

Tableau 3. Liste non exhaustive des méthodes d'extraction chimique pour estimer le P phytodisponible.

Méthodes	Réactifs	pH solution	Ratio sol-solution	Temps
H ₂ O	Eau distillée	non tamponné	1:1.03-1:1.2	12 h
CaCl ₂	CaCl ₂ 0.01 M	non tamponné	1:10	2 h
LiCl	LiCl 0.4 M	non tamponné	1:1.8-1:4.0	2 x 2 h
Olsen	NaHCO ₃ 0.5 M	8.5	1:20	30 min
Bray II	NH ₄ F 0.03 M, HCl 0.1 M CH ₃ COOH 0.2 M, NH ₄ NO ₃ 0.25 M	1	1:7	40 s
Mehlich 3	0.015 M NH ₄ F, 0.0013 M HNO ₃ , 0.001 M EDTA	2.5	1:10	5 min
CAL	0.05 M C ₆ H ₁₀ CaO ₆ , 0.05 M (CH ₃ COO) ₂ Ca	4	1:20	2 h
Fe-oxide Pi	0.01 M CaCl ₂	non tamponné	1:40	16 h
CAEM	distilled H ₂ O	non tamponné	1:40	16 h
Oxalate	0.08 M (COOH) ₂ , 0.11 M (COONH ₄) ₂	3	1:50	4 h
Dithionite	0.2 M NaHCO ₃ , 0.12 M Na ₂ S ₂ O ₄ 0.24 M C ₆ H ₅ Na ₃ O ₇	8.5	1:50	16 h
HCl	0.5 M HCl	< 1	1:10	2 h
Organic P	1 M HCl	< 1	1:100	16 h
Total P	1 M HCl (after calcination)	< 1	1:100	16 h

§ Calcium-acetate-lactate

§§ Membranes échangeuses anioniques et cationiques

La technique de marquage isotopique ^{32/33}P permet également d'étudier la phytodisponibilité du phosphore inorganique (Pi) dans le système sol-plante grâce à la détermination de la valeur L (Fardeau 1995), que la plante soit mycorhizée ou non (Bolan et al. 1984). La valeur L correspond au Pi potentiellement assimilable par la plante et est déterminée à partir de l'activité spécifique du Pi de la partie aérienne de la plante et de l'activité spécifique du Pi isotopiquement échangeable du sol (Larsen 1952). La valeur L est calculée en utilisant la formule : $L = (P_{pa} - P_{graines}) / (r/R)$ avec P_{pa} : quantité de P total dans les parties aériennes (mg P) ; P_{graines} : quantité de P total dans les parties aériennes issue de la graine (mg P) ; R : radioactivité dans les parties aériennes à la fin de l'expérience (kBq) ; R : radioactivité introduite (kBq). En pratique, une quantité connue (R) d'ions phosphates marqués est mélangée dans le sol de façon homogène. La radioactivité (r) et le P prélevé par la plante sont déterminés après une ou plusieurs périodes de culture. Il est important de prendre en compte le P issu de la graine et corriger de sa contribution dans le calcul de la valeur L. C'est une méthode que nous avons utilisé aussi bien pour évaluer le P minéralisé par les nématodes que pour quantifier l'effet des vers de terre sur la dynamique du P (Ranoarisoa et al. 2018; Trap et al. 2021a).

iii) les bio-essais ou les cultures-test consiste à mesurer la quantité totale de P dans la plante après une durée définie de croissance dans un sol donné. La quantité de P dans la graine doit être également mesurée, en général sur un grand nombre de graine pour estimer la valeur moyenne de P. Le P phytodisponible est donc la quantité de P prélevé dans la plante pour une durée donnée. Il est possible de quantifier également l'efficacité de prélèvement en divisant la quantité de P totale prélevé par la plante par la longueur ou la surface des racines.

III.2.3. Développement des écosystèmes terrestres et phosphore - l'importance du P organique

Le P organique est l'ensemble des composés P qui contiennent des liaisons C-H (Figure 9.A). Les principales formes ont (i) les phosphoesters (liaison P-O-C), (ii) les phosphonates (liaison P-C) et (iii) les acides phosphoriques anhydres. Les phosphoesters sont classés dans deux groupes, les monoesters (une fraction C par phosphate) et les diesters (deux fractions C par phosphate). Les monoesters sont les formes prédominantes dans les sols aérés, principalement sous forme d'inositol phosphates (IP). Selon le nombre de groupes phosphates, il existe plusieurs stéréo-isomères d'IP, par ordre de dominance, *myo*-, *scyllo*-, *D-chiro*-et *néo*-. Il existe d'autres monoesters tels que les sucres phosphatés, les phosphoprotéines, les mononucléotides, etc. Les diesters sont les acides nucléiques. Les acides phosphoriques anhydres correspondent à l'ADP et ATP mais ils sont très rares dans les sols (George et al. 2018). La nature chimique de la majorité du P organique des sols reste encore inconnue, prise en compte comme un signal large sous-jacent dans la région phosphomonoester des spectres RMN. Une forte proportion du P organique correspond à des petites molécules de faibles poids (400-1000 DA) formant des suprastructures. Reusser et al. (2023) ont quantifié les formes de P organique dans un Gleysol (Figure 9.B) ; environ 6% du P organique correspondent aux formes libres en solution, 9% sont des formes solubles associés aux cations, 36% sont associés à la phase minérale (dont près des 2 tiers sont des IP), 38% correspondent à des associations faibles avec la matière organique du sol (dont près des 2 tiers sont des IP). Les IP sont donc associés à la phase minérale et aux formes organiques non solubles (Celi and Barberis 2007; Hong and Yamane 1980).

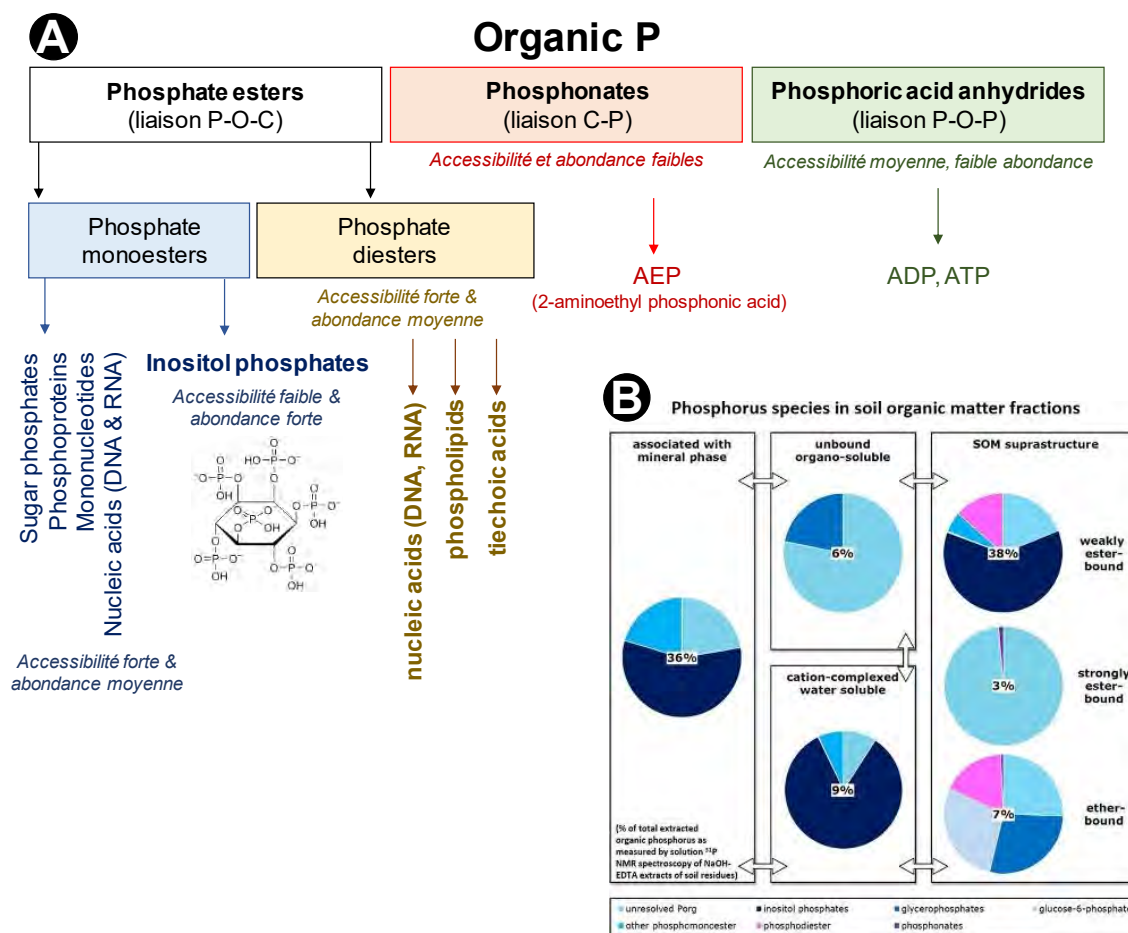


Figure 9. (A) Formes de P organique dans le sol. Les phospho-monoesters et les inositols phosphates sont intéressantes du fait de leur forte accessibilité et de leur forte abondance. D'après (George et al. 2018). (B) Proportion des différentes de P organique dans un Gleysol évalué par couplage du fractionnement chimique séquentielle et de la spectroscopie RMN ^{31}P . D'après (Reusser et al. 2023).

Au cours du développement des écosystèmes, la quantité totale en P dans le sol diminue alors que la quantité (totale et relative) en P organique augmente jusqu'à un pic (Figure 10.A) (Walker and Syers 1976). Le P joue un rôle majeur car sa faible disponibilité à très long-terme engendre la phase régressive (Turner et al. 2013; Wardle et al. 2004). On distingue donc une première phase qui correspond à la synthèse de P organique dans des conditions non limitantes en P ions. Lorsque la teneur en P ions diminue dans la solution du sol, le réservoir de P organique est donc mobilisé pour les besoins des plantes ; il s'agit de la seconde phase (Figure 10.A). La fraction de P organique est souvent plus abondante que la fraction minérale dans les écosystèmes faiblement anthropisés de fin de succession. Dans les horizons de surface de sols de prairies permanentes, le P organique représente en moyenne 70% du P total extrait par la méthode Olsen (Leytem and Mikkelsen 2005). Cette évolution du P dans le sol au cours du développement des écosystèmes a été méta-analysée par Huang et al. (2017) en exploitant plusieurs chronoséquences (Figure 10.B). Tout au long du développement des écosystèmes, le P organique constitué est majoritairement composé de monoesters (environ 75%) et de diesters (environ 25%) (Figure 10.C). Le phytate présente également cette évolution comme la démontre Turner et al. (2014) sur la chronoséquence de Haast (Figure 10.D). Dans le sol, le phytate représente plusieurs dizaines à centaines de mg-P.kg⁻¹ de sol et correspond à environ 20% du P organique (Figure 10.E). Néanmoins, les travaux récents de Reusser et al. (2023) montrent que les concentrations des inositol phosphates dans les sols sont fortement sous-estimés, et que les quantités de phytate pourraient être beaucoup plus élevées.

En bref

Constat. Du fait de son importance agronomique, de sa faible disponibilité dans le sol, et de l'état des réserves en roches phosphatées utilisées pour la fabrication des engrais P, la gestion de la fertilité du P s'inscrit dans cette transition de l'agriculture conventionnelle vers des pratiques agroécologiques pour répondre au défi de produire durablement : améliorer durablement la phyto-disponibilité du P sans le recours à des apports massifs d'engrais minéraux coûteux, polluants et de moins en moins disponibles.

Théorie. Au cours du développement des écosystèmes terrestres, la quantité et les formes de P évolue. En fin de succession (et de pédogénèse), le P organique domine et constitue la source principale de P pour la nutrition des plantes alors que la teneur en P ions décroît.

Implications. L'intensification des processus écologiques impliqués dans la mobilisation du P organique doit donc être amorcée via des leviers agronomiques appropriés. Pour cela, nous devons accroître nos connaissances sur les mécanismes écologiques permettant cette mobilisation du P organique.

Mes travaux associés. *Projet O-NEMATO-P. Thèse de Margot Brondani. Analyse des fonctions P du sol le long de gradient de fertilisation en P minérale. Les données sont en cours de valorisation.*

III.3. Mobiliser le P via la boucle microbienne des sols

III.3.1. Minéralisation du P organique par, et surtout pour les microorganismes !

Mobiliser le P organique semble donc une solution prometteuse pour gérer durablement la fertilité P des sols agricoles. La minéralisation du P organique s'effectue grâce à la sécrétion d'enzymes qui ont la propriété de catalyser l'hydrolyse des liaisons esters phosphoriques et d'anhydrides d'acides en libérant ou non du Pi. Ces enzymes appartiennent à un groupe très diversifié appelé phosphatases (Eivazi and Tabatabai 1977; Kandeler 1990). Elles sont classées en fonction de leur pH optimal d'activité (phosphatases acides ou alcalines) et de leur propriété catalytique. On distingue les phosphomonoestérases, les phosphodiesterases et les nucléases. Les phosphomonoestérases, dont les phytases, vont libérer du Pi à partir des monoesters et du phytate. Les phosphodiesterases et les nucléases ne vont pas libérer directement du Pi mais des phosphomonoesters qui pourront être ensuite hydrolysés par les phosphomonoestérases.

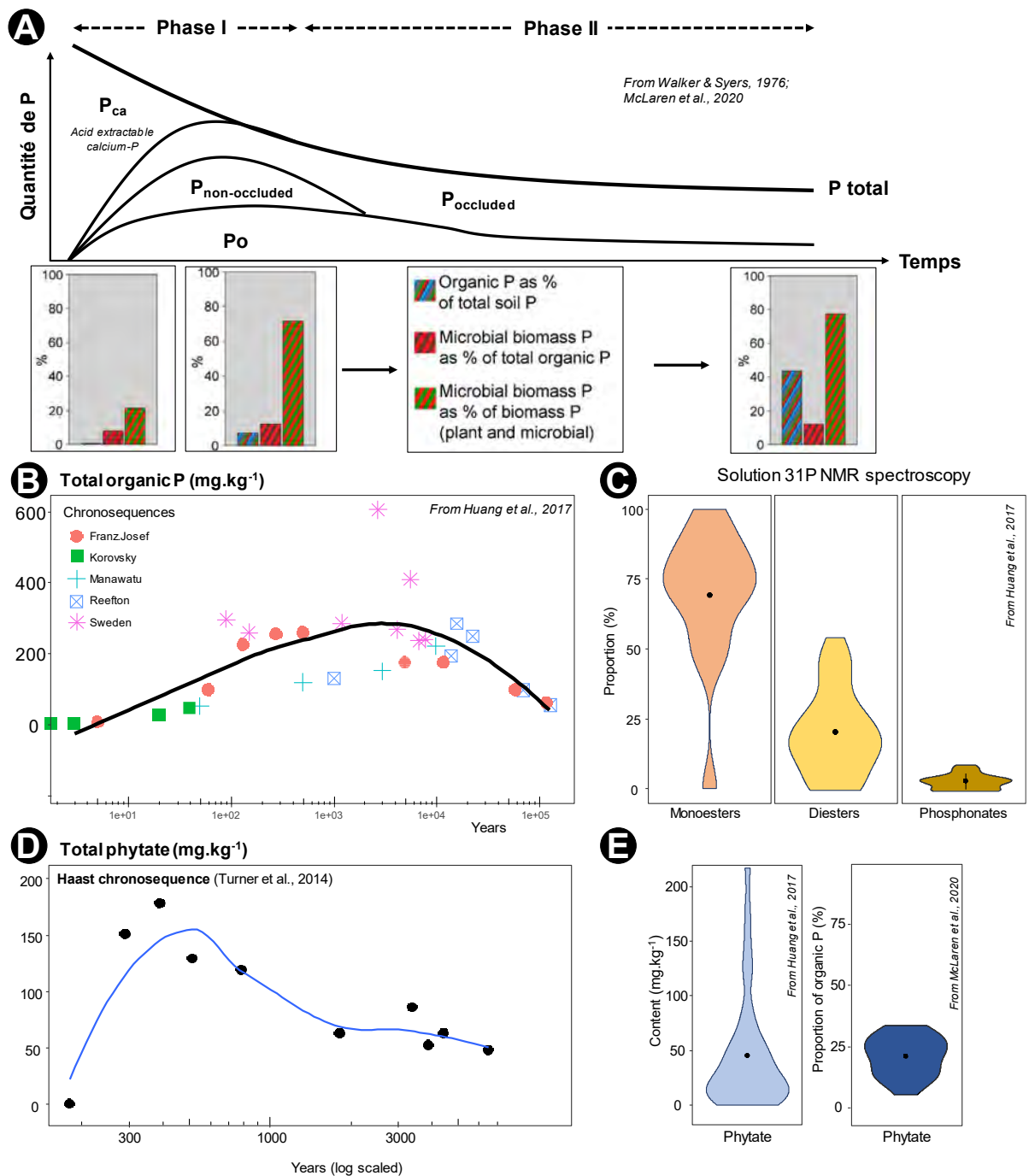


Figure 10. (A) Evolution de la quantité et des formes de P total et organiques dans le sol au cours du développement des écosystèmes terrestres. (B) Evolution des teneurs de P organique dans le sol le long de plusieurs chronoséquences. (C) Proportion des monoesters, diesters et phosphonates par rapport au P organique total du sol. (D) Evolution de la teneur en phytate dans le sol le long de la chronoséquence de Haast. (E) Teneur et proportion moyennes du phytate dans le sol. D'après (Huang et al. 2017; McLaren et al. 2020; Reusser et al. 2020; Turner et al. 2013; Walker and Syers 1976).

Dans notre équipe, le **phytate** a été choisi comme modèle d'étude. Il s'agit d'une forme récalcitrante dans le sol. Les plantes, bien qu'elles mobilisent le P à partir du phytate pendant la germination grâce à leurs phytases endogènes, sont très peu capables de sécréter des phytases dans le sol (Figure 11.A).

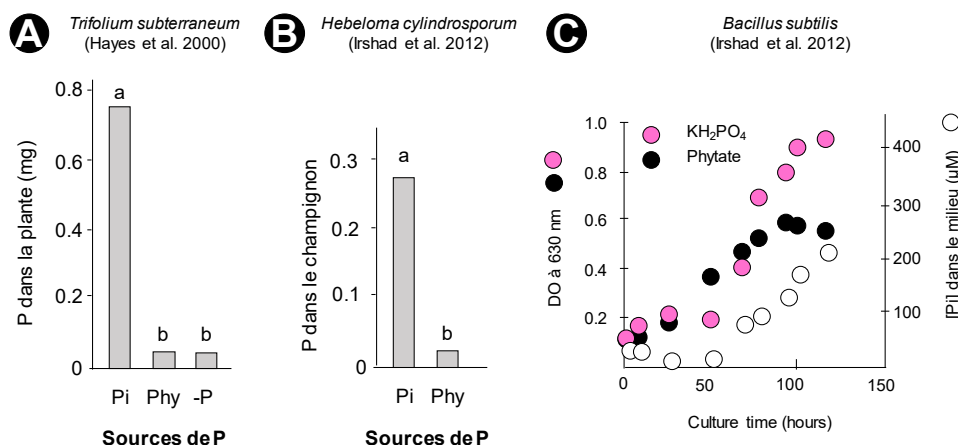


Figure 11. (A) Quantité de P dans la plante en croissance sur un milieu contenant uniquement du P-ions, du phytate (Phy) ou sans P (-P). (B) Quantité de P dans le champignon *H. cylindrosporium* poussant sur du milieu enrichi en P-ions ou phytate. (C) Croissance de la bactérie *B. subtilis* au cours du temps sur milieu phytate ou KH₂PO₄ et concentration en Pi dans la solution du milieu. D'après (Hayes et al. 2000; Irshad et al. 2012).

Contrairement aux plantes, les microorganismes sont capables de produire des phytases. Les champignons produisent majoritairement les phytases acides de type HAP (Histidine Acid Phosphatases). Elles sont actives à des pH faibles (5-6), présentent une très forte affinité au phytate ($K_m < 30 \mu M$) et libèrent 5 ions P et 1 inositol monophosphate par mole de phytate (Wys et al., 1999). Les phytases alcalines **BPP** pour « B-Propeller phytase » sont spécifiques aux bactéries, et principalement chez les *Bacillus* sp. (Jorquera et al. 2011; Jorquera et al. 2008; Mullaney and Ullah 2003). Elles ont une affinité faible pour le phytate ($K_m \geq 300 \mu M$), un pH optimal d'activité d'environ 7 et libèrent 3 ions P par mole de phytate. La présence de calcium stabilise l'activité des BPP, ce qui suggère que le phytate combiné au calcium peut être hydrolysé. Ces enzymes peuvent être adsorbées sur la phase solide du sol, modifiant ainsi leurs propriétés catalytiques (Quiquampoix and Mousain 2005). L'étude de Jarosch et al. (2019) montrent que l'hydrolyse du phytate est fortement par la production, la stabilisation, l'activité maximale et la disponibilité des enzymes dans le sol, ce qui n'est pas le cas pour les phosphomonoesters autres que le phytate (Tableau 4).

Tableau 4. Réaction hydrolytique pour trois substrats et leur enzymes respectives et estimation de la proportion relative des facteurs qui contrôlent la disponibilité des substrats et des enzymes dans les suspensions de sol. La taille des boites est une estimation de la taille d'effet relatif pour chaque facteur par colonne. D'après (Jarosch et al. 2019).

Substrate / enzyme	Hydrolytic enzyme reaction	Substrate properties in soil			Enzyme properties in soil				Limiting factor for organic P hydrolysis
		Production	Stabilisation	Availability	Production	Stabilisation	Max.activ.	Availability	
Phosphomonoester other than phytate / Non-phytase phosphomonoesterase	$R-P \rightarrow R-OH + P$	■	■	■	■	■	■	■	Substrate limited
Phytate / Phytase	$ \begin{array}{c} P & P & & HO & OH \\ & & & & \\ P & - & P & \rightarrow & HO & - & OH \\ & & & & \\ P & P & & HO & OH \\ & & & + & 6 P \end{array} $	■	■	■	■	■	■	■	Enzyme limited
Phosphodiester / Phosphodiesterase	$R-P-R \rightarrow R-OH + P-R$	■	■	■	■	■	?	■	Enzyme limited

Cette production d'enzymes a lieu uniquement sous carence en P. Les expériences réalisées par l'équipe Eco&sols sous la direction de Claude Plassard montre que les champignons mycorhiziens ne sont pas capables d'utiliser le phytate comme source de P (Figure 11.B). C'est aussi le cas d'ailleurs pour les champignons endomycorhiziens (Andrino et al. 2019). En revanche, l'ajout de *Bacillus subtilis*, une bactérie gram+ capable de produire des phytases, permet d'augmenter la concentration en P-ions dans le milieu (Figure 11.C).

Les travaux pionniers de Richardson et al. (2001) montrent que la nutrition P des plantes amendées en phytate est améliorée en présence de microorganismes ou de la souche *Pseudomonas fluorescens*. Néanmoins, **dans des conditions limitantes en P**, les flux de P sont dominés par une forte minéralisation brute du P organique et une forte immobilisation microbienne (95% de la minéralisation brute) (Pistocchi et al., 2018).

III.3.2. Le P microbien, puits et source de P pour la plante

Cette forte immobilisation du P par les microorganismes constitue donc un puits de P temporaire. En effet, le temps de renouvellement de la biomasse microbienne (changement net de la taille du compartiment microbien) est relativement rapide, quelques dizaines de jours. Les travaux de D. Achat et al. (Achat et al. 2009a; Achat et al. 2009b; 2010) ont montré qu'un modèle mathématique de formalisation des flux du P dans le sol à deux compartiments, avec des taux de renouvellement spécifiques, explique mieux les changements de l'activité spécifique du P marqué introduit dans un sol sableux des Landes qu'un modèle à un seul compartiment. Ces auteurs ont montré que le premier compartiment (certainement bactérien et représentant 80% du P microbien) a un taux de renouvellement rapide de 9 jours, alors que le second présente un taux plus long d'environ 200 jours. Ces auteurs ont évalué le stock de P microbien susceptible d'être renouvelé en quelques jours, soit 8,5-17,3 kg-P ha⁻¹, ce qui est plus élevé que le besoin en P du Pin de cette forêt (0,3-2 kg-P.ha⁻¹).

Ce stock est comparable au stock de P-ions assimilables via les processus physico-chimique (8-150 kg-P.ka⁻¹). Dans ce même sol peu fixateur, cette équipe a montré que la minéralisation nette du P organique induit une très forte augmentation du P disponible durant une incubation de 154 jours, en particulier via une forte re-minéralisation du P microbien (Achat et al. 2009b). Ces résultats sont en adéquation avec ceux de Oehl et al. (2001) obtenus dans les sols non fertilisés, et confirme l'hypothèse proposée par Magid et al. (1996) selon laquelle la disponibilité du P est fortement liée à la libération du P microbien dans les sols pauvres en P. Au regard de ce taux rapide, et de la taille de la biomasse microbienne, la contribution potentielle du P microbien à la nutrition annuelle de la plante peut être considérable. La question qui émerge de ce constat est donc la suivante : **comment favoriser la re-minéralisation du P immobilisé dans la biomasse microbienne ?**

III.3.3. Libérer le P microbien, l'aide nécessaire de la **boucle microbienne**

L'utilisation d'une souche bactérienne ne permet donc pas d'accéder au P organique. Au cours du développement des écosystèmes terrestres, il a été montré que le réseau trophique des sols se complexifie avec la présence accrue d'organismes hétérotrophes. Aussi, la taille moyenne des organismes augmente, la complexité biochimique de la matière organique s'accroît, la voie énergétique fongique domine et l'efficacité de prélèvement du carbone augmente (Corman et al. 2019; Maharning et al. 2009; Morriën et al. 2017; Shelef et al. 2019) (Figure 12). La diversité spécifique augmente et les relations trophiques deviennent plus structurées. Accroître la richesse du réseau via l'utilisation des consommateurs des bactéries, les **nématodes** (encadré 2), pourrait constituer une solution via la **boucle microbienne des sols**.

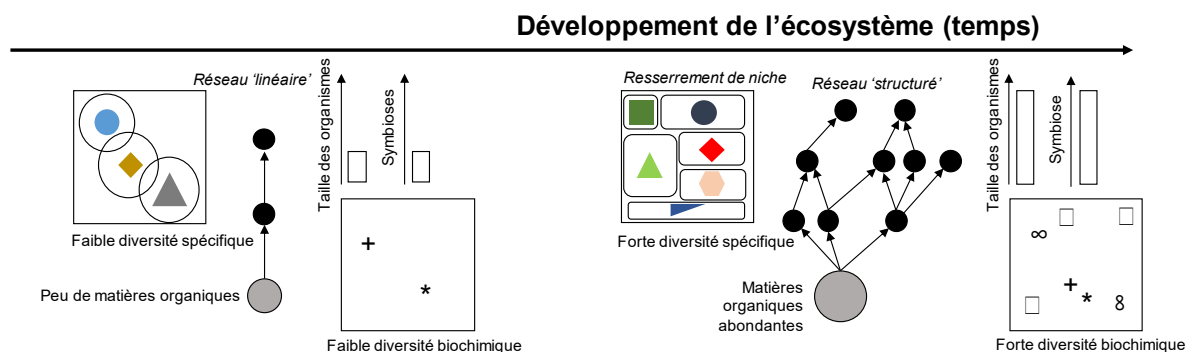


Figure 12. Evolution des propriétés biotiques des sols au cours du développement des écosystèmes terrestres. Modifié d'après Odum, 1969 ; Odum, 1993.

Encadré 2 : Les nématodes des sols

Définir un nématode : l'exception qui confirme la règle

Les nématodes, du grecque « nema » qui signifie aiguille and « eidos » qui signifie « forme », sont des animaux au corps cylindrique (roundworms) (Figure 13). A première vue, définir un nématode peut sembler simple : un nématode est un animal microscopique, vermiforme et rond, **multicellulaire**, transparent, **triploblastique**, à symétrie bilatérale, **non segmenté**, **pseudo-cœlomique** (Phylum Nematoda Rudolphi, 1808) appartenant à l'Embranchement des Némathelminthes. Ils ne présentent pas de système circulatoire ni respiratoire. En réalité, définir un nématode en quelques mots n'est pas si aisée car les caractères monothétiques sont rares chez les nématodes, à l'exception de ceux cités en gras précédemment (Zullini 2012).

Reprenons : Microscopiques ? Les nématodes sont des animaux de ~100 µm de long (e.g., *Nanomermis tripylae* Andrassy, 1978) mais parfois plus de 8 m de long (*Placentonema gigantissimum* Gubanov, 1951) ; Vermiformes ? Ils sont filiformes, piriformes à sphériques (e.g., *Ecphyadophora tenuissima* and *Meloidogyne incognita*) ; Transparents ? Souvent mais parfois non transparents selon le contenu de leur tube digestif ; Symétrie bilatérale ? Le corps est symétrique ou asymétrique ; les nématodes présentent une symétrie basée sur le nombre 2 (bilatéral), 3, 5, 6, 8, 10 ou 12, ou présentent une symétrie multiradiale (De Coninck 1965). Ils se déplacent par mouvement sinusoïdal, par mouvements en accordéon (contraction et étirement), par mouvements d'appendices, ou ils ne bougent pas du tout. Les yeux sont présents ou absents ; la cuticule est lisse ou fortement annelée, avec soies ou sans soies.



Figure 13. Photographie du nématode bactérivore adulte du genre *Brevibucca* (équivalent *Rhabditoides*) (souche SB261) en culture monoxénique sur *E. coli* souche OP50.

Concernant le tube digestif, la variation est impressionnante : la bouche est un tube mince, un entonnoir, une cavité large, voire très large, avec ou sans dents, avec stylet ou sans stylet, et parfois la bouche est absente (e.g., *Astomonema*, Ott, Rieger, Rieger & Enderes, 1982). L'ouverture de la bouche est entourée de zéro, deux, trois, quatre ou six lèvres. Le pharynx est long, moyen ou court, elle est simple ou complexe (complexe chez *Polygastrophora* de Man, 1922). L'intestin contient de moins de 20 cellules à plus d'un million cellules. L'anus est présent ou absent (e.g., chez les adultes de nombreuses espèces d'*Amphimermis* Kaburaki & Imamura, 1932 ou chez les juvéniles de *Halichoanolaimus* de Man, 1886). La queue est très longue, courte ou absente (absente chez *Allotrichodorus* Rodriguez-M., Sher & Siddiqi, 1978 ; il est filiforme, conique, digité, hémisphérique, droite ou courbée.

Concernant les caractères sexuels, le dimorphisme sexuel est présent ou absent. L'ouverture génitale féminine (transversale, longitudinale ou semblable à un pore) s'ouvre antérieurement, au milieu du corps ou postérieurement. Les ovaires et les utérus peuvent être un, deux ou plusieurs (e.g., 32 chez *Placentonema* Gubanov, 1951). La reproduction est ovipare ou ovovivipare. Les nématodes sont gonochoriques, hermaphrodites ou intersexuels. En effet, la reproduction peut être sexuée (amphimictique) ou monosexuelle, soit par parthénogénèse thélytoque (œuf non fertilisé) ou par hermaphroditisme syngonique protérandrique.

La production d'œufs est très variable selon les espèces. Par exemple, *Prionchulus punctatus* produit environ 40-50 œufs au total (par cycle), *Caenorhabditis elegans* environ 220-250 œufs, *Pelodera teres* environ 330-360 œufs, *Anguina tritici* jusqu'à 1000 œufs alors qu'*Ascaris lumbricoides* produit 200 000 œufs par jours. Les mâles ont un ou deux testicules ; ils ont un, deux ou zéro spicules copulateurs (e.g., *Myolaimus* Cobb, 1920 et *Protolletta* Chitwood, 1932). Les spermatozoïdes sont sphériques, ellipsoïdale ou filiforme ; ils sont introduits dans le vagin ou (de manière traumatique) à travers la cuticule féminine (e.g., *Oncholaimus* Dujardin, 1845). La détermination du sexe est génétique ou épigénétique. Les chromosomes sexuels sont XY-XX ou X0-XX. Le nombre de chromosomes dans les deux sexes est identique ou différent. La durée de vie est courte ou longue (de quelques jours pour les espèces saprophages à 17 ans pour *Wuchereria bancrofti* Seurat). Les nématodes peuvent être libres ou parasites. Les parasites sont obligatoires ou facultatifs, externes (ectoparasites) ou internes (endoparasites). Les parasites attaquent un hôte ou deux. Les nématodes peuvent être trouvés dans la mer (à toutes les profondeurs), en eau douce, dans le sol, chez les plantes (racines, tiges, feuilles, fleurs, fruits), chez les animaux vertébrés et invertébrés (intestin, sang, muscles, yeux, rein, placenta, etc.). Ils vivent à la surface du sol ou jusqu'à 1,3 km en dessous (Borgonie et al. 2011); ils ont été trouvés sur montagnes à 6100 m d'altitude, dans des sources chaudes, et ont été dégelés vivants de la glace antarctique et de la surface de glace de mer dans l'océan Arctique (e.g., *Crynonema* Tchesunov & Riemann 1995).

Ecologie et adaptation aux contraintes du sol

Les nématodes sont très nombreux dans les sols (Figure 14), plusieurs millions d'individus peuvent être dénombrés dans 1 m², soit environ 1000 à 2000 individus dans un échantillon de 250 gramme. Ils sont également très diversifiés ; 50 espèces de nématodes peuvent coexister dans un échantillon d'environ 100 g de sol. Les nématodes peuvent aisément se déplacer dans la solution du sol à la recherche de nourriture. Les nématodes présentent une grande diversité de stratégie pour faire face aux fortes variations environnementales qui existent dans les sols. Par exemple, ils peuvent rentrer en diapause, une forme de dormance prédictive qui n'est pas nécessairement le résultat de conditions défavorables et ne cesse pas suite au retour des conditions normales. La diapause affecte surtout les œufs et les juvéniles dans les œufs. Au sein des populations, le sex-ratio peut fortement varier via la production de males mobiles. Les réponses rapides aux stressés environnementaux sont l'enroulement, la formation de « dauer larvae » (forme inactive mais qui réagit aux stimuli, une forme de faible quiescence) ou encore l'agrégation. Les réponses extrêmes sont différents degrés de quiescence dont l'anabiose ou cryptobiose (extrême).

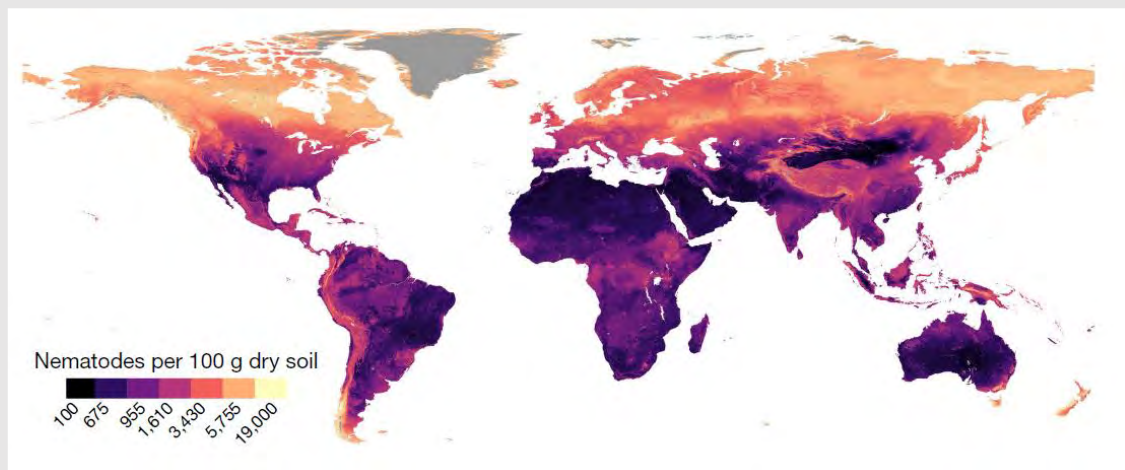


Figure 14. Distribution mondiale de l'abondance des nématodes des sols (van den Hoogen et al. 2019).

Classification trophique

La classification des taxons selon les régimes alimentaires est en général la première des analyses réalisées par les nématologistes. La classification la plus utilisée et celle proposée par Yeates et al. (1993) et comprend (i) les nématodes qui se nourrissent de bactéries ou « bactérivores », (ii) les nématodes qui se nourrissent de champignons ou « fongivores », (iii) les nématodes qui se nourrissent de racines ou « herbivores », (iv) ceux qui consomment d'autres nématodes ou « prédateurs » et enfin les nématodes qui présentent un régime trophique varié, les « omnivores » (Figure 15).

Il y a également des parasites d'insectes, les nématodes « entomopathogènes ». Au sein des herbivores, il existe une sous-classification selon les stratégies écologiques des nématodes. Nous reconnaissons :

- (i) les phytophages facultatifs qui consomment des poils absorbants ou des racines fines ;
- (ii) les ectoparasites qui restent à l'extérieur de la racine ou d'une autre zone d'alimentation tout au long du cycle de vie et se nourrissent de cellules épidermiques ou de cellules plus profondes dans la racine. Certains conservent la capacité de se déplacer vers de nouveaux sites d'alimentation. D'autres se nourrissent à partir d'une cellule « nurse » modifiée ou d'un groupe de cellules nourricières pendant une période prolongée ;
- (iii) les semi-endoparasites pour lesquels seulement la partie antérieure du corps pénètre dans la racine et le reste sur la surface de la racine ;
- (iv) les endoparasites migrateurs qui pénètrent dans le système racinaire ou dans une autre zone d'alimentation et se nourrissent à partir des cellules lors de leur migration ;
- (v) les endoparasites sédentaires qui entrent dans le système racinaire ou dans une autre zone d'alimentation et se nourrissent à partir de cellules hautement modifiées. Ils perdent la capacité de bouger et doivent maintenir un site d'alimentation actif.

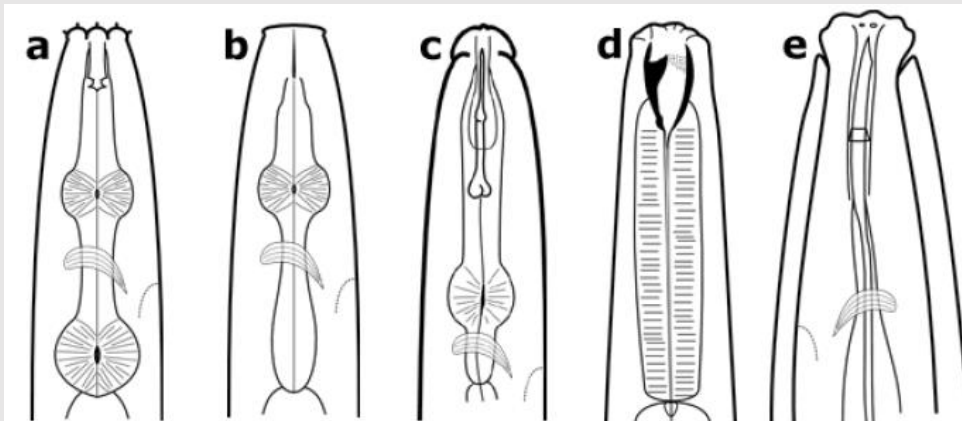


Figure 15. Classification trophique des nématodes. A : bactérovores, b : fongivores, c : herbivores, d : carnivores et e : omnivores. Ed Zaborski, Université de l'Illinois.

Yeates et al. (1993) ont également proposé d'autres sous-groupes, notamment les prédateurs facultatifs ou les consommateurs de substrats, mais qui ne sont pas ou peu utilisés depuis par la communauté. Il est à noter qu'au sein de chaque groupe trophique, nous observons un certain degré de polyphagie. Les nématodes bactérovores peuvent consommer du substrat organique dans la solution du sol mais aussi des levures ou des protistes. Les nématodes fongivores consomment aussi bien des champignons saprophytes que mycorhiziens ou parasite des plantes, et parfois des racines. Les prédateurs peuvent aussi consommer d'autres organismes que des nématodes, en particulier des bactéries lorsqu'ils sont juvéniles, mais aussi des protistes. Enfin les phytophages facultatifs peuvent consommer des champignons.

Stratégies de vie

En fonction de leur stratégie de développement (stratégie r à K), les nématodes terrestres ont également été classés selon un gradient démographique allant des taxons « colonisateurs » aux taxons « persistants » (Bongers 1990; 1999). Les nématodes colonisateurs, très abondants dans le sol, sont caractérisés par un cycle de vie court, un taux de reproduction élevé, une capacité de colonisation élevée et une grande tolérance aux perturbations tels que l'eutrophisation et l'anoxie. Ils ont des gonades volumineuses et libèrent un grand nombre de petits œufs. Les nématodes persistants sont quant à eux caractérisés par un taux de reproduction faible, un cycle de vie long, une faible capacité de colonisation et une grande vulnérabilité aux perturbations (Bongers, 1990). Ils ont de petites gonades mais produisent de grands œufs. Une valeur de « cp » (gradient colonisateur-persistant) allant de 1 à 5 a été assigné à chaque genre et famille de nématodes (Bongers 1990) :

- **cp-1** Les nématodes cp-1 sont des nématodes opportunistes caractérisés par un cycle de vie court, une activité métabolique élevée et une tolérance au stress et à la pollution. Ces nématodes produisent des petits œufs en grande quantité. Lorsque l'activité microbienne diminue, ces nématodes passent à l'état durer, stade de développement alternatif plus résistant aux conditions dégradées de l'environnement. Ce groupe est composé, entre autres, par les Rhabditidae, Diplogastridae et Panagrolaimidae.

- **cp-2** Les nématodes cp-2 sont caractérisés par un cycle de vie court, un taux de reproduction élevée et une tolérance à la pollution et aux perturbations. Ils sont peu sensibles à la disponibilité de nourriture. Contrairement aux cp-1, les nématodes cp-2 n'ont pas la capacité de passer à l'état dauer. Ce groupe est composé, entre autres, par les Aphelencoideae, Cephalobidae et Plectidae.
- **cp-3**: Les nématodes cp-3 ont des caractéristiques intermédiaires entre les cp-2 et cp-4. Ils sont caractérisés par un cycle de vie plus long et sont relativement sensibles aux perturbations. Ce groupe est composé, entre autres, par les Chromadoridae, Desmodoridae et Teratocephalidae.
- **cp-4**: Les nématodes cp-4 sont caractérisés par un cycle de vie long, une cuticule perméable et une sensibilité aux polluants. Ce groupe est composé, entre autres, par les Alaimidae, Dorylaimidae et Trichodoridae.
- **cp-5**: Les nématodes cp-5 sont caractérisés par un cycle de vie long, un taux de reproduction faible, une faible activité métabolique et une faible mobilité. Ils produisent des grand oeufs mais en faible quantité. Leur cuticule est perméable, ce qui les rend très sensibles aux polluants et aux perturbations. Ce groupe est composé, entre autres, par les Thornenematidae, Discolaimidae et Nygolaimidae. Le calcul de la valeur cp moyenne d'une communauté correspond à l'indice de Maturité, très utilisé pour évaluer le niveau de perturbation d'un sol donné.

Les nématodes bactérivores

D'un point de vue taxonomique, les nématodes bactérivores sont les plus diversifiés à l'échelle de la famille ; environ ~50% des familles de nématodes sont des bactérivores¹. Dans la base de donnée NEMATRAIT (cf. Quatrième partie), les bactérivores inclut 117 genres répartis dans 36 familles. Au sein de ce groupe, il existe une grande diversité morpho-anatomique, et en particulier au niveau de la cavité buccale (Figure 16), leur permettant d'exploiter différentes ressources bactériennes. Les travaux de Paul De Ley montrent comment la diversité des pièces buccales de 12 espèces de Cephalobidae, en particulier les probolae labiaux et céphaliques, autorise la coexistence de ces espèces au sein d'un même sol sableux au Sénégal en limitant la compétition interspécifique (De Ley, 1992). Les nématodes bactérivores sont classés du cp-1 au cp-5 selon l'échelle de Bongers (Bongers et al., 1998). Parmi toutes les espèces listées sur le site Nemaplex, 44% sont des cp-1.

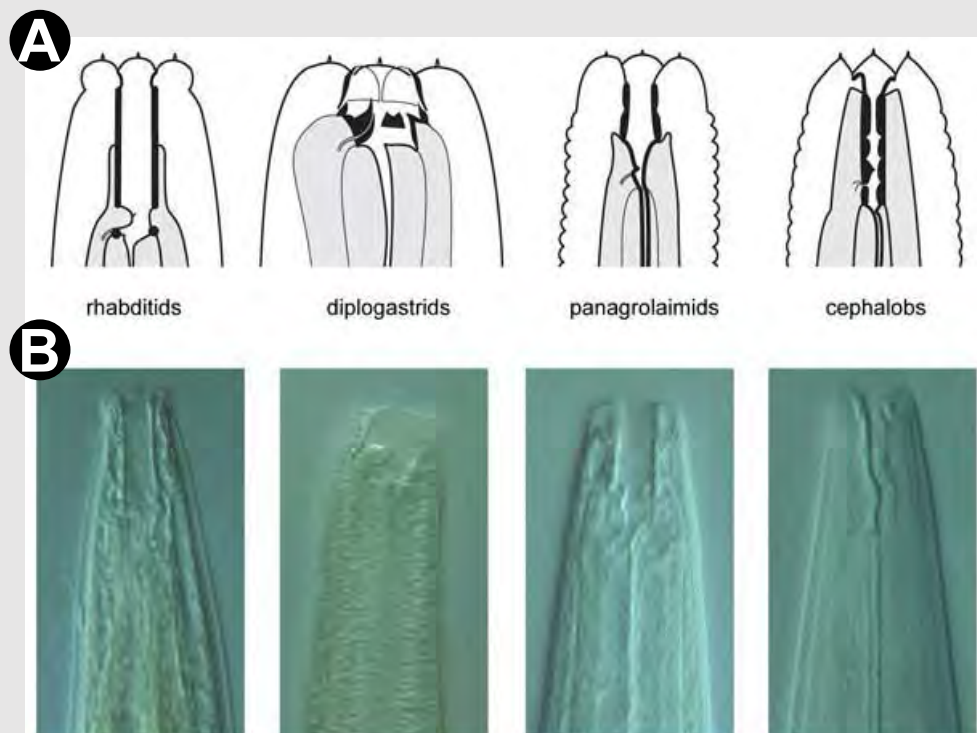


Figure 16. (A) Dessins schématiques de l'appareil buccal caractéristique de différentes familles de nématodes du sol. (B) Photographies des nématodes représentatifs de chaque groupe : *Mesorhabditis longispiculosa*, *Pristionchus pacificus*, *Panagrolaimus* sp., *Cephalobus* sp. Crédits Karin Kiontke ; Paul De Ley et Melissa Yoder. <http://www.wormbook.org/>

¹ <http://nemaplex.ucdavis.edu/Ecology/bioindicators.htm>

Guildes fonctionnelles

En croisant les groupes trophiques et les stratégies de vie, Bongers & Bongers (1998) ont proposé les guildes fonctionnelles (Figure 17.A). A partir de ces guildes, Ferris et ses collaborateurs (Ferris 2010; Ferris and Bongers 2009; Ferris et al. 2001) ont construits plusieurs indices, en particulier l'indice d'enrichissement (IE) et l'indice de structure (IS) qui permettent de renseigner sur l'enrichissement du sol en éléments nutritifs et sur la stabilité du réseau trophique du sol, respectivement (Figure 17.B). L'indice d'enrichissement est basé sur l'abondance relative des guildes Ba1 et des Fu2 (faune d'enrichissement) par rapport à la faune basale constituée des Ba2 et Fu2. L'indice de structure repose sur l'abondance relative des nématodes ayant une valeur cp supérieure ou égale à 3 (faune de structure) par rapport à la faune basale. En fonction des valeurs des indices, il est possible de projeter les valeurs pour un échantillon de sols sur un plan organisé en 4 zones et permettant d'interpréter la santé du sol (Figure 17.B) (Ferris et al. 2001).

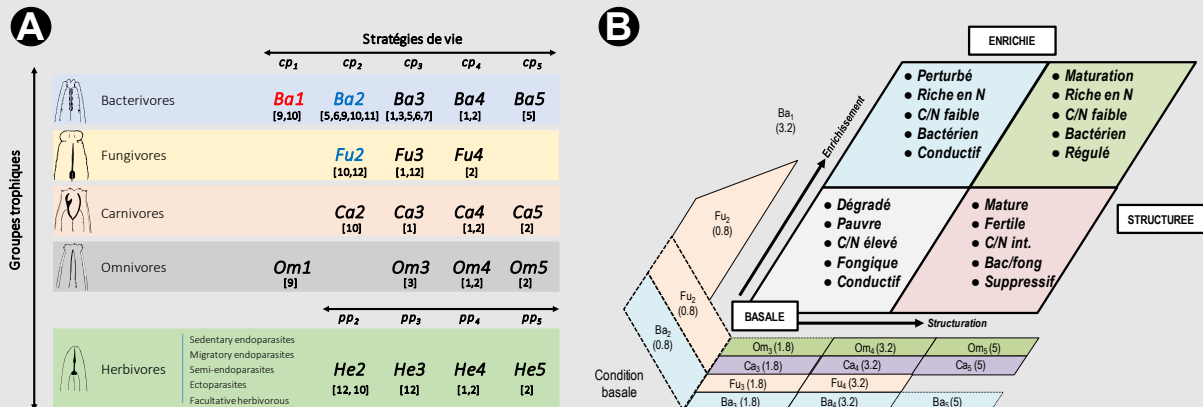


Figure 17. (A) Les guildes fonctionnelles des nématodes obtenues en croisant les stratégies de vie et les groupes trophiques. Les nombres entre crochets renvoient aux clades phylogénétique.

Taxonomie et phylogénie

Actuellement, environ 29 000 espèces de nématodes ont été décrites ; mais certains auteurs estiment que la proportion des espèces décrites varie entre 1-5% du nombre total d'espèces existantes (Hodda 2022a; Hodda 2022b). Ce groupe est donc un des groupes biologiques les moins bien décrits. Le Phylum, monophylétique, inclut 3 classes, 8 sous-classes, 12 super-ordres, 32 ordres, 53 sous-ordres, 276 familles et 3030 genres. Le taux de description des espèces est d'environ 400 espèces par an (la classification néanmoins continue d'évoluer). Il est important de noter que la description des espèces est en général basée sur l'échantillonnage d'une population à un point donné, limitant fortement nos analyses biogéographiques de ce groupe. D'après nemys (nemys.ugent.be), le nombre d'espèces marines correspond à environ 53%, dont 73% et 27% des Classes Chromadorea et Enoplea, respectivement. Les espèces non marines représentent 47% dont 61% et 39% des Classes Chromadorea et Enoplea, respectivement.

Afin d'établir un socle solide pour nos réflexions, nous avons conduit une **méta-analyse** en 2013-2015 sur la boucle microbienne des sols et plus largement sur les rôles joués par les bactériovores dans les sols (Trap et al. 2016). En voici les principales conclusions.

Nématodes bactériovores et flux de nutriments dans le sol

Les premiers travaux sur les effets de la microfaune du sol sur le recyclage des nutriments datent des années 70 (Anderson et al. 1978; Cole et al. 1978; Coleman et al. 1978a; Coleman et al. 1977; Coleman et al. 1978b; Nicholas and Viswanathan 1975). Entre 1975 et 2015, seulement 1.1 études étaient publiées par an, ce qui est faible (Trap et al. 2016). Le premier constat est que la faible diversité des protocoles et des modèles d'études ne nous permet pas d'avoir un cadre générique. Globalement, les expériences menées en microcosmes sans plantes ont montré que la minéralisation nette de N et P augmente durant les premiers jours d'incubation après l'inoculation de la microfaune (Anderson et al. 1981; Coleman et al. 1978a). Anderson et al. (1981) ont montré que la présence de *Acroboloides* sp. et *M. Iheritier* augmente la minéralisation nette de N et la production d'ions phosphates durant les 10 premiers jours de l'incubation.

Après 65 jours, les teneurs en ammonium et en P inorganique (extraction Olsen) en présence des nématodes ne diffèrent plus du contrôle. Au contraire, Griffiths (1986) a montré, par une expérience menée avec du sol sablo-limoneux non amendé, que la présence de *Rhabditis* sp. augmente la minéralisation de l'azote de manière continue au cours des 28 jours d'incubation. Aussi, la présence de nématodes bactérivores améliore également la nitrification nette (Bouwman et al. 1994; Xiao et al. 2010). De nombreux auteurs ont par la suite montré que la prédation exercée par les nématodes bactérivores sur les bactéries stimule la minéralisation nette de N et P (Anderson et al. 1982; Hassink et al. 1993; Hassink and Neutel 1994; Postma-Blaauw et al. 2005; Trofymow et al. 1983; Xiao et al. 2010). Mais d'autres études n'ont pas observé d'effets des nématodes bactérivores sur la minéralisation de N et P (Cole et al. 1978; Griffiths 1986; Woods et al. 1982). Par exemple, Cole et al. (1978) ont montré que la présence de *M. Iheritieri* ne stimulait pas la minéralisation du P. De même, Woods et al. (1982) ont montré que la minéralisation de N n'augmentait pas en présence de *M. Iheritieri*. Après 24 jours d'incubation, la présence de *M. Iheritieri* dans ces microcosmes réduit l'abondance de bactéries mais ne stimule pas la minéralisation nette de N. Le deuxième constat est donc une certaine idiosyncrasie dans l'effet de l'ajout des nématodes bactérivores sur les flux de N et P dans le sol. *Qu'en est-il au niveau de la plante ?*

Nématodes bactérivores, nutrition et croissance de la plante

De nombreux auteurs ont montré que les nématodes bactérivores stimulent la croissance des plantes (Alphei et al. 1996; Bonkowski et al. 2000a; Ingham et al. 1985). Ingham et al. (1985) ont montré que la présence de *Acroboloides* sp. augmente de 153% la biomasse aérienne et de 133% la biomasse racinaire de *Bouteloua gracilis* par rapport au contrôle, après 40 jours de croissance sur sol non amendé. Il y a néanmoins aussi des études qui ne présentent aucun effet. Par exemple, Bardgett and Chan (1999) ont montré que la présence de nématodes (majoritairement des *Rhabditidae*, *Plectidae* et *Cephalobidae*) n'a pas d'effet sur la croissance de *Nardus stricta*. Concernant la nutrition de plante, Bonkowski et al. (2000b) ont montré que la présence de deux nématodes *Coactadera cystilarva* et *Panagrolaimus* spp. a augmenté la quantité en N total dans les tissus de *Lolium perenne*. Djigal et al. (2004) ont montré que la présence de *Zeldia punctata* augmentait de 7%, par rapport au contrôle, la teneur en N dans les parties aériennes de *Zea mays*. Djigal et al. (2004b) ont montré que la présence de *Z. punctata* augmentait la teneur en P et la quantité en P total dans les parties aériennes de *Z. mays* après 51 jours d'incubation, de 33% et 38% par rapport au contrôle respectivement. Toutefois, Alphei et al. (1996) ont observé que, malgré une augmentation de 22% par rapport au contrôle de la biomasse racinaire de *Hordelymus europaeus* (graminée) en présence de *Pellioditis pellio*, la quantité de N total dans les tissus de *H. europaeus* est identique au contrôle.

Ces effets positifs des bactérivores sur la croissance et la nutrition des plantes, ont été conceptualisé par M. Clarholm (Clarholm 1994) sous le terme « **boucle microbienne des sols** » (Figure 18). Ce concept reposait surtout, à l'époque, sur les études menées sur les protistes. La boucle microbienne repose sur la carence énergétique des microorganismes dans les sols. Libérés de cette carence via l'apport de carbone labile par les coiffes racinaires (rhizodéposition), les microorganismes vont pouvoir minéraliser la matière organique, *i.e.* le *priming effect rhizosphérique* (Huo et al. 2017; Kou et al. 2018). Les nutriments issus de la minéralisation sont rapidement immobilisés dans la biomasse microbienne, mais la présence des bactérivores, attirés dans la rhizosphère par l'accumulation locale de dioxyde de carbone, induit une re-minéralisation de ces nutriments qui peuvent être prélevés par la plante au niveau de la zone des poils absorbant. La plante va pouvoir fixer du carbone par photosynthèse dont une partie sera injecté dans le sol, la boucle est bouclée. Dans le cas du P, la boucle microbienne peut être très importante car l'immobilisation du P dans la biomasse microbienne protège la sorption du P sur les constituants du sol et sa libération progressive à proximité des racines permet une synchronisation avec les besoins de la plante (Oberson et al. 2001).

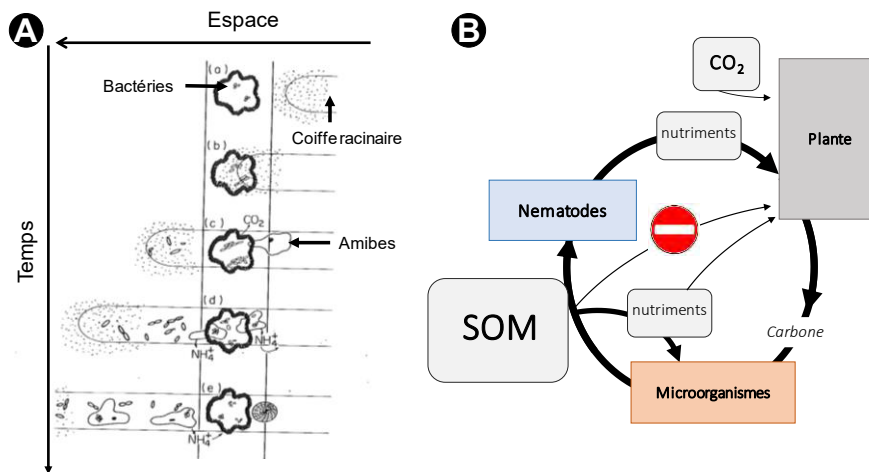


Figure 18. (A) Boucle microbienne des sols schématisée par M. Clarholm en 1994 montrant l'importance du couplage spatio-temporelle entre croissance racinaire (demande) et minéralisation nette des nutriments par les protistes (offre). (B) Schéma de la boucle microbienne montrant les flux au sein de la rhizosphère.

Dans le cas du phytate, il apparaissait donc important de confirmer l'effet positif des nématodes sur la minéralisation nette du P après ajout de P organique, ce qui n'avait jamais été fait. Dans le cadre du projet UnlockP (ANR) dirigé par Claude Plassard, et dans la thèse d'Usman Irshad, en utilisant le Pin maritime, l'équipe a été montré que la présence d'un nématode bactériovore isolé à partir de sol de la pinède du Pin des Landes (*Rhabditis* sp.) augmente considérablement la disponibilité du P pour la plante ($\times 1,65$) après 35 jours d'incubation sur un milieu agar amendé en KH_2PO_4 et *Bacillus subtilis* souche 111b (Irshad et al. 2011). Dans un second temps, l'équipe a testé le phytate comme modèle d'étude du P organique toujours dans un milieu gélosé. Encore une fois, il a été montré que la présence d'un nématode bactériovore isolé à partir de sol de la pinède du Pin des Landes (*Rhabditis* sp.) augmente considérablement la disponibilité du P pour la plante (Irshad et al. 2012). Après 60 jours de croissance sur de l'agarose amendé avec du phytate, Irshad et al. (2012) ont observé une augmentation par rapport au contrôle de 50% de la biomasse aérienne et de 44% de la biomasse racinaire des plants de *Pinus pinaster* en présence de *Rhabditis* sp. La bactérie permet de minéraliser le phytate alors que le nématode permet, a priori, d'augmenter la reminéralisation suite à la consommation des bactéries. La question que nous nous sommes posée était donc la suivante : **est-ce les nématodes bactériovores peuvent également induire une forte phyto-disponibilité du P dans un sol stérile ?**

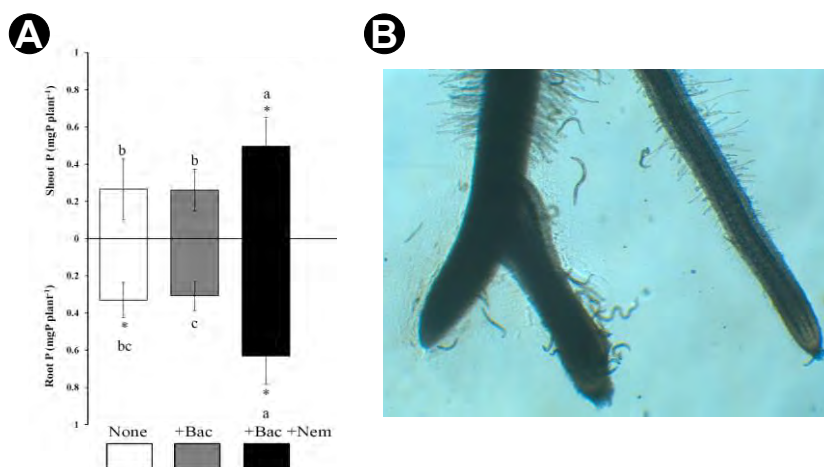
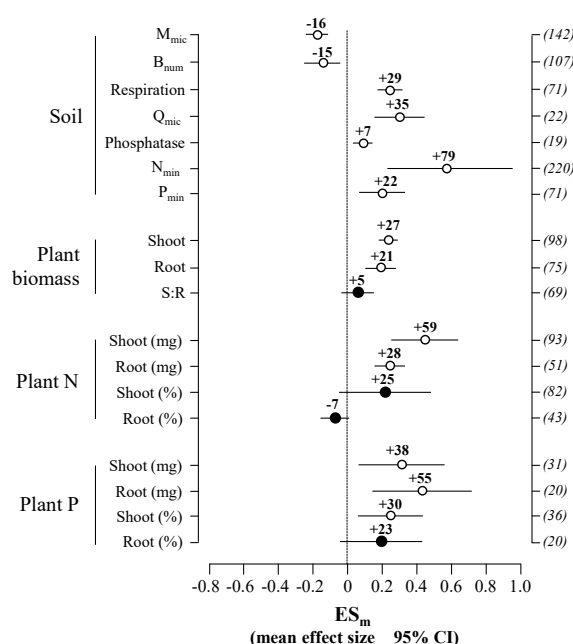


Figure 19. (A) Quantité de P total dans le Pin après 100 jours de croissance dans un Cambisol amendé en phytate et glutamate. Les lettres correspondent aux différences significatives entre les traitements (seuil de 5% ANOVA) ; l'étoile indique une différence significative par rapport à la valeur initiale lors de l'inoculation des nématodes. (B) Photographie des racines de Pin maritime et des nématodes (Ranoarisoa et al. 2020).

La formulation de cette question coïncide avec mon arrivée à l'unité en 2012 et j'ai rapidement intégré le projet UnlockP dirigé par Claude Plassard. Avec Christian Morel et Andry Andriamananjara, nous avons, dans le cadre projet BAC-RIP EC2CO et de la thèse de Patricia Ranoarisoa (bourse ARTS), renouvelé cette expérience avec les mêmes modèles biologiques mais cette fois-ci en utilisant un sol stérile, un Chromic Cambisol argileux (48%) avec un pH de 6.9 et un niveau P Olsen très faible (3 mg-P.kg^{-1}) (Ranoarisoa et al. 2018). Nos résultats ont montré que même dans un sol avec un fort potentiel de sorption des ions orthophosphates, l'acquisition du P par la plante était fortement améliorée en présence des nématodes bactéricivores après l'ajout de phytate (Figure 19). En parallèle des expériences sur le phytate et le Pin maritime, nous avons initié la méta-analyse sur les effets des organismes bactéricivores sur les fonctions des sols en 2013 (Trap et al. 2016) qui nous a permis de montrer dans la plupart des situations, l'ajout d'organismes bactéricivores induit une forte disponibilité des nutriments, un gain dans la nutrition et la croissance de la plante (Figure 20).

Figure 20. Tailles d'effet (ES_m) des bactéricivores sur les fonctions de l'écosystème. Les cercles blancs et noirs indiquent un ES_m significatif et non significatif, respectivement. Les barres horizontales correspondent aux intervalles de confiance à 95%. Les nombres en gras spécifient l'ES_m exprimé en % du contrôle. Les nombres en italique entre parenthèses indiquent le nombre total d'observations. M_{mic} : biomasse microbienne ; B_{num} : nombre de cellules bactériennes ; Q_{mic} : quotient métabolique microbien ; N_{min} : minéralisation nette de l'N; P_{min} : minéralisation nette du P ; S:R : rapport biomasse aérien:racinaire des plantes. Trap et al. (2016).



Au regard des résultats obtenus dans la thèse de Patricia Ranoarisoa, et de la méta-analyse conduite en parallèle, nous nous sommes naturellement dirigés vers la question suivante : **(1) que passe-t-il dans un sol non stérile ?** Toujours dans le cadre du projet BAC-RIP, avec l'appui de Christian Morel, nous avons testé l'effet d'un nématode bactéricivore du genre *Acrobeloides* sur la nutrition P du riz dans un sol ferrallitique (Ranoarisoa et al. 2018). Nous avons utilisé la technique du marquage ^{32}P pour vérifier la capacité du nématode à fournir du P issu de la matière organique (Figure 21). Nous avons montré que la capacité d'*Acrobeloides* à améliorer l'absorption de P de la plante est fortement limitée dans les Ferralsols acides. Cependant, lorsque le pH du sol a été corrigé avec de la dolomie, le nématode augmente significativement la nutrition P du riz. Cet effet est probablement lié à la minéralisation nette de P organique. En effet, la valeur L (activité spécifique de P prélevé dans la partie aérienne de la plante) a augmenté de 49% en présence de nématodes et de dolomie, suggérant une production de P phyto-disponible non marqué. Cette hypothèse est vraie si on suppose que les nématodes n'ont aucun effet sur les processus chimiques tels que la sorption ou la précipitation ou la dissolution du P minéral. Les effets des nématodes bactéricivores sur le recyclage du P organique semble donc persister dans un sol non stérile mais les mécanismes sous-jacents restent à être identifiés.

Nos résultats permettent de faire le lien avec l'observation du changement de la valeur E dans un sol stérile versus non stérile. Christian Morel a observé le patron suivant (non publié). La valeur E du sol non stérilisé est très supérieure à celle du sol stérilisé durant les premiers jours d'incubation après le marquage. Après une semaine, la valeur E du sol non stérilisé se stabilise puis diminue lentement jusqu'au 90ème jour. Vers le 45ème jour d'incubation, les valeurs E du sol stérilisé et du sol non stérilisé sont identiques et au-delà, celle du sol non stérilisé devient inférieure. A 90 jours d'incubation la valeur E du sol non stérilisé est beaucoup plus faible que la valeur E dans le sol stérilisé (Figure 22). Ces évolutions de la valeur E sont expliquées par une immobilisation importante d'ions P marqués (et non marqués) par la biomasse microbienne du sol durant les premières heures et jours d'incubation. A la mort de cette biomasse microbienne après quelques semaines, il y a une libération progressive des ions P marqués qui étaient bloqués dans les microorganismes et donc protégées des réactions lentes avec la phase du sol. Cette libération compense la lente dilution des ions P marqués de la solution par les processus physico-chimiques. Puis cette libération d'ions P marqués devient supérieure à la dilution par les processus physico-chimiques d'où l'apparente diminution de la valeur E du sol non stérilisé. Des résultats similaires ont été observés par Oehl et al. (2001) en analysant l'activité spécifique du P microbien et celle de la solution du sol.

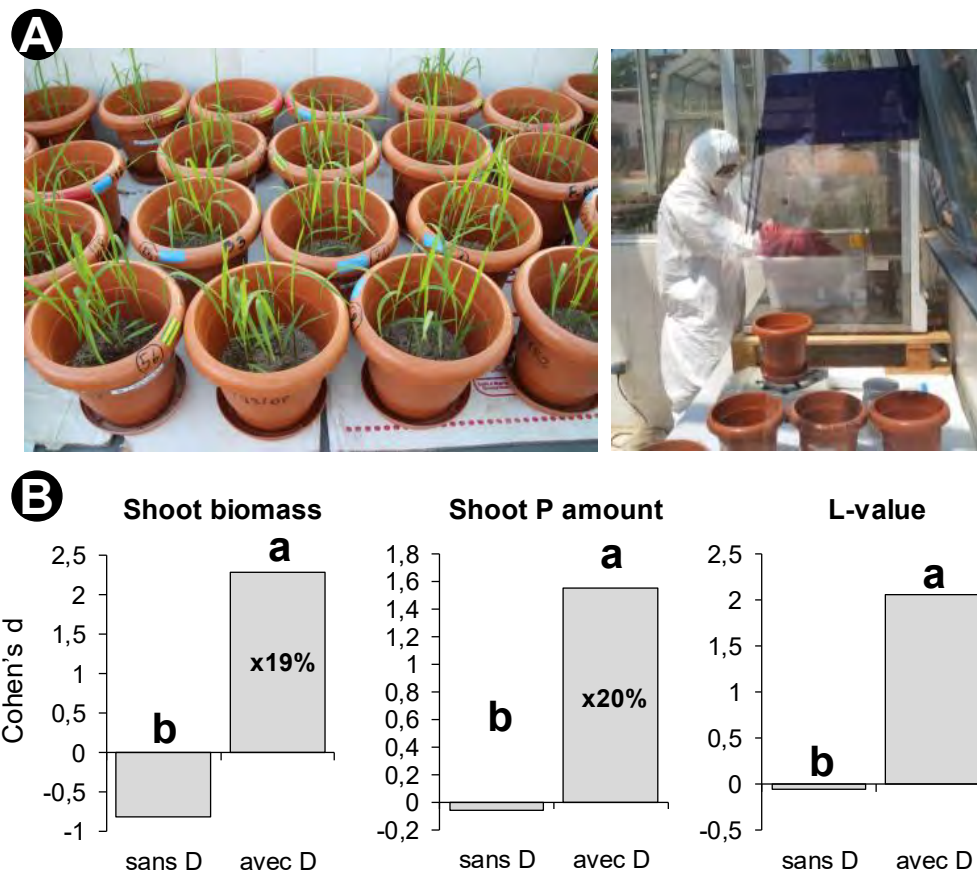


Figure 21. (A) Photographie des microcosmes avec le sol marqué en ^{32}P à gauche, et procédure de marquage sous hotte microbiologique à droite. (B) Effet des nématodes (taille d'effet exprimé par le Cohen's d) sur la masse de la partie aérienne de la plante, la quantité de P dans la partie aérienne de la plante et la L-value dans les conditions avec ou sans dolomie (D). D'après (Ranoarisoa et al. 2018).

Ce résultat est en parfaite adéquation avec le concept de la boucle microbienne du sol et nous pouvons donc projeter le schéma de Clarholm à l'évolution de la valeur E. La protection du P dans la biomasse microbienne discuté précédemment, limitant la sorption des ions P, puis sa libération auprès des racines par les nématodes permet une parfaite **synchronisation** entre offre et demande.

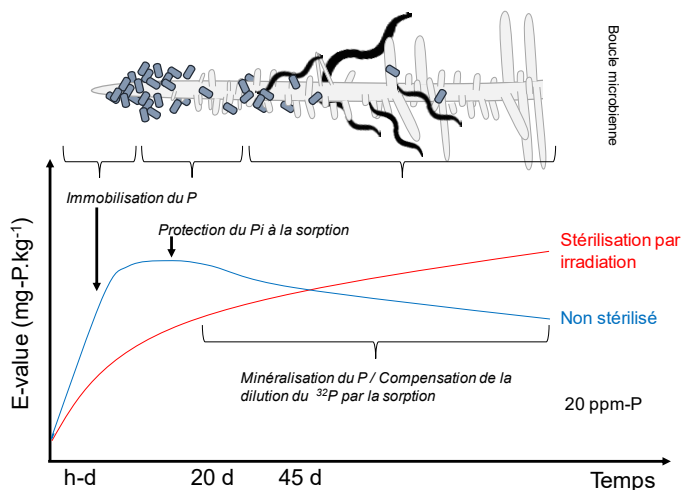


Figure 22. Schéma de la boucle microbienne du sol sur une section de racine juxtaposé à l'évolution de la valeur E dans un sol stérile ou non stérile au cours du temps. Données de C. Morel en collaboration avec H. Tiessen, J.W. Stewart, J. Moir). Voir aussi Fig 10 Oehl et al. (2001).

III.3.4. Mécanismes du recyclage du P organique par les nématodes

Plusieurs voies ont été proposées pour expliquer les effets positifs des nématodes bactérovores sur la disponibilité des nutriments (Figure 23): (i) une **voie directe** correspondant à l'excrétion des nutriments par les bactérovores (Clarholm 1985b); (ii) une **voie indirecte** basée sur la stimulation de l'activité et du taux de renouvellement du compartiment bactérien, et (iii) la **voie hormonale** via la modification de l'architecture des racines initialement formulée pour expliquer les effets des protistes sur la plante (Bonkowski et al. 2009).

L'excrétion ou la « voie directe »

Comme discuté précédemment, la boucle microbienne des sols repose sur la re-minéralisation des nutriments immobilisés dans la biomasse microbienne par les bactérovores, « **the consumer-driven nutrient recycling theory** » (Elser and Urabe 1999). L'excrétion des nutriments par les nématodes est expliquée par le fait que les bactérovores sont des organismes qui présentent une homéostasie stœchiométrique et une faible efficacité d'assimilation du C, avec seulement 30-40% des quantités de C ingérées qui sont utilisées pour la production de biomasse des nématodes (Trap et al. 2016).

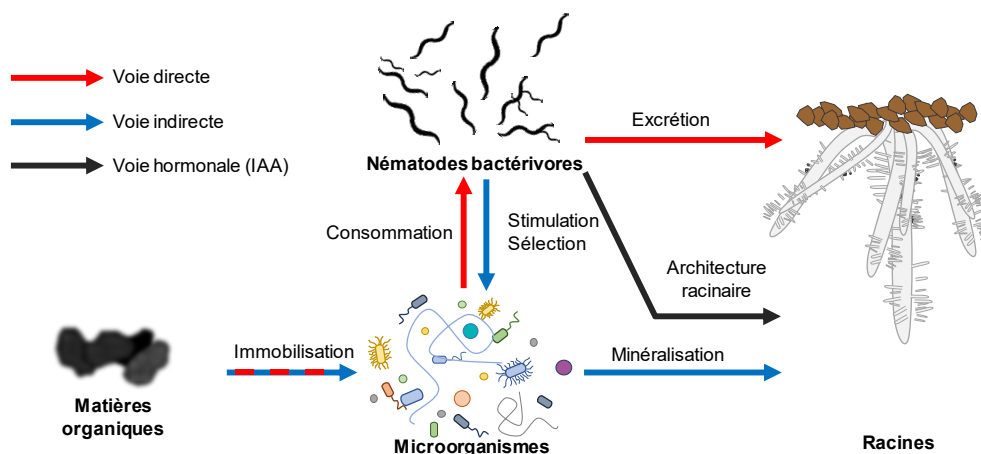


Figure 23. Schéma des trois principales voies par lesquelles les nématodes impactent la nutrition et la croissance des plantes.

Ainsi, afin de compenser les pertes de C dues à la respiration et de maintenir leur stœchiométrie, une grande partie du N et du P ingérés par les nématodes est libérée sous forme minérale (ammonium et phosphates) ou sous forme de composés organiques. En conséquence, le rapport C:N:P des bactéries va influencer directement la quantité de N excrétée par les bactérovores. On peut calculer que la quantité de N sécrétée sera d'autant plus importante que la différence du rapport C:N entre bactéries et bactérovores sera grande (Darbyshire et al. 1994).

Ferris *et al.* (1998) ont calculé que les nématodes bactériovores libéraient de l'ammonium avec un taux variant entre 1,2 et 5,8 ng-N par individu et par jour, selon les espèces. Cette production d'ammonium par les bactériovores entraîne des taux plus élevés de nitrification. Outre l'azote minéral, des quantités importantes d'acides aminés peuvent être libérées par les nématodes. Par exemple, Wright (1975) a rapporté que 15 à 34% du N total libéré par le nématode *Panagrelus redivivus* est sous forme d'acides aminés. Des résultats similaires avaient été obtenus pour les protistes (Eccleston-Parry and Leadbeater 1995). Cette excrétion d'acides aminés pourrait donc constituer une source d'azote très facilement absorbée et métabolisée par les champignons mycorhiziens qui pourrait bénéficier à la nutrition N de la plante-hôte grâce au transport puis au transfert de N vers les tissus de la plante-hôte dans les mycorhizes comme cela a été montré aussi bien chez les ectomycorhizes (Brandes *et al.* 1998) que chez les endomycorhizes (Govindarajulu *et al.* 2005).

En appliquant le même raisonnement stœchiométrique pour le P, les gammes théoriques excrétées par les bactériovores seraient entre 66-76% du P ingéré par les nématodes (Tableau 5). Ces libérations théoriques de N et P par les bactériovores ne prennent pas en compte les processus biotiques (immobilisation microbienne, stœchiométrie du sol, etc.) et les processus abiotiques (adsorption de P, etc.) survenant après l'excrétion des éléments, différenciant ainsi les effets nets des effets bruts des bactériovores sur la disponibilité des nutriments. Les quantités de P et N immobilisées par les bactéries, après excrétion par les nématodes bactériovores, dépendent beaucoup de la disponibilité de C dans le sol (Ferris *et al.* 1998). Des sols ayant des ratios C:P et C:N élevés vont favoriser la prolifération des bactéries et la ré-immobilisation des nutriments disponibles au détriment de la plante, à condition que le C soit peu récalcitrant. Des sols ayant des ratios C:N et C:P faibles vont limiter la croissance des bactéries, qui seront vite limitées en énergie, ce qui va réduire la ré-immobilisation des nutriments dans la biomasse bactérienne. Dans l'humus (où le rapport C:P est élevé), l'effet des nématodes bactériovores sur la minéralisation du P est en général négatif, alors que dans le sol (où le rapport C:P est faible), l'effet est généralement positif. Par conséquent, dans un environnement à C:P élevé, la croissance bactérienne peut être essentiellement limitée par le P et l'immobilisation bactérienne rapide de P excrété par les bactériovores peut se produire. De plus, la faible mobilité du P dans la solution du sol et son adsorption par les minéraux du sol peuvent entraver l'utilisation par les racines du P minéralisé grâce aux bactériovores.

Tableau 5. Ratios C:N:P des bactéries et des organismes bactériovores et taux théoriques de N et P excrétés. Les chiffres entre parenthèses renvoient aux références suivantes : (1) Cleveland & Liptzin 2007 ; (2) Xu *et al.* 2013 ; (3) Borkott 1988 ; (4) Ferris *et al.* 1998 ; (5) Crotty *et al.* 2013 ; (6) Sohlenius 1980. D'après (Trap *et al.* 2016).

	Bacteria	Flagellates	Amoebae	Ciliates	Nematodes
Stoichiometry (mass ratio)					
C:N	5.5-7.4 (1,2)	3.3 (3)	3.5 (3)	4.7 (3)	5.6 (4)
C:P	16.4-23.1 (1,2)	/	19.6 (3)	31.5 (3)	47.0 (3)
N:P	3.4-2.5 (1,2)	/	3.3 (3)	2.1 (3)	1.9 (3)
Production Efficiency		36.8 (5)	36.8 (5)	36.8 (5)	69.4 (3)
Excreted-N (% of assimilated-N)		17-27	23-32	43-49	9-20
Excreted-P (% of assimilated-P)		/	27-48	73-81	66-76
Excreted-N:P ratio		/	1.6-2.6	1.5-1.8	0.4-0.6

La modification de l'activité et de la structure des communautés microbiennes, la « voie indirecte »

Les nématodes bactériovores influencent fortement la structure et l'activité des communautés bactériennes (Griffiths *et al.* 1999; Jiang *et al.* 2017; Venette and Ferris 1998; Xiao *et al.* 2010). Ces modifications peuvent potentiellement expliquer les effets de l'ajout de nématodes sur la croissance et la nutrition de la plante. Par exemple, la prédation par les nématodes peut stimuler l'abondance bactérienne (Fu *et al.* 2005; Jiang *et al.* 2017).

Djigal et al. (2004a) ont montré que la présence de nématodes bactéricivores (*A. nanus*) augmentait de 18% l'activité de la phosphatase alcaline dans la rhizosphère du maïs après 47 jours de croissance. La respiration basale du sol augmente à travers un taux de renouvellement bactérien plus rapide en présence de *Mesodiplogaster* sp. (Coleman et al. 1977). Trofymow et al. (1983) ont montré que la prédation par *Pelodera* sp. augmente la minéralisation du carbone après 43 jours d'incubation à 20°C dans du sol sablo-limoneux autoclavé et amendé avec de la cellulose. D'autres études ont, en revanche, montré que la prédation par les nématodes bactéricivores réduisait l'abondance des bactéries (Baath et al. 1981; Woods et al. 1982). Enfin, Bardgett and Chan (1999) n'ont trouvé aucun effet significatif de la prédation des nématodes bactéricivores sur la biomasse et l'abondance bactérienne après 60 jours d'incubation à 15°C dans un sol défauné et amendé avec des matières organiques.

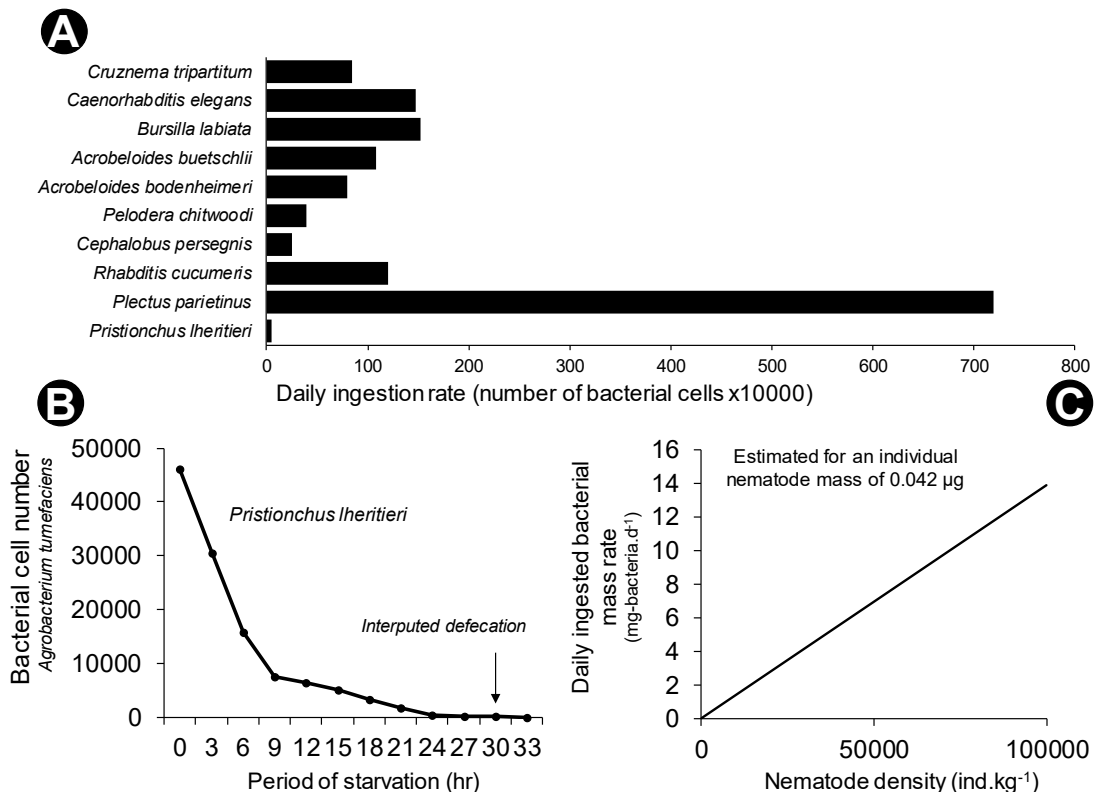


Figure 24. (A) Taux d'ingestion de cellules bactériennes pour quelques espèces de nématodes bactéricivores. (B) Nombre de cellules bactériennes vivantes (*Agrobacterium tumefaciens*) après défécation par *Pristionchus lheritieri* au cours du temps sous famine. (C) Estimation du taux de consommation de masse bactérienne selon la densité de nématodes dans le sol en ind.kg⁻¹. D'après (Ferris et al. 1997; Ferris et al. 1998; Mulder and Vonk 2011).

Dans notre méta-analyse, nous avons montré que globalement, les organismes bactéricivores (protistes et nématodes) réduisent l'abondance des bactéries et la biomasse des microorganismes de 16% et 17%, respectivement, par rapport au contrôle (Figure 20). Mais ces effets sont très dépendant des espèces de bactéricivores (Postma-Blaauw et al. 2005), de la texture du sol et du temps d'incubation (Elliott et al. 1980), de la disponibilité du C (Anderson et al. 1978; Elliott et al. 1980) ou du N (Baath et al. 1981).

Les mécanismes à l'origine de ces effets des nématodes sur les communautés bactériennes et microbiennes sont potentiellement multiples. D'une part, les nématodes peuvent ingérer des cellules bactériennes et contribuer à maintenir des cellules « jeunes » avec un taux métabolique élevé (Bonkowski 2004). Ils peuvent libérer des particules alimentaires non digérées, du carbone labile et des nutriments favorisant l'activité des bactéries non ingérées (Griffiths 1994; Pussard et al. 1994) ou celles ingérées mais qui sont vivantes après l'ingestion (Chantanoo and Jensen 1969; Jatala et al. 1974).

Les nématodes bactérivores vont participer à la dissémination des bactéries vers d'autres niches dans le sol en les transportant dans leur cuticule ou dans leur tube digestif (Horiuchi et al. 2005; Nykyri et al. 2014). Ces différents mécanismes sont liés à la grande capacité d'ingestion de bactéries par les nématodes (Figure 24.A), qui peuvent consommer jusqu'à 20 cellules par chaque succion (Ferris et al. 1997). La plupart des bactéries ne sont pas digérées et les nématodes continuent de déféquer des bactéries vivantes pendant plus de 24 heures (Figure 24.B). En se basant sur ce taux de consommation, on peut estimer que dans un sol contenant 50 ou 100 individus de nématodes bactérivores par g de sol, plusieurs milligrammes à dizaines de milligramme de bactéries, respectivement, passent dans le tube digestif des nématodes par jour ! Ce taux d'ingestion et leur grand nombre peut expliquer les effets très prononcés des nématodes sur les flux de N et P bien que leur biomasse soit faible.

La consommation **sélective active** des cellules bactériennes a aussi été proposée comme un des principaux mécanismes (Bonkowski et al. 2009). Cette sélection repose sur le fait que les bactéries présentent plusieurs stratégies pour se protéger de la prédation, e.g. protection physique via la taille et la forme de la cellule (Bjornlund et al. 2012), résistance de la paroi et capacité des cellules à former des micro-colonies ou des filaments et biofilms (Jousset 2011), production de composés toxiques et de pigments (Jousset et al. 2006; Jousset et al. 2009; Mazzola et al. 2009; Weekers et al. 1993). La valeur nutritionnelle des proies bactériennes doit constituer un trait important impliqué dans les interactions bactérie-bactérivores (Pussard et al. 1994). Cette sélectivité des cellules a surtout été proposée pour expliquer les effets des protistes. Même si les nématodes sont capables de faire des choix préférentiel alimentaire (Liu et al. 2017; Weber and Traunspurger 2013), la capacité sélective active des nématodes est certainement plus faible (Jousset et al. 2009), mais cette hypothèse doit encore être vérifiée.

La modification de l'architecture racinaire, la « voie hormonale »

M. Bonkowski et son équipe a proposé une théorie hormonale (Bonkowski 2004; Bonkowski and Clarholm 2012), en lien avec le concept de points de contrôle moléculaires dans la rhizosphère (Phillips et al. 2003), pour expliquer les effets positifs des protistes sur la croissance des plantes même dans des conditions fertilisées (Clarholm 1985a; Kuikman and Vanveen 1989). Cette hypothèse repose sur la capacité des protistes à stimuler le développement de l'architecture racinaire via à une modification de la composition de la communauté microbienne (Alphei et al. 1996; Jentschke et al. 1995; Kreuzer et al. 2006; Krome et al. 2009). Le C labile fourni par les racines va stimuler la croissance des bactéries. La prolifération des bactéries va stimuler la croissance des bactérivores qui vont modifier la structure de la communauté bactérienne, en particulier l'abondance relative des bactéries nitrifiantes et des bactéries productrices d'auxine, détectée par la plante via probablement la présence de molécules signalétiques telles que les ions nitrates. Ce signal perçu par la plante entraîne une modification physiologique de la plante, en particulier le métabolisme hormonal interne de la plante. La plante augmente alors la production d'auxine active ce qui va induire une croissance accrue des racines latérales. Le développement des racines latérales va augmenter le volume de sol prospecté par les racines, ce qui va permettre une augmentation du prélèvement des nutriments disponibles dans le sol par la plante. Cette hypothèse avait été formulée suite aux résultats obtenus par Jentschke et al. (1995) pour expliquer notamment les résultats de Clarholm et Kuikman & van Venn (Clarholm 1985a; Kuikman and Vanveen 1989).

Les nématodes bactérivores peuvent également modifier les paramètres racinaires (Cheng et al. 2011; Mao et al. 2007; Mao et al. 2006). Cheng et al. (2011) ont observé que les plants de riz développaient des racines plus ramifiées et plus longues en présence de *Cephalobus* sp. et *C. elegans*. Irshad et al. (2012) ont montré que la présence de *Acrobelloides* sp. induit une augmentation du nombre de coiffes et de fourches de 46% et 36% par rapport au contrôle, respectivement, après 60 jours de croissance sur de l'agarose amendé avec du phytate. De plus les nématodes entretiennent des interactions fortes avec les racines, e.g. les nématodes induisent rapidement une forte production (et une modification de la composition) de la rhizodéposition (2.6 fois plus par rapport au contrôle) (Sundin et al. 1990).

Ces observations ont donc naturellement poussé la communauté à transférer l'hypothèse hormonale pour les nématodes (Jiang et al. 2023; Jiang et al. 2019; Jiang et al. 2012; Mao et al. 2007; Mao et al. 2006; Xu et al. 2015). Néanmoins, les données présentes ne me semblent pas encore suffisantes pour valider cette hypothèse pour les nématodes bactérivores. Aucune expérience similaire à celle de Jentschke et al. (1995), i.e. l'apport continu d'éléments nutritifs en excès pour supprimer les effets nutritionnels sur la croissance des plantes, n'a été reproduite chez les nématodes. L'expérience de Mao et al. (2007), via l'utilisation des mailles sélectives, ne permet en aucun cas de mimer cet effet et les valeurs initiales (avant l'expérience de croissance de la tomate) de nématodes entre le contrôle et les traitements sont proches (73 versus 97 ind.g⁻¹).

Ils montrent un effet significatif des nématodes sur les communautés microbiennes (composition) et sur les teneurs en auxine dans le sol. Les mêmes résultats ont été obtenus par Xu et al. (2015). Avec *Arabidopsis thaliana*, Jiang et al. (2020) vont plus loin : ils montrent une augmentation de la concentration d'IAA dans le sol en présence de *Cephalobus* et *Mesorhabditis*, mais uniquement en co-inoculation avec une bactérie productrice d'auxine (*Bacillus amyloliquefaciens*). L'expression de deux gènes IAA3 et IAA13 (Aux/IAA family) dans les racines augmentent en présence de la bactérie productrice d'IAA et surtout des nématodes. Néanmoins, dans cette étude, les effets des deux nématodes sur la croissance et la nutrition de la plante ainsi que sur les paramètres racinaires sont indépendants de la présence des souches bactériennes productrices ou non d'IAA.

Dans notre étude sur le riz (Ranoarisoa et al. 2018), via l'utilisation de la technique des Rhizobox, nous avons montré que la présence d'*Acrobeloides* sp., malgré un effet positif sur la nutrition de la plante et sur la croissance des racines, n'affecte pas la ramification des racines dans un sol ferrallitique pauvre en P (Figure 25). En reprenant les données de Jiang et al. (2012), nous avons calculé la ramification racinaire (nombre de coiffes racinaires par longueur racinaire); nous avons trouvé des valeurs similaires entre les traitements (absence/présence de nématodes). Ces résultats montrent que les nématodes peuvent augmenter la croissance des plantes et des racines grâce à une minéralisation plus élevée des nutriments, conduisant à une plus grande longueur de racines et l'exploration du sol, mais ne modifient pas la ramification des racines par des effets hormonaux. L'étude de Cheng et al. (2016), en couplant une approche d'exclusion à une approche d'inoculation, montre que le riz perçoit cette augmentation de la concentration d'IAA dans le sol, mais leur résultats montrent également une forte interdépendance entre concentration en N minéral (en particulier le ratio NH₄⁺:NO₃⁻), en IAA, paramètres racinaires et expression de gènes GH3-2 impliqués dans la régulation d'IAA de la plante. Il a été conclu que les nématodes bactérivores du sol influençaient à la fois l'état nutritionnel du sol et la teneur en IAA du sol, favorisant la croissance des racines via une voie dépendante de l'auxine qui était régulée par le statut azoté du sol. Il faut noter qu'aucune donnée ne montre que les nématodes peuvent produire de l'auxine par eux-mêmes.

Tentative d'harmonisation – le rôle de la stœchiométrie du sol

Dans cette dernière étude citée (Cheng et al. 2016), la forte interdépendance entre voie nutritionnelle et voie hormonale est évidente. Pour fournir un cadre théorique, nous avons proposé le schéma conceptuel suivant (Figure 26) (Trap et al. 2016). Les mécanismes nutritionnels devraient prévaloir lorsque les nutriments sont peu disponibles pour les plantes, c'est-à-dire quand la compétition entre les plantes et les microorganismes pour le N et le P est forte. Koller et al. (2013a) ont ajouté de la litière à rapport C:N élevé (faible qualité, LQ) ou à rapport C:N faible (qualité élevée, HQ) au sol inoculé avec des bactéries seules ou avec l'amibe *A. castellanii*, et planté avec *Plantago lanceolata*. Par marquage au ¹³C des plantes, ils ont montré que les plantes en présence de litière LQ attribuaient 12 % de photosynthèse aux racines en plus, en présence des protistes par rapport aux témoins. Dans cette situation, la présence des protistes a induit une **diminution de 17% du rapport C/N** de la plante (augmentation de l'absorption du N et dépense énergétique excessive pour l'allocation de C à la rhizosphère).

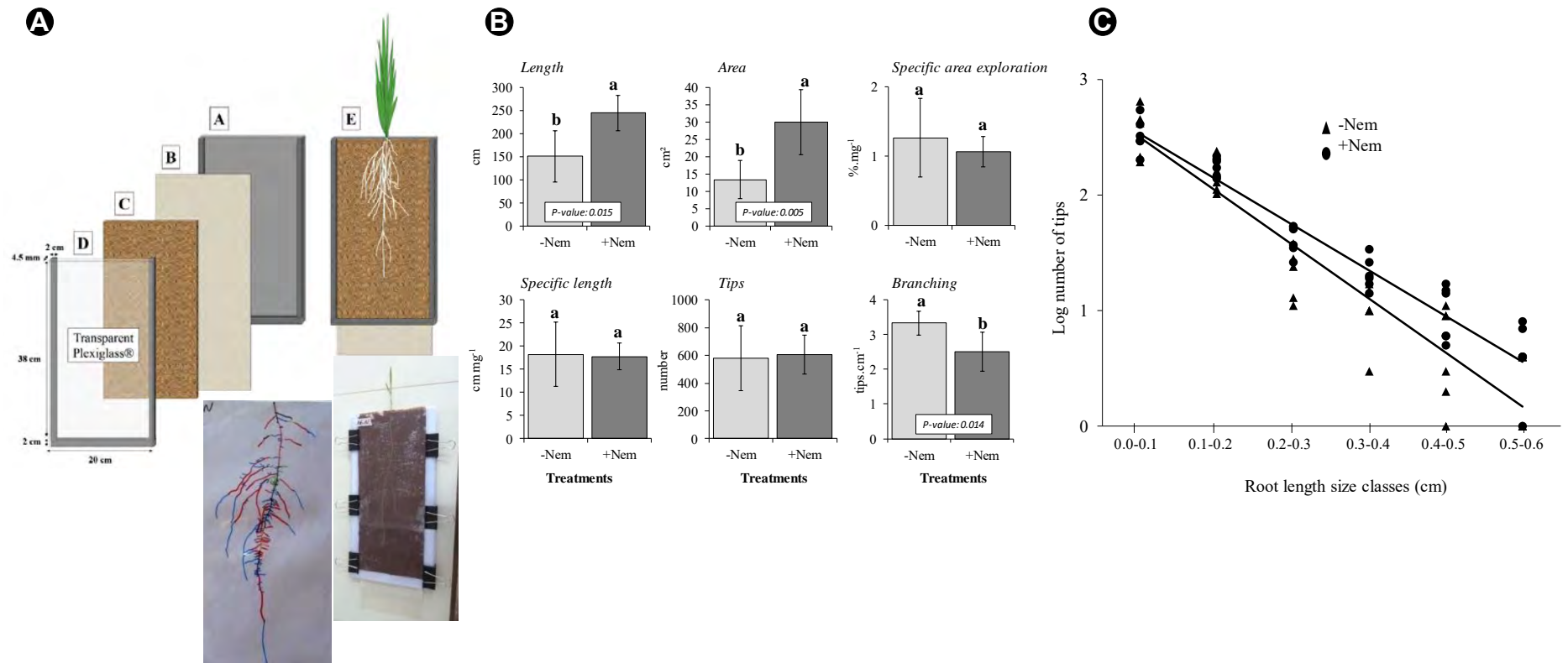


Figure 25. (A) Dispositif Rhizobox (20 x 40 cm) pour observer le développement des racines du riz dans un sol ferrallitique avec ou sans nématode bactéricide. (B) Modification des paramètres racinaires du riz selon la présence ou non du nématode *Acrobeloides* sp. Dans un sol ferrallitique amendé avec de la dolomie. Les lettres correspondent aux différences significatives entre les traitements. (C) Relation linéaire entre le nombre de coiffe racinaire et la longueur des racines.

La formation de racines latérales et la ramification racinaire qui en résulte nécessitent un investissement substantiel de la plante en C et en nutriments. En ajoutant de la litière HQ, une augmentation plus élevée de la biomasse racinaire (x1,8) est observée par rapport à la biomasse aérienne (x1,3) dans les traitements avec des bactériovores par rapport au témoin. Contrairement au traitement LQ, le rapport C:N de la plante a **augmenté de 14%**, c'est-à-dire que la biomasse de la plante a augmenté tandis que la concentration en nutriments a diminué. Dans le même temps, en raison d'une plus grande disponibilité des nutriments dans les substrats à faible teneur en C:N, la biomasse microbienne dans la rhizosphère des plantes a incorporé beaucoup plus de ^{13}C provenant des photosynthèses récentes. Cela peut être observé lorsque les nutriments sont hautement disponibles pour les plantes, c'est-à-dire lorsque la compétition entre les microbes et les plantes est faible.

La dominance relative de la voie nutritionnelle et celle non-nutritionnelle peut être tracée le long d'un gradient C:N:P du sol susceptible de conduire (i) la compétition plante-microbe vers le N et le P et (ii) le statut stœchiométrique de la plante au début ou au cours des expériences de co-inoculation (Figure 26). Le terme dominance fait référence à l'importance relative des mécanismes pour initier et piloter les effets des bactériovores sur les plantes. Dans ce modèle, nous avons raisonné sur les pools de C, N et P potentiellement disponibles pour les bactéries. Nous avons distingué quatre cas contrastés.

- **cas 1** – Les plantes présentent des rapports C:N et C:P supérieurs à leurs rapports critiques respectifs, et elles sont fortement limitées par le N et le P (le taux de croissance relatif est donc nul). Ce cas peut se produire lorsque les plantes poussent dans des sols avec des rapports C:N et C:P élevés. Les bactéries sont fortement limitées par le N et le P et présentent des efficacités d'utilisation du N et du P élevées (Mooshammer et al. 2014), et par conséquent la compétition pour les nutriments sera déplacée en faveur des bactéries (Kuzyakov and Xu 2013). Dans cette situation, les plantes bénéficieront du N et du P libérés par les bactériovores.

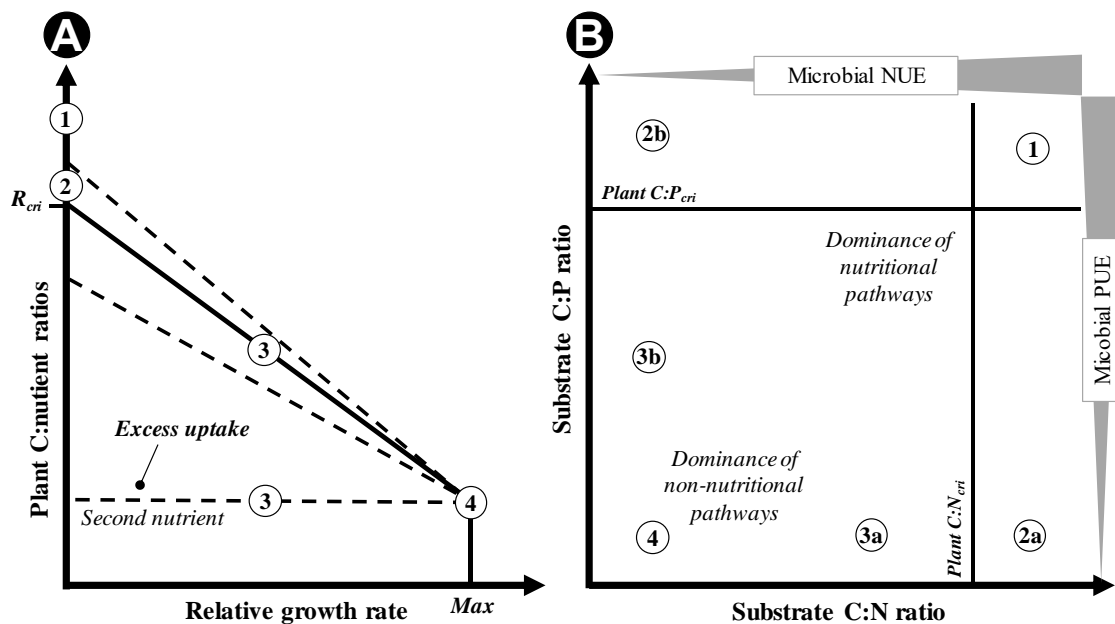


Figure 26. Cadre théorique décrivant la dominance relative* des voies impliquées dans les effets des bactériovores sur la plante. (A) Relation entre le taux de croissance relatif des plantes et les ratios plantes C:nutriments. La ligne continue décrit le rapport C:nutriments limitant tandis que les lignes discontinues indiquent trois variations différentes du rapport C:nutriments d'un deuxième élément (N ou P) en fonction du taux de croissance relatif. R_{cri} est le rapport critique C:nutriments limitant au-dessus duquel le taux de croissance relatif est nul. (B) Schéma illustrant quatre cas différents. Les lignes pleines décrivent le C:N $_{cri}$ et le C:P $_{cri}$ selon le rapport C:N:P du sol, tandis que la ligne discontinue indique une zone hypothétique où le mécanisme dominant change. Les flèches grises décrivent les tendances hypothétiques de l'efficacité microbienne de l'utilisation de l'azote et du phosphore (NUE, PUE) le long du gradient C:N:P du sol. *le terme « dominance » décrit l'importance relative des mécanismes pour initier et piloter les effets des bactériovores sur les plantes. Trap et al. (2016).

- **cas 2a et 2b** – Les plantes ont des rapports C:N ou C:P juste en dessous de leurs rapports critiques respectifs ; elles sont donc fortement limitées par le N ou le P selon les rapports C:N:P du sol. Des mécanismes similaires à ceux décrits ci-dessus peuvent se produire, mais selon le comportement stœchiométrique des plantes, une absorption excessive du nutriment non limitant peut également se produire (Ågren 2008).
- **cas 3a et 3b** – Les plantes poussent dans des sols avec des rapports C:N ou C:P intermédiaires, respectivement. Les bactéries deviennent limitées par le C et leur efficacité d'utilisation du N et P peut diminuer, tandis que les plantes sont limitées par le N ou le P mais leurs rapports C:nutriments sont inférieurs aux rapports critiques. La présence de bactérivores et les changements ultérieurs dans la disponibilité des nutriments et l'architecture racinaire, peuvent entraîner à la fois le stockage des nutriments et la production de biomasse, selon le comportement stœchiométrique des espèces (co-dominance de mécanismes).
- **cas 4** – Les bactéries sont fortement limitées par le C (l'efficacité d'utilisation des nutriments devrait être faible) et les plantes présentent de faibles rapports C:N et C:P. Cela peut se produire dans des substrats avec de faibles rapports C:N et C:P (ou des sols avec une faible disponibilité de C labile). Les concentrations en éléments nutritifs des plantes sont suffisamment élevées pour entraîner une augmentation de la biomasse végétale (une dilution de la concentration en éléments nutritifs des plantes peut se produire), mais également une production racinaire latérale (c'est-à-dire la surface racinaire) pour une absorption plus efficace des éléments nutritifs en réponse aux bactérivores (dominance des mécanismes non nutritionnels). On s'attend à ce que ce cas se produise lorsque les plantes poussent dans un environnement riche en nutriments (Jentschke et al. 1995), ou lorsque les plantes subissent des déséquilibres en nutriments, en particulier aux premiers stades de la vie (Fenner and Lee 1989; Hanley and Fenner 1997). Il est important de noter que dans ce cadre théorique, nous avons raisonné sur la quantité et non la qualité du C, en supposant que le C était de qualité suffisante pour induire une immobilisation microbienne des nutriments.

III.3.5. Bactéries, nématodes bactérivores et champignons mycorhiziens ; les forces alliées pour mobiliser le P organique

Outre la boucle microbienne, la carence en P est le moteur d'une forte sélection en faveur des mycorhizes. Ces symbioses racinaires sont aujourd'hui bien connues pour leur rôle majeur dans le prélèvement du phosphore dans les situations carencées en P (Aerts 2002; Becquer et al. 2014; Bolan 1991; Plassard and Courty 2022). Dans les écosystèmes naturels, les plantes sont toujours associées aux champignons mycorhiziens. Au cours du développement des écosystèmes terrestres, au fur et à mesure que le P devient limitant, les stratégies mycorhiziennes s'amplifient et évoluent (Lambers et al. 2008). Bien que le rôle des mycorhizes dans la nutrition des plantes cultivées et en agriculture soit bien connu, les interactions entre la boucle microbienne et les mycorhizes dans la mobilisation du P ne le sont pas (ou peu). Il a été montré que les champignons endomycorhiziens à arbuscules (AMF) peuvent recruter des communautés bactériennes productrices de phytase sur les hyphes (Hara and Saito 2018; Wang et al. 2019; Zhang et al. 2018) ; mais ces études ne prennent pas en compte les relations trophiques. Ce fut fait par Kooler et al. (2013b) pour le cycle du N et pour les protistes. Ces auteurs ont montré que les protistes libèrent du N mobilisé et transporté par les AMF jusqu'à la plante. Les protistes stimulent ainsi la photosynthèse et l'apport de C fixé dans le sol. Les AMF ont donc besoin des protistes pour exploiter efficacement le N contenu dans la matière organique.

En ce qui concerne les ECM et le P, Ali et al. (2014) ont cultivé du Pin maritime dans des échantillons de Spodosol intacts provenant de parcelles n'ayant reçu aucune fertilisation, une fertilisation en P ou une fertilisation complète (NPKCaMg), avec ou sans irrigation. Les plantes sont devenues fortement mycorhizées, principalement par *Rhizopogon luteolus*, après 8 mois de croissance. Dans les situations contrôles carencées en P disponible, les ectomycorhizes produisent les activités phosphatasiques les plus élevées, sans pour autant induire un gain net de P dans la plante ni de changement dans le P organique de l'extrait Olsen par rapport au contrôle sans plante.

Une forte libération d'enzymes ne permet pas à la plante mycorrhizée de récupérer le P lorsque le sol est très carencé. En revanche, lorsque ce même sol pauvre en P est stérilisé par autoclavage, le champignon *H. cylindrosporium* augmente fortement l'accumulation de P dans la plante par rapport au contrôle (Louche 2009; Louche et al. 2010). L'activité phosphatasique des ECM semblent donc optimisée lorsque les cellules microbiennes sont lysées. L'hypothèse de **complémentarité nématodes bactérivores-mycorhizes** sur la mobilisation du P organique suppose donc que la libération du P organique par la lyse bactérienne via la boucle microbienne, facilite le contact entre les phosphatases fongiques et leur substrat (Figure 27). De même, en alimentant le pool de P inorganique ou organique associé à la phase minérale et organique du sol, les nématodes bactérivores pourrait favoriser l'efficacité des acides organiques fongiques à libérer ces formes dans la solution du sol. Cette hypothèse pourrait expliquer le constat suivant: bien que le citrate soit le plus efficace pour libérer le P-ions des complexes cationiques, les ECM produisent majoritairement de l'oxalate qui présente une plus forte efficacité pour libérer le P organique, augmentant certainement l'accès du P aux enzymes produites par les champignons (Wang et al. 2017) (cf. encadré 3).

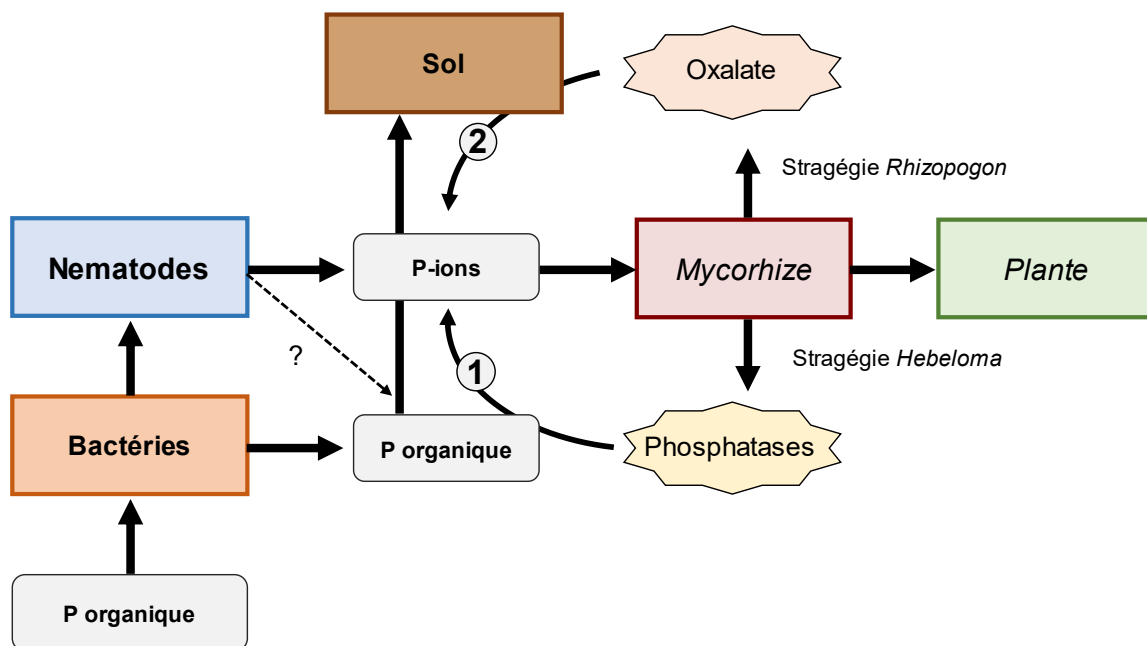
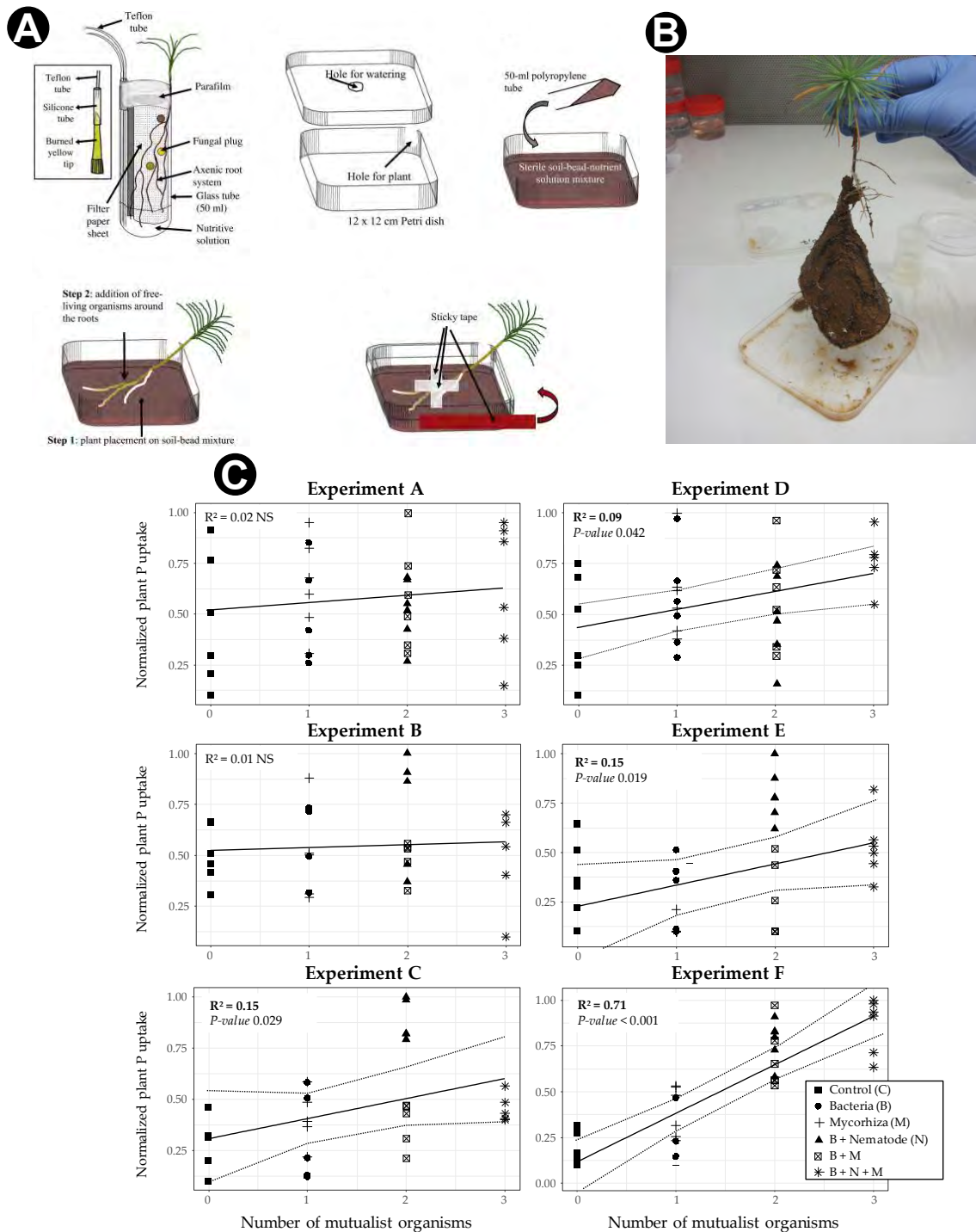


Figure 27. L'hypothèse de **complémentarité nématodes bactérivores-mycorhizes** sur la mobilisation du P organique. En libérant du P organique via la lyse bactérienne ou via l'excretion, les nématodes bactérivores facilitent le contact entre les phosphatases fongiques et leur substrat (flèche 1), et en alimentant le pool de P inorganique ou organique associé à la phase minérale et organique du sol, les nématodes bactérivores favorisent l'efficacité des acides organiques fongiques (oxalate) à libérer ces formes dans la solution du sol (flèche 2).

Nous avons alors conduit une série (6) d'expériences d'inoculation de nématodes bactérivores et de la bactéries *B. subtilis* avec le modèle Pin maritime-*Hebeloma cylindrosporium* (cf. encadré 3) dans un même dispositif mais en variant les conditions du milieu (Figure 28). Plus précisément, les organismes ont été inoculés soit dans un milieu agar soit dans un sol, et pour chaque situation, sans P ajouté, avec du P minéral (KH_2PO_4) ou du phytate. La plante était soit seule, soit avec la bactérie *B. subtilis* productrice de phytase, soit avec le champignon *H. cylindrosporium*, soit avec la bactérie et le nématode *Rhabditis* sp., soit avec les trois organismes. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la relation entre l'ajout croissant d'organismes mutualistes du sol dans la rhizosphère de la plante et l'acquisition de P par la plante dépend de la source de P et de la mobilité du P (Trap et al. 2021c). Les résultats montrent que la corrélation la plus élevée ($R^2 = 0,70$, P -value < 0.001) entre l'acquisition de P par la plante et la richesse biologique de la rhizosphère du sol a été trouvée dans un sol à forte absorption de P amendé avec une source de P organique (Figure 28).



Dans les cinq autres situations, les relations sont significatives soit dans les conditions du sol et non d'agar, avec ou sans ajout de P minéral, soit lorsque la source de P était apportée sous forme de P organique, bien qu'avec un faible coefficient de corrélation ($0,09 < R^2 < 0,15$). Ces résultats montrent bien que les nématodes et les mycorhizes sont complémentaires et que **l'habitat** dans lequel ces organismes co-existent modulent la résultante fonctionnelle des effets de diversité. Ces résultats préliminaires me renforcent dans l'idée de poursuivre les expériences incluant les nématodes et les mycorhizes afin de prendre en compte, autant que possible les acteurs, qui interagissent dans le micro-réseau trophique des sols, et surtout de diversifié les stratégies écologiques des nématodes et des mycorhizes.

En bref

Constat. Le P organique doit être minéralisé par les enzymes microbiennes pour être disponible pour les plantes. L'utilisation d'une souche bactérienne capable de minéraliser le P organique n'induit pas ou peu d'effet sur la nutrition de la plante du fait de la forte immobilisation microbienne du P dans les situations de carence.

Théorie. Au cours du développement des écosystèmes terrestres, le réseau trophique des sols se complexifie avec la présence accrue d'organismes hétérotrophes, la diversité spécifique augmente et les relations trophiques deviennent plus structurées. Au fur et à mesure que les sols s'altèrent, le P devient limitant et les symbioses mycorhiziennes s'installent. Accroître la richesse du réseau trophique des sols pourrait constituer une solution via la boucle microbienne des sols.

Résultats. L'utilisation des nématodes bactérovores permet d'augmenter la phyto-disponibilité du P. La minéralisation nette du P organique serait le processus majeur impliqué mais d'autres mécanismes tels que la sélection de souches solubilisatrices de phosphate ou la modification de l'architecture des racines restent envisageables. L'effet des mycorhizes sur la nutrition P de la plante est complémentaire aux effets des nématodes, mais uniquement dans des situations enrichies en P organique à faible mobilité du P. Aussi, dans les situations tropicales sur les sols ferrallitiques, les effets des nématodes bactérovores sur la nutrition P de la plante sont observés uniquement lorsque le pH est corrigé avec de la dolomie, limitant la toxicité aluminique.

Implications. Les mécanismes de la boucle microbienne restent encore mal compris. La stoechiométrie du sol pourrait jouer un rôle régulateur majeur. Dans l'objectif d'identifier les facteurs déterministes proximaux et distaux, améliorer notre compréhension des mécanismes est central. Aussi, les effets sur les propriétés physico-chimique des sols des différentes pratiques de gestion pourraient influencer directement la boucle microbienne des sols. Une étape importante est donc de faire le **lien entre pratique et fonctionnement de la boucle microbienne** des sols.

Mes travaux associés. Projets UnlockP, BAC-RIP, O-NEMATO-P. Thèses de Patricia Ranoarisoa et Margot Brondani. Articles : ● Brondani M, Plassard C, Ramstein E, Cousson A, Hedde M, Bernard L, Trap J. 2022. Morpho-anatomical traits explain the effect of bacterial-feeding nematodes on soil and plant functions. *Geoderma*, 425, 116068. ● Trap J, Ranoarisoa P, Irshad U, Plassard C. 2021. Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture* 11(157):1-9. ● Ranoarisoa M.P., Trap J, Pablo A.-L, Dezette D, Plassard C. 2020. Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with phytate. *Soil Biology Biochemistry*, 143, 107728. ● Ranoarisoa MP, Morel C, Andriamananjara A, Jourdan C, Bernard L, Becquer T, Rabeharisoa L, Rahajaharilaza K, Plassard C, Blanchart E, Trap J. 2018. Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 39-49. ● Ranoarisoa MP, Blanchart E, vom Brocke K, Ramanantsoanirina A, Sester M, Plassard C, Cournac L, Trap J. 2017. Attractancy of bacterivorous nematodes to root-adhering soils differs according to rice cultivars. *Rhizosphere*, 3:128-131. ● Trap J, Bonkowski M, Villenave C, Plassard C, Blanchart E. 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant & Soil*. 398:1–24.

Encadré 3 : Le modèle *Pinus pinaster* - *Hebeloma cylindrosporum*

Depuis mon arrivée à Eco&Sols, j'ai travaillé avec Claude Plassard (DR, INRAE) sur le modèle Pin maritime (*Pinus pinaster*) et le champignon ectomycorhizien (ECM) *Hebeloma cylindrosporum*. Nous avons exploré la boucle microbienne au sein de la rhizosphère de cette plante et de son partenaire fongique. Historiquement, le Pin maritime est issu des travaux de l'INRAE de Montpellier menés par le Laboratoire de Recherche sur les Symbiotes des Racines qui visaient à mettre en évidence l'importance de la symbiose ectomycorhizienne dans l'accumulation de N et P par une espèce forestière. Cette espèce ligneuse, plantée dans le massif des Landes de Gascogne sur plus d'un million d'hectares, a assuré jusqu'à 40% de la production de bois tendre en France. Cette utilisation à large échelle garantit un approvisionnement régulier en graines. De plus, cette essence présente plusieurs avantages supplémentaires qui sont une faible hétérogénéité des semis, de faibles réserves en N et P dans les graines et une facilité de germination éprouvée. Cette espèce est donc particulièrement bien adaptée à l'expérimentation. Pour résumer, le Pin maritime a donc été choisi pour (i) son importance économique, (ii) la facilité à obtenir des plantules à partir de graines et non de boutures, la faciliter à se procurer les graines, (iv) la facilité à désinfecter et à faire germer les semences ainsi que la faible hétérogénéité des semis.

L'espèce fongique étudiée est le champignon basidiomycète supérieur *Hebeloma cylindrosporum* Romagnesi (Figure 29). Trois souches différentes sont utilisées au laboratoire : une souche dicaryotique appelée D2, et deux souches homocaryotiques sauvages h1 et h7. Dans le cadre de mes travaux avec Claude, nous avons utilisé la souche D2. Ces souches ont été fournies par l'équipe Symbiose Mycorhizienne (UMR CNRS 5557 d'Ecologie Microbienne, Université Claude Bernard Lyon I). Les souches haplo des h1 et h7 ont été obtenues après germination de basidiospores du dicaryon sauvage HC1 récolté dans la nature en 1970. La souche diplo de (n + n) D2 est un dicaryon reconstitué à partir de h1 et h7. Cette espèce de champignon est un bon modèle expérimental car (i) elle est facile à cultiver in vitro avec une forte croissance, (ii) la souche D2 issue de deux souches homocaryotiques est utilisée, (iii) elle s'associe très facilement en conditions axéniques avec sa plante hôte, (iv) son génome a été séquencé et est disponible sur internet, (v) beaucoup d'outils moléculaires sont disponibles au laboratoire pour cette espèce. Pour toutes ces raisons, et dans un souci de continuité scientifique avec l'accumulation des connaissances sur ce modèle (cf. ci -dessous), je souhaite poursuivre mes travaux sur ce modèle sans pour autant exclure d'autres modèles complémentaires.

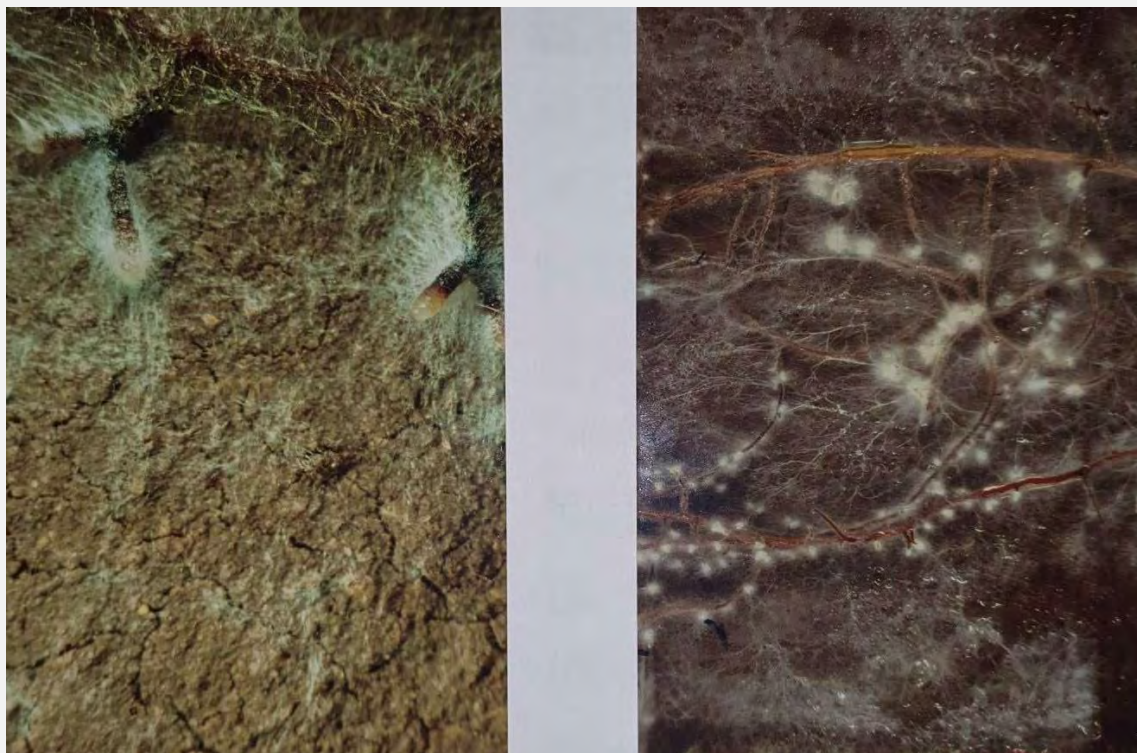


Figure 29. Photographie des champignons mycorhiziens associés au Pin maritime avec à gauche *Hebeloma cylindrosporum* et à droite *Rhizopogon roseolus*. Crédits C. Plassard.

Nutrition N et P du modèle Pin maritime-*Hebeloma cylindrosporum*

Le Pin maritime cultivé seul produit une biomasse plus importante en présence d'ammonium que de nitrates. Cette faible utilisation du nitrate est due à une faible vitesse d'absorption même à concentration élevée, rendant l'étape d'absorption probablement limitante pour la croissance. En plus de cette faible capacité d'absorption, la mise en place des vitesses maximales de prélèvement de nitrates chez le Pin maritime nécessite une période d'induction de 3 jours, 12 fois plus longue que celle observée chez le Maïs. La mycorhization n'est bénéfique à la croissance du Pin qu'en présence d'azote organique. Alimentées en ammonium ou nitrate, les plantes mycorhizées présentent un développement très important du mycélium extra-racinaire qui s'avère riche en azote ; il en résulte des accroissements d'azote total significativement plus faibles que ceux des plantes témoins. Concernant les valeurs d'absorption de nitrate mesurées dans les plantes mycorhizées par *H. cylindrosporum*, une augmentation synergique par la mycorhization est mesurée sur l'ensemble du système racinaire comportant 30% de la biomasse sous forme de mycélium, mais une diminution de la quantité d'azote parvenant à la plante est observée. Ce paradoxe est dû aux propriétés fongiques qui sont différentes lorsqu'il s'agit des hyphes loin de la racine – les cellules étant très efficaces pour absorber le nitrate pour leur compte – ou associées à la racine dans les ECM – les cellules fongiques absorbant moins de nitrate que les cellules racinaires.

La capacité du Pin à prélever le P dans la solution est très limitée. La présence de son partenaire fongique est un atout central. *H. cylindrosporum* est capable de produire des phosphatases en grandes quantités mais ne synthétise pas d'oxalate (comme d'autres genres tels que *Amanita*, *Cenococcum*, *Thelephora* et *Tylospora*) et alcalinise son milieu de culture, alors que *Rhizopogon roseolus* synthétise des quantités importantes d'oxalate (ainsi que *Cortinarius*, *Lactarius*, *Paxillus*, *Piloderma*, *Pisolithus* ou *Suillus*) et acidifie son milieu de culture (Courty et al. 2010). Bien que le citrate soit le plus efficace pour libérer le P-ions des complexes cationiques, l'oxalate présente une plus forte efficacité pour libérer le P organique, augmentant certainement l'accès du P aux enzymes produites par les champignons (Wang et al. 2017). Par ailleurs, la source d'azote est très importante dans la sécrétion des anions organiques : l'ammonium diminue fortement la production d'oxalate alors que le nitrate la stimule. Les racines non mycorhizées ne produisent pas d'oxalate. Une forte disponibilité en P-ions dans le sol diminue la vitesse de colonisation du sol par les hyphes mais augmente l'efficacité du partenaire fongique dans la nutrition P de la plante. Par ailleurs, la mycorhization supprime la réaction des plantes à la carence en P observée dans les plantes non mycorhizées (augmentation de la croissance et de l'allocation de P dans les racines) et l'accumulation de P dans les plantes mycorhizées est très étroitement corrélée avec l'exploration du sol par les hyphes, quelle que soit la disponibilité en P du sol. De plus, la présence des ECM diminue la vitesse de prélèvement de Pi en solution par rapport aux racines nues. Cela implique donc que **le fonctionnement d'une plante mycorhizée n'est pas comparable à celui d'une plante non mycorhizée concernant l'absorption de P-ions** car ce rôle est assuré en quasi-totalité par les hyphes dans les plantes mycorhizées et par les racines dans les plantes non mycorhizées.

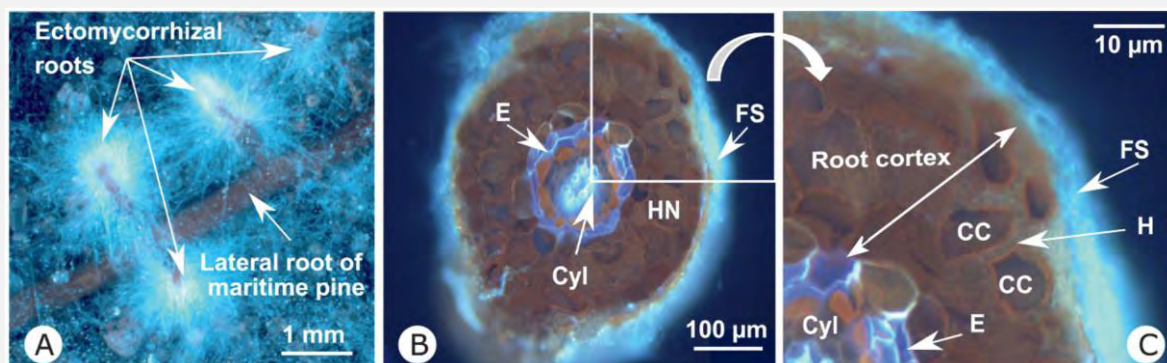


Figure 30. Morphologie externe et anatomie des racines ectomycorhizées de Pin maritime (*Pinus pinaster*) par le champignon basidiomycète *Hebeloma cylindrosporum*. (A) Les ECM apparaissent le long de la racine latérale de la plante hôte, reconnaissables grâce à la gaine fongique externe (FS) qui se développe autour de la racine. (B) Section transversale d'une racine ectomycorhizée observée sous lumière UV montrant la gaine fongique, le réseau de Harting (HN) correspondant au cortex racinaire colonisé par le champignon, et l'endoderme (E) fluorescent à cause du dépôt de lignine, isolant le cylindre central (Cyl) du cortex. (C) Détails de la section transversale montrant les hyphes (H) entre les cellules corticales (CC) de la racine, créant le réseau de Harting. Crédits C. Plassard & L. Amenc UMR Eco&Sols.

III.4. Nématodes libres des sols et pratiques agricoles : cas des sols ferrallitiques de Madagascar

III.4.1. Contexte agro-pédologique

L'économie de Madagascar est centrée sur le développement de la filière agricole. La plupart des ménages agricoles vivent en milieu rural, et la riziculture occupe la culture majoritaire de ces ménages (Penot et al. 2011). Malgré la place de l'agriculture, l'insécurité alimentaire reste parmi les principaux obstacles au développement de ce pays qui figure parmi les plus pauvres au monde. Le riz constitue l'aliment de base des malgaches, mais le rendement moyen est faible, i.e. 1,7 T/ha en 1960 et 2,4 T/ha en 2004 (Minten et al. 2007), et stagne depuis.

Pour pallier le déficit de la production rizicole, l'expansion de la riziculture vers des zones plus élevées en altitude est devenue possible après le développement des variétés résistantes au froid et aux maladies fongiques (Raboin et al. 2013). Ces deux dernières décennies, l'exploitation des collines ou « *tanety* » a fortement modifié le paysage des Hautes Terres de Madagascar pour la production du riz pluvial. Le rendement du riz pluvial y reste très faible, moins de 2 t ha⁻¹. La faible fertilité minérale des sols de « *tanety* » classifiés en tant que Ferralsols, et l'accessibilité limitée des producteurs aux intrants chimiques ainsi que le mode de production et de gestion des terres en sont les principales causes. Le taux d'utilisation d'engrais est l'un de plus faibles en Afrique (moins 10 kg ha⁻¹ en moyenne), ne permettant pas de lever les différentes contraintes nutritionnelles des Ferralsols. Dans ce contexte, il apparaît crucial de développer un mode de production qui permette de lutter contre l'appauvrissement de la fertilité minérale des sols ferrallitiques tout en respectant la durabilité du système.

III.4.2. Fertilité et vulnérabilité des Ferralsols de Madagascar

Les Ferralsols², sont présents dans les régions tropicales humides. A Madagascar, ils occupent près de 35.4 % de la couverture pédologique de l'île et se distribuent essentiellement sur les Hautes Terres et la partie Est de Madagascar. Ce sont des sols riches en fer et en aluminium, sous formes d'oxy-hydroxydes, fortement altérés avec une altération quasi-complète des minéraux primaires, excepté le quartz, et une dominance de la kaolinite et/ou de sesquioxydes de fer et d'aluminium dans la fraction argileuse. Il résulte une capacité d'échange cationique faible (<16 cmol+.kg⁻¹) et des pH acides. L'une des plus grandes contraintes de la mise en culture des Ferralsols est leur problème d'une faible teneur en matières organiques et une forte acidité (pH souvent inférieur à 5.5) qui est corrélée directement avec la saturation en aluminium du site d'échange.

Nous avons constaté que ces sols sont fortement **vulnérables** à une mauvaise gestion de leur fertilité. Dans le cadre d'une expérience agronomique avec du maïs lancé en 2006 par Dominique Masse (DR IRD) et les partenaires du LRI, nous avons analysé le sol des parcelles en comparaison à la prairie locale (« bozaka ») après 6 années de culture sans apport puis 6 années en jachère. Malgré cette longue période de jachère, la biomasse végétale et celle de la macrofaune chutent de 560 à 3,4 g.m⁻² et de 45 à 3,4 g.m⁻², respectivement (Figure 31). Le P de la biomasse microbienne chute de 6,6 à moins de 1 mg-P.kg⁻¹ et le nombre de nématodes des sols chute de 10 à 0,6 individus par gramme de sol sec. Ces résultats soulignent bien la vulnérabilité de ces sols et la forte modification fonctionnelle suite à des pratiques inappropriées.

² Classification WRB ou Oxisols et Ultisols selon la classification américaine, sols ferrallitiques selon la classification française de la Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols

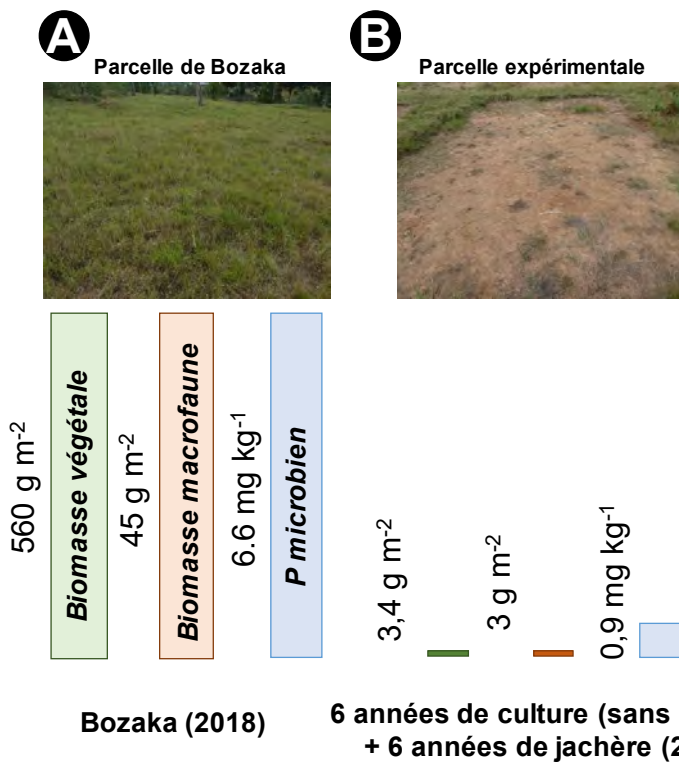


Figure 31. Evolution de la végétation et des paramètres du sol après 6 années de culture et de jachère à Lazaina (Madagascar). Trap et al. en cours de valorisation.

Dans le cadre du projet SECURE dirigé par Eric Blanchart, et de la thèse de Manoa Raminoarison, nous avons caractérisé les carences nutritives de ces sols à l'aide de deux expériences d'omission (Raminoarison et al. 2020). La première expérience a été réalisée sur le riz, sous serre, avec deux variétés et deux sols ferrallitiques légèrement différents. La seconde expérience d'omission est une étude en microcosme pour tester les carences nutritives du micro-réseau trophique des sols. Dans les deux expériences, nous avons testé un grand nombre d'éléments nutritifs (N, P, K, S, Ca, Mg et les micronutriments, et le C pour les organismes des sols). Les résultats ont montré la forte carence en P pour le riz (Figure 32.A), mais d'autres éléments sont aussi fortement limitants (N, Mg, Ca). Le micro-réseau trophique est fortement co-limité en C et P, puis en N et S (Figure 32.B, C et D). Nous observons aussi une forte limitation en Mg et micronutriments. Seul le K semble non limitant.

Nos résultats confirment que la valorisation des Ferralsols est contrainte par la faible disponibilité en P, i.e. la quantité en P disponible dans la solution du sol ne dépasse pas 0,01 mg-P.kg⁻¹ de sol et cette quantité mesurée à l'aide de membranes de résine échangeuse d'anions est inférieure à 5 mg-P.kg⁻¹ de sol (Gérard 2016; Randriamanantsoa et al. 2015). Néanmoins, la co-limitation avec le N, le Ca et le Mg doit être prise en compte dans nos objectifs d'intensification des fonctions des sols. Au regard de ces résultats et de la faible disponibilité des ressources minérales, il nous a semblé primordial d'optimiser l'usage de la **fertilisation complexe** à base de matières organiques minérales mais aussi biologique afin d'injecter une fertilité basale et une résilience de ces sols. Il s'agit d'un levier agronomique important sur lequel nous avons travaillé dans la thèse de Manoa Raminoarison. L'utilisation des variétés de riz adaptées à la culture pluviale d'altitude fut le levier principal qui a permis la mise en place du riz de *tanety*. Par conséquent, étudier dans quelle mesure l'**amélioration génétique** du riz impacte la boucle microbienne du sol nous a semblé important ; cela constitue le second levier testé. Enfin, dans le cadre des projets STRADIV et SOCA, nous nous sommes intéressés à la **diversité végétale**.

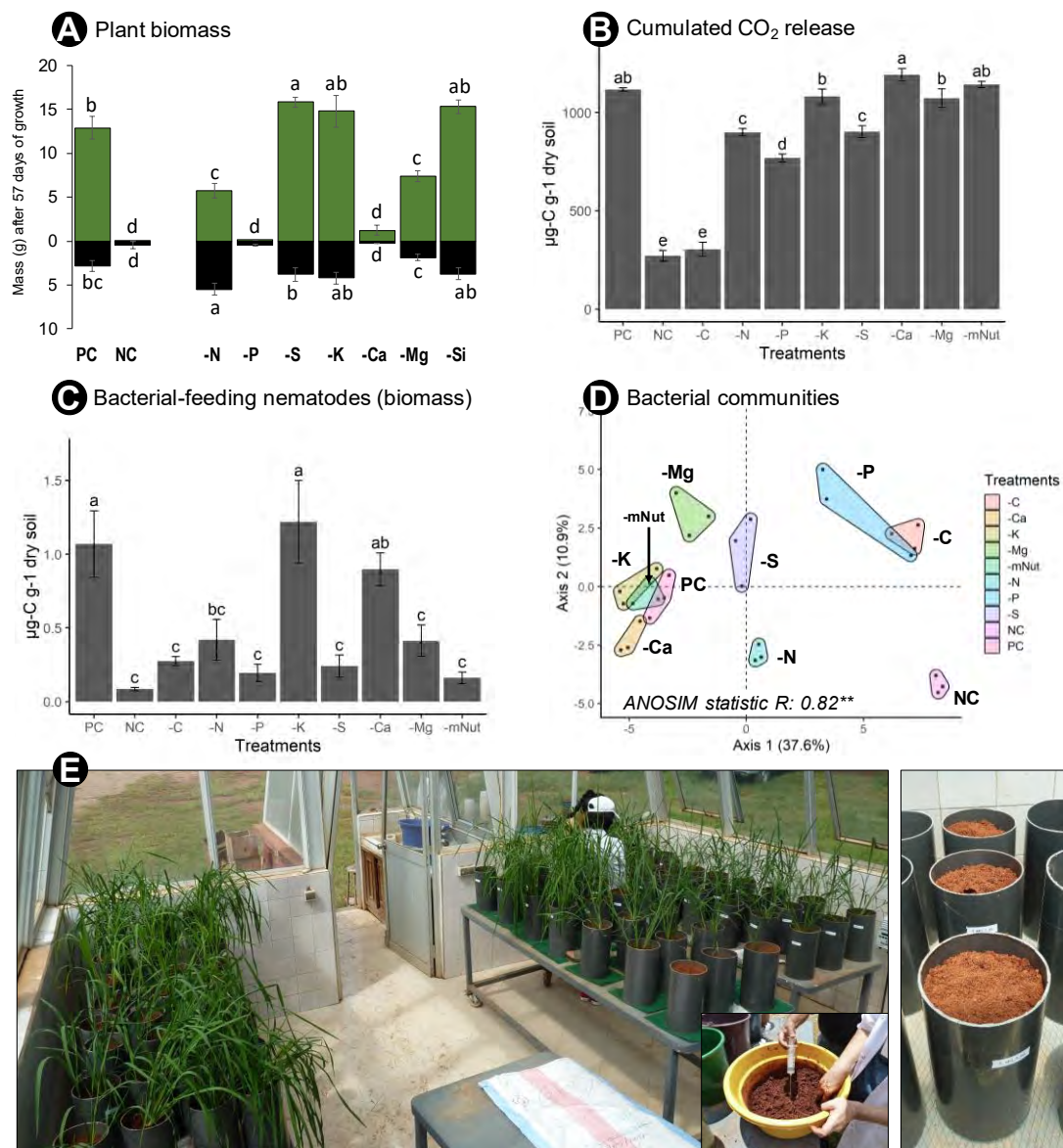


Figure 32. (A) Biomasse du riz (variété Chhomromg Dan ; partie aérienne en blanc et racinaire en noir) après 57 jours de croissance dans un sol ferrallitique d'Imerintsiatosika (Itasy) en fonction des traitements d'omission. (B) Respiration microbienne, (C) biomasse des nématodes bactérivores et (D) plan factoriel des communautés microbiennes à partir du séquence 16S en fonction des traitements. PC est le contrôle positif (fertilisation complète), NC est le contrôle négatif (aucun apport), -mNut est l'absence des micronutriments (B, Mn, Cu, Na and Mo). (E) Photographies de l'expérience d'omission sous serre et des mesocosmes utilisés. Les barres verticales correspondent aux écart-types. Les lettres correspondent aux différences significatives d'après l'ANOVA et Tukey HSD. D'après Raminoarison et al. (2020). L'expérience d'omission pour le réseau trophique du sol est en cours de valorisation.

III.4.3. Effets des pratiques agricoles sur les nématodes des sols

a. Effets de la gestion des matières fertilisantes organo-minérales sur les communautés de nématodes et valeur nématofaunique des matières

Dans la thèse de Sariaka Raharijaona et du projet SECURE, nous avons testé les impacts de la restauration de la fertilité des Ferralsols à travers l'apports de fertilisants bio-organo-minéraux sur les communautés de nématodes. Une expérience au champ près d'Imerintsiatosika (Itasy) avec la variété Chhomrong Dhan a été mise en place en 2017 après conversion du bozaka. Le dispositif (50 x 50 m) inclut 4 blocs et 16 traitements (pratiques) dans des parcelles de 4 x 4 m (400 plants).

Les traitements correspondent à des pratiques traditionnelles ou à des pratiques innovantes à base de mélange de 2, 3 ou 4 matières fertilisantes (Figure 33.D). Les matières fertilisantes sont soit organiques (fumier de bovin, poudrette de parc, compost ou lombricompost), soit minérales (urée, NPK, dolomie, hyperfos, cendres de balles de riz, fientes de chauve-souris), soit biologiques (les vers de terre à 50 individus m² et les mycorhizes à 12 spores par kg de riz). Les doses d'apport pour les matières organiques étaient de 3 ou 6 tonnes de matières sèches à l'hectare selon les pratiques. Pour le NPK et l'urée, les doses étaient de 100 kg.ha⁻¹ et 500 kg pour les autres matières minérales. Un total de 16 pratiques a été testé sur la base de mélange des matières. Après 2 années de culture, les résultats montrent que l'indice d'enrichissement stagne, inférieur à 50%, indiquant un sol stressé, pauvre en N avec un fort rapport C:N (Figure 33). En revanche, l'apport de fumure organique, combiné ou non avec des fertilisants minéraux, a permis d'augmenter l'abondance des nématodes omni-prédateurs et l'indice de structure. L'apport de guano, riche en P phytodisponible a provoqué une forte augmentation de la densité du nématode phytoparasitaire *Pratylenchus*. Nous n'avons pas obtenu d'effets significatifs des traitements sur les nématodes bactériovores ou fongivores. En bref, ces résultats montrent que (i) les doses paysannes et la qualité des matières ne permettent pas d'augmenter significativement la capacité de charge des sols des nématodes microbivores et (ii) ces sols fragiles peuvent rapidement basculer vers un dysfonctionnement via la pullulation des nématodes herbivores ravageurs des cultures dans le cas d'apport de fertilisants très riches en éléments disponibles.

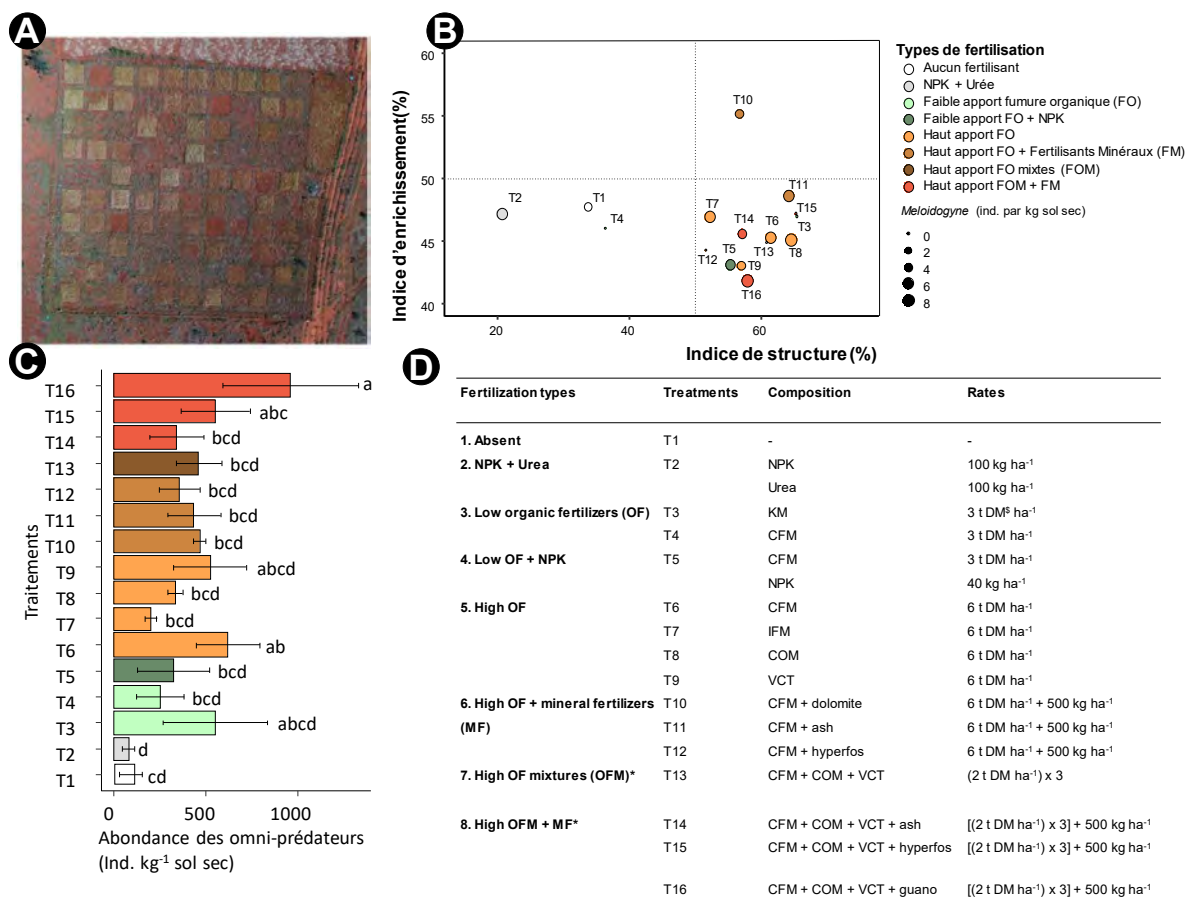


Figure 33. (A) Vue aérienne de l'expérimentation au champ dans le dispositif pérennisé d'Itasy. (B) Indices de structure et d'enrichissement des différentes pratiques. « T » correspond aux 16 traitements. La taille des ronds indique à la densité absolue du nématode à galle *Meloidogyne*. La couleur correspond à la classification des traitements ou « fertilization types ». (C) Densité des nématodes omni-prédateurs en fonction des traitements. (D) Tableau des traitements et des doses d'apport (KM = poudrette de parc ; CFM = fumier de bovin traditionnel ; IFM = fumier de bovin amélioré ; COM = compost ; VCT = vermicompost ; ash = cendres de balles de riz ; hyperfos = fertilisant P minéral). Ce travail est en cours de valorisation.

Ce constat souligne bien la difficulté de gérer à la fois la fertilité des sols et les bio-agresseurs uniquement avec la fertilisation comme levier d'action. Cette étude de 2 ans se poursuit actuellement et nous sommes en train d'analyser les résultats après 5 ans d'essai. Augmenter l'abondance des nématodes bactériovores dans ces sols est essentielle ; celle-ci stagne à environ 0,5-1,5 individus par g, ce qui est très faible, malgré l'apport des matières fertilisantes. Nous nous sommes donc posé la question de la **valeur nématofaunique** des matières comme sources de nématodes.

En parallèle de l'essai, nous avons quantifié l'apport de nématodes dans un sol préalablement défauné via les amendements organiques ou la fertilisation minérale (Figure 34). Selon les matières, le nombre de nématodes dans le sol après 14 et 50 jours est soit nul (pour les cendres), soit très élevé (pour les lisiers par exemple). Pour la plupart des matières, le nombre de nématodes augmente au cours du temps. Ce bio-essai montre que (1) les matières peuvent fournir un grand nombre de nématodes (majoritairement bactériovores et fongivores) qui s'installent durablement dans le sol jusqu'à 50 jours (et certainement au-delà), soit 50% de la durée du cycle du riz pluvial ; (2) l'identité de la matière fertilisante est très importante pour inoculer ou non des nématodes. Nous avons également observé que la densité des nématodes dans les matières fertilisantes est très liée à leur teneur en eau. La bonne conservation des matières fertilisantes doit donc constituer un facteur important. Dans ce bio-essai, les nématodes issus des matières fertilisantes s'installent jusqu'à des densités 10 à 100 fois supérieure à celle de l'essai au champ. Pourquoi est-ce les sols de l'essai d'Itasy sont si faibles en nématodes microbivores alors que les matières fertilisantes en contiennent en grand nombre ? La réponse pourrait être le stress hydrique. Dans ce bio-essai, nous avons maintenu l'humidité du sol à sa capacité au champ. Il est probable que le stress hydrique au champ soit un stress majeur expliquant la faible capacité de charge de ces sols. Prendre en compte la capacité des matières à retenir l'eau, croisée à leur valeur nématofaunique me semble important. Dans le cadre du contrat post-doctoral de Sariaka, nous allons reproduire ce test afin d'identifier les nématodes inoculés, essentiellement des bactériovores, ce que nous n'avons pas encore eu le temps de faire.

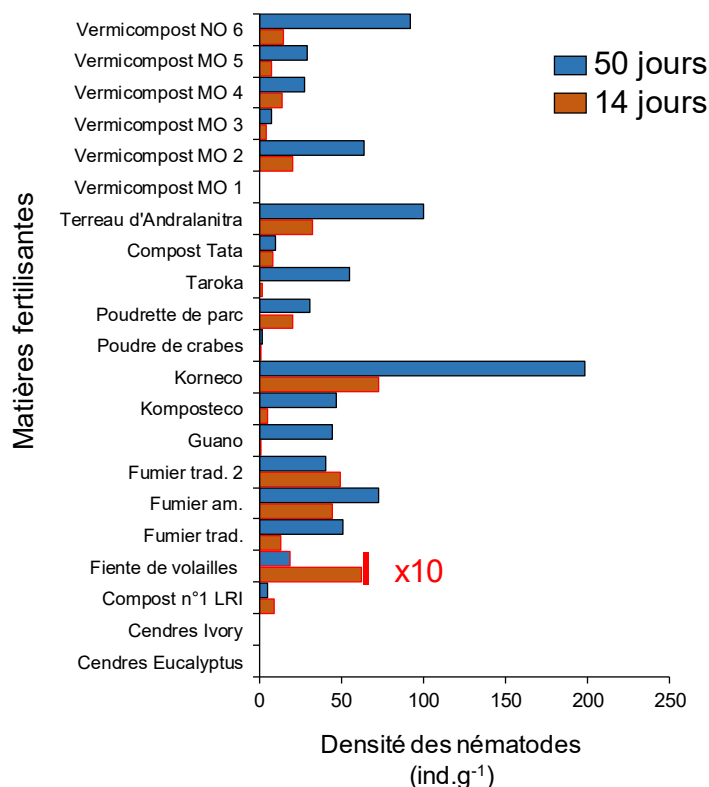


Figure 34. Nombre de nématodes dans le sol 14 et 50 jours après un apport de matières fertilisantes. Les valeurs pour les fientes sont 10 fois celles présentées sur le graphique. En cours de valorisation.

b. Effets de la diversité génétique du riz sur la boucle microbienne des sols

Dans les Hautes Terres de Madagascar, la sélection a été utilisée pour développer des variétés de riz pluvial à haut rendement et adaptées en raison (i) du climat froid à haute altitude (Raboin et al. 2014), (ii) de la faible fertilité minérale des Ferralsols, et (iii) la maladie fongique causée par le champignon ascomycète *Pyricularia oryza* (Dusserre et al. 2017; Raboin et al. 2013). Cependant, comme les plantes sauvages ont co-évolué avec les organismes des sols comme partenaires mutualistes, la sélection végétale est également une pratique qui peut affecter négativement les interactions entre les plantes cultivées et les organismes du sol (Bakker et al. 2012; Barot et al. 2010; Litrico and Violle 2015). À ce jour, les stratégies d'amélioration génétique des plantes ciblant des organismes mutualistes libres du sol sont peu développées (Gopal and Gupta 2016; Wei and Jousset 2017).

Dans le cadre du projet INDICE, nous avons testé la capacité de plusieurs variétés de riz pluvial à attirer les nématodes bactériovores. En effet, les nématodes bactériovores se déplacent selon un gradient de signal vers les bactéries (Hallem et al. 2011; Rengarajan and Hallem 2016). De tels signaux se trouvent dans la rhizosphère où la racine facilite le mouvement des nématodes (Trap et al. 2015) et les exsudats racinaires favorisent la prolifération bactérienne (el Zahar Haichar et al. 2014) et attirent par la suite les nématodes (Bais et al. 2006; Horiuchi et al. 2005). Compte tenu du fait que la quantité et la composition des exsudats racinaires varient selon les variétés de riz (Aulakh et al. 2001; Bhattacharyya et al. 2013), nous avons émis l'hypothèse que la capacité du riz à attirer les nématodes bactériovores dans sa rhizosphère varie également selon la variété. Pour cela, nous avons collecté le sol adhérent aux racines (RAS) de 8 variétés de riz poussant dans un même sol sous serre. Des boîtes de Pétri à trois compartiments ont été utilisées pour tester l'attractivité des nématodes au RAS. Le compartiment A rempli d'agarose stérile, était relié aux deux autres par des passages ouverts. Les compartiments B et C ont été remplis de RAS et de sol non adhérent provenant des pots témoins, respectivement. Environ 100 nématodes privés de nourriture ont été inoculés dans le compartiment A. Pour chaque cultivar, nous avons répété l'expérience cinq fois de manière à faire correspondre les cinq répétitions de l'expérience en pot. L'attractivité a été exprimée en pourcentage.

Dans un second temps, nous avons testé l'effet des nématodes sur les variétés avec une approche d'inoculation en microcosmes, en incluant une variété sauvage (*Oryza punctata*) dans le panel des variétés testées. Les résultats ont montré que le RAS de trois variétés attirait significativement le nématode *Acrobelloides* (F152, F182 et F172), un RAS (variété WAB) avait un effet répulsif vis-à-vis du nématode alors que les autres n'avaient pas d'effet (Figure 35.A). En parallèle, nous avons testé la réponse des variétés à la présence du nématode dans des microcosmes (500 g du même sol) sous serre (2 mois de croissance). Dans cette seconde expérience, nous avons ajouté une variété sauvage de riz (*O. punctata*). La plupart des variétés n'ont pas répondu positivement à la présence du nématode en terme de croissance. Seule la variété sauvage a présenté un effet positif significatif (Figure 35.B). La taille de l'effet des nématodes sur la croissance du riz est significativement associée à la respiration du RAS. Plus le RAS respire, plus l'effet du nématode sur la croissance du riz est négatif. Nous avons émis l'hypothèse que la sélection génétique du riz pourrait favoriser des variétés incapables de mobiliser les nutriments excrétés par les nématodes mais qui répondent à la présence du nématode en augmentant la rhizodéposition (Sundin et al. 1990). La perte en C par les racines n'est pas compensée par l'acquisition des nutriments, induisant une plus faible biomasse. Afin de valider cette hypothèse, ces expériences préliminaires doivent être reproduites, en particulier la réponse des variétés à l'inoculation du nématode, dans un sol moins contraint, et amendé, et sur des temps plus long, afin de confirmer cette absence de réponse.

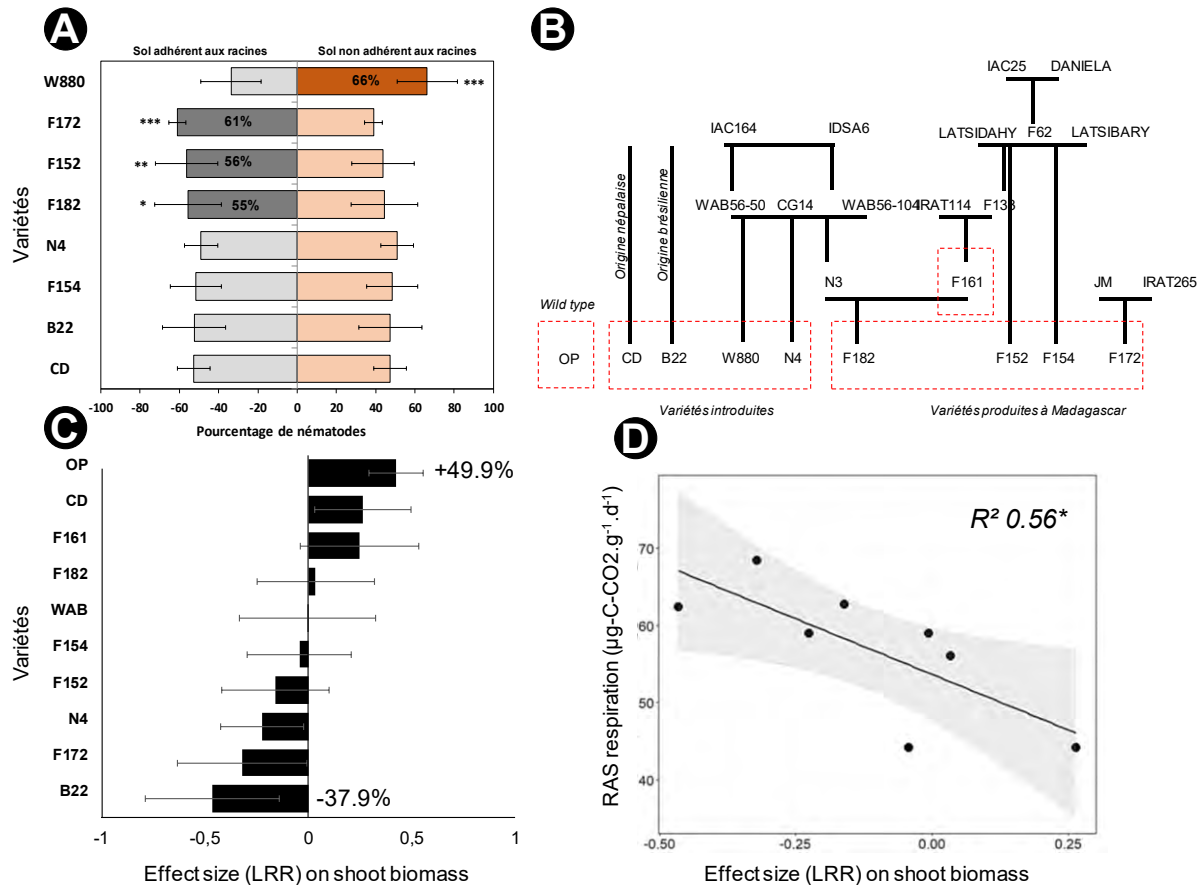


Figure 35. (A) Proportion de nématodes attirés vers le sol adhérent aux racines (RAS) ou non adhérent en fonction des variétés de riz pluvial (expérience en boîte de Pétri à trois compartiments). (B) Liens de parenté des variétés de riz. Nous n'avons observé aucune relation entre le lien de parenté et la réponse des variétés au nématode bactériovore. (C) Taille d'effet de la réponse des variétés de riz (biomasse de la partie aérienne) à l'inoculation du nématode *Acrobeloides* sp. en microscopie sous serre après 28 jours de croissance. Seules les variétés OP et B22 présentent des réponses significatives aux nématodes. (D) Relation linéaire négative entre la taille d'effet des nématodes sur la biomasse de la partie aérienne du riz et la respiration du RAS.

c. Effets de la diversité végétale sur les communautés de nématodes des sols

Dans le cadre du projet STRADIV, un essai au champ sur la diversité végétale a été mené à la station Ivory, située dans la région du centre-ouest du Vakinankaratra sur quatre campagnes agricoles 2015-2019. Trois rotations biennales incluant des légumineuses seules ou en association, à savoir (i) riz après arachide (RG), (ii) riz après association sorgho-niébé (*Vigna unguiculata*) (RSC) et (iii) riz après une interculture féverole (*Mucuna pruriens*) - crotalaire (*Crotalaria spectabilis*) (RVC) a été comparée à la monoculture de riz pluvial (RR) dans un dispositif factoriel randomisé en blocs avec quatre répétitions. Chaque culture ou mélange de cultures de la rotation a été cultivée dans une parcelle individuelle de 45,9 m². RG a été sélectionné pour fournir une culture de rente et un engrais vert à base de résidus d'arachide, RSC pour fournir du sorgho (grain et biomasse végétative) comme fourrage pour le bétail, et des céréales pour l'alimentation et l'engrais vert, et RVC pour son potentiel à produire de grandes quantités d'engrais verts grâce à l'association d'une plante dressée et d'une plante grimpante, et à lutter contre les nématodes phytophages.

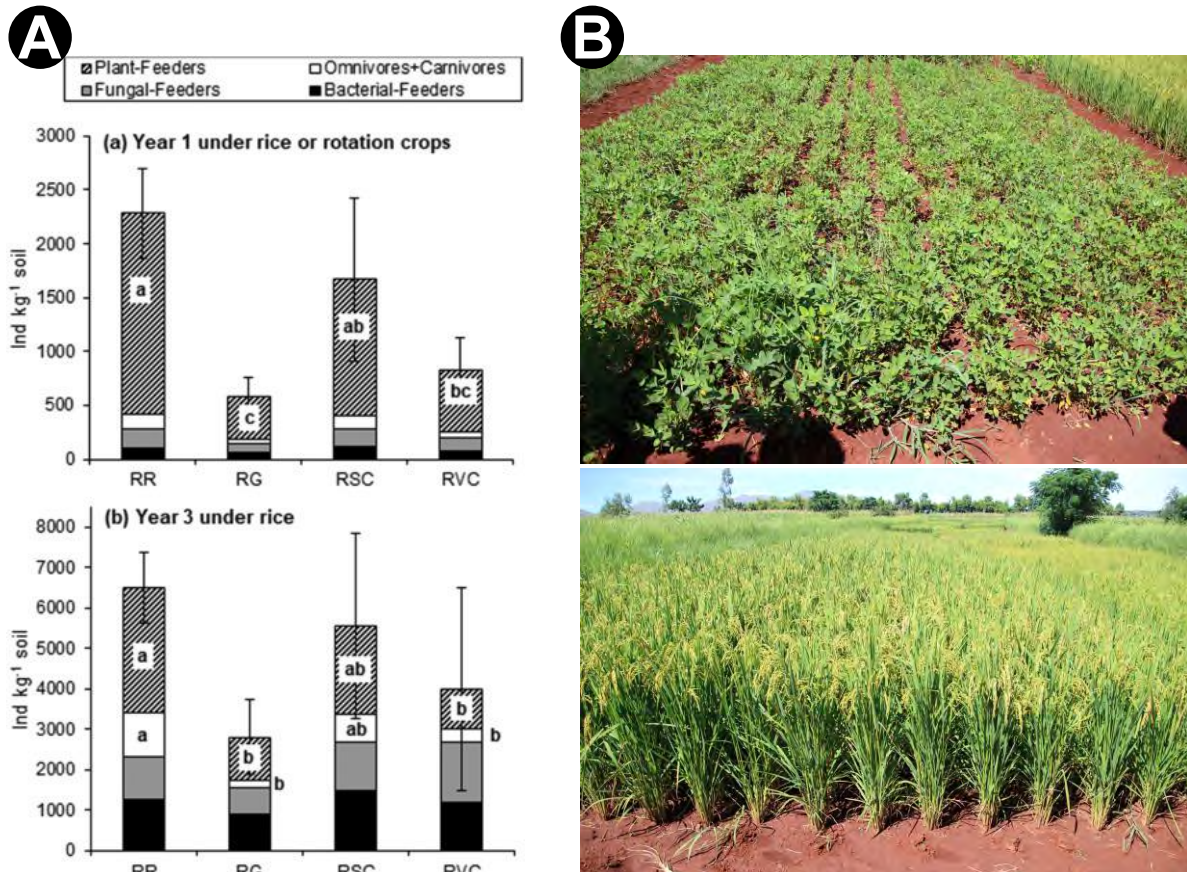


Figure 36. (A) Abondance des groupes trophiques de nématodes dans les quatre rotations différentes de l'année 1 de l'expérimentation (a) sous riz (RR) ou cultures de rotation (arachide pour RG, mélange sorgho-niébé pour RSC, et mélange féverole-crotalaire pour RVC) et en année 3 de l'expérimentation (b) sous riz en RR et les trois rotations (en sol ind.kg⁻¹). Les barres d'erreur sont des intervalles de confiance à 95%. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$) entre les rotations pour chaque groupe trophique. (B) photographies des parcelles sous rotation ou sous riz. (Ripoche et al. 2021).

J'ai extrait et identifié les nématodes des sols sous la rotation l'année 1 et sous le riz l'année 3 (Figure 36). La rotation a eu un impact significatif sur la densité des herbivores dans les deux années 1 et 3, avec des densités plus élevée dans la monoculture (RR) et beaucoup plus faible dans les rotations RG et RVC (respectivement -79% et -69% de la densité observée dans la rotation RR l'année 1, et -67% et -68% de la densité observée dans la rotation RR en année 3).

La densité des nématodes omnivores et carnivores présentait le même patron entre les rotations que la densité des herbivores, bien que de manière significative seulement l'année 3 sous riz. Enfin, la rotation n'a eu aucun effet significatif sur la densité des nématodes bactériens et fongiques au cours de la première ou de la troisième année. Un second essai a été mis en place sur le même site en testant un système en semis direct sous couverture végétale (SCV - stylosanthes) *versus* une rotation riz-maïs avec labour (Figure 37). Le SCV respecte les trois principes suivants : (i) absence du travail du sol, (ii) présente permanente d'une couverture végétale (ici vivante) et (iii) rotation des cultures et d'associations culturale. Il s'agit d'un dispositif factoriel randomisé avec 6 blocs (Rodenburg et al. 2020). Chaque parcelle mesure 90 m². Au bout de 7 années, nous avons collecté le sol (15 premiers cm) dans les deux systèmes de culture, en couplant un effet « sarclage ». Plus précisément, dans chaque parcelle, trois carrés d'1m² n'ont pas été sarclés et les adventices s'y sont développés. Nous avons collecté le sol dans chaque carré et en dehors des carrés (zones sarclées).

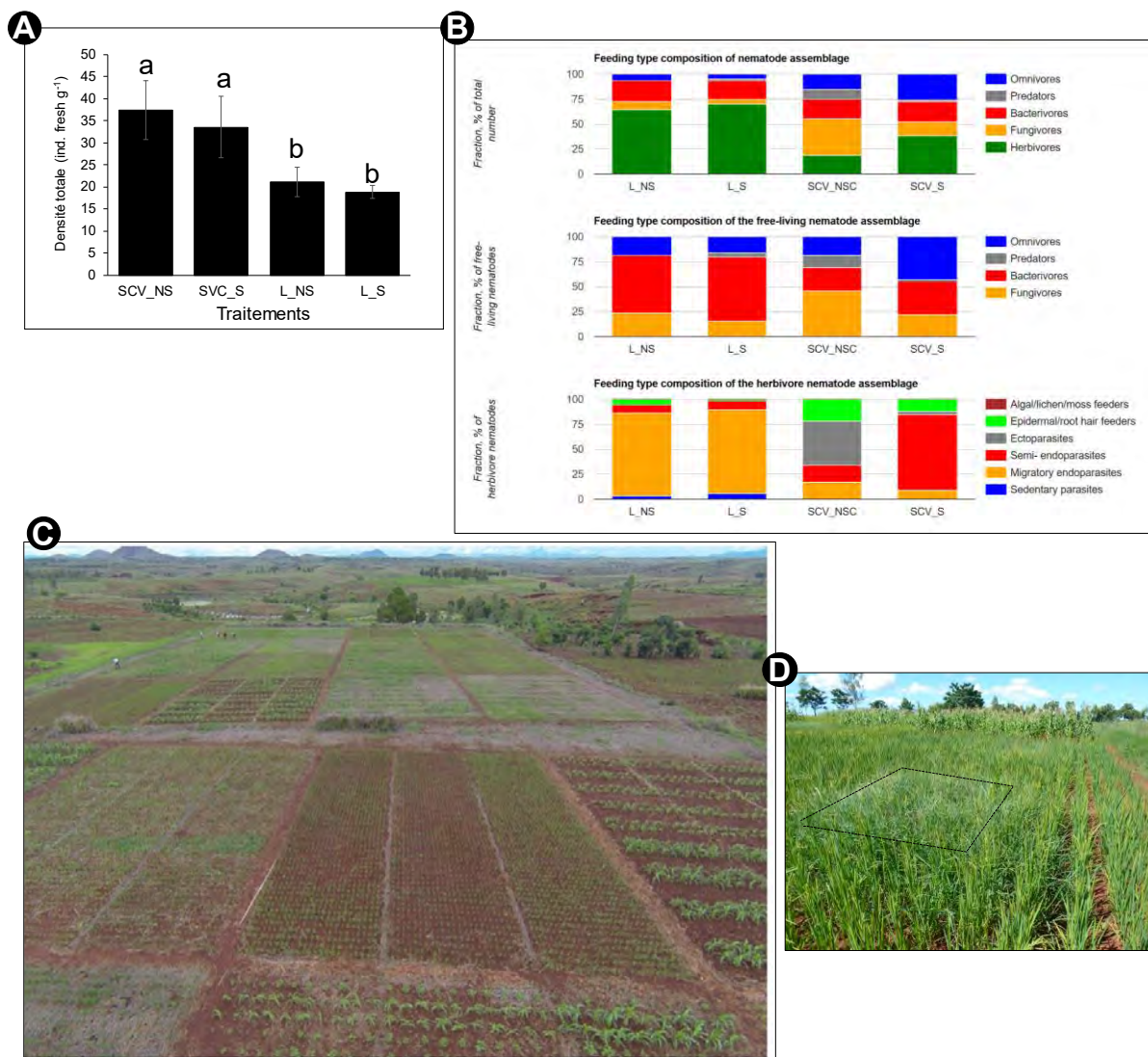


Figure 37. (A) Densité totale des nématodes des sols en fonction des 4 traitements : culture de riz en rotation avec du maïs avec labour sur les 15 cm du sol, sans (L_NS) ou avec (L_S) sarclage et rotation de riz/maïs en interculture avec du stylosanthes, sans (SCV_NS) ou avec sarclage (SCV_S). (B) Proportion des groupes trophiques en fonction des traitements. (C) Photographie aérienne du dispositif. (D) Photographie d'une parcelle montrant le carré non sarclé au milieu de la parcelle. (Rodenburg et al. 2020). Les données sont en cours de valorisation.

Le système SCV permet d'obtenir une densité totale en nématodes (~35 ind.g⁻¹) plus forte que le système conventionnel (20 ind.g⁻¹) (Figure 37.A). De plus, le système conventionnel favorise fortement les herbivores (70% des nématodes) alors que sous SCV, les groupes trophiques sont tous bien représentés (Figure 37.B). Les nématodes endoparasites migratoires et sédentaires sont très présents dans le système conventionnels, quasi-absents sous SCV. Le sarclage a globalement peu d'effet ; sous SCV il augmente la présence des semi-endoparasites.

d. Effets des pratiques sur l'activité des nématodes bactériovores

Les effets potentiels des pratiques agricoles sur les nématodes des sols se mesurent généralement via des approches descriptives de la structure des communautés de nématodes des sols. L'activité des nématodes n'est pas mesurée. Dans le cadre du projet INDICE, j'ai souhaité mettre en place une nouvelle méthode permettant de mesurer l'activité du genre *Acroboides* sur la nutrition et la croissance de la plante (le riz) en fonction des pratiques sans perturber le sol.

Plus précisément, nous avons testé l'effet du nématode sur la nutrition et la croissance du riz pluvial en serre sur des sols ferrallitiques provenant d'un panel de 17 parcelles de riz pluvial qui diffèrent par leurs pratiques (Trap et al. 2021b). Brièvement, des carottes de sol non perturbé ont été échantillonnées au sein des parcelles à l'aide de tube PVC et les nématodes ont été éliminés. Une population du nématode *Acrobelloides* a ensuite été ré-introduite dans la moitié des microcosmes, tous semés avec du riz. La différence de biomasse végétale produite après 6 semaines de croissance, sans et avec nématodes, permet d'estimer l'impact de la pratique agricole sur l'intensité de la boucle microbienne du sol. Les résultats montrent que selon les parcelles, les interactions entre la plante, les microorganismes et les nématodes aboutissent à une croissance végétale similaire, plus faible (jusqu'à 19% de diminution), ou (et le plus souvent) accrue (jusqu'à 75% d'augmentation) par rapport à celle des situations sans nématodes (Figure 38). Comparativement aux monocultures, la majorité des parcelles issues de pratiques favorisant la diversité végétale, en particulier l'agroforesterie, optimise la boucle microbienne du sol.

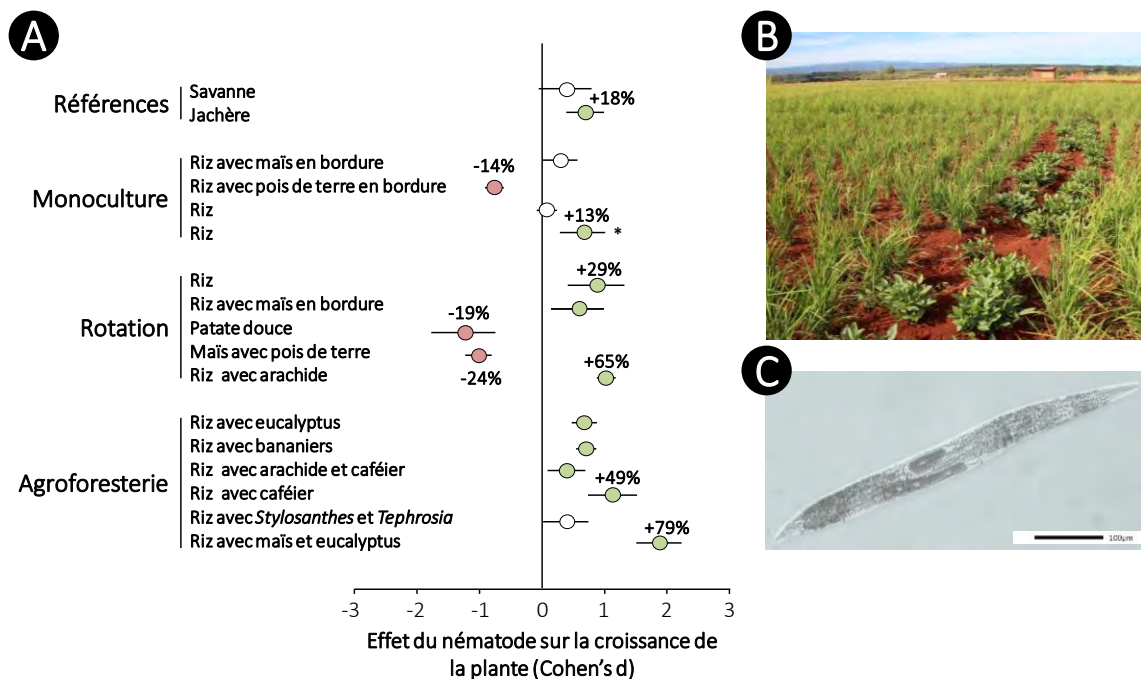


Figure 38. (A) Taille de l'effet (Cohen's d) des nématodes bactériovores sur la croissance de la plante (riz) en fonction des pratiques agricoles sous riz pluvial (Itasy, Madagascar). Les ronds rouges sont les effets significativement négatifs alors que les ronds verts sont les effets significativement positifs. (B) photographie d'une parcelle de riz avec des pois de terre en bordure. (C) photographie d'un nématode bactériovore. D'après (Trap et al. 2021b).

Les résultats de cette étude sur la boucle microbienne des sols montrent bien que (1) il est possible de moduler les effets des nématodes bactériovores via les pratiques agricoles, (2) la diversité végétale (en particulier l'agroforesterie) semble être un levier potentiel prometteur et (3) le déterminisme est multifactoriel et difficile à prédire mais le pH du sol semble jouer un rôle majeur. Ici, la densité finale de nématodes dans les microcosmes ne présente aucune relation avec la réponse de la plante à l'inoculation des nématodes.

En bref

Constat. La gestion de la fertilité des sols ferrallitiques de Madagascar pour la production du riz pluvial s'inscrit parfaitement dans le cadre de l'intensification des pratiques agroécologiques plus respectueuse de l'environnement. L'insécurité alimentaire, la pauvreté des ménages, la faible disponibilité des intrants, la faible fertilité et la forte vulnérabilité des sols ferrallitiques exigent des stratégies de fertilisation adaptées.

Résultats. Les principaux résultats montrent une forte co-limitation nutritive des sols ferrallitiques aussi bien pour la biologie du sol que le riz. L'apport de matières fertilisantes complexes peut favoriser les nématodes omni-prédateurs, mais uniquement à forte dose (au moins 6 t.ha⁻¹) alors que l'apport de guano, qui apporte beaucoup de P disponible, présente des risques phyto-parasitaires. La gestion des matières fertilisantes doit donc à la fois permettre d'activer la biologie du sol sans favoriser les bio-agresseurs. La rotation et l'agriculture de conservation présentent des avantages concernant les phytoparasites en diminuant leur abondance et en limitant les formes endoparasitaires. L'agriculture de conservation permet également une forte densité des nématodes omnivores et microbivores. Enfin, en caractérisant l'activité mutualiste du nématode *Acrobelloides* sur la nutrition et la croissance du riz, nous avons observé des effets positifs principalement dans les parcelles en rotation ou en agroforesterie. La diversité végétale, sans induire une augmentation significative de la densité des nématodes bactériovores, pourrait néanmoins favoriser leur activité mutualiste.

Implications. Ces premiers résultats sont encourageants mais d'autres études (en cours) doivent confirmer les patrons. Un souhait de l'équipe est de valoriser, en collaboration avec les agronomes, ces résultats auprès des producteurs à travers la production de livret, de fascicule ou autres. Mon souhait était de produire un outil d'aide à la décision sur la base des réponses des nématodes. Pour cela, il a fallu produire une synthèse des informations disponibles dans la littérature puis réfléchir à la forme de l'outil.

Mes travaux associés. Projets : INDICE, SECURE, STRADIV, EcoAfrica. Thèses de Manoa Raminoarison, Patricia Ranoarisoa, Sariaka Raharijaona. Beaucoup de données sont en cours de valorisation. Articles : • Raminoarison M, Razafimbelo T, Rakotoson T, Becquer T, Blanchart E, Trap J. 2020. Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in Ferralsols : a greenhouse nutrient-omission trial. *Journal of Plant Nutrition*, 43(2), 270-284. • Ratsiatosika O, Blanchart E, Razafimbelo E, Razafindrakoto M, vom Brocke K, Cao-Hamadou T, Rakotomalala J, Ramanantsoanirina A, Trap J. 2021. Does rice breeding affect the ability of plants to interact with earthworms in nutrient-depleted Ferrasols? *Applied Soil Ecology* 163: 103958. • Trap J, Ranoarisoa P, Raharijaona S, Rabeharisoa L, Plassard C, Mayad E.L, Bernard L, Becquer T, Blanchart E. 2021. Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability*, 13(13), 7181. • Sauvadet M, Trap J, Damou G, Plassard C, van den Meersche, Achard, R, Allinne C, Autfray P, Bertrand I, Blanchart E, Deberdt P, Enock S, Essobo J-D, Freschet, G.T, Hedde, M, de Melo Virginio Filho E, Rabary B, Rakotoarivelo M, Randriamanantsoa R, Rhino B, Ripoche A, Rosalie E, Saj S, Becquer T, Tixier P, Harmand J-M. 2021. Agroecosystem diversification with legumes or non-legumes improves differently soil fertility according to soil type. *Science of the Total Environment*, 795:148934. • Ripoche A, Autfray, P, Rabary B, Randriamanantsoa R, Blanc E, Trap J, Sauvadet M, Becquer T, Letourmy. 2021. Increasing plant diversity promotes ecosystem functions in rainfed rice based short rotations in Malagasy highlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 320: 107576. • Raminoarison, M, Blanchart E, Razafimbelo T, Thuriès L, Trap J. 2022. Chemical and biochemical quality of organic and/or mineral fertilization resources – A dataset from the Highlands of Madagascar. *Data in Brief*. 108458.

III.5. Impact des pratiques agricoles sur les nématodes à l'échelle globale

Dans l'objectif d'identifier des leviers agronomiques permettant d'intensifier la boucle microbienne dans les sols agricoles, il nous semblait nécessaire de caractériser la réponse des nématodes aux pratiques agricoles à une échelle globale afin de constituer un cadre de réflexion. Pour cela, dans le cadre du projet IPANEMA, nous avons mené une méta-analyse de l'effet des pratiques agricoles sur les nématodes des sols afin d'obtenir une vision synoptique à l'échelle mondiale avec nos partenaires d'ELISOL Environnement (Puissant et al. 2021). Cette étude a été publiée dans une revue indexée puis nous l'avons traduit et publié dans *Etudes et Gestion des Sols* (Villenave et al. 2022). La recherche bibliographique nous a fourni 500 publications scientifiques internationales caractérisant la réponse de la nématofaune aux pratiques agricoles. Après vérification d'un ensemble de critères de sélection, 103 articles ont été exploités car les résultats incluaient à la fois l'effet des pratiques en comparaison à un témoin pertinent et les résultats moyens ainsi que les écarts à la moyenne pour chaque paramètre étudié. 1338 observations ont été extraites de ces articles et exploitées statistiquement. La réponse des nématodes aux différentes « familles » de pratiques agricoles suivantes (Tableau 6) a été quantifiée : diversité végétale, fertilisation, travail du sol, pesticides ; l'effet « système de culture » dans son ensemble a aussi été évalué : agriculture conventionnelle *versus* agriculture biologique *versus* agriculture de conservation.

Effets de la diversité végétale

Notre étude montre qu'une rotation de cultures induit une diminution de l'abondance absolue des nématodes phytophages de 47% (Figure 39). Cet effet est d'autant plus important que la rotation est longue, supérieure à 3 ans. Cela permet également d'augmenter la diversité des organismes présents dans le sol.

Tableau 6. Liste des pratiques étudiées dans la méta-analyse.

Famille	Pratique étudiée	Description	Témoin
Diversité végétale	Rotation des cultures	Changement d'espèce principale d'une année sur l'autre (sur deux années ou plus)	Effet de cette pratique par rapport à une monoculture
	Association de cultures	Présence simultanée de deux (ou plus) espèces de plantes différentes	Effet de cette pratique par rapport à une culture monospécifique
	Culture intermédiaire	Présence d'une culture entre deux cultures principales (par exemple, couvert végétal en hiver, entre deux cultures de printemps).	Effet de cette pratique par rapport à un sol nu
Fertilisation	Fertilisation organique	Apport de matière organique, sous des formes variées : fumier, lisier, compost, résidus de culture, boues ...	Effet de cette pratique par rapport à aucun apport de fertilisant
	Fertilisation minérale	Apport d'azote et/ou phosphore et/ou potassium, sous différentes formes minérales telles que : NaNO_3 , NH_4NO_3 , $(\text{NH}_4)_3\text{PO}_4$...	
Travail du sol	Labour conventionnel	Retournement du sol sur 20 cm ou plus	Effet de cette pratique par rapport à aucun travail du sol
	Travail de conservation	Travail du sol superficiel sur moins de 20 cm, sans retournement	
Pesticides	Herbicides	Utilisation de produits herbicides	Effet de cette pratique par rapport à aucun apport de pesticides
	Nématicides	Utilisation de produits nématicides (avec ou sans autre biocide)	
	Biocides	Utilisation de produits biocides en général (sauf nématicides) : fongicide, bactéricides, insecticides ...	
Système	Conservation	Les piliers de l'agriculture de conservation sont le non labour, la couverture permanente du sol et la diversité végétale.	Effet de ce système de culture par rapport à un système conventionnel (utilisant pesticides, fertilisants minéraux, labour du sol)
	Biologique	L'agriculture biologique interdit l'usage de fertilisants minéraux et pesticides de synthèse.	

En revanche, il y a peu d'effets de la présence de plusieurs cultures en association sur les 11 paramètres de la nématofaune évalués. Enfin, la présence de cultures intermédiaires, quelles qu'elles soient, en réduisant la période de sol nu, est très favorable à une plus forte activité biologique : elle favorise l'abondance de tous les groupes trophiques de nématodes et plus particulièrement les bactérivores et les herbivores.

Effets de la fertilisation

La fertilisation minérale n'impacte pas l'abondance des nématodes (Figure 39). En revanche, elle conduit à la diminution de la diversité et elle conduit également, sans surprise, à l'augmentation des indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La fertilisation organique induit une forte augmentation des bactérivores et des fongivores (respectivement 113% et 141% dans l'étude), mais également des omni-prédateurs. De plus, elle tend à augmenter la diversité ainsi que les indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La fertilisation organo-minérale (mixte) tend à augmenter les nématodes omni-prédateurs mais réduit légèrement la diversité fonctionnelle (SI).

Effets de la fertilisation

La fertilisation minérale n'impacte pas l'abondance des nématodes (Figure 39). En revanche, elle conduit à la diminution de la diversité et elle conduit également, sans surprise, à l'augmentation des indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La fertilisation organique induit une forte augmentation des bactérivores et des fongivores (respectivement 113% et 141% dans l'étude), mais également des omni-prédateurs. De plus, elle tend à augmenter la diversité ainsi que les indicateurs des flux de nutriments (en particulier l'Indice d'Enrichissement). La fertilisation organo-minérale tend à augmenter les omni-prédateurs mais réduit légèrement la diversité fonctionnelle (SI).

Effets du travail du sol et de l'application de pesticides

Le travail du sol (labour et travail superficiel sans retournement) diminue l'abondance des nématodes omni-prédateurs (Figure 39). Ces organismes sont reconnus comme sensibles aux perturbations physiques. La diversité est également impactée négativement, mais dans une faible mesure. Le labour conventionnel (> 20 cm) réduit la structure du réseau trophique de 26 %. Les apports de pesticides, en particulier de nématicides, diminuent la structure du réseau trophique et favorisent les taxons à multiplication rapide (Figure 39). Les nématicides (molécules qui sont maintenant interdites dans l'Union européenne) affectent négativement l'abondance de tous les groupes trophiques de plus de 30 % en moyenne. Enfin, l'utilisation d'herbicides (différentes molécules actives confondues) a peu d'effet à cette échelle globale.

Synthèse et effets du système de culture

Si on considère l'effet moyen des pratiques sur la nématofaune (intégration de l'ensemble des paramètres de la nématofaune), les pratiques qui ont le plus d'impact sont, par ordre décroissant : une fertilisation mixte (minérale + organique) : effets positifs, la présence d'inter-cultures : effets positifs, l'application de nématicides : effets négatifs, la fertilisation organique : effets positifs, l'application de pesticides (hors nématicides et herbicides) : effets négatifs, la réalisation d'une rotation : effets positifs, le travail du sol : effets négatifs. *A contrario*, les pratiques ayant montré le moins d'influence sur les paramètres biologiques sont : les herbicides ; l'association de cultures ; la fertilisation minérale. Le système de culture « agriculture de conservation » a un impact plus positif sur les paramètres de la nématofaune que celui de l'agriculture biologique, qui a cependant également un effet positif (Figure 39).

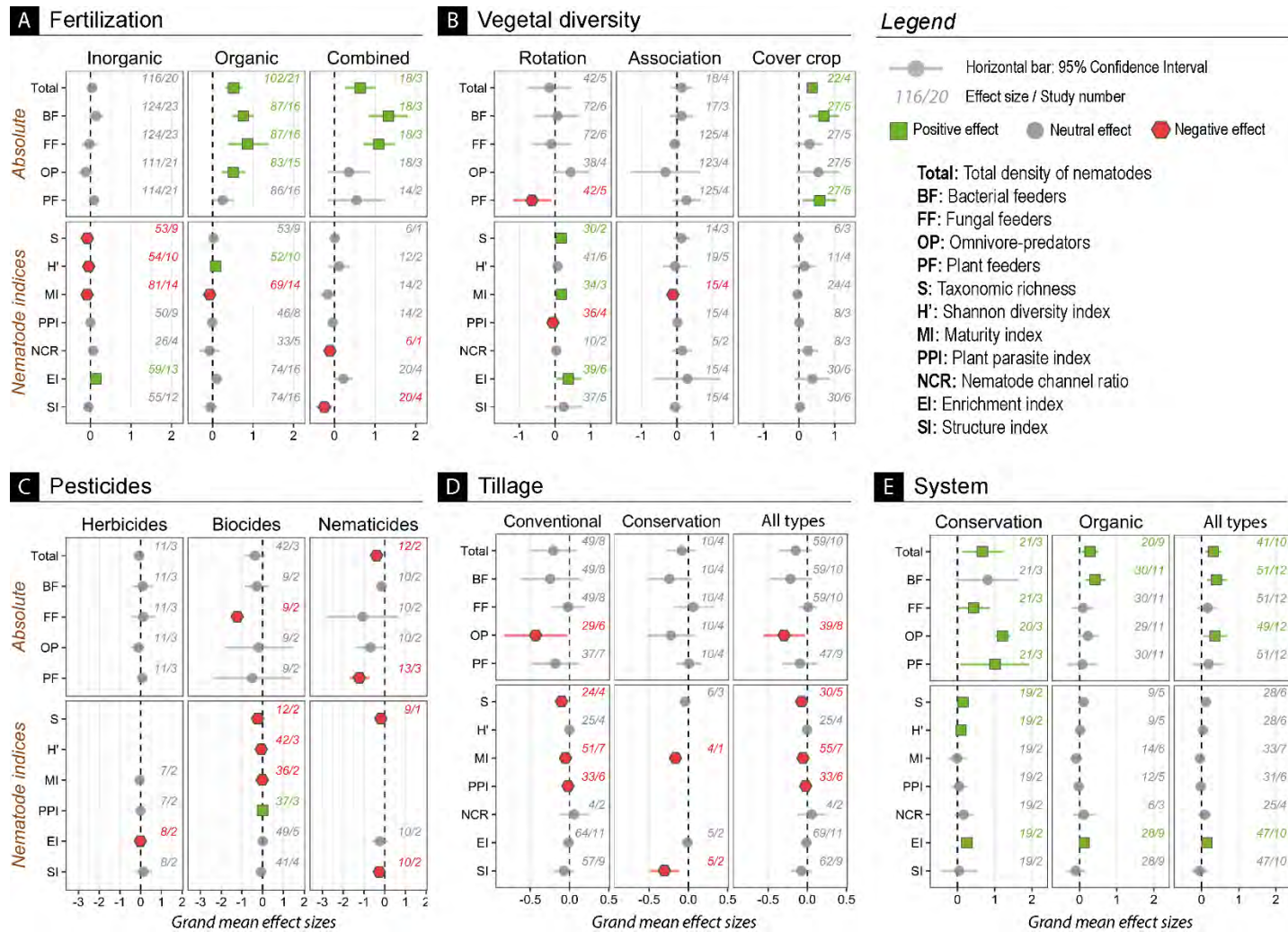


Figure 39. Tailles d'effet sur toutes les études de chaque paramètre de nématodes des sols en réponse à (A) la fertilisation, (B) la diversité des plantes, (C) les pesticides, (D) le travail du sol et (E) la conversion du système. Le nombre total d'observations et les études pour une taille d'effet moyenne sont indiqués respectivement à gauche et à droite du symbole de la barre. Les valeurs sont la moyenne et les intervalles de confiance à 95 %. Les hexagones rouges et les carrés verts indiquent un négatif significatif et des effets positifs, respectivement, au seuil de 5 %. Les cercles gris ne sont pas significativement différents de zéro (Puissant et al. 2021; Villenave et al. 2022).

En bref

Constats. Les pratiques agricoles affectent de manière significative la biodiversité et les fonctions des sols, compromettant potentiellement la production alimentaire.

Résultats. La fertilisation organo-minérale, l'agriculture de conservation, les cultures de couverture et les nématicides impactent fortement les indices de nématodes, tandis que l'usage des herbicides, l'association de plantes, la fertilisation minérale et le travail du sol avaient les plus faibles effets. Au niveau de groupes trophiques, les pratiques agricoles ont eu des impacts variables, e.g. la rotation des cultures a principalement réduit l'abondance des nématodes phytophages (47 %), la culture de couverture a principalement augmenté l'abondance des omnivores-prédateurs (+80 %) tandis que la fertilisation organique a principalement favorisé les bactéries (+113 %) et les champignons (+141 %). Les intrants chimiques, la monoculture et l'application de pesticides ont réduit l'abondance des nématodes, la structure du réseau trophique et favorisé les communautés de nématodes copiotrophes. Les biocides et les nématicides ont réduit l'abondance totale, la diversité de Shannon et la complexité du réseau trophique des nématodes du sol

Implications. Cette étude sera une aide utile pour les décideurs afin de mieux gérer la communauté de nématodes du sol et d'identifier les lacunes dans la littérature actuellement disponible. En fournissant la direction et l'ampleur des réponses des nématodes du sol aux pratiques agricoles, la taille de l'effet produit par cette étude est essentielle pour faciliter la modélisation mondiale de la biodiversité des sols.

Mes travaux associés. *Projet SIPANEMA. Post-doctorat de Jeremy Puissant. Article : • Puissant J, Villenave C, Chauvin C, Plassard C, Blanchart E, Trap J. 2021. Quantification of global impact of agricultural practices on soil nematodes. Soil Biology & Biochemistry. 161: 108383.*

III.6. Vers un outil d'aide à la décision - SIPANEMA

III.6.1. Introduction de l'outil

Afin de sensibiliser les acteurs de terrain de la filière agricole aux paramètres qui impactent la vie dans le sol des parcelles agricoles, aussi bien les organismes bénéfiques que les bio-agresseurs, une application disponible en libre accès sur internet a été développée : www.sipanema.fr (Figure 40). Cette application intègre les facteurs majeurs qui contrôlent l'abondance des nématodes du sol : la diversité végétale présente sur une parcelle (succession dans le temps intra- ou inter-annuelle et dans l'espace) ainsi que les pratiques agricoles (fertilisation, travail du sol, application de pesticides...).

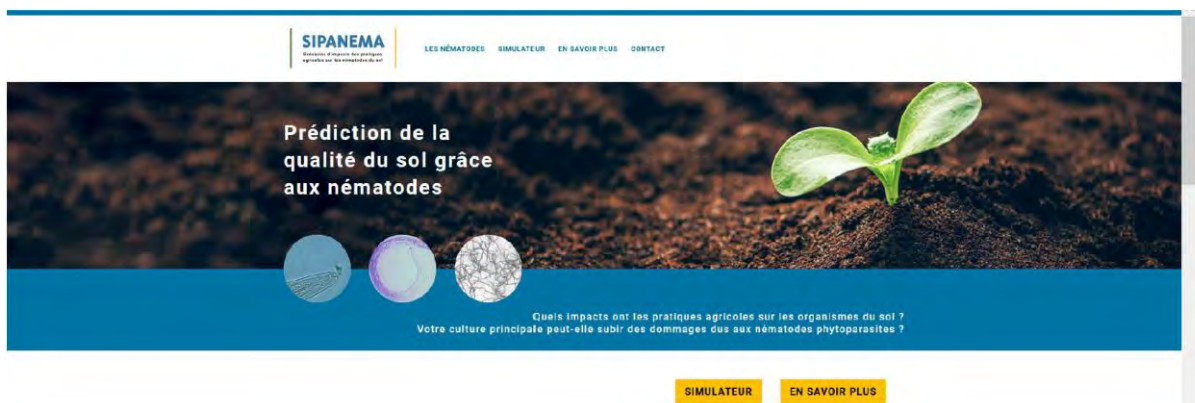


Figure 40. Page d'accueil du site SIPANEMA.

Cet outil a pour but de simuler, dans des parcelles agricoles, l'effet des pratiques agricoles sur (1) le fonctionnement biologique du sol et (2) la pression parasitaire liée aux nématodes phytoparasites. Deux risques, i.e. le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire dû aux nématodes phytoparasites (RPP), sont calculés à partir de la description des pratiques et de la diversité végétale présente sur la parcelle considérée.

L'application a été développée à partir de deux ensembles de connaissances scientifiques : 1) les résultats quantitatifs d'une méta-analyse présentés précédemment et rassemblés dans la base de données META et 2) NEMABASE (UCDavis Nemabase, 2010), une base de données sur les nématodes phytophages qui renseigne pour chaque espèce végétale les différents nématodes phytoparasites qui peuvent l'affecter, ainsi que les différents niveaux de résistance de la plante à ces nématodes (Figure 41).

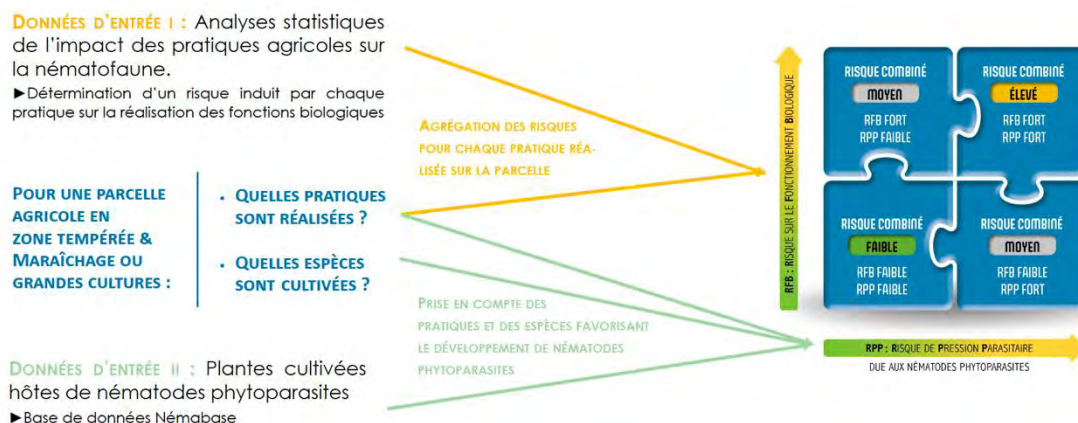


Figure 41. Représentation graphique du fonctionnement de SIPANEMA : les données d'entrées et de sorties de l'application. En jaune : les données scientifiques pour le calcul du RFB ; en vert : les données scientifiques pour le calcul du RPP ; en bleu : les données saisies pour l'utilisateur qui renseignent sur l'itinéraire technique de la parcelle étudiée.

Au travers d'un questionnaire, l'utilisateur renseigne, pour une parcelle agricole donnée de type « grandes cultures », la diversité végétale présente sur la parcelle (culture principale et autres espèces végétales de la rotation, utilisée en association ou en inter-cultures...), ainsi que les pratiques qui ont été et vont être mises en œuvre (concernant la fertilisation, le travail du sol, la fertilisation, les produits phytopharmaceutiques, etc...). Pour chaque pratique, le questionnaire propose de choisir parmi une liste de possibilités figées (liste à choix multiple). Un moteur de calcul utilise ces données fournies sur la conduite de la parcelle pour calculer deux risques : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP). À l'issue des calculs, les résultats sont présentés sur le **Sipanegraphe**, une représentation graphique qui expose les deux risques avec deux classes pour chacun d'eux :

- le risque sur le fonctionnement biologique du sol, qui peut être faible ou fort ;
- le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites, qui peut être faible ou fort.

Les données recueillies dans la méta-analyse (Puissant et al. 2021) ont été utilisées pour le calcul du RFB. Cette étude a permis la quantification de l'effet des différentes pratiques par rapport à son témoin sur chacun des 11 paramètres de caractérisation de la nématofaune (Tableau 7). Pour chacun de ces paramètres, le lien entre le sens de variation et la signification en termes de fonctionnement du sol est connu et a été explicité, de façon simplifiée.

III.6.2. Le calcul du RFB (Risque sur le Fonctionnement Biologique)

Pour calculer ce risque, SIPANEMA modélise l'impact des pratiques agricoles sur la nématofaune du sol en se basant sur les résultats présentés précédemment. Dans la méta-analyse, les effets des pratiques agricoles sur les paramètres nématofauniques sont représentés par une valeur de significativité (p-value) de l'effet observé, et une valeur de taille de l'effet (size effect).

Tableau 7. Les différents paramètres de la nématofaune, leurs significations et leurs valeurs optimales.

Paramètres nématofauniques	Signification	Valeur optimale
Abondance totale de nématodes	Somme de l'ensemble des nématodes présents dans le sol (tous groupes trophiques confondus). Exprimé en individu par kg de sol sec.	Maximum
Abondance des nématodes bactérivores		Maximum
Abondance des nématodes fongivores	Nombre de nématodes appartenant aux différents groupes trophiques de nématodes.	Maximum
Abondance des nématodes omni-prédateurs	Exprimé en individu par kg de sol sec.	Maximum
Abondance des nématodes phytophages		Minimum
Indice d'enrichissement (EI)	Représente la réponse d'un écosystème à un enrichissement en ressources, à travers la proportion des guildes fonctionnelles connues pour être opportunistes. Plus cet indice est élevé, plus les flux de nutriments sont importants.	Maximum sous condition que MI augmente
Indice de structure (SI)	Représente la stabilité et la complexité biologique d'un écosystème en s'appuyant sur les guildes fonctionnelles les plus sensibles. Plus il est élevé, plus le sol présente une chaîne trophique complexe.	Maximum
Richesse taxonomique (S)	Représente le nombre de genres (ou autres taxons) présents	Maximum
Indice de diversité de Shannon (H')	Représente l'équilibre de répartition entre les différentes espèces présentes dans un échantillon. Exemple : cas n°1 = ●●●● ◊ ◊ / cas n°2 = ◊◊ ●● Le cas n°1 présente un S plus élevé mais un H' plus faible que le cas n°2.	Maximum
Indice de maturité (MI)	Moyenne pondérée portant sur les nématodes libres, basée sur les classes colonisateurs-persistants représentant les stratégies démographiques des nématodes. Plus il est élevé, plus le milieu est stable.	Maximum
Indice de phytophages (PPI)	Moyenne pondérée portant sur les nématodes phytophages, basée sur les classes colonisateurs-persistants représentant les stratégies démographiques des nématodes. Plus il est élevé, plus la communauté de phytoparasites est susceptible de créer des dégâts sur les plantes cultivées	Minimum

Le size effect quantifie l'effet de la pratique sur l'indice. L'ensemble des effets dont le size effect est important selon l'échelle décrite par Cohen³ (Cohen *et al.*, 1988) et/ou dont la p-value est significative au seuil de 90% ont été conservés. Ce choix d'exploiter les effets dont la p-value n'est pas significative mais l'effet est important est adaptée dans une démarche d'évaluation d'un risque, i.e. en prenant en compte les effets importants même s'ils ont peu de chances de se produire. En agrégeant, pour chaque pratique, l'augmentation ou la diminution du risque en lien avec les paramètres nématofauniques, un risque est calculé pour chaque pratique.

$$RFB_{Pratique1} = \frac{\sum |SE_j| \times P_{j,1} - \sum |SE_i| \times P_{i,1}}{\sum P_{i,1} + P_{j,1}}$$

SE_j = Size effect pour un paramètre j que la pratique 1 éloigne de son optimal

SE_i = Size effect pour un paramètre i que la pratique 1 rapproche de son optimal

$P_{i,1}$ = Pondérateur associé à l'indicateur i et la pratique 1 = P1.

Dans cette version du modèle $P_{i,1}$ et $P_{j,1}$ valent 1 quel que soit la pratique et le paramètre nématofaunique. Toutefois, nous avons gardé la possibilité de faire évoluer cette formule dans des versions ultérieures du simulateur en intégrant des valeurs variables pour ce pondérateur. Un risque a été calculé pour chaque pratique selon cette méthode (Figure 42).

Pour synthétiser les risques des pratiques sur une parcelle en un seul risque global, la somme des risques liés aux différentes pratiques pondérés est réalisée selon la formule suivante : $RisqueFonctionnementBio_{Total} = \sum RFB_{Pratique_i} \times P2_i$

$P2_i$ = Pondérateur associé à la pratique i, variant entre 0 et 1, pour la qualifier par rapport à sa version « idéale », c'est-à-dire cette pratique réalisée de la façon qui est la plus favorable à l'activité biologique bénéfique du sol.

³ Est considéré comme important un size effect supérieur à 0.2 ou inférieur à -0.2.

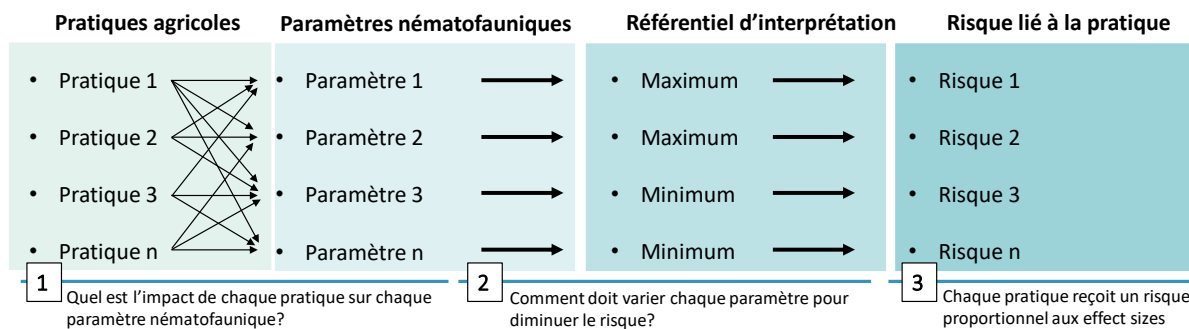


Figure 42. Représentation schématique de l'attribution d'un risque sur le fonctionnement biologique pour une pratique donnée

Pour synthétiser les risques des pratiques sur une parcelle en un seul risque global, la somme des risques liés aux différentes pratiques pondérés est réalisée selon la formule suivante : $RisqueFonctionnementBio_{Total} = \sum RFB_{Pratique_i} \times P2_i$

Pour chaque pratique, chaque valeur possible dans les listes de choix multiples a été associée, à dire d'expert, à une valeur pour P2 comprise entre 0 et 1. Les pondérateurs P2 sont déduits des données saisies dans le questionnaire : la note calculée pour chaque pratique est pondérée en fonction du niveau de la pratique réalisée sur la parcelle renseignée par l'utilisateur. Il a été choisi d'évaluer le risque sur le fonctionnement biologique en 2 classes : risque fort et risque faible. Pour cela, une valeur seuil a été définie entre les 2 classes. La détermination du seuil a été réalisée grâce à un référentiel de 70 scénarios pour lesquels un risque avait déjà été déterminé par des experts en nématologie.

III.6.3. Le calcul du RPP (Risque de Pression Parasitaire due aux nématodes phytoparasites)

Nemabase (Université de Davis, Californie, USA) est la base de données sur les nématodes herbivores qui a été utilisée pour permettre le calcul du risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP). Elle recense 53000 observations issues de publications scientifiques sur les liens entre 1000 espèces de nématodes phytophages et 6400 espèces de plantes. Cette base liste les différents nématodes qui peuvent affecter quasiment toutes les espèces végétales d'intérêt agronomique, ainsi que les différents niveaux de résistance de la plante à ces nématodes (UCDavis Nemabase, 2010). Le risque de pression parasitaire sur une parcelle donnée est calculé à l'aide des informations extraites de Nemabase et de la connaissance des espèces de plantes présentes sur la parcelle au cours de la rotation (questionnaire rempli par l'utilisateur). Le risque se calcule comme la somme de trois composantes indépendantes. Les trois composantes sont calculées à partir des règles suivantes

1- La culture principale est-elle une culture à risque (oui ou non) ?

Si cette plante fait partie des cultures particulièrement sensibles, le risque associé par cette parcelle augmente. La liste des plantes considérées comme particulièrement sensibles aux attaques de nématodes est fixé à une vingtaine de plantes dans SIPANEMA (dont par exemple la tomate ou la pomme de terre).

2- Combien de genres de nématodes phytoparasites majeurs (=susceptibles de créer des dommages) affectent la culture principale ?

Chaque nématode de la liste des nématodes critiques pour lesquels la culture principale est sensible contribue à l'augmentation du risque. Les genres de nématodes majeurs, connus pour causer les plus grandes pertes de rendements dans les cultures tempérées retenus dans SIPANEMA pour ce calcul sont au nombre de 12 (dont les plus critiques sont *Meloidogyne*, *Globodera*, *Pratylenchus*, *Heterodera*, *Ditylenchus*).

3- Existe-t-il des espèces de nématodes phytoparasites pour lesquelles toutes les plantes présentes au cours de la rotation (cultures principales / cultures associées / inter-cultures) sont hôtes ?

Le risque de pression parasitaire augmente si plusieurs plantes parmi celles cultivées sur la parcelle sont sensibles à au moins une espèce de nématodes phytoparasites. Les informations utilisées ici sont au niveau de l'espèce de nématodes. En effet, le cycle de reproduction de cette espèce de nématodes pourra dans ce cas être réalisée grâce aux différents espèces végétales hôtes présentes au cours de la rotation. Il a été choisi d'évaluer le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites en 2 classes : risque fort et risque faible.

Pour cela, une valeur seuil a été définie à dire d'expert. Le risque de pression parasitaire n'est pas uniquement dépendant des espèces végétales présentes sur la parcelle, mais il est également impacté par l'ensemble des pratiques réalisées sur cette parcelle. En effet, selon la méta-analyse, les pratiques peuvent influencer certains indices nématofauniques liés à la pression parasitaire. Pour prendre cela en compte, un risque de pression parasitaire lié aux pratiques est calculé en utilisant la méthode similaire à celle utilisée pour calculer le risque sur le fonctionnement biologique. Une sélection de paramètres nématofauniques, différente de celle utilisée pour l'effet sur le fonctionnement biologique, a été réalisée pour ce calcul : l'abondance des omni-prédateurs, l'abondance des phytohages, l'Indice de Structure (SI) et l'Indice des Parasites des Plantes (PPI) sont utilisés. Le résultat de ce calcul de risque est présenté sous forme d'un commentaire associé au graphe présentant les valeurs pour les deux risques. Il n'est pas intégré au calcul du RPP lui-même.

III.6.4. Présentation des résultats dans l'Application SIPANEMA

Cette application a été développée plus spécifiquement dans le contexte des grandes cultures et est en accès libre sur internet. Elle donne accès au calculateur de risque ainsi qu'à des informations générales sur l'outil. Elle rappelle ce que sont les nématodes, leur potentiel de bio-indicateurs et le caractère de ravageur de la catégorie des phytoparasites. L'application fournit également des indications sur les méthodes de calcul des risques qui sont représentées sur un graphique de résultat nommé le « Sipanegraphe » qui présente le RPP sur l'axe des abscisses et le RFB sur l'axe des ordonnées (Figure 43).



Figure 43. Signification des 2 classes pour chacun des deux risques calculés par l'outil Sipanema : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP).

Le sipanegraphe présente la combinaison des deux risques, soit quatre résultats possibles (figure 43) : classifié en (1) risque combiné faible : le RFB et le RPP sont faibles, (2) risque combiné moyen : le RFB est faible et le RPP est fort ou (3) le RFB est fort et le RPP est faible, (4) risque combiné fort : le RFB et le RPP sont forts. Des commentaires sont automatiquement insérés à côté du Sipanegraphe pour expliciter la situation rencontrée. C'est à ce stade de l'analyse que l'application est un outil d'aide à la décision qui donne des recommandations d'analyses de sol en lien avec l'interprétation des résultats obtenus lors de la simulation. L'application permet, de plus, de comparer différents scénarios pour une même parcelle en donnant la possibilité de reprendre un scénario et de faire des modifications sur l'itinéraire technique afin de déterminer l'effet de ces changements sur les risques calculés. Le questionnaire pour renseigner les pratiques est ergonomique et rapide à remplir ; toutes les informations demandées sont utilisées pour calculer les risques. Des informations plus détaillées potentiellement utiles pour une évaluation plus précise, telles que la localisation géographique et les caractéristiques du sol ne sont pas intégrées dans cette version, bien que ces éléments soient potentiellement impactants.

En bref

SIPANEMA est un outil d'aide à la décision en accès libre sur internet (www.sipanema.fr). Cette application permet de sensibiliser les utilisateurs sur les rôles joués par les nématodes et les pratiques qui sont susceptibles d'impacter la qualité des sols et la santé des plantes. SIPANEMA permet d'estimer les risques de pression parasitaire et de perte du fonctionnement biologique et pour une parcelle, d'enregistrer et de comparer différents scénarios agronomiques par l'utilisateur. Cette application n'a pas vocation à remplacer les analyses biologiques de sols réalisées par les laboratoires. En effet, l'application se situe en amont d'un processus de suivi de la qualité des sols. Elle a pour objectif de sensibiliser les praticiens à des paramètres de gestion des parcelles pour concevoir des itinéraires techniques favorables à la biodiversité des sols et ses fonctions.

Mes travaux associés. Villenave C, Chauvin C, Puissant J, Henaux M, Trap J. 2022. Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol : SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les nématodes. *Etude et Gestion des Sols*, 29, p-199-209.

III.7. Changement climatique et boucle microbienne des sols

III.7.1. Réponse des nématodes à l'élévation du CO₂ atmosphérique

Le changement climatique fait partie des facteurs de contrôle distaux des fonctions des sols dont il faut impérativement se préoccuper. La concentration en CO₂ atmosphérique a augmenté de 45% entre le début de l'ère industrielle et aujourd'hui, passant de 280 ppm à plus de 400 ppm, principalement à cause de la combustion d'énergies fossiles et de la déforestation. Les prédictions les plus récentes suggèrent que cette concentration pourrait atteindre entre 750 et 1300 ppm d'ici la fin du XXI^e siècle. Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont démontré que l'élévation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (eCO₂) modifie le fonctionnement des écosystèmes, en altérant notamment certains processus biologiques chez les végétaux. Alors que l'eCO₂ stimule la fixation du C par les plantes, provoquant ainsi une augmentation de la production de la biomasse (De Graaff et al. 2006), l'eCO₂ entraîne également une forte diminution de la concentration en éléments minéraux, en particulier le N, pouvant atteindre jusqu'à -15 à -20% de N dans les tissus des plantes et plus particulièrement dans ceux des graines (Loladze 2014).

Les mécanismes responsables de cette diminution de la concentration des nutriments dans les tissus végétaux sous eCO₂ n'ont pas encore été clairement identifiés à ce jour. Il a été initialement proposé que la diminution de la concentration en N dans les tissus végétaux provient d'un rythme d'acquisition du N plus lent que celui de la fixation du C et de la production de biomasse. Cela aurait pour effet d'entraîner une dilution du N dans une plus grande biomasse végétale (« *Growth Dilution Hypothesis* » ; (De Graaff et al. 2006; Loladze 2002)). Néanmoins, la diminution de la concentration en N dans les tissus des plantes semble indépendante de la production de la biomasse et de son intensité (Feng et al., 2015).

Deux mécanismes principaux agissant à l'interface sol-racines ont été proposés : i) l'eCO₂ altère le développement des racines et/ou les processus physiologiques impliqués dans l'acquisition des ressources nutritives par ces dernières, entraînant ainsi une diminution de la capacité des plantes à acquérir et à utiliser les ressources (Bloom et al. 2002); ii) l'eCO₂ provoque une augmentation de l'exsudation de carbone labile par les racines des plantes, modifiant ainsi les relations complexes entre les racines et les communautés biologiques des sols impliquées dans la biodisponibilité des nutriments pour les plantes (De Graaff et al. 2007).

La boucle microbienne repose sur l'apport de C via les racines. Or, l'eCO₂ peut fortement impacter la quantité de C injecté par les racines dans le sol, et perturber la boucle microbienne. Pour explorer une éventuelle implication de la boucle microbienne dans la baisse de la concentration des nutriments dans la plante sous eCO₂, nous avons formulé deux hypothèses : (1) la stimulation de la rhizodéposition induit une forte compétition entre les plantes et les bactéries pour l'acquisition du N minéral du sol. Les bactéries, plus compétitrices que les plantes, immobilisent le N dans leur biomasse. Il s'en suit une augmentation de la densité des nématodes. (2) le eCO₂ sélectionne des microorganismes r-stratégues de qualité nutritionnelle plus faible pour les nématodes, induisant une baisse de la densité des nématodes et donc une baisse du recyclage des nutriments. Ces hypothèses ont été testées dans le projet eCO₂Threats.

A l'Ecotron de Montpellier, nous avons réalisé une expérience sur le blé dur (*Triticum durum*) et sur la tomate (*Solanum lycopersicum*) incluant deux niveaux de concentration de CO₂ atmosphérique : 400 versus 900 ppm. Nous avons utilisé le sol de la plateforme expérimentale EFELE située à Mordelles gérée par l'UMR SAS. Il s'agit d'un Luvisol-Redoxisol (P Olsen = 42 g.kg⁻¹, pH 6.3).

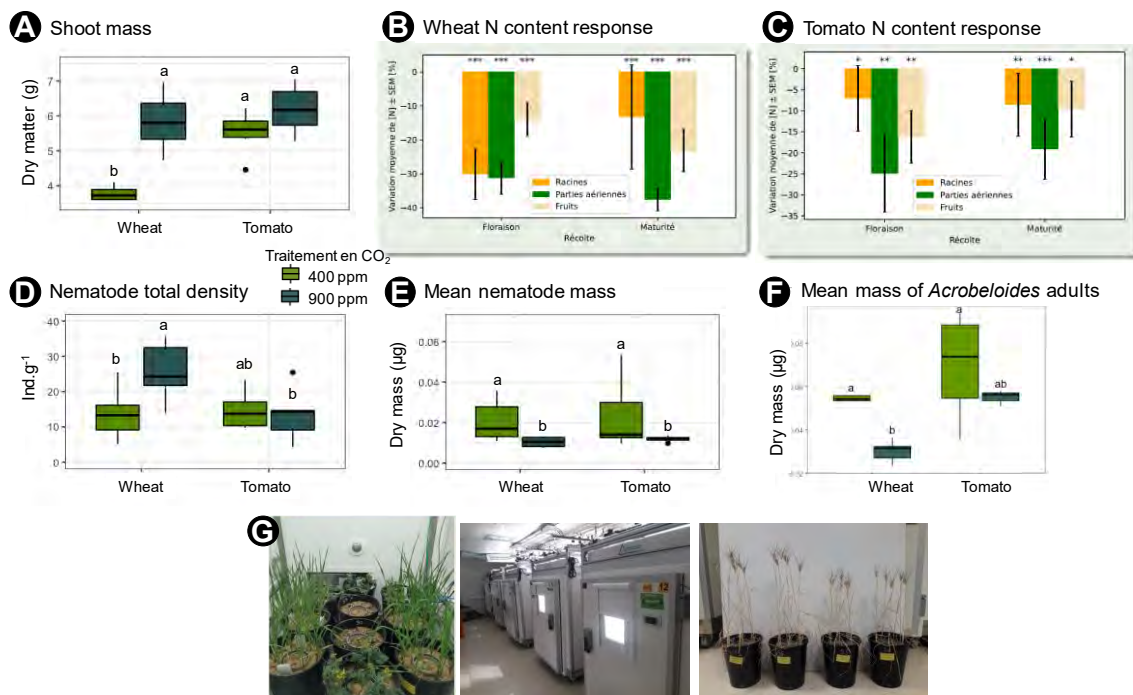


Figure 44. (A) Biomasse de la partie aérienne du blé dur et de la tomate sous 400 et 900 ppm de CO₂ atmosphérique. (B) Réponse en % de la teneur en N dans le blé à floraison et maturité dans les racines, les fruits et la partie aérienne à l'augmentation du CO₂ atmosphérique. (C) Réponse en % de la teneur en N dans la tomate à floraison et maturité dans les racines, les fruits et la partie aérienne à l'augmentation du CO₂ atmosphérique. (D) Densité finale des nématodes sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂. (E) Masse moyenne des nématodes sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂. (F) Masse moyenne des adultes d'*Acroboloides* sp. sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂.

L'expérience s'est déroulée dans des chambres de croissance identiques et indépendantes avec une surface de travail de 1 m² et un volume de 2 m³. La culture végétale s'est déroulée dans des pots en plastique de 20 x 20 x 25 cm contenant 7 kg de sol sec préalablement tamisé à 5 mm. Nous avons mis en place six répétitions pour chaque traitement, 4 blocs, et 2 répétitions intra-chambre. Dans chaque pot, 3 tomates ou 6 plants de blé ont été semés. Après 80 jours de culture à 16h de luminosité à 25°C, nous avons extrait les nématodes des sols et mesuré leur taille individuelle afin de calculer les biomasses. Nous avons également mesuré la biomasse et la nutrition N des plantes.

Les résultats montrent un effet positif du eCO₂ sur la masse sèche de l'appareil aérien des plantes, 11% pour la tomate et 55% pour le blé dur (Figure 44.A). Une diminution significative de la teneur en N de l'appareil aérien du blé dur et de la tomate, de -40 et -10 % de N respectivement, a été observée sous eCO₂ (Figure 44.B et C). Toutefois, il n'y a aucune différence sur la quantité totale de N dans l'appareil aérien du blé dur et de la tomate entre les différents traitements en CO₂. Une modification significative de l'interaction entre la concentration en CO₂ et l'espèce végétale a été observé sur la densité des nématodes (Figure 44.D). Sous eCO₂, cette densité augmente de 13 à 24 individus en moyenne par gramme de sol sec sous blé dur, alors qu'aucune variation de cette densité n'a été observée sous tomate. Par contre, une diminution significative de la masse individuelle moyenne est induite par l'eCO₂ pour les nématodes se développant dans les pots de blé dur et de tomate (Figure 44.E), ainsi que la masse individuelle moyenne des adultes d'*Acrobeloides* sous blé (Figure 44.F).

Les résultats indiquent que le eCO₂ peut affecter la structure des communautés mais aussi induire une plasticité phénotypique des nématodes, qui se traduit par une diminution de la masse individuelle moyenne. Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'eCO₂ provoque une augmentation du taux de rhizodéposition, qui a pour effet de sélectionner des bactéries se développant à partir des substrats facilement utilisables, et/ou des bactéries plus compétitrices que les plantes pour accéder aux ressources. Ceci se traduit certainement par une variation de la qualité nutritive de la biomasse microbienne qui entraînera une modification durable de la composition, et de la structure des communautés de nématodes du sol. Néanmoins, il est nécessaire de réaliser des études complémentaires afin de préciser la réponse à l'eCO₂ des différents taxons au sein des communautés de nématodes, mais aussi pour identifier les processus du sol impliqués dans la modification des communautés de nématodes sous eCO₂.

III.7.2. Effets croisés de la boucle microbienne et de l'élévation du CO₂ atmosphérique

Afin de déterminer des liens causaux entre la présence des nématodes bactérivores et la diminution de la teneur en N dans les tissus des plantes sous eCO₂, nous avons conduit une seconde expérience avec *Arabidopsis thaliana*. La culture des *Arabidopsis* a été faite selon trois facteurs : la concentration atmosphérique de CO₂, les accessions d'*Arabidopsis* et l'inoculation ou non de nématodes bactérivores. 175g de sol défauné ont été mis dans chaque pot. Dix répétitions ont été réalisées, soit un total de 200 échantillons. Nous avons utilisé le même sol que précédemment, mais défauné par séchage à 65°C. Cinq accessions d'*A. thaliana* ont été utilisées. Certaines variétés présentent une teneur en nutriments plus forte sous fCO₂ (accessions « LAC-3 » (L) et « Hi-0 » (H)). A l'inverse, la teneur en nutriments est plus faible sous fCO₂ pour les accessions « Kerlsterbach-4 » (K) et « Col-8 » (C). La cinquième accession « f6'h1 » (F) est une mutante dont la synthèse de coumarine est défectueuse. La coumarine normalement exsudée dans le sol permet d'accroître la disponibilité du fer et favorise le prélèvement des nutriments. L'inoculation des nématodes s'est faite avec les genres *Acrobeloides* et *Oscheius* à raison de cinq individus par gramme de sol sec pour chaque souche. La récolte s'est effectuée lorsque les plantes atteignaient leur stade de croissance phénologique défini par un ratio fruits/fleurs supérieur à 85% pour une accession donnée.

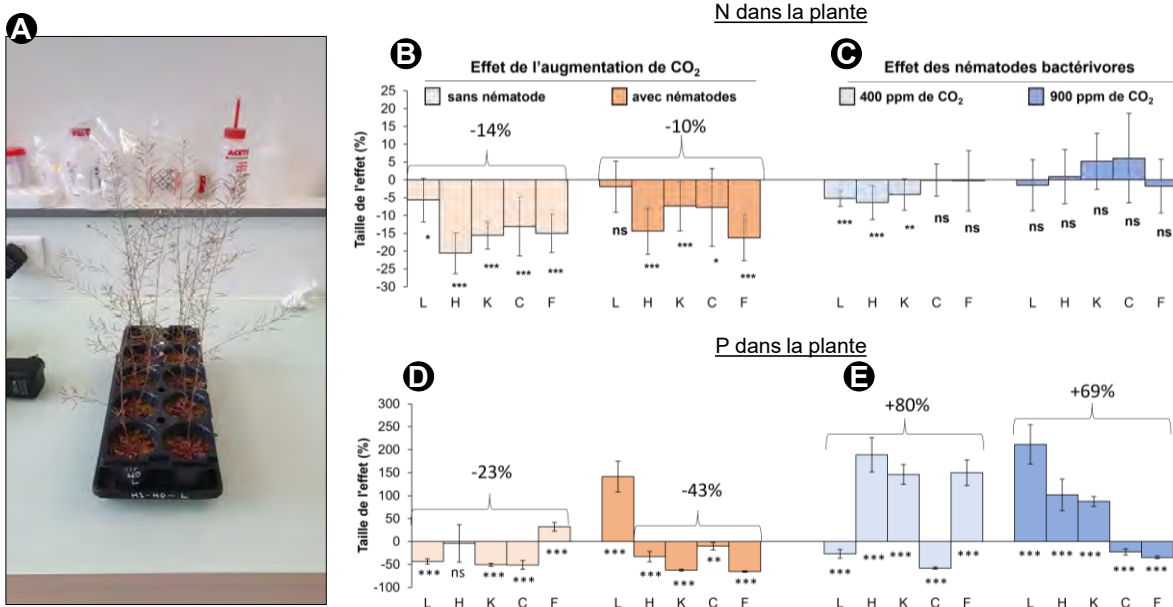


Figure 45. (A) Photographie d'un traitement comprenant 10 répétitions. (B) Réponse en % des teneurs en N à l'augmentation du CO₂ atmosphérique pour chaque variété, en fonction de la présence ou non des nématodes. (C) Réponse en % des teneurs en N à la présence des nématodes pour chaque variété, sous 400 et 900 ppm. (D) Réponse en % des teneurs en P à l'augmentation du CO₂ atmosphérique pour chaque variété, en fonction de la présence ou non des nématodes. (E) Réponse en % des teneurs en P à la présence des nématodes pour chaque variété, sous 400 et 900 ppm.

L'hypothèse testée est que le eCO₂ entraîne une augmentation de la photosynthèse et de l'exsudation racinaire, même en l'absence de nématodes. La plus forte rhizodéposition va stimuler le développement bactérien et favoriser l'immobilisation des nutriments non disponibles pour la plante. La présence des nématodes ne permettra pas l'augmentation de la disponibilité des nutriments à cause de l'effet amplificateur du eCO₂ sur l'immobilisation microbienne. Les résultats ont montré que les accessions ne répondent pas de la même façon au fort CO₂ et aux nématodes (Figure 45). Alors que les teneurs en N sont fortement affectées par le eCO₂ avec une chute d'environ 12% en moyenne (Figure 45.B) et pas par la boucle microbienne (Figure 45.C), les teneurs en P sont peu affectées par le eCO₂ (Figure 45.D) mais très fortement par les nématodes avec une augmentation d'environ 75% en moyenne (Figure 45.E).

Les effets des nématodes bactériovores sur le P sont beaucoup plus forts que les effets du CO₂ sur le N. Nous pouvons conclure que la réponse des plantes au eCO₂ dépend fortement de la composante génétique et de la boucle microbienne en ce qui concerne le P. Ces résultats nous interrogent sur la variabilité de la réponse des variétés d'Arabidopsis à l'inoculation des nématodes vis-à-vis du P.

En bref

L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique induit une forte baisse de la teneur en nutriments dans les plantes. Selon les cultures, cette modification climatique induit ou non une forte augmentation de la densité des nématodes, mais également une baisse la masse moyenne des individus, qui est lié soit à une modification de la structure des populations, soit à une plasticité phénotypique. Ces modifications semblent peu être impliqués dans la nutrition N de la plante, mais en revanche, elles pourraient expliquer la diminution du P dans les tissus végétaux. Les mécanismes et le déterminisme (en particulier la génétique de la plante) restent mal compris et identifiés.

Mes travaux associés. *Projet eCO₂Threats. Stage M2 de Margot Brondani. Les données sont en cours de valorisation.*

III.8. Outils méthodologiques pour explorer la diversité des nématodes

III.8.1. NEMATRAIT

Malgré leur simplicité biologique, les nématodes présentent une grande diversité morpho-anatomique et fonctionnelle (e.g., Figure 46). Or, cette forte variabilité n'est pas encore prise en compte de manière explicite dans les études scientifiques. En effet, contrairement à l'approche catégorielle (groupes trophiques et démographiques, guildes fonctionnelles), l'approche 'trait' est très peu utilisée actuellement en nématologie des sols (Mulder and Vonk 2011; Vonk et al. 2013). Afin de pouvoir explorer cette diversité au sein des communautés, j'ai initié en 2017, suite à une formation à Wageningen sur les nématodes, une base de donnée sous format xls sur les traits morpho-anatomiques des nématodes à partir de compendiums, de livres et d'articles scientifiques. La base de données inclut également les liens phylogénétiques et les groupes écologiques pour chaque espèce.

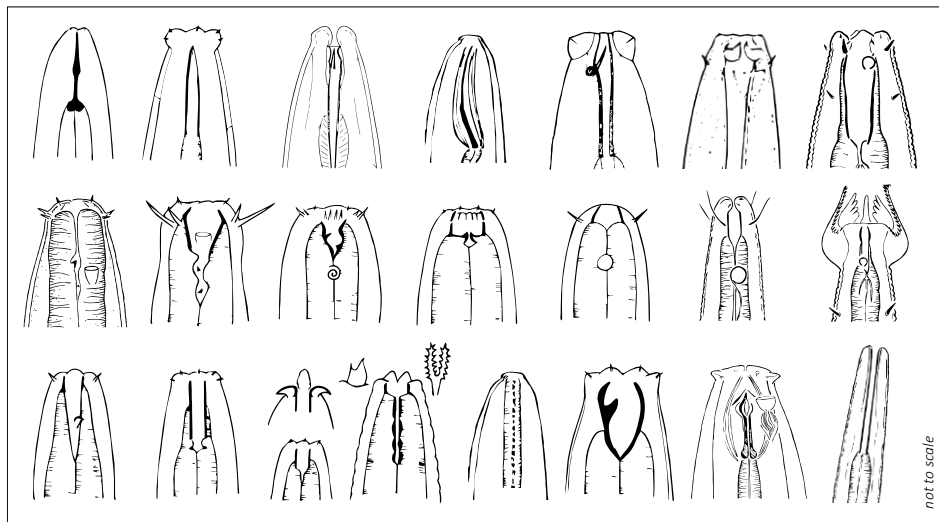


Figure 46. Variabilité de l'extrémité antérieure (cavité buccale) des nématodes des sols. Il existe une relation entre la structure de la cavité buccale et la fonction trophique.

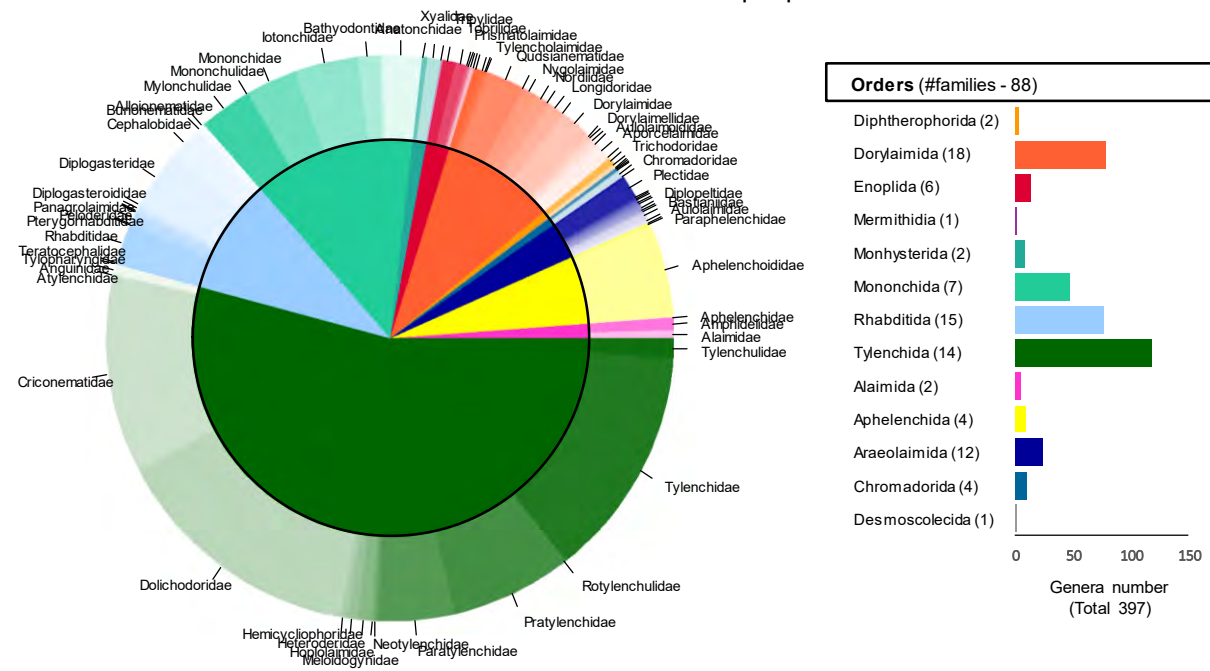


Figure 47. Répartition des taxons dans la base de donnée NEMATRAIT en fonction des ordres et des familles. La base de donnée est en cours de valorisation.

A ce jour, NEMATRAIT inclut 2684 espèces de nématodes considérées comme valides par OTL et plus de 50 traits morpho-anatomiques (Tableau 8). Cela représente 88 familles et 397 genres (Figure 47). La vérification taxonomique a été vérifiée sous *rtol* et les données manquantes, représentant moins de 3% du jeu de données, ont été remplacées par MICE (multiple imputation by chained equations). La base de données inclut beaucoup de taxons herbivores qui sont les nématodes les plus étudiés. Cette base de donnée permet d'explorer la diversité fonctionnelle des nématodes à l'échelle du phylum, mais aussi à l'échelle des communautés, localement ou globalement, ou plus spécifiquement à l'échelle des groupes trophiques. J'ai pour objectif d'utiliser cette base de données pour explorer la variabilité fonctionnelle des nématodes bactériovores. En parallèle, je travaille sur une étude sur la variabilité fonctionnelle des nématodes à l'échelle du phylum. Cette étude permet d'explorer les grandes stratégies écologiques des nématodes des sols, d'explorer la diversité fonctionnelle au sein des guildes fonctionnelles et de mettre en évidence les liens entre richesse taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle des communautés.

III.8.2. NEMATOR

Afin d'optimiser l'analyse des matrices d'abondance des nématodes, j'ai produit un script R (NEMATOR) qui permet de calculer très rapidement (moins d'une minute) un ensemble (> 50) de métriques de diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle à partir d'un jeu de données d'abondance des nématodes (Figure 48). L'utilisateur doit simplement produire le tableau d'abondance et NEMATOR fait le reste. NEMATOR permet de produire toutes les métriques d'abondance (totale, groupes trophiques, etc.), les indices de diversité taxonomique alpha (Hill number, etc.) mais aussi Beta (Sorensen, Turnover, Nestedness) et Zeta. Il calcule la diversité phylogénétique, tous les indices nématologiques classiques (NCR, MI, PPI, BI, EI) mais aussi les métriques se basant sur la masse des nématodes. Enfin, il calcule les métriques fonctionnelles (e.g., diversité, rareté, UTC, etc.) sur la base d'un nombre de traits choisis par l'opérateur. Toutes les données générées par NEMATOR sont regroupées dans un premier tableau pour la diversité alpha, et un second tableau pour la diversité beta, enregistrés au format csv. Cet outil que j'ai partagé aux partenaires, a déjà été utilisé par mes étudiants, aussi bien à Montpellier, qu'à Madagascar et au Maroc.

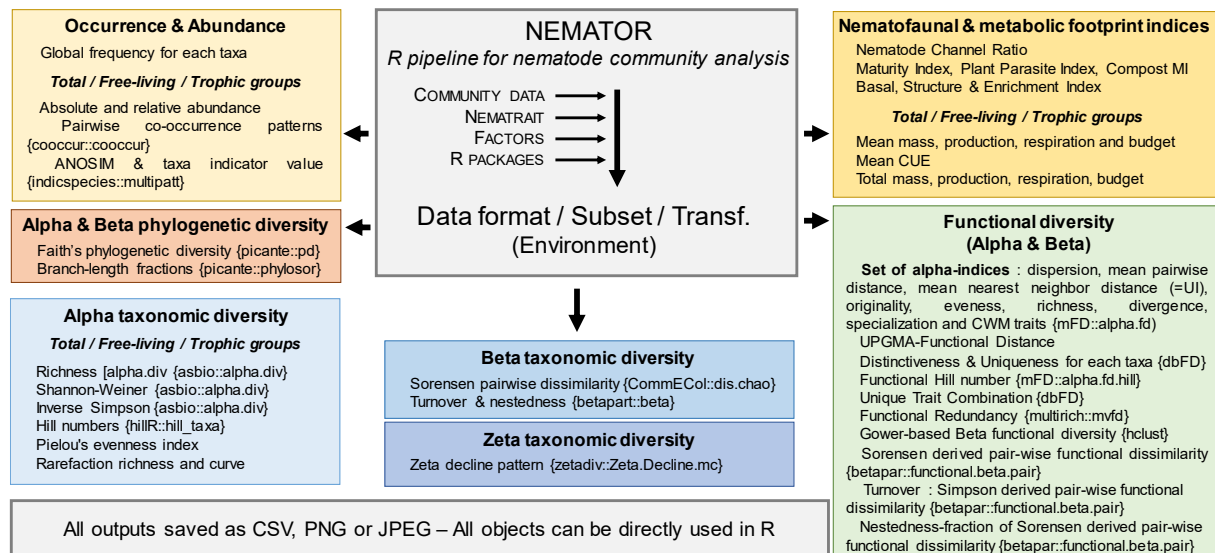


Figure 48. Schéma illustrant l'ensemble des métriques calculées par NEMATOR.

Tableau 8. Liste des traits dans NEMATRAIT.

Category	Traits		
<i>Body region</i>	<i>Code</i>	<i>Description</i>	<i>Type</i>
Morpho-anatomy			
<i>Body</i>			
	bo_sh	Shape when adult (0 = vermiform or 1 = swollen)	d
	bo_lg	Total body length in μm	c
	bo_wd	Maximum body width in μm	c
	bo_ma	Body dry mass in μg	c
<i>Cuticle</i>			
	cu_an	Presence of cuticle annulation (0 = smooth, 1 = finely, 2 = distinct, 3 = deeply)	d
	cu_ss	Presence of somatic setae (0 = absent, 1 = present)	d
<i>Head</i>			
	he_am_ty	Type of amphid	q
	he_am_sz	Size of amphid (0 = absent, 1 = small, 2 = medium, 3 = large or 4 = very large)	sc
	he_cs	Number of cephalic setae (0, 4 or 10)	d
	he_fl	Presence of flabellum or setose appendages (0 = absent, 1 = present)	d
	he_lp	Presence of labial probolae (0 = absent, 1 = present)	d
	he_cp	Presence of cephalic probolae (0 = absent, 1 = present)	d
<i>Mouth</i>			
	mo_lg	Maximum mouth length in μm	c
	mo_wd	Maximum mouth width in μm	c
	mo_sh	Mouth shape	q
	mo_sc	Sclerotization level of the mouth (no, slight, distinct, strong, very heavy)	sc
	mo_ar_ty	Mouth armature type	q
	mo_ar_ss_lg	Length of the stomatostylet in μm	c
	mo_ar_aos_lg	Length of the axial onchiostylet in μm	d
	mo_ar_sos_lg	Length of the simple onchiostylet in μm	d
	mo_ar_cos_lg	Length of the complex onchiostylet in μm	d
	mo_ar_mu_lg	Length of the mural tooth in μm	d
	mo_ar_do_sz	Size of the dorsal tooth (0 = absent, 0.5 = very weak, 1 = weak, 2 = medium, 3 = large or 4 = very large)	sc
	mo_ar_kn	Presence of knobs for stomatostylet (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_od	Presence and shape of the odontophore or onchiophore (0 = absent, 0.5 = flanged or 1 = present)	sc
	mo_ar_do_m	Moveability of the (stegostomatal) dorsal tooth (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_sm	Presence of scattered minute teeth-like projections or rasp-like structure (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_rr	Presence of longitudinal or transverse smooth ridges or rows of denticles (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_wa	Presence of minute warts (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_mt	Presence of minute teeth, flaps or denticles (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_dt	Presence of distinct to large subventral teeth (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_ar_ga	Presence of a glottoid apparatus (0 = absent, 1 = present)	d
	mo_co	Mouth complexity	c
<i>Pharynx</i>			
	ph_lg	Pharynx length from the anterior end to the intestine in μm	c
	ph_cy	Presence of a cylindrical pharynx (0 = absent, 1 = present)	d
	ph_mc	Presence of a metacarpus (0 = absent, 1 = distinct, 2 = well developed)	d
	ph_is	Presence of an isthmus (0 = absent, 0 = short, 1 = well developed)	d
	ph_bb	Presence of a basal bulb (0 = absent, 1 = primitive, 2 = distinct to well developed)	d
	ph_ov	Presence of glands overlapping intestine (0 = absent, 1 = present)	d
	ph_gl	Number of oesophageal glands (3, 5 or 7)	sc
<i>Gonads</i>			
	go_vu	Length from the anterior end to the vulva in μm	c
	go_ty	Type of gonad	q
<i>Tail</i>			
	ta_lg	Tail length from anus to posterior tip in μm	c
	ta_wd	Width at anus in μm	c
	ta_gl	Presence of caudal glands (0 = absent, 1 = present)	d
	ta_pd	Presence of phasmid (0 = absent, 1 = present)	d
<i>Excretory-secretory system</i>			
	ex_ty	Type of excretory system	q
Demanian ratios			
	a	Body length divided by maximum body diameter	c
	b	Body length divided by pharynx length	c
	c	Body length divided by tail length	c
	c'	Tail length divided by anal body diameter	c
	V	Relative vulva position to body length in %	c
Metabolism			
	CPR	Res:Pro ratio	c
		Daily carbon budget in $\mu\text{g-C}$	c
Demographic groups			
	DL	Dauer larvae or resistance stage (0 = absent, 1 = present)	d
	cp	cp value (1, 2, 3, 4 or 5)	sc
	pp	pp value (2, 3, 4 or 5)	sc
Trophic groups			
	TG	Trophic group	q
Functional guilds			
	FG	Functional guild	q

QUATRIEME PARTIE – PROJET SCIENTIFIQUE

IV.1. Problématique et structure générale du projet

Depuis mon arrivée en 2012 à l'IRD, le projet de recherche que je développe avec mes collègues de l'unité Eco&Sols et nos partenaires s'inscrit dans la nécessité de répondre aux enjeux agro-écologiques qui exigent (1) une connaissance approfondie des processus écologiques et biologiques impliqués dans les fonctions des sols : e.g., la régulation de la production des nutriments, la fermeture des cycles biogéochimiques, la croissance et la nutrition des plantes cultivées et (2) une identification des leviers agronomiques susceptibles de piloter ces processus écologiques des sols pour une durabilité de la fourniture des services agrosystémiques. Le projet que je souhaite développer pour les prochaines années s'inscrit dans cette continuité avec la problématique générale suivante :

Comment intensifier et piloter les interactions biologiques au sein du micro-réseau trophique du sol afin d'améliorer de manière durable les fonctions du sol et de la plante cultivée des agrosystèmes tropicaux et méditerranéens ?

En prenant en compte à la fois de la production de connaissances académiques et d'outils finalisés, je souhaite prioriser mon projet spécifiquement sur (i) la **boucle microbienne** induite par les **nématodes bactériovores** des sols comme modèle d'étude, (ii) les flux de **phosphore** à l'interface sol-plante et la nutrition de la plante, (iii) le long d'un **gradient d'anthropisation** des agrosystèmes afin d'appréhender un large panel de pratiques agricoles avec un accent sur la gestion des matières fertilisantes. Néanmoins, j'ai le souhait d'élargir les cibles en travaillant sur les fonctions de régulation des parasites via l'étude de la compétition apparente entre les nématodes bactériovores et les nématodes phytoparasites et de la capacité suppressive des sols ainsi que sur le changement climatique (en particulier l'effet de l'augmentation du CO₂ atmosphérique et le stress hydrique) que j'ai peu abordés jusqu'à maintenant. Mon objectif finalisé à long terme est d'affiner nos indicateurs en permettant de mieux prendre en compte l'intensification écologique des fonctions des sols.

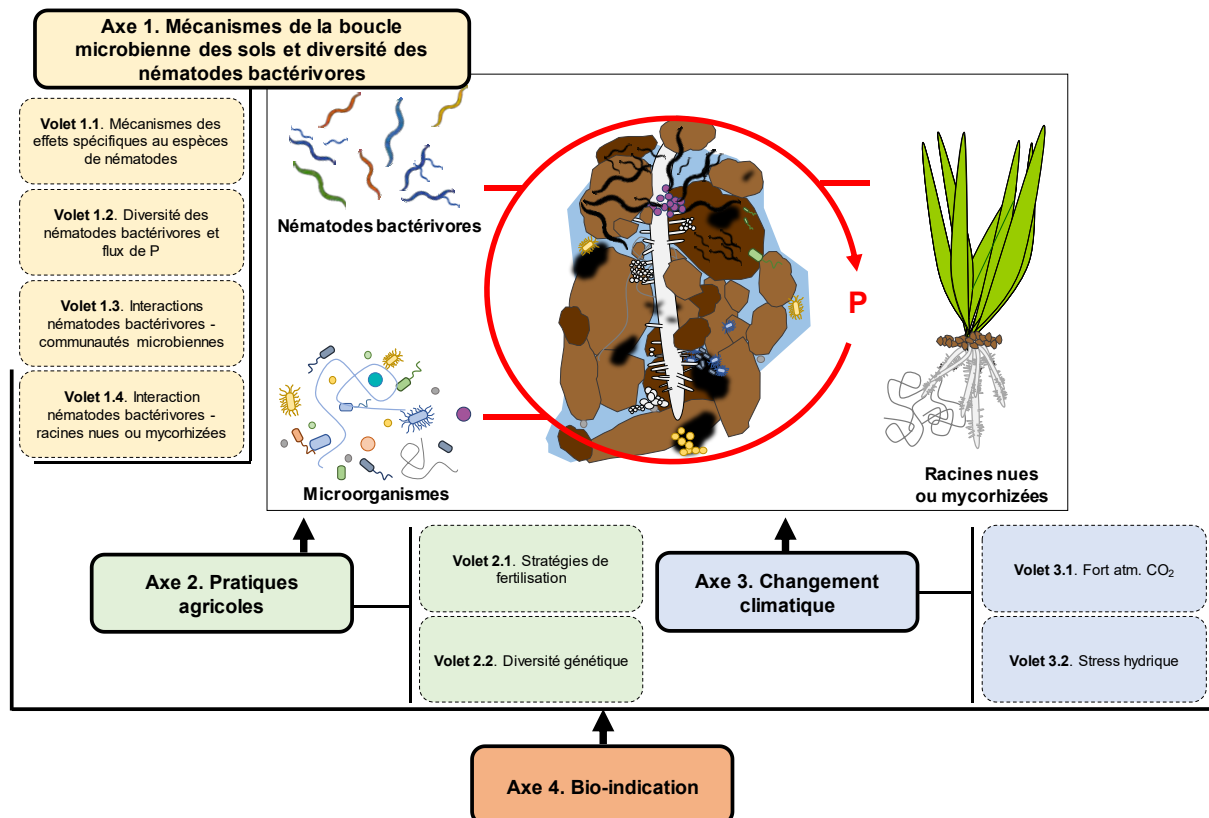


Figure 49. Schéma général de mon projet de recherche sur le recyclage du P par la boucle microbienne, l'impact des pratiques agricoles et du changement climatique.

Par voie de conséquence, mon projet inclut quatre axes qui s'inscrivent dans un gradient d'échelle depuis les mécanismes fins du recyclage du P organique par la boucle microbienne aux facteurs de contrôle proximaux (pratiques agricoles) et distaux (changement climatique) et à la production d'indicateurs biologiques de l'intensification écologique (Figure 49). Les axes comprennent des volets qui permettent de structurer les activités en sous-thèmes.

IV.2. Objectifs spécifiques et organisation

IV.2.1. Axe 1. Mécanismes de la boucle microbienne des sols et diversité des nématodes bactéricivores

Avec l'équipe, nous avons conduit un état de la littérature sur les études publiées dans des revues indexées testant les effets des nématodes bactéricivores sur les flux de N et P dans le sol et la plante à la date de novembre 2022 (Figure 50). Un total de **75 études** a été recensé, dont 52% avec des plantes et seulement 9% avec des mycorrhizes. 55% des études mesurent les flux de N dans le sol, contre 29% pour le P et 24% mesurent le N dans la plante contre 20% pour le P.

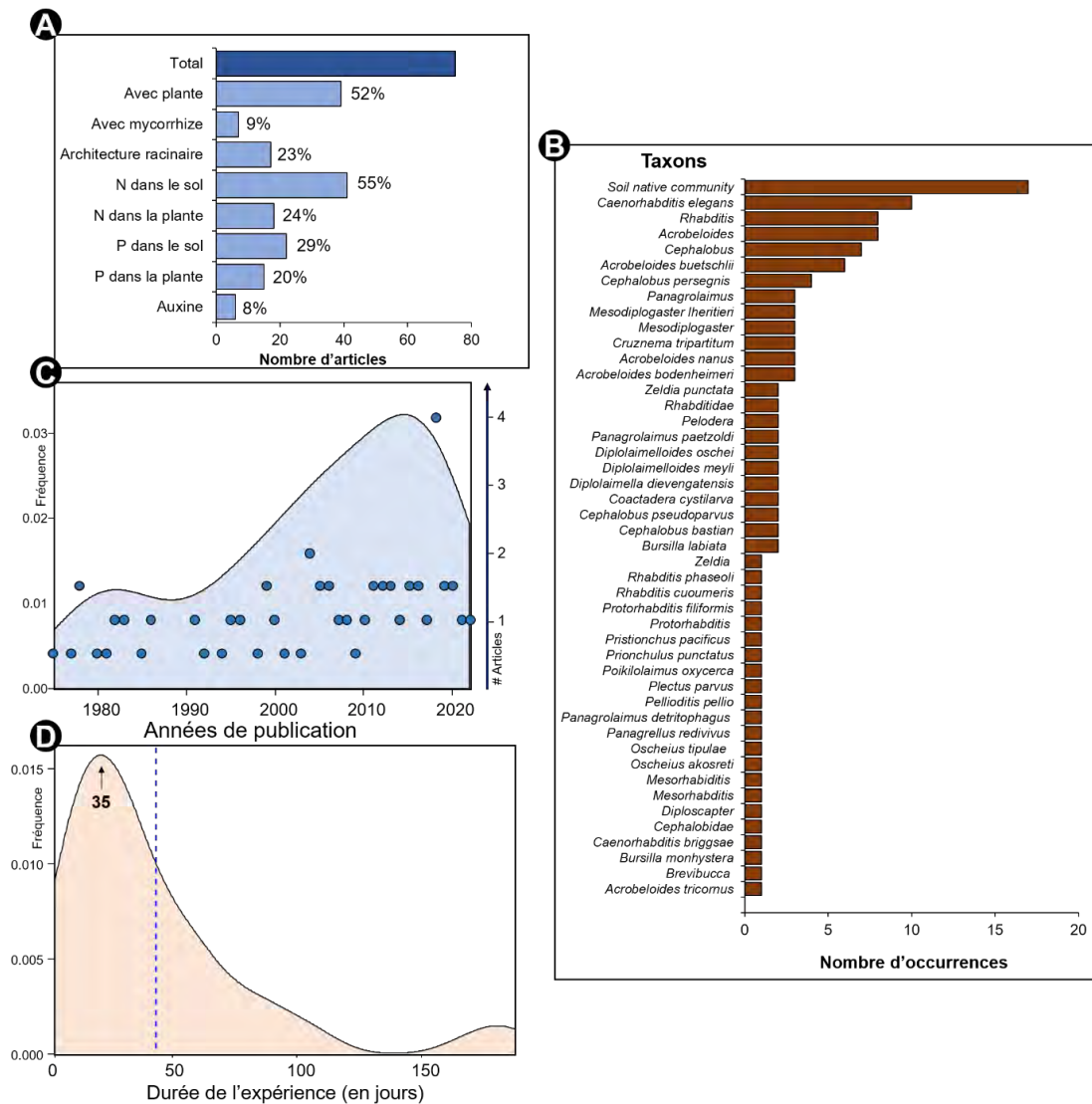


Figure 50. (A) Nombre d'articles publiés sur la thématique « effet des nématodes bactéricivores sur les flux de nutriments à l'interface sol-plante » entre 1975 et 2022. (B) Fréquence des taxons de nématode bactéricivores utilisés dans cette littérature. (C) Nombre d'articles publiés par an. (D) Durée des expériences en jours.

L'architecture racinaire et la concentration d'auxine dans le sol sont mesurées dans 23% et 8% des études, respectivement (Figure 50.A). Beaucoup d'études utilisent une communauté de nématodes incluant les bactérivores seuls ou avec d'autres groupes trophiques. Pour tous les autres cas, les taxons les plus utilisés sont *C. elegans*, *Rhabditis*, *Acrobeloides* et *Cephalobus*. En général, il y a seulement 1-2 articles par an sur cette thématique, sauf en 2018 (Figure 50.C). La durée des expériences est souvent courte, inférieure à 50 jours (Figure 50.D). Les études sont publiées dans une grande diversité de revues, mais principalement dans *Soil Biology & Biochemistry*, *Applied Soil Ecology* and *Plant & Soil*. Nous constatons la faible prise en compte de (i) la diversité des nématodes bactérivores, (ii) des mycorhizes, (iii) du P par rapport au N et (iv) des mécanismes non nutritionnels. Nos travaux actuels tentent de compenser ce manque en travaillant sur les mycorhizes, sur le P mais aussi en mesurant systématiquement les paramètres racinaires. En revanche, nous n'avons jamais travaillé sur la diversité des nématodes bactérivores, ni même sur les différents effets spécifiques à l'identité des espèces de nématodes. Un patron idiosyncrasique émerge lorsqu'un faible nombre d'espèces est manipulé (De Mesel et al. 2006; Postma-Blaauw et al. 2005). Djigal et al. (2004) ont manipulé trois espèces de Cephalobidae (*Acrobeloides nanus* De Man, 1880, *Cephalobus pseudoparvus* Rashid, Geraert & Sharma, 1985, *Zeldia punctata* Thorne, 1937) dans la rhizosphère du maïs dans un sol sableux sahélien. Toutes les espèces ont induit des effets similaires sur la biomasse, l'activité et la composition microbiennes du sol, la teneur en N du sol, la nutrition et la croissance des plantes, mais l'ampleur de l'effet variait selon les espèces. Les auteurs évoquent la proximité phylogénétique des taxons pour expliquer cette similarité de leurs effets. Au contraire, en manipulant trois espèces de nématodes (*Bursilla monhystera*, *A. nanus* et *Plectus parvus*), seuls ou en combinaison, Postma-Blaauw et al. (2005) concluent que la différence dans les stratégies d'histoire de vie entre les espèces explique leur effet sur les processus. Étant donné que les nématodes ayant des stratégies de vie différentes peuvent se nourrir et exploiter les sources de nourriture différemment, on peut s'attendre à ce que l'échelle 'cp' puisse servir de cadre pour expliquer les effets variables des nématodes (Ferris et al. 1998). Ces données nous amènent à poser les questions suivantes :

Existe-t-il un biais important dans nos études qui se focalisent sur les effets d'une population d'un seul nématode bactérivore et qui ne prennent pas en compte plusieurs espèces en assemblage ? Est-ce que les mécanismes de la boucle microbienne diffèrent lorsque plusieurs espèces co-existent ?

Pour avoir quelques éléments de réflexion, j'ai exploré les changements de la diversité des communautés de nématodes bactérivores dans des parcelles sous culture *versus* des systèmes forestiers, avec l'idée d'identifier les métriques écologiques potentiellement impactées par la mise en culture. Je me suis attaché aux variations de la composition et la diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle. Pour cela, j'ai utilisé un jeu de données Européen qui m'a été fourni par C. Mulder (Université de Catane). Ce jeu de données inclut 1789 communautés dont 715 sous cultures et 167 sous forêt. Sur la totalité des 1789 sites, un total de 193 taxons de nématodes a été identifié, dont 70 sont des nématodes bactérivores (36%). Les taxons les plus fréquents sont les familles Rhabditidae, Cephalobidae et Plectidae, et plus précisément les genres *Plectus* (malheureusement très peu étudié au laboratoire), *Acrobeloides*, *Eucephalobus*, *Panagrolaimus* et *Anaplectus* (Figure 51). Les résultats montrent que les sols sous culture ou sous forêt présentent globalement une même diversité alpha (Figure 51). La richesse taxonomique est d'environ 6-7 genres en moyenne. Les patrons de dominance sont aussi les mêmes avec une diversité de Shannon d'environ 3-4 taxons (Hill number) et de Simpson d'environ 2 taxons (soit 2 taxons dominants). Que ce soit sous culture ou sous forêt, le nombre de taxons partagés par n site (diversité Zeta) décline de la même façon. En revanche, je m'aperçois que les sols de forêt présentent une diversité phylogénétique beaucoup plus élevée que les sols de culture, et que le turnover entre culture et forêt est proche de 75%. La composition taxonomique est donc très différente. Pourtant, la richesse, la divergence et la dispersion fonctionnelle sont très similaires, légèrement plus faibles sous forêt que sous culture, mais l'évenement fonctionnelle est plus élevée sous forêt.

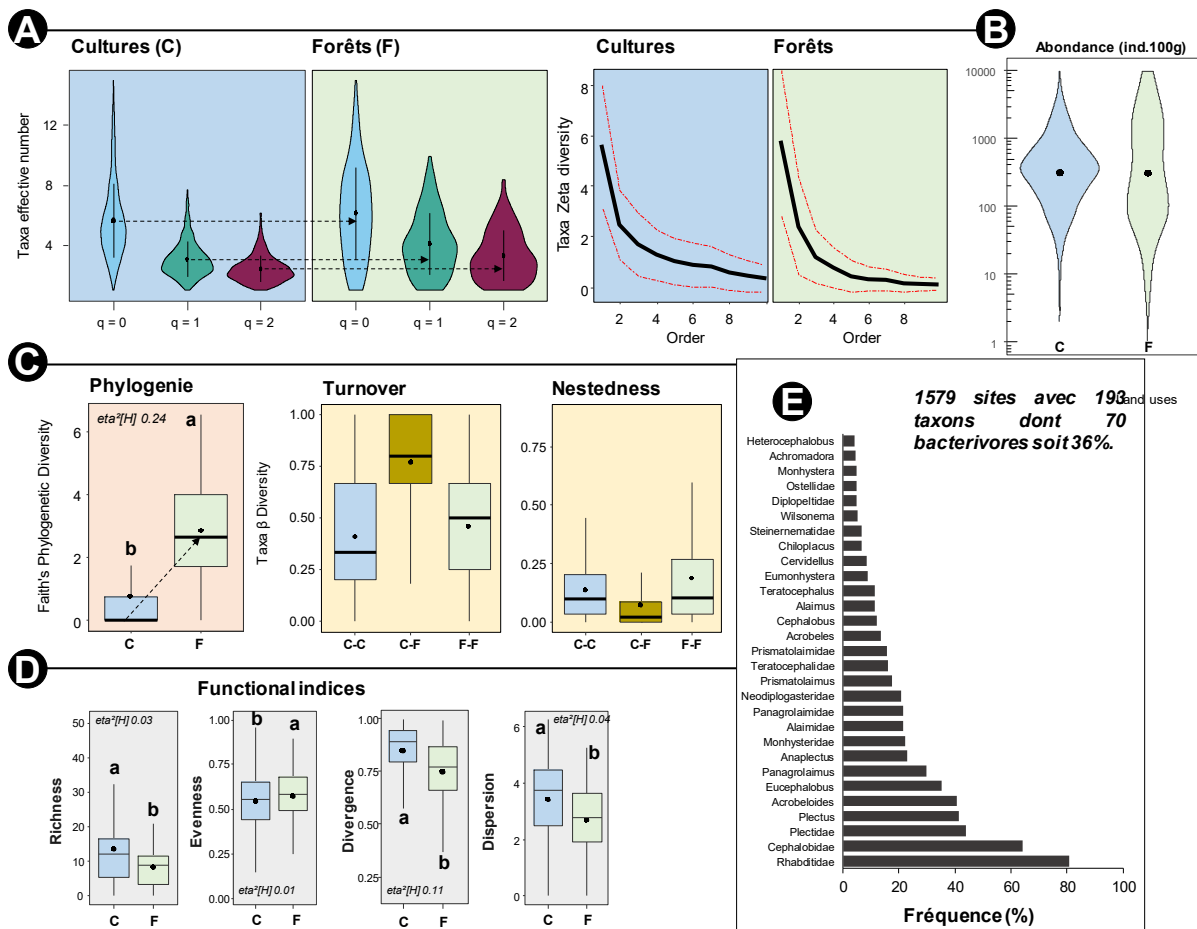


Figure 51. Diversité alpha, zeta et beta des nématodes bactérovores dans les parcelles sous cultures (715 sites) et forestières (167 sites). (A) Diversité alpha (nombre de Hill) et diversité Zeta sous culture et forêt. (B) Abondance des nématodes bactérovores (log-scale). (C) Diversité phylogénétique, diversité Beta (turnover et nestedness) et indice de Maturité calculé sur les bactérovores uniquement. (D) Indices fonctionnels (richesse, evenness, divergence et dispersion sur les traits présentés dans la figure 49). (E) Fréquence des taxons de nématodes bactérovores.

J'ai voulu aller un peu plus loin en regardant la variation des traits des nématodes en utilisant NEMATRAIT. Les caractéristiques fonctionnelles des individus, c'est-à-dire leurs traits fonctionnels, régissent directement non seulement la fitness des espèces, mais aussi les impacts des espèces sur le fonctionnement de l'écosystème. Les résultats montrent bien un changement important de la composition des traits, aussi bien en terme de valeur moyenne (CWM) que de variance des traits (CWV) (Figure 52). En moyenne, les nématodes bactérovores des sols de culture présentent un bulbe basal très développé, une bouche tubulaire et sclérotisée, avec des denticules ou des dents subventrales et un appareil glottoïdique. Sous forêt, les nématodes bactérovores présentent des soies céphaliques, une bouche surtout en forme d'entonnoir, un pharynx relativement long par rapport au corps et un ratio b plus faible (Figure 52).

Toujours dans cette démarche d'explorer l'impact du développement des écosystèmes terrestres sur le fonctionnement du sol comme cadre théorique, j'ai repris le jeu de données publié par Bokhorst et al. (2017) sur les réponses des nématodes des sols le long de la chronoséquence Franz Josef. La chronoséquence du sol de Franz Josef est une série de surfaces post-glaciaires dans le sud de la Nouvelle-Zélande dont la fertilité minérale du sol varie considérablement. J'ai réalisé les mêmes types d'analyse que sur le jeu de données Euronem. Les résultats montrent une forte augmentation de l'indice de maturité (MI) au cours du temps, ainsi que de l'indice de structure (SI), alors que l'indice des parasites des plantes (PPI) et l'indice d'enrichissement (EI) chutent progressivement (Figure 53.A.B).

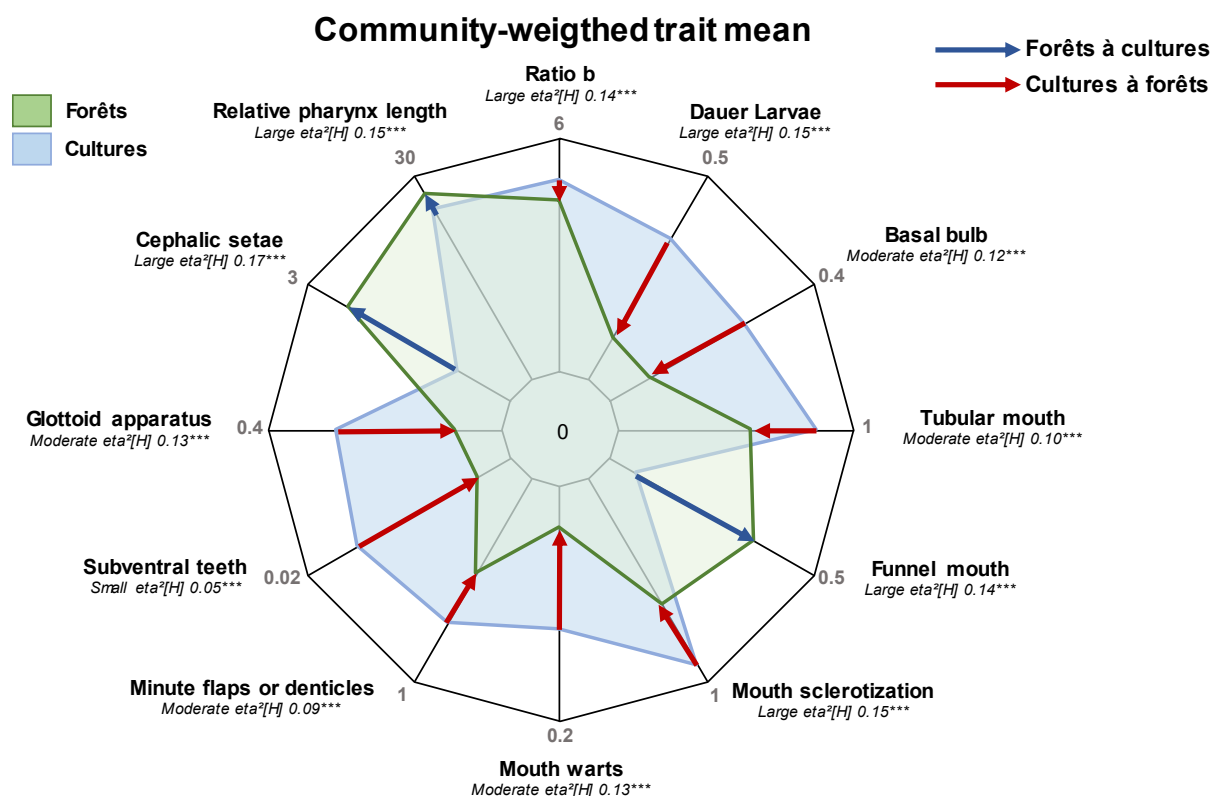


Figure 52. Changement de la composition des traits des nématodes bactériovores sous cultures (en bleu) ou sous forêt (en vert). Valeur moyenne du trait dans la communauté. Base de données **Euronem** incluant 1789 communautés en Europe dont 715 sous culture et 167 sous forêt. Les chiffres sous les traits correspondent à la taille d'effet ($\eta^2[H]$). Les étoiles indiquent si la taille d'effet est significative ou pas.

Concernant les nématodes bactériovores, alors que les différentes métriques de diversité et d'abondance sont peu impactées, on observe un **changement important dans la composition des traits**, en particulier une augmentation du ratio a et une baisse de la taille du métacorpus, du bulbe basal, de la longueur de la bouche, de la présence moyenne de l'appareil glottoidique et de la stratégie opportuniste basée sur la capacité à faire une *dauer larvae* (Figure 53.C). Pour conclure, dans notre objectif de mimer des communautés réelles dans nos expériences mécanistes, et afin de comprendre les rôles joués par les nématodes des sols, il me semble crucial de tenter d'inoculer des assemblages avec des richesses croissantes jusqu'à 6 à 7 genres, mais avec des densités relatives différentes pour obtenir une diversité de Simpson proche de 2. Il serait également intéressant de mimer les différentes compositions de traits observés dans les figures 52 et 53, afin de tester leur effet sur les flux de P.

C'est l'objectif de cet axe 1 qui est de fournir des connaissances sur les relations biodiversité-fonction au sein du micro-réseau trophique du sol et d'identifier les mécanismes impliqués dans ces relations en mettant l'accent sur les flux de P. Cet axe répond à mon souhait de centralisation. Très fondamental, il s'attache à mieux comprendre les effets de diversité des nématodes bactériovores sur la mobilisation du P par la plante via les effets sur les bactéries et les racines, nues ou mycorhizées. Il comprend quatre volets et repose essentiellement sur des approches expérimentales au laboratoire. Les mécanismes seront étudiés de manière transversale aux volets.

Volet 1.1. Mécanismes des effets spécifiques aux espèces de nématodes

Constat. Les effets spécifiques aux espèces de nématodes bactériovores sur les flux de P et les mécanismes associés restent mal identifiés. **L'objectif** est d'étudier les effets d'un large panel d'espèces de nématodes bactériovores sur les flux de P et d'identifier les mécanismes.

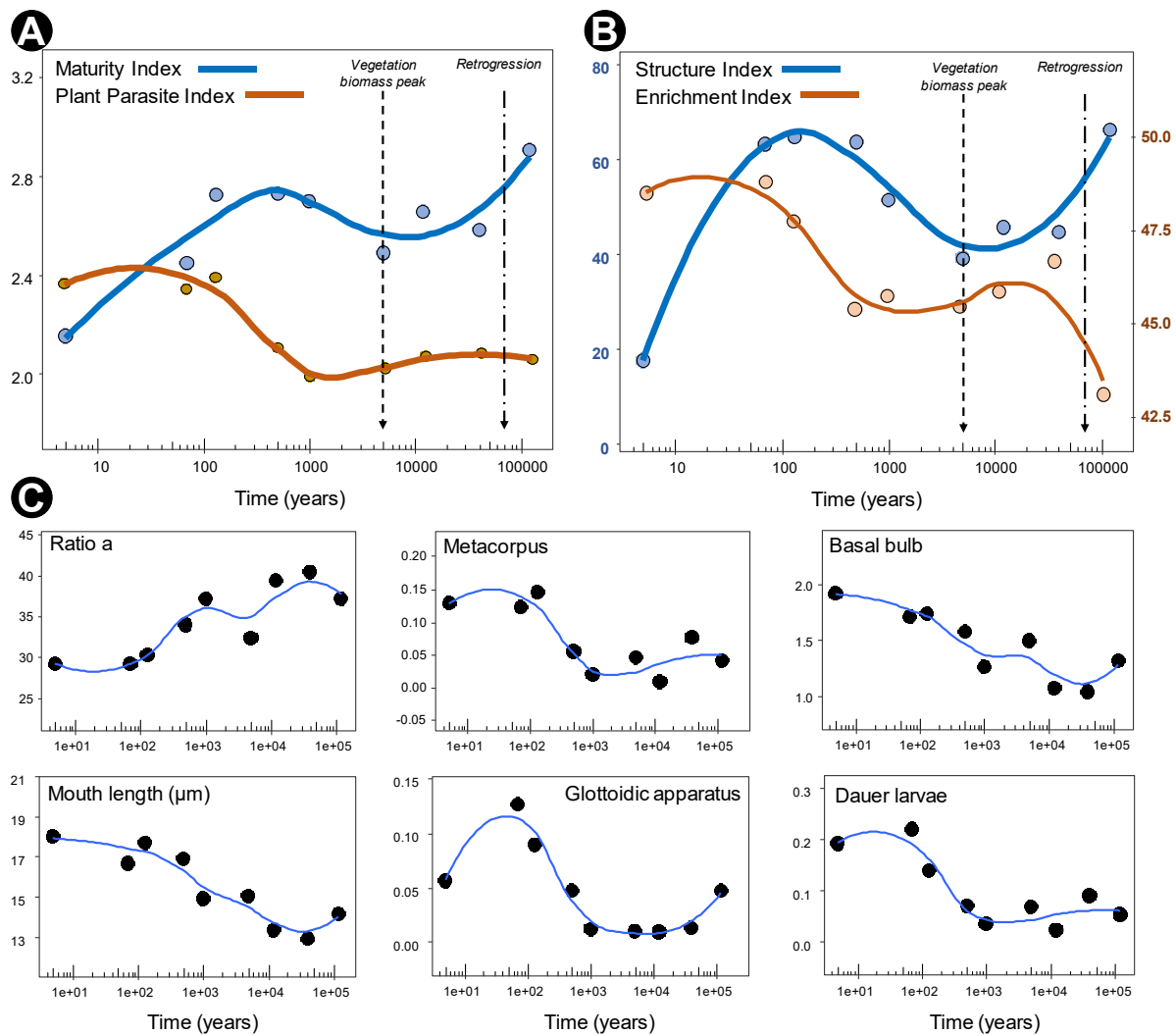


Figure 53. Changements des communautés de nématodes des sols le long de la chronoséquence Franz Josef. (A) Indice de maturité en bleu et parasites des plantes en orange. (B) Indice de structure en bleu et d'enrichissement en orange. (C) Community-weight mean des traits fonctionnels des nématodes bactériovores. Le premier site de cette chronoséquence est constitué de gravier nouvellement exposé. Le pic de biomasse de la végétation se produit vers 5 000 ans et le déclin de régression s'installe après 70 000 ans. La végétation du site le plus jeune est dominée par *Coriaria arborea* avec *Aristotelia serrat*, *Meliclytus ramiflorus* et *Schefflera digitata*. Les sites à biomasse maximale sont dominés par *Dacrydium cupressinum*, *Metrosideros umbellata* et *Weinmannia racemosa*, tandis que les sites rétrogrades sont dominés par *Lepidothamnus intermedius*, *Manoao colensoi* et *Phyllocladus alpinus*. D'après Bokhorst et al. (2017).

Ce volet s'attache à décrire les effets de chaque espèce et d'utiliser des approches isotopiques de l'oxygène pour mesurer la minéralisation du P organique. Nous avons initié ce travail dans le cadre du projet ANR O-NEMATO-P et dans la thèse de Margot Brondani.

Questions associées. Est-ce que les espèces de nématodes bactériovores ont la même capacité à recycler le phytate ? Si non, quels sont les déterminants ? Est-ce que ces différences sont dépendantes du type de sol ou du temps d'incubation ? Est-ce qu'une augmentation de la richesse taxonomique, phylogénétique ou fonctionnelle induit une augmentation du recyclage du P organique ?

Stratégie de financement. Ce volet est déjà initié dans le projet ANR JCJC O-NEMATO-P.

Modèle d'étude. Pin maritime

Outils. Expérience de co-inoculation. Marquage isotopique.

Collaboration. Interne UMR Eco&sols. UMR ISPA.

Echéance. Court terme 1-2 ans

Volet 1.2. Diversité des nématodes bactériovores et flux de P

Constat. Les effets des communautés de nématodes bactériovores sur les flux de P et les métriques qui prédisent les effets de diversité ne sont pas connus. **L'objectif** est d'étudier les relations entre l'augmentation de la diversité des nématodes bactériovores et les flux de P à l'interface sol-végétation. Les traits mentionnés ci-dessus sont fortement pris en compte dans l'objectif d'étudier leur impact sur les flux de P.

Questions associées. Est-ce que les espèces de nématodes bactériovores ont la même capacité à recycler le phytate ? Si non, quels sont les déterminants ? Est-ce que ces différences peuvent être expliquées par la dissimilitude des traits des espèces ou la distance phylogénétique ? Est-ce qu'une augmentation de la richesse taxonomique, phylogénétique ou fonctionnelle induit une augmentation du recyclage du P organique ?

Stratégie de financement. Des expériences pilotes pourront être initiées dans le projet ANR JCJC O-NEMATO-P. D'autres projets seront nécessaires.

Modèle d'étude. Pin maritime.

Outils. Expérience de co-inoculation.

Collaboration. Interne Eco&sols. UMR ISPA, UMR DGIMI.

Echéance. Moyen terme 3-5 ans.

Volet 1.3. Interactions nématodes bactériovores-bactéries

Constat. Les relations trophiques entre les nématodes et les bactéries sont très complexes. Le régime alimentaire des nématodes n'est pas bien connu, ni leur préférence alimentaire, ni leur capacité sélective et ni leur microbiome (cf. encadré 4). Les travaux sont trop centrés sur *C. elegans*. La capacité des différentes espèces à stimuler ou déplacer les cellules bactériennes est peu connue. **L'objectif** est d'améliorer notre compréhension sur l'effet des nématodes, seuls ou en assemblages, sur les bactéries. Ce volet s'attache aux différences du régime alimentaire des nématodes bactériovores, à la sélectivité et au changement de composition taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle et d'activité des bactéries sous l'influence de la prédation des nématodes (Figure 54). Ce volet intégrera également des travaux sur le microbiome des nématodes bactériovores.

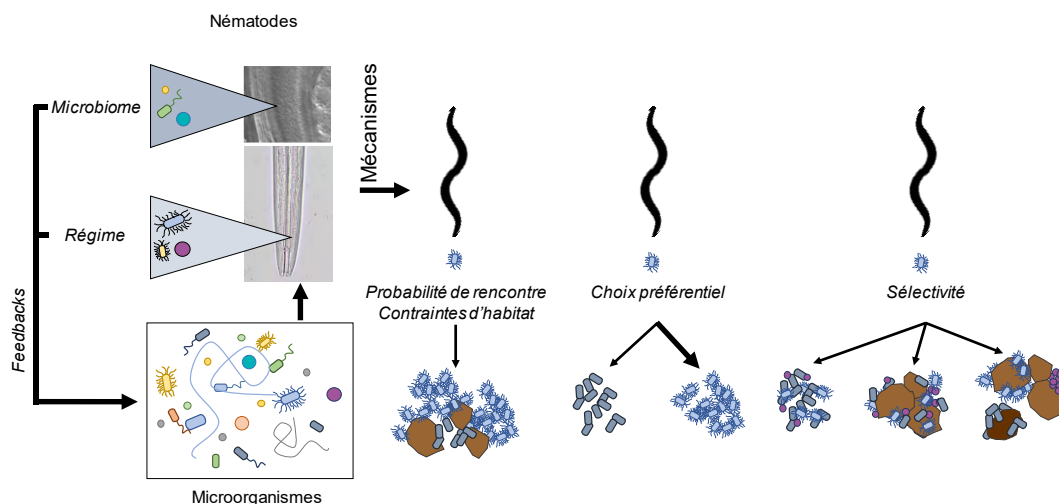


Figure 54. Les différents mécanismes potentiellement impliqués dans les relations trophiques entre les nématodes et les bactéries du sol seront étudiés dans le volet 1.3.

Questions associées. Est-ce que les espèces de nématodes bactériovores ont le même régime alimentaire ? Quels sont les préférences alimentaires des espèces ? Sont-ils sélectifs ? Sont-ils capables de déplacer les cellules bactériennes ? Quel est le microbiome des nématodes ?

Financement. ANR JCJC O-NEMATO-P + projet NEMABIOME sur le microbiome des nématodes déposé à EC2CO.

Modèle d'étude. Sans plante ou avec le Pin maritime.

Outils. Expérience de co-inoculation. Suivi démographique. Souches bactériennes CHA0/CHA19.

Collaboration. Interne Eco&sols. UMR DGIMI. Pr. M. Bonkowski. Dr. A. Jousset. Dr. E. Hammer.

Echéance. Court et moyen terme 1-5 ans.

Encadré 4 : Le microbiome des nématodes

En dépit de leur abondance, nos connaissances sur le microbiome des nématodes sont très limitées (Heppert et al. 2022). Comme le déclarent Banerjee & van der Heijden dans leur récent article sur le microbiome (Banerjee and van der Heijden 2022), « les études futures qui s'intéresseront aux rôles des microorganismes des sols [...] doivent considérer, non seulement les différents groupes de microorganismes du sol, mais aussi leur interactions avec d'autres groupes tels que les virus, les **nématodes**, les vers de terre et les arthropodes ». A ce jour, les études sur le microbiome des nématodes ont été menées sur les espèces terrestres suivantes : (i) les nématodes entomopathogènes *Steinernema carpocapsae*, *S. feltiae*, *Heterorhabditis bacteriophora*, ainsi que *Howardula aoronymphium* (Baniya et al. 2020; Dillman et al. 2015; Serra et al. 2019), (ii) les nématodes parasitaires des mammifères *Brugia malayi* (Ghedini et al. 2007) et (iii) les nématodes phytoparasitaires *Globodora rostochiensis*, *Heterodera avenae*, *H. glycines*, *H. goettingiana*, *Pratylenchus penetrans*, *Radophulus similis*, *Xiphinema americanum* (Eves-van den Akker et al. 2016; He et al. 2005; Masonbrink et al. 2019; Mathew and Opperman 2019; Petersen et al. 2016). Concernant les nématodes bactérivores des sols, seuls les modèles biologiques *Caenorhabditis elegans* (Berg et al. 2016; Dirksen et al. 2020; Dirksen et al. 2016; Johnke et al. 2020; Samuel et al. 2016; Yang et al. 2019; Zhang et al. 2021) ainsi que *Pristionchus pacificus* (Meyer et al. 2017) et l'espèce *Acroboloides maximum* (Baquiran et al. 2013) ont été étudiés. Comparé au nombre d'espèces de nématodes bactérivores décrites à ce jour (plusieurs milliers; (Hodda 2022b)), les données sont très loin d'être génériques et représentatives.

Nos connaissances actuelles montrent que, dans le cas de *C. elegans*, le microbiome du nématode est constitué de 564 bactéries cultivables et environ 2400 OTUs (Samuel et al. 2016). 80% de ces souches améliorent la croissance du nématode comparativement à *E. coli*; certaines souches bactériennes colonisent l'intestin du nématode et se reproduisent activement (Dirksen et al. 2016). L'exposition du nématode *C. elegans* aux bactéries du sol altère l'expression des gènes impliqués dans le métabolisme, l'immunité, et la biosynthèse de cuticule (Coolon et al. 2009). Par exemple, *Bacillus megaterium* et *Pseudomonas mendocina* protègent le vers contre l'infection par *Pseudomonas aeruginosa* (Montalvo-Katz 2013). Neuf familles de bactéries sont considérées comme le « **core microbiome** » du nématode. En effet, bien que la distribution spatiale et le microclimat impactent la composition du microbiome, la composition taxonomique des microbiomes converge et est dominée par les phyla Proteobacteria, Bacteroidetes et les Firmicutes (Zhang et al. 2017); elle constitue aujourd'hui le *C. elegans* Microbiome Resource « **CeMbio** », avec une collection de 12 souches bactériennes isolées (Dirksen et al. 2020). Nous ignorons le déterminisme de CeMbio, son rôle fonctionnelle et ses variabilités au sein du phylum des Nematoda.

Les nématodes bactérivores des sols sont souvent représentés par plusieurs taxons qui co-existent, en général 5 à 10 genres selon les écosystèmes (Mulder and Vonk 2011). Ces taxons appartiennent le plus souvent aux familles Cephalobidae, Plectidae, Panagrolaimidae, Osstellidae, Monhysteridae, Diplogasteridae, Prismatolaimidae et bien sur les Rhabditidae dans les conditions d'enrichissement en matières organiques. Or, il a été montré que les microbiomes de *A. maximum* et *C. elegans*, certes convergent comparativement au microbiome du sol, mais différent également (Baquiran et al. 2013). Aussi, il est connu que les nématodes modifient le microbiome tellurique, et cet effet est dépendant des espèces (Brondani et al. 2022). Il est possible que le microbiome des nématodes bactérivores cosmopolites diffèrent de *C. elegans* et que les souches de CeMbio ne soient pas toutes présentes dans les autres espèces communes et cosmopolites. La composition du microbiome des nématodes peut alors constituer un **trait fonctionnel** majeur pour expliquer les différents effets ('species-specific effect') des nématodes bactérivores sur les fonctions des sols (Brondani et al. 2022; Ranoarisoa et al. 2020; Trap et al. 2016; Trap et al. 2021c).

Volet 1.4. Interactions nématodes-racines nues ou mycorhizées

Constat. Les relations entre les nématodes et les racines sont complexes et encore mal comprises. Les mécanismes non nutritionnels restent hypothétiques. **L'objectif** est de mieux comprendre les interactions entre (la diversité) les nématodes bactérivores et l'architecture des racines, la concentration en auxine dans le sol et la boucle microbienne au sein de la rhizosphère et de l'hyphosphère. Ce volet comprend testera l'hypothèse de complémentarité nématodes bactérivores - mycorhizes présentée dans la figure 27 avec le Pin maritime et ses partenaires ectomycorhiziens et également l'hypothèse hormonale avec le modèle *Arabidopsis thaliana*. Des collaborations ont et seront initiées avec A. Martin UMR IPSiM et L. Nussaume et T. Desnos du CEA.

Questions associées. Est-ce que les espèces de nématodes bactérovores induisent des ramifications des racines ? Si oui, quels sont les mécanismes ? Est-ce que les nématodes et les ectomycorhizes ont des effets complémentaires ? Est-ce dépendant des stratégies d'acquisition du P des ectomycorhizes ?
Stratégie de financement. Des expériences pilotes pourront être initiées dans le projet ANR JCJC O-NEMATO-P. D'autres projets seront nécessaires.
Modèle d'étude. Pin maritime & *Arabidopsis thaliana*
Outils. Expérience de co-inoculation. Accessions mutantes. Marquage isotopique.
Collaboration. Interne Eco&sols. M. Bonkowski. UMR IPSiM & CEA.
Echéance. Court et moyen terme 1-5 ans.

IV.2.2. Axe 2. Pratiques agricoles

Les nématodes des sols sont fortement impactés par les pratiques agricoles. Nous avons montré que l'activité des nématodes, i.e. la boucle microbienne, est également impactée. La question qui découle de ce constat est donc la suivante : **existe-t-il des pratiques agricoles permettant d'optimiser la boucle microbienne des sols ?** Cet axe est plus appliqué que le précédent et repose majoritairement sur des essais au champ. Je souhaite me concentrer sur deux leviers qui me semble intéressant : les matières fertilisantes et la diversité génétique de la plante cultivée. Cet axe s'attache aux effets des pratiques agricoles sur les nématodes des sols et sur la boucle microbienne dans le but d'identifier les leviers d'action prometteurs. Il inclut deux volets qui correspondent aux deux leviers qui me semblent importants.

Volet 2.1. Gestion des matières fertilisantes

Constat. Selon leur composition biochimique et leur conservation, les matières fertilisantes organo-minérales peuvent apporter et favoriser un grand nombre de nématodes bactérovores et fongivores dans les sols. L'apport de mélanges de matières fertilisantes permet de compenser les carences nutritives dans les sols pauvres aussi bien pour les organismes des sols que pour les plantes. Néanmoins, en apportant une forte quantité de nutriments disponibles, les matières fertilisantes peuvent également favoriser le développement des nématodes phytoparasites ravageurs. **L'objectif** est de caractériser les effets des mélanges de matières fertilisantes (transformées ou non, inoculées ou non) sur les nématodes des sols et sur l'activité des nématodes bactérovores. Des essais au champ seront initiés pour répondre à cet objectif. Ce volet s'inscrit notamment dans le projet JEA EcoNEMAR (encadré 5) que nous avons déposé à l'IRD avec nos partenaires de la Faculté des Sciences d'Agadir et dont l'objectif finalisé est de produire des matières fertilisantes bio-organo-minérales qui permettent d'augmenter la nutrition de la plante et de réguler les pathogènes.

Questions associées. Quelles sont les matières fertilisantes riches en nématodes bactérovores et fongivores ? Quelles sont les propriétés biochimiques qui expliquent cette richesse en nématodes ? Est-ce que les matières contiennent des nématodes phytoparasitaires ? Comment optimiser les fonctions des nématodes via la transformation des matières fertilisantes et leur application en mélange ?
Stratégie de financement. Des expériences initiées dans le cadre du projet SECURE et InnovEarth (pilotes par E. Blanchart) seront exploitées. De nouvelles expériences dans le cadre de la JEA EcoNEMAR déposé à l'IRD sont prévues.
Modèle d'étude. Riz, tomate.
Outils. Caractérisation bio-physico-chimique. Bio-fertilisation.
Collaboration. Interne Eco&sols. UPR AIDA (P. Autfray). UR Recyclage & Risques (L. Thuriès). LRI. Faculté des Sciences d'Agadir.
Echéance. Court et moyen terme 1-5 ans.

Volet 2.2. Diversité génétique

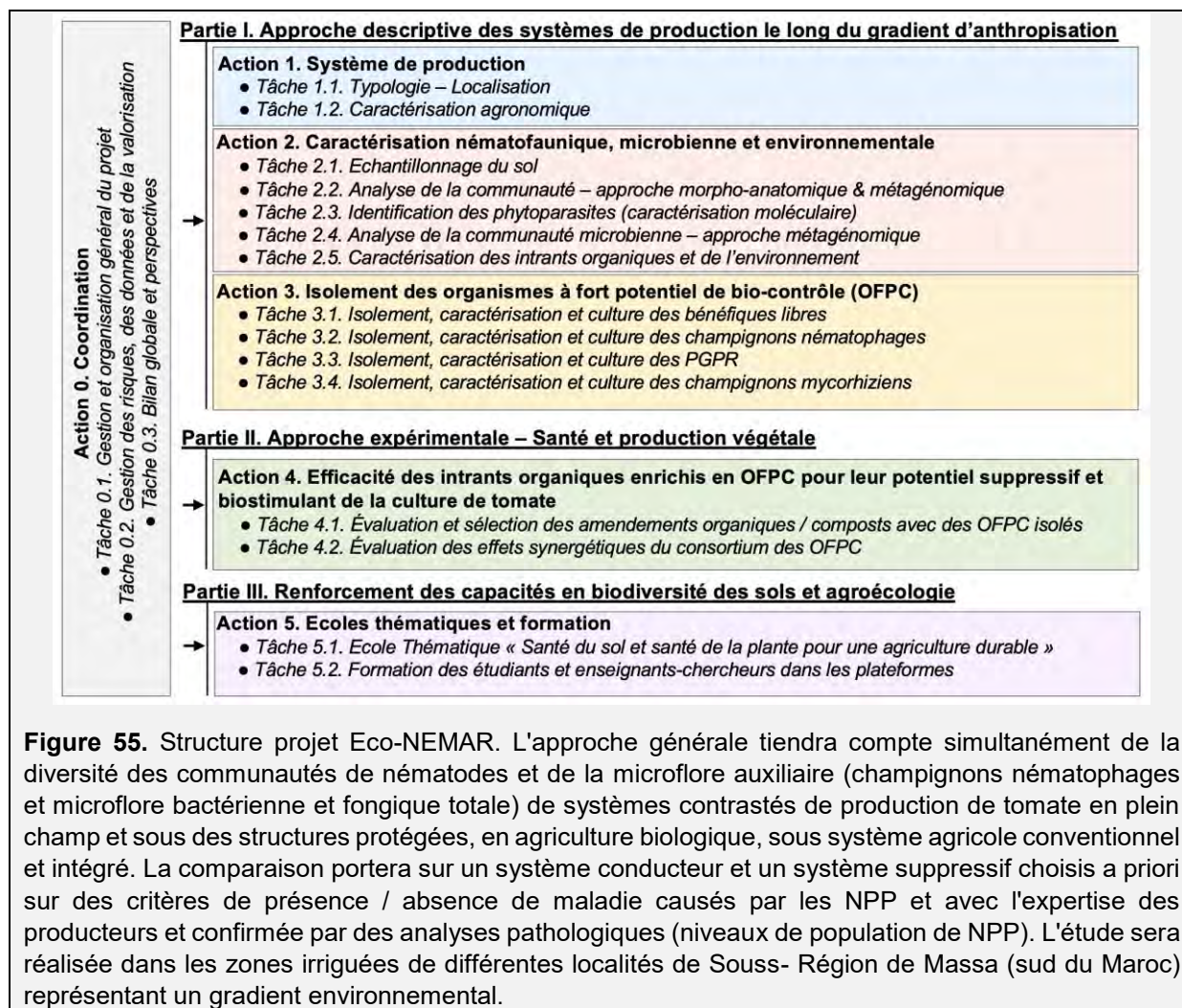
Constat. Nos travaux ont montré un déterminisme très fort de la génétique de la plante dans sa réponse à l'inoculation des nématodes bactérovores, aussi en terme de croissance, de nutrition et de capacité à attirer les nématodes. Les mécanismes ne sont pas connus. De même, les variétés résistantes aux nématodes phytoparasites n'ont jamais été testées vis-à-vis des nématodes bactérovores.

Encadré 5 : JEAI EconEMAR

La production maraîchère occupe au Maroc plus de 258142 Ha avec une production d'environ 7 millions de tonnes [1], dont 15% sont destinés à l'exportation (12% pour la seule région de Souss-Massa-Dra au sud). Cette forte activité est liée à la progression de l'agriculture intensive qui est devenu le modèle dominant au Maroc au niveau de la production maraîchère. La tomate est la culture principale qui subit cette modification importante des modes de production. Basé sur une mécanisation poussée et sur l'usage des intrants chimiques (engrais et de pesticides), ce modèle s'essouffle et montre ses limites.

Les nématodes phytoparasites (NPP), en particulier du genre *Meloidogyne*, sont des contraintes majeures à la production végétale des agroécosystèmes horticoles de la biosphère agricole de l'Arganier (région de Souss Massa) où les conditions environnementales et les modes de production intensifs ont favorisé leur rapide propagation. Actuellement, la lutte préconisée contre ces bioagresseurs clés des cultures maraîchères est essentiellement chimique et très peu recommandée, e.g. elle favorise l'émergence de populations résistantes et la dégradation de la santé des sols. En parallèle, le coût des fertilisants a considérablement augmenté ces deux dernières années menaçant la durabilité de la nutrition minérale des cultures. Le défi est donc double : mettre au point une stratégie de gestion intégrée de la fertilité des sols pour assurer la nutrition de la culture tout en contrôlant les NPP. Les sols agricoles de l'Arganier hébergent de nombreuses autres espèces de nématodes libres (non parasitaires) qui coexistent en très grand nombre. Ils participent activement à de nombreuses fonctions bénéfiques des agrosystèmes en interagissant avec les microorganismes bactériens et fongiques, formant le micro-réseau trophique. En recyclant les matières organiques et en favorisant un microbiome bénéfique, ce micro-réseau trophique participe aussi bien à la nutrition et la santé de la plante cultivée.

L'objectif **fondamental** est d'accroître nos connaissances sur le fonctionnement du micro-réseau trophique du sol incluant les microorganismes (bactéries et champignons), les racines, les nématodes libres et les NPP. L'objectif **finalisé** est d'augmenter conjointement la fertilité minérale et la capacité suppressive des sols face aux nématodes phytoparasitaires à l'aide d'amendement de matières organiques enrichies en organismes à fort potentiel de biocontrôle dans les systèmes de production de tomate dans la biosphère de l'arganier. Le projet visera : (i) la culture continue de tomates sous protection ou en plein champ, menés par systèmes de production biologique, conventionnels et intégrés ; (ii) les communautés de nématodes englobant les phytoparasitaires (NPP) et les formes libres et l'ensemble du microbiome. L'objectif **méthodologique** consiste en l'utilisation du potentiel de l'empreinte moléculaire couplée aux méthodes morphologiques pour étudier simultanément les différentes composantes du biotope microbien et de la nématofaune du sol et leurs interactions. Les **hypothèses** sont les suivantes : H1. Certaines méthodes de gestion peuvent induire l'érosion et une réorganisation de la biodiversité sans réduction durable des nématodes à galles. Au contraire, des modes de production favorisant la biodiversité améliorent la santé des sols en agissant sur la capacité suppressive des sols et la fertilité minérale. H2. L'application des organismes à fort potentiel de biocontrôle (OFPC) simultanément sous forme d'un consortium pourrait avoir des effets synergétiques ou additifs de l'effet suppressif des sols. H3. L'enrichissement de ces intrants organiques par les OFPC pourrait améliorer la fertilité et la santé du sol (effet suppressif) et de la plante.



L'objectif est d'identifier les mécanismes sous-jacents qui explique ces différences fortes dans la réponse des différentes variétés et de tester l'effet de la sélection ciblée sur des parasites sur la capacité d'interaction avec les nématodes bactériovores.

Questions associées. Quels sont les mécanismes expliquant la variabilité de la réponse des variétés de riz et d'*Arabidopsis* à l'inoculation des nématodes bactériovores ? Est-ce que la proximité phylogénétique des variétés explique la dissimilarité de la réponse ?

Stratégie de financement. Un projet est nécessaire pour financer ces recherches, soit auprès d'un bailleur national ou régional.

Modèle d'étude. Riz & *Arabidopsis thaliana*

Outils. Variétés de riz, mutant d'*A. thaliana*. Expression de gène.

Collaboration. LRI. UMR AGAP (B. Muller, K. vom Brocke). UMR IPSiM (A. Martin). CEA. Institut Sophia Agrobiotech.

Echéance. Moyen terme 3-5 ans.

IV.2.3. Axe 3. Changement climatique

Le changement climatique est un déterminant distal majeure de la boucle microbienne via des modifications importantes de la structure des communautés de nématodes mais également indirectement en altérant les interactions sol-plante. Deux composantes du changement climatique m'intéressent particulièrement, l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique qui peut modifier les interactions nématodes-racines et le stress hydrique qui limite fortement l'activité des nématodes.

Volet 3.1. Augmentation du CO₂ atmosphérique

Constat. L'augmentation du CO₂ atmosphérique perturbe les relations racines-bactéries-nématodes en modifiant la rhizodéposition. **L'objectif** de cet axe est de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les effets du fort atm. CO₂ sur la boucle microbienne et d'identifier des leviers d'actions en lien avec l'axe 2.

Questions associées. Quelles sont les réponses des nématodes bactérovores à l'augmentation du CO₂ atmosphérique ? Les modifications fonctionnelles sont-elles liées à des changements de la structure des communautés microbiennes ? Quelles pratiques pourraient nuancer ces effets ?

Stratégie de financement. Un projet est nécessaire pour financer ces recherches

Modèle d'étude. *Arabidopsis thaliana*

Outils. Variétés mutantes d'*A. thaliana*.

Collaboration. UMR IPSiM (A. Martin)

Echéance. Moyen et long terme 3-10 ans.

Volet 3.2. Stress hydrique

Constat. Le stress hydrique constitue une contrainte environnementale forte pour l'activité de ces vers aquatiques. Alors que certaines espèces sont capables de tolérer des stress hydriques, d'autres préfèrent rester sous forme inactive. **L'objectif** est de mesurer les effets du stress hydrique sur les nématodes des sols sous l'angle fonctionnel à travers l'étude des traits fonctionnels.

Questions associées. Comment le stress hydrique impacte-t-il les nématodes des sols, et en particulier l'hypervolume fonctionnel des traits ? Quelles répercussions ces stress ont sur les fonctions portées par les nématodes ? Quelles pratiques pourraient nuancer ces effets ?

Stratégie de financement. Des premières expériences sont en cours dans BELOW et DIINAMMIC.

Modèle d'étude. Variés.

Outils. Manipulation du stress hydrique. Manipulation de la date de semis.

Collaboration. CEFE. LRI. UMR AGAP. UMR G-eau

Echéance. Court, moyen et long terme 1-10 ans.

IV.2.4. Axe 4. Bio-indication et intensification écologique

Constat. Les nématodes des sols constituent d'excellents indicateurs de la qualité des sols (Chauvin et al. 2020; Ferris and Bongers 2006; Landi et al. 2018). Pour évaluer l'intensification des fonctions écologiques des sols par les pratiques agricoles, il est néanmoins nécessaire de développer des outils nous permettant d'accéder à la mesure des processus impliqués dans les fonctions, et ainsi identifier les leviers les plus appropriés. Dans le cas du P, la phyto-disponibilité des ions phosphates résulte d'un ensemble de processus biologiques et physico-chimiques. Il existe des outils standardisés qui mesurent la concentration de ces ions dans la solution du sol à l'aide d'une extraction saline (Olsen 1954), ou en utilisant des résines échangeuses d'ions. Ces outils, bien que couramment utilisés, ne permettent pas d'identifier le ou les processus mis en jeu. Dans le cas de la boucle microbienne des sols, les processus sont multiples et le déterminisme est multifactoriel. Caractériser l'abondance des microbiovores dans les sols est une méthode courante permettant d'estimer l'occurrence de la boucle microbienne. Bien que très informative, cette méthode ne mesure pas la résultante fonctionnelle des interactions mais suppose une relation linéaire entre densité et fonction. **L'objectif** de cet axe est d'identifier des **indicateurs directement liés** aux processus écologiques que l'on souhaite intensifier.

Questions associées. Quels sont les indicateurs qui rendent compte des fonctions portées par les nématodes bactérovores ? Sont-ils fiables et déployables au champ ?

Stratégie de financement. Un projet est nécessaire pour financer ces recherches, soit auprès d'un bailleur national ou régional.

Modèles d'étude. Variés.

Outils. Variés

Collaboration. LRI. Faculté des Sciences d'Agadir. UMR AGAP (B. Muller, K. vom Brocke). UMR IPSiM (A. Martin). CEA. Institut Sophia Agrobiotech.

Echéance. Long terme >5 ans.

IV.2.5. Liens entre les axes

Bien que chaque axe traitera d'un ensemble de questions spécifiques, il existe des liens forts entre les axes qui sont explorés à travers les différentes expériences. Par exemple :

- Liens axes 1-2 et 1-3. L'analyse des communautés des nématodes sous l'effet des pratiques agricoles ou sous l'effet du changement climatique sera mise en relation avec les métriques des communautés identifiées comme étant explicatives des fonctions.
- Liens axes 1-3 : L'effet de la diversité des nématodes sur les fonctions sera étudié également sous stress hydrique pour tester l'hypothèse de la résilience des assemblages face à un stress.
- Liens axes 2-3 : Les matières fertilisantes seront également testées vis-à-vis de leur capacité à atténuer le stress hydrique en augmentant la rétention de l'eau dans le sol. Les variétés tolérantes au stress hydrique pourront être testées vis-à-vis de la boucle microbienne.
- Liens axes 4 et tous les autres. Les résultats issus des axes 1-2-3 serviront pour le développement de indicateurs biologiques de l'intensification écologique.

IV.3. Sites d'études

Je souhaite déployer mon projet sur trois sites principaux, l'**Occitanie** sur les modèles Pin maritime et *Arabidopsis* pour des approches mécanistes de l'axe 1, le modèle riz pluvial bas-intrants sur les Hautes Terres de **Madagascar** pour développer principalement les axes 2 et 3, et les systèmes maraichers au **Maroc** de la région du Souss-Massa pour développer principalement les axes 2 et 3 (Figure 56). J'interviens également sur d'autres chantiers en France ou au Sud porté par les collègues de mon unité (Tha lande, Sénégal, Côte d'Ivoire, Viêt-Nam) qui s'inscrivent dans le cadre général de mon projet.

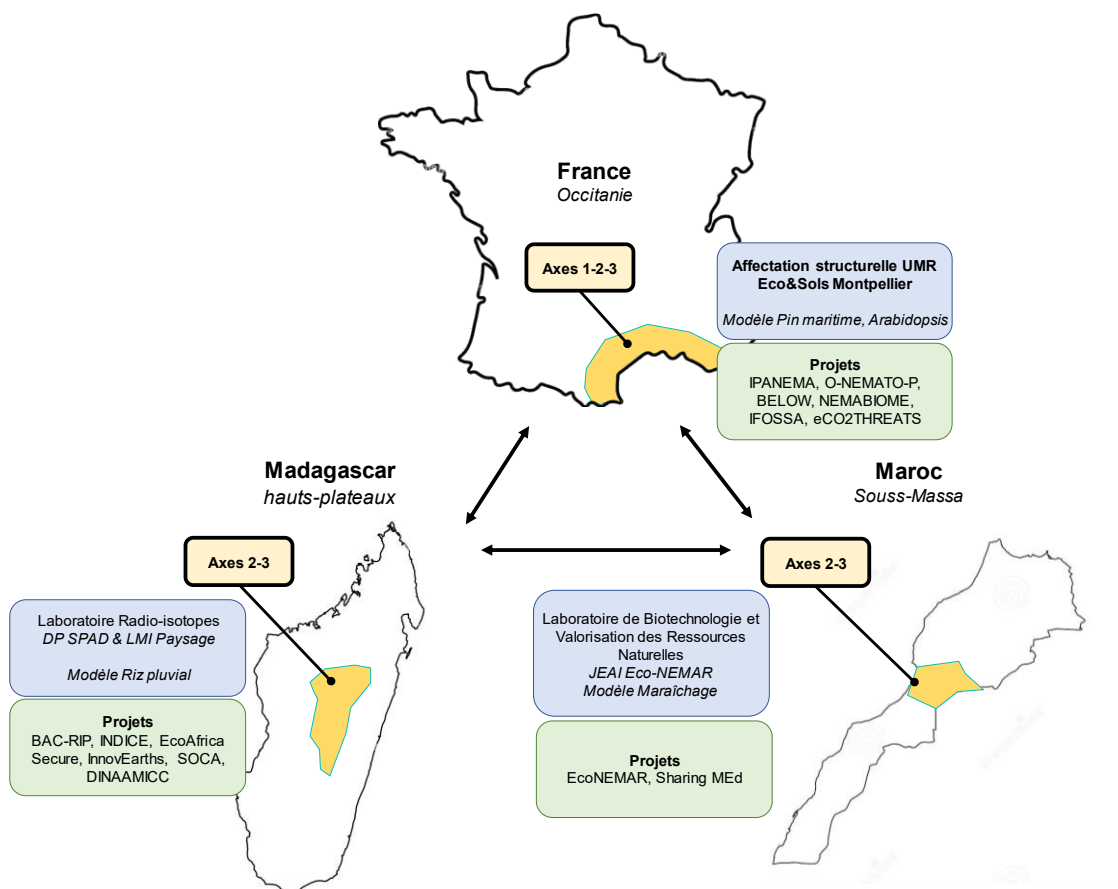


Figure 56. Sites d'études du projet incluant la France métropole, et plus particulièrement l'Occitanie, Madagascar (les hauts-plateaux) et le Maroc.

IV.4. Conclusion

Pour conclure, le projet que je souhaite développer pour les prochaines années s'inscrit dans cette nécessité d'intensifier les fonctions écologiques des sols. Le micro-réseau trophique des sols joue un rôle majeur sur les fonctions de nutrition et croissance des plantes, ainsi que sur la régulation des bio-agresseurs. La production de connaissances académiques sur le fonctionnement du micro-réseau couplée au développement d'outils finalisés me semble être une stratégie payante pour atteindre cet objectif d'intensification écologique. Ce travail ne peut voir le jour qu'à travers les collaborations précieuses avec nos partenaires du Nord et du Sud et les étudiants. Depuis mon premier jour en tant qu'apprenti chercheur au laboratoire Ecodiv jusqu'à la rédaction de ce document, je mesure que la Recherche Scientifique est avant toute chose une aventure humaine, et que nos succès dans nos projets reposent sur les collaborations.

Références bibliographiques

- Achat DL, Bakker MR, Augusto L, Saur E, Dousseron L, Morel C (2009a) Evaluation of the phosphorus status of P-deficient podzols in temperate pine stands: combining isotopic dilution and extraction methods. *Biogeochemistry* 92: 183-200. doi: 10.1007/s10533-008-9283-7.
- Achat DL, Bakker MR, Morel C (2009b) Process-based assessment of phosphorus availability in a low phosphorus sorbing forest soil using isotopic dilution methods. *Soil Sci Soc Am J* 73: 2131-2142.
- Achat DL, Morel C, Bakker MR, Augusto L, Pellerin S, Gallet-Budynek A, Gonzalez M (2010) Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: Combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 2231-2240.
- Aerts R (2002) The role of various types of mycorrhizal fungi in nutrient cycling and plant competition. In: MGAvdS Heijden, Ian R. (ed) *Mycorrhizal Ecology*, New York.
- Ågren GI (2008) Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*: 153-170.
- Ali MA, Louche J, Duchemin M, Plassard C (2014) Positive growth response of *Pinus pinaster* seedlings in soils previously subjected to fertilization and irrigation. *Forest ecology and management* 318: 62-70.
- Alphei J, Bonkowski M, Scheu S (1996) Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae): faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* 106: 111-126.
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 19-31.
- Altieri MA (2004) Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 35-42.
- Anderson R, Trofymow J, Coleman D, Reid C (1982) Phosphorus mineralization by a soil pseudomonad in spent oil shale as affected by a rhabditid nematode. *Soil Biology and Biochemistry* 14: 365-371.
- Anderson RV, Coleman DC, Cole CV, Elliott ET (1981) Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp and *Mesodiplogaster*-Lheritieri on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil. *Ecology* 62: 549-555.
- Anderson RV, Elliott ET, McClellan JF, Coleman DC, Cole CV, Hunt HW (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. 3. Biotic interactions of bacteria, amebas, and nematodes. *Microb Ecol* 4: 361-371.
- Andrino A, Boy J, Mikutta R, Sauheitl L, Guggenberger G (2019) Carbon investment required for the mobilization of inorganic and organic phosphorus bound to goethite by an arbuscular mycorrhiza (*Solanum lycopersicum* x *Rhizophagus irregularis*). *Frontiers in Environmental Science* 7: 26.
- Arpin P, Ponge JF, Faille A, Blandin P (1998) Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): Contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* 34: 167-177.
- Aubert M, Bureau F, Alard D, Bardat J (2004) Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research* 34: 233-248.
- Aulakh M, Wassmann R, Bueno C, Kreuzwieser J, Rennenberg H (2001) Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant Biology* 3: 139-148.
- Baath E, Lohm U, Lundgren B, Rosswall T, Soderstrom B, Sohlenius B (1981) Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics - A soil microcosm experiment. *Oikos* 37: 257-264.

- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu Rev Plant Biol* 57: 233-266.
- Bakker MG, Manter DK, Sheflin AM, Weir TL, Vivanco JM (2012) Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant and Soil* 360: 1-13.
- Banerjee S, van der Heijden MG (2022) Soil microbiomes and one health. *Nature Reviews Microbiology*: 1-15.
- Baniya A, Huguet-Tapia JC, DiGennaro P (2020) A draft genome of *Steinernema diaprepesi*. *J Nematol* 52.
- Baquiran J-P, Thater B, Sedky S, De Ley P, Crowley D, Orwin PM (2013) Culture-independent investigation of the microbiome associated with the nematode *Acrobeloides maximus*. *PLoS One* 8: e67425.
- Barber S, Walker J, Vasey EH (1963) Mechanisms for movement of plant nutrients from soil and fertilizer to plant root. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 11: 204-207.
- Bardgett RD, Chan KF (1999) Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 1007-1014.
- Barot S, Noguera D, Laossi K, de Carvalho M (2010) Breeding rice cultivars to enhance positive feedbacks between soil and crops? Breeding for resilience: a strategy for organic and low-input farming systems? EUCARPIA 2nd Conference of the Organic and Low-Input Agriculture Section, Paris, France, 1-3 December 2010. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol Econ* 64: 269-285.
- Becquer A, Trap J, Irshad U, Ali MA, Plassard C (2014) From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers in plant science* 5: 1-7.
- Berg M, Stenuit B, Ho J, Wang A, Parke C, Knight M, Alvarez-Cohen L, Shapira M (2016) Assembly of the *Caenorhabditis elegans* gut microbiota from diverse soil microbial environments. *The ISME journal* 10: 1998.
- Bernier N, Ponge JF (1994) Humus form dynamics during the silvigenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 183-220.
- Bhattacharyya P, Das S, Adhya T (2013) Root exudates of rice cultivars affect rhizospheric phosphorus dynamics in soils with different phosphorus statuses. *Communications in soil science and plant analysis* 44: 1643-1658.
- Bjornlund L, Liu MQ, Rønn R, Christensen S, Ekelund F (2012) Nematodes and protozoa affect plants differently, depending on soil nutrient status. *European Journal of Soil Biology* 50: 28-31.
- Bloom AJ, Smart DR, Nguyen DT, Searles PS (2002) Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 1730-1735.
- Bokhorst S, Kardol P, Bellingham PJ, Kooyman RM, Richardson SJ, Schmidt S, Wardle DA (2017) Responses of communities of soil organisms and plants to soil aging at two contrasting long-term chronosequences. *Soil Biology and Biochemistry* 106: 69-79.
- Bolan N (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and soil* 134: 189-207.
- Bolan N, Robson A, Barrow N, Aylmore L (1984) Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 299-304.
- Bommarco R, Kleijn D, Potts SG (2013) Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in ecology & evolution* 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 (1999) The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and soil* 212: 13-22.

- Bongers T, Bongers M (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10: 239-251.
- Bonkowski M (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist* 162: 617-631.
- Bonkowski M, Cheng W, Griffiths BS, Alpehi J, Scheu S (2000a) Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology* 36: 135-147.
- Bonkowski M, Clarholm M (2012) Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: Testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozoologica* 51: 237-247.
- Bonkowski M, Griffiths B, Scrimgeour C (2000b) Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology* 14: 37-53.
- 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.
- Borgonie G, García-Moyano A, Litthauer D, Bert W, Bester A, van Heerden E, Möller C, Erasmus M, Onstott TC (2011) Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa. *Nature* 474: 79-82.
- Bouwman L, Bloem J, Van den Boogert P, Bremer F, Hoenderboom G, De Ruiter P (1994) Short-term and long-term effects of bacterivorous nematodes and nematophagous fungi on carbon and nitrogen mineralization in microcosms. *Biology and Fertility of Soils* 17: 249-256.
- Brandes B, Godbold DL, Kuhn AJ, Jentschke G (1998) Nitrogen and phosphorus acquisition by the mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and its effect on host nutrition. *The New Phytologist* 140: 735-743.
- Brisson N, Gate P, Gouache D, Charmet G, Oury F-X, Huard F (2010) Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research* 119: 201-212.
- Brondani M, Plassard C, Ramstein E, Cousson A, Hedde M, Bernard L, Trap J (2022) Morpho-anatomical traits explain the effects of bacterial-feeding nematodes on soil bacterial community composition and plant growth and nutrition. *Geoderma* 425: 116068.
- Brussaard L, De Ruiter PC, Brown GG (2007) Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, ecosystems & environment* 121: 233-244.
- Bumb BL, Baanante CA (1996) The role of fertilizer in sustaining food security and protecting the environment to 2020. *Intl Food Policy Res Inst.*
- Celi L, Barberis E (2007) Abiotic reactions of inositol phosphates in soil. *Inositol phosphates: Linking agriculture and the environment*: 207.
- Chantanao A, Jensen H (1969) Saprozoic nematodes as carriers and disseminators of plant pathogenic bacteria. *J Nematol* 1: 216.
- Chauvin C, Trambolho M, Hedde M, Makowski D, Cérémonie H, Jimenez A, Villenave C (2020) Soil Nematodes as Indicators of Heavy Metal Pollution: A Meta-Analysis. *Open Journal of Soil Science* 10: 579-601.
- Cheng Y, Jiang Y, Wu Y, Valentine TA, Li H (2016) Soil nitrogen status modifies rice root response to nematode-bacteria interactions in the rhizosphere. *PLoS One* 11: e0148021.
- Cheng YH, Jiang Y, Griffiths BS, Li DM, Hu F, Li HX (2011) Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology* 13: 369-372.
- Clarholm C (1994) The microbial loop in the soil.
- Clarholm M (1985a) Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry* 17: 181-187.
- Clarholm M (1985b) Possible roles for roots, bacteria, protozoa, and fungi in supplying nitrogen to plants. In: AH Fitter (ed) *Ecological interactions in soil*. Blackwell Scient. Publ.

- Cole CV, Elliott ET, Hunt HW, Coleman DC (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Phosphorus transformations. *Microb Ecol* 4: 381-387.
- Coleman DC, Anderson RV, Cole CV, Elliott ET, Woods L, Campion MK (1978a) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microb Ecol* 4: 373-380.
- Coleman DC, Cole CV, Anderson RV, Blaha M, Campion MK, M. C, Elliott ET, Hunt HW, Shaefer B, Sinclair J (1977) An analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. *Ecological Bulletins* 25: 299-309.
- Coleman DC, Cole CV, Hunt HW, Klein DA (1978b) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Introduction. *Microb Ecol* 4: 345-349.
- Coolon JD, Jones KL, Todd TC, Carr BC, Herman MA (2009) *Caenorhabditis elegans* genomic response to soil bacteria predicts environment-specific genetic effects on life history traits. *PLoS genetics* 5: e1000503.
- Cordell D, Drangert J-O, White S (2009a) The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global environmental change* 19: 292-305.
- Cordell D, Schmid-Neseta D, White D, Drangert J-O (2009b) Preferred future phosphorus scenarios: A framework for meeting long-term phosphorus needs for global food demand. International Conference on Nutrient Recovery from Wastewater Streams: May 10e13.
- Corman JR, Collins SL, Cook EM, Dong X, Gherardi LA, Grimm NB, Hale RL, Lin T, Ramos J, Reichmann LG (2019) Foundations and Frontiers of Ecosystem Science: Legacy of a Classic Paper (Odum 1969). *Ecosystems* 22: 1160-1172.
- Courty P-E, Buée M, Diedhiou AG, Frey-Klett P, Le Tacon F, Rineau F, Turpault M-P, Uroz S, Garbaye J (2010) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 679-698.
- Darbyshire JF, Davidson MS, Chapman SJ, Ritchie S (1994) Excretion of nitrogen and phosphorus by the soil Ciliate *Colpoda steinii* when fed the soil bacterium *Arthrobacter* sp. *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1193-1199.
- De Coninck L (1965) *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie: IV. Nématelminthes (Nématodes)(deuxième fascicule)*. Masson, Paris.
- De Graaff M-A, Van Groenigen KJ, Six J, Hungate B, van Kessel C (2006) Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO₂: a meta-analysis. *Global Change Biology* 12: 2077-2091.
- De Graaff MA, Six J, Van Kessel C (2007) Elevated CO₂ increases nitrogen rhizodeposition and microbial immobilization of root-derived nitrogen. *New Phytologist* 173: 778-786.
- De Mesel I, Derycke S, Swings J, Vincx M, Moens T (2006) Role of nematodes in decomposition processes: does within-trophic group diversity matter? *Marine Ecology Progress Series* 321: 157-166.
- Delgado A, Scalenghe R (2008) Aspects of phosphorus transfer from soils in Europe. *Journal of plant nutrition and soil science* 171: 552-575.
- Dillman AR, Macchietto M, Porter CF, Rogers A, Williams B, Antoshechkin I, Lee M-M, Goodwin Z, Lu X, Lewis EE (2015) Comparative genomics of *Steinernema* reveals deeply conserved gene regulatory networks. *Genome biology* 16: 1-21.
- Dirksen P, Assié A, Zimmermann J, Zhang F, Tietje A-M, Marsh SA, Félix M-A, Shapira M, Kaleta C, Schulenburg H (2020) CeMbio-The *Caenorhabditis elegans* microbiome resource. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 10: 3025-3039.
- Dirksen P, Marsh SA, Braker I, Heitland N, Wagner S, Nakad R, Mader S, Petersen C, Kowallik V, Rosenstiel P (2016) The native microbiome of the nematode *Caenorhabditis elegans*: gateway to a new host-microbiome model. *BMC biology* 14: 1-16.
- Djigal D, Brauman A, Diop TA, Chotte JL, Villenave C (2004) Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 323-331.
- Doré T, Bellon S (2019) *Les mondes de l'agroécologie*.

- Doré T, Makowski D, Malézieux E, Munier-Jolain N, Tchamitchian M, Tottonell P (2011) Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European journal of agronomy* 34: 197-210.
- Dusserre J, Raveloson H, Michellon R, Gozé E, Auzoux S, Sester M (2017) Conservation agriculture cropping systems reduce blast disease in upland rice by affecting plant nitrogen nutrition. *Field Crops Research* 204: 208-221.
- Eccleston-Parry JD, Leadbeater B (1995) Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacterial strain. *Appl Environ Microbiol* 61: 1033-1038.
- Eivazi F, Tabatabai M (1977) Phosphatases in soils. *Soil biology and biochemistry* 9: 167-172.
- el Zahar Haichar F, Santaella C, Heulin T, Achouak W (2014) Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology and Biochemistry* 77: 69-80.
- Elliott ET, Anderson RV, Coleman DC, Cole CV (1980) Habitable pore-space and microbial trophic interactions. *Oikos* 35: 327-335.
- Elser JJ, Urabe J (1999) The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* 80: 735-751.
- Eves-van den Akker S, Laetsch DR, Thorpe P, Lilley CJ, Danchin EG, Da Rocha M, Rancurel C, Holroyd NE, Cotton JA, Szitenberg A (2016) The genome of the yellow potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, reveals insights into the basis of parasitism and virulence. *Genome biology* 17: 1-23.
- Fardeau J-C (1981) Cinétiques de dilution isotopique et phosphore assimilable des sols.
- Fardeau J-C, Jappe J (1978) Analyse par dilution isotopique de la fertilité et de la fertilisation phosphorique de quelques sols du Québec. *Can J Soil Sci* 58: 251-258.
- Fardeau J-C, Morel C, Boniface R (1988) Pourquoi choisir la méthode Olsen pour estimer le phosphore "assimilable" des sols? *Agronomie* 8: 577-584.
- Fardeau J (1995) Dynamics of phosphate in soils. An isotopic outlook. *Fertilizer Research* 45: 91-100.
- Fenner M, Lee W (1989) Growth of seedlings of pasture grasses and legumes deprived of single mineral nutrients. *J Appl Ecol*: 223-232.
- 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.
- Ferris H, Bongers T (2009) Indices developed specifically for analysis of nematode assemblages. *Nematodes as environmental indicators*: 124-145.
- Ferris H, Bongers T, De Goede R (2001) A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied soil ecology* 18: 13-29.
- Ferris H, Venette RC, Lau SS (1997) Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 1183-1194.
- Ferris H, Venette RC, van der Meulen HR, Lau SS (1998) Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* 203: 159-171.
- Fu S, Ferris H, Brown D, Plant R (2005) Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? *Soil Biology and Biochemistry* 37: 1979-1987.
- Gadgil PD, Gadgil RL (1975) Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Zealand Forest Service*.
- Gadgil RL, Gadgil P (1971) Mycorrhiza and litter decomposition.
- George TS, Giles CD, Menezes-Blackburn D, Condon LM, Gama-Rodrigues AC, Jaisi D, Lang F, Neal AL, Stutter MI, Almeida DS (2018) Organic phosphorus in the terrestrial environment: a perspective on the state of the art and future priorities. *Plant and Soil* 427: 191-208.
- Gérard F (2016) Clay minerals, iron/aluminum oxides, and their contribution to phosphate sorption in soils—A myth revisited. *Geoderma* 262: 213-226.
- Ghedini E, Wang S, Spiro D, Caler E, Zhao Q, Crabtree J, Allen JE, Delcher AL, Guiliano DB, Miranda-Saavedra D (2007) Draft genome of the filarial nematode parasite *Brugia malayi*. *Science* 317: 1756-1760.

- Gopal M, Gupta A (2016) Microbiome selection could spur next-generation plant breeding strategies. *Frontiers in microbiology* 7: 1971.
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin H, Abubaker J, Douds DD, Allen JW, Bücking H, Lammers PJ, Shachar-Hill Y (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435: 819-823.
- Griffiths BS (1986) Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology & Biochemistry* 18: 637-641.
- Griffiths BS (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.
- Griffiths BS, Bonkowski M, Dobson G, Caul S (1999) Changes in soil microbial community structure in the presence of microbial-feeding nematodes and protozoa. *Pedobiologia* 43: 297-304.
- Griffiths BS, Philippot L (2013) Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS microbiology reviews* 37: 112-129.
- Gryndler M, Larsen J, Hřselová H, Řezáčová V, Gryndlerová H, Kubát J (2006) Organic and mineral fertilization, respectively, increase and decrease the development of external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment. *Mycorrhiza* 16: 159-166.
- Hallem EA, Dillman AR, Hong AV, Zhang Y, Yano JM, DeMarco SF, Sternberg PW (2011) A sensory code for host seeking in parasitic nematodes. *Current Biology* 21: 377-383.
- Hanley M, Fenner M (1997) Seedling growth of four fire-following Mediterranean plant species deprived of single mineral nutrients. *Funct Ecol* 11: 398-405.
- Hara S, Saito M (2018) Release of inorganic phosphate from ferric phytate by bacteria Isolated from arbuscular mycorrhizal fungal hyphosphere. *Journal of Integrated Field Science*: 79-79.
- Hassink J, Bouwman LA, Zwart KB, Bloem J, Brussaard L (1993) Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grassland soils. *Geoderma* 57: 105-128.
- Hassink J, Neutel A (1994) C and N mineralization in sandy and loamy grassland soils: the role of microbes and microfauna. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 1565-1571.
- Hayes JE, Simpson RJ, Richardson AE (2000) The growth and phosphorus utilisation of plants in sterile media when supplied with inositol hexaphosphate, glucose 1-phosphate or inorganic phosphate. *Plant and Soil* 220: 165-174.
- He Y, Jones J, Armstrong M, Lamberti F, Moens M (2005) The mitochondrial genome of *Xiphinema americanum sensu stricto* (Nematoda: Enoplea): considerable economization in the length and structural features of encoded genes. *Journal of Molecular Evolution* 61: 819-833.
- Helfenstein J, Pistocchi C, Oberson A, Tamburini F, Goll DS, Frossard E (2020) Estimates of mean residence times of phosphorus in commonly considered inorganic soil phosphorus pools. *Biogeosciences* 17: 441-454.
- Heppert JK, Ransone EM, Grossman AS, Mauer TJ, Goodrich-Blair H (2022) Nematodes as Models for Symbiosis. *Nematodes as Model Organisms*. CABI GB.
- Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant And Soil* 237: 173-195.
- Hinsinger P, Brauman A, Devau N, Gerard F, Jourdan C, Laclau J-P, Le Cadre E, Jaillard B, Plassard C (2011) Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant And Soil* 348: 29-61.
- Hodda M (2022a) Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa* 5114: 1-289.
- Hodda M (2022b) Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa* 5114: 290-317.
- Holling CS (1996) Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within ecological constraints* 31: 32.

- Hong JK, Yamane I (1980) Inositol phosphate and inositol in humic acid and fulvic acid fractions extracted by three methods. *Soil Sci Plant Nutr* 26: 491-505.
- Horiuchi J-i, Prithviraj B, Bais HP, Kimball BA, Vivanco JM (2005) Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta* 222: 848-857.
- Hou E, Tan X, Heenan M, Wen D (2018) A global dataset of plant available and unavailable phosphorus in natural soils derived by Hedley method. *Scientific Data* 5: 1-13.
- Huang L-M, Jia X-X, Zhang G-L, Shao M-A (2017) Soil organic phosphorus transformation during ecosystem development: a review. *Plant and Soil* 417: 17-42.
- Huo C, Luo Y, Cheng W (2017) Rhizosphere priming effect: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 111: 78-84.
- Ingham RE, Trofymow J, Ingham ER, Coleman DC (1985) Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monogr* 55: 119-140.
- Irshad U, Brauman A, Villenave C, Plassard C (2012) Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil* 358: 148-161.
- Irshad U, Villenave C, Brauman A, Plassard C (2011) Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 2121-2126.
- Jarosch KA, Kandeler E, Frossard E, Bünemann EK (2019) Is the enzymatic hydrolysis of soil organic phosphorus compounds limited by enzyme or substrate availability? *Soil Biology and Biochemistry* 139: 107628.
- Jatala P, Jensen HJ, Russell SA (1974) *Pristionchus lheritieri* as a carrier of *Rhizobium japonicum*. *J Nematol* 6: 130-131.
- Jentschke G, Bonkowski M, Godbold DL, Scheu S (1995) Soil protozoa and forest tree growth - Non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils* 20: 263-269.
- Jiang Y, Liu M, Zhang J, Chen Y, Chen X, Chen L, Li H, Zhang X-X, Sun B (2017) Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *The ISME Journal*.
- Jiang Y, Wang Z, Wu Y, Li H, Xue X (2023) The effect of auxin status driven by bacterivorous nematodes on root growth of *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology* 182: 104730.
- Jiang Y, Wu Y, Hu N, Li H, Jiao J (2019) Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology*: 103447.
- Jiang Y, Wu Y, Hu N, Li H, Jiao J (2020) Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of *Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Applied Soil Ecology* 147: 103447.
- Jiang Y, Wu Y, Xu WS, Cheng YH, Chen JD, Xu L, Hu F, Li HX (2012) IAA-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes promote *Arabidopsis thaliana* root growth in natural soil. *European Journal of Soil Biology* 52: 20-26.
- Johnke J, Dirksen P, Schulenburg H (2020) Community assembly of the native *C. elegans* microbiome is influenced by time, substrate and individual bacterial taxa. *Environ Microbiol* 22: 1265-1279.
- Johnson NC (1993) Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Bulletin of the Ecological Society of America* 3: 749-757.
- Jorquera MA, Crowley DE, Marschner P, Greiner R, Fernández MT, Romero D, Menezes-Blackburn D, De La Luz Mora M (2011) Identification of β -propeller phytase-encoding genes in culturable *Paenibacillus* and *Bacillus* spp. from the rhizosphere of pasture plants on volcanic soils. *FEMS microbiology ecology* 75: 163-172.
- Jorquera MA, Hernández MT, Rengel Z, Marschner P, de la Luz Mora M (2008) Isolation of culturable phosphobacteria with both phytate-mineralization and phosphate-solubilization activity from the rhizosphere of plants grown in a volcanic soil. *Biology and Fertility of Soils* 44: 1025-1034.

- Jousset A (2011) Ecological and evolutive implications of bacterial defences against predators. *Environ Microbiol* 14: 1830-1843.
- Jousset A, Lara E, Wall LG, Valverde C (2006) Secondary metabolites help biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* CHA0 to escape protozoan grazing. *Appl Environ Microbiol* 72: 7083-7090.
- Jousset A, Rochat L, Péchy-Tarr M, Keel C, Scheu S, Bonkowski M (2009) Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *The ISME journal* 3: 666-674.
- Kandeler E (1990) Characterization of free and adsorbed phosphatases in soils. *Biology and Fertility of Soils* 9: 199-202.
- Keesstra SD, Bouma J, Wallinga J, Tittonell P, Smith P, Cerdà A, Montanarella L, Quinton JN, Pachepsky Y, Van Der Putten WH (2016) The significance of soils and soil science towards realization of the United Nations Sustainable Development Goals. *Soil*.
- Kibblewhite MG, Ritz K, Swift MJ (2008) Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B-Biological Sciences* 363: 685-701.
- Koller R, Robin C, Bonkowski M, Ruess L, Scheu S (2013a) Litter quality as driving factor for plant nutrition via grazing of protozoa on soil microorganisms. *FEMS microbiology ecology* 85: 241-250.
- Koller R, Rodriguez A, Robin C, Scheu S, Bonkowski M (2013b) Protozoa enhance foraging efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi for mineral nitrogen from organic matter in soil to the benefit of host plants. *New Phytologist* 199: 203-211.
- Kou X, Su T, Ma N, Li Q, Wang P, Wu Z, Liang W, Cheng W (2018) Soil micro-food web interactions and rhizosphere priming effect. *Plant and Soil* 432: 129-142.
- Kreuzer K, Adamczyk J, Iijima M, Wagner M, Scheu S, Bonkowski M (2006) Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biology & Biochemistry* 38: 1665-1672.
- Krome K, Rosenberg K, Dickler C, Kreuzer K, Ludwig-Muller J, Ullrich-Eberius C, Scheu S, Bonkowski M (2009) Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant and Soil* 328: 191-201.
- Kuikman PJ, Vanveen JA (1989) The impact of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants. *Biology And Fertility Of Soils* 8: 13-18.
- Kuzyakov Y, Xu X (2013) Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist* 198: 656-669.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE (2008) Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology & evolution* 23: 95-103.
- Landi S, Papini R, d'Errico G, Barzanti GP, Roversi PF (2018) Nematode indicators as integrative measures of soil condition during conversion from conventional to organic rice production in Italy: a case study. *Biological agriculture & horticulture* 34: 141-153.
- Larsen S (1952) The use of P 32 in studies on the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 4: 1-10.
- Lekberg Y, Arnillas CA, Borer ET, Bullington LS, Fierer N, Kennedy PG, Leff JW, Luis AD, Seabloom EW, Henning JA (2021) Nitrogen and phosphorus fertilization consistently favor pathogenic over mutualistic fungi in grassland soils. *Nature communications* 12: 1-8.
- Leytem A, Mikkelsen R (2005) The nature of phosphorus in calcareous soils. *Better Crops* 89: 11-13.
- Litrico I, Violle C (2015) Diversity in plant breeding: a new conceptual framework. *Trends in Plant Science* 20: 604-613.
- Liu T, Yu L, Xu J, Yan X, Li H, Whalen JK, Hu F (2017) Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 115: 467-474. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.09.014>.
- Loladze I (2002) Rising atmospheric CO2 and human nutrition: toward globally imbalanced plant stoichiometry? *Trends in Ecology & Evolution* 17: 457-461.

- Loladze I (2014) Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition. *elife* 3: e02245.
- Louche J (2009) Régulation de la sécrétion des phosphatases acides des champignons ectomycorhiziens et mobilisation de phosphore organique dans la rhizosphère des arbres forestiers: approches biochimiques et moléculaires. Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier.
- Louche J, Ali MA, Cloutier-Hurteau B, Sauvage F-X, Quiquampoix H, Plassard C (2010) Efficiency of acid phosphatases secreted from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* to hydrolyse organic phosphorus in podzols. *Fems Microbiology Ecology* 73: 323-335.
- Magid J, Tiessen H, Condon L (1996) Dynamics of organic phosphorus in soils under natural and agricultural ecosystems. *Humic substances in terrestrial ecosystems*. Elsevier.
- Maharning AR, Mills AA, Adl SM (2009) Soil community changes during secondary succession to naturalized grasslands. *Applied soil ecology* 41: 137-147.
- Mao X, Hu F, Griffiths B, Chen X, Liu M, Li H (2007) Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry* 39: 1816-1819.
- Mao X, Hu F, Griffiths B, Li H (2006) Bacterial-feeding nematodes enhance root growth of tomato seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 1615-1622.
- Masonbrink R, Maier TR, Muppirala U, Seetharam AS, Lord E, Juvale PS, Schmutz J, Johnson NT, Korkin D, Mitchum MG (2019) The genome of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) reveals complex patterns of duplications involved in the evolution of parasitism genes. *BMC genomics* 20: 1-14.
- Mathew R, Opperman CH (2019) The genome of the migratory nematode, *Radopholus similis*, reveals signatures of close association to the sedentary cyst nematodes. *PLoS One* 14: e0224391.
- Mazzola M, de Bruijn I, Cohen MF, Raaijmakers JM (2009) Protozoan-induced regulation of cyclic lipopeptide biosynthesis is an effective predation defense mechanism for *Pseudomonas fluorescens*. *Appl Environ Microbiol* 75: 6804-6811.
- McLaren TI, Smernik RJ, McLaughlin MJ, Doolette AL, Richardson AE, Frossard E (2020) The chemical nature of soil organic phosphorus: A critical review and global compilation of quantitative data. *Advances in agronomy* 160: 51-124.
- Meyer JM, Baskaran P, Quast C, Susoy V, Rödelsperger C, Glöckner FO, Sommer RJ (2017) Succession and dynamics of *Pristionchus* nematodes and their microbiome during decomposition of *Oryctes borbonicus* on La Réunion Island. *Environ Microbiol* 19: 1476-1489.
- Minten B, Randrianarisoa JC, Barrett CB (2007) Productivity in Malagasy rice systems: wealth-differentiated constraints and priorities. *Agricultural Economics* 37: 225-237.
- Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2014) Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in microbiology* 5.
- Morriën E, Hannula SE, Snoek LB, Helmsing NR, Zweers H, De Hollander M, Soto RL, Bouffaud M-L, Buée M, Dimmers W (2017) Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature communications* 8: 14349.
- Mulder C, Vonk JA (2011) Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 µm body size range. *Ecology* 92: 2004-2004.
- Mullaney EJ, Ullah AHJ (2003) The term phytase comprises several different classes of enzymes. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 312: 179-184.
- Nicholas W, Viswanathan S (1975) A study of the nutrition of *Caenorhabditis briggsae* (*Rhabditidae*) fed on ¹⁴C and ³²P-labelled bacteria. *Nematologica* 21: 385-400.
- Nykyri J, Fang X, Dorati F, Bakr R, Pasanen M, Niemi O, Palva E, Jackson R, Pirhonen M (2014) Evidence that nematodes may vector the soft rot-causing enterobacterial phytopathogens. *Plant Pathology* 63: 747-757.

- Oberson A, Friesen DK, Rao IM, Buhler S, Frossard E (2001) Phosphorus Transformations in an Oxisol under contrasting land-use systems: The role of the soil microbial biomass. *Plant And Soil* 237: 197-210.
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Sustainability: Sustainability* 164: 58.
- Oehl F, Oberson A, Probst M, Fliessbach A, Roth HR, Frossard E (2001) Kinetics of microbial phosphorus uptake in cultivated soils. *Biology And Fertility Of Soils* 34: 31-41.
- Oldeman RAA (1990) *Forests: Elements of sylvology*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Olsen SR (1954) Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department Of Agriculture; Washington.
- Penot E, Domas R, Andriamalala H, Hyac P, Dupin B, Durand C, Nave S, Heriniaina Rabenandro T, Rasolomanjaka J, Tokarski Y (2011) Rôle et place du riz pluvial dans les exploitations agricoles à Madagascar. Le cas du lac Alaotra et du Vakinankaratra.
- Petersen JM, Kemper A, Gruber-Vodicka H, Cardini U, Van Der Geest M, Kleiner M, Bulgheresi S, Mußmann M, Herbold C, Seah BK (2016) Chemosynthetic symbionts of marine invertebrate animals are capable of nitrogen fixation. *Nature microbiology* 2: 1-11.
- Phillips DA, Ferris H, Cook DR, Strong DR (2003) Molecular control points in rhizosphere food webs. *Ecology* 84: 816-826.
- Pimentel D (2006) Soil erosion: a food and environmental threat. *Environment, development and sustainability* 8: 119-137.
- Plassard C, Courty P-E (2022) Mycorrhizas: Role in N and P cycling and nutrition of forest trees. *Forest Microbiology*. Elsevier.
- Ponge JF (2003) Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 935-945.
- Ponge JF, André J, Zackrisson O, Bernier N, Nilsson M-C, Gallet C (1998) The forest regeneration puzzle. *Bioscience* 48: 523-528.
- Ponge JF, Chevalier R, Loussot P (2002) Humus index: An integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Sci Soc Am J* 66: 1996-2001.
- Ponge JF, Delhay L (1995) The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* 20: 24-32.
- Postma-Blaauw M, de Vries FT, De Goede R, Bloem J, Faber J, Brussaard L (2005) Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia* 142: 428-439.
- Pretty J, Toulmin C, Williams S (2011) Sustainable intensification in African agriculture. *International journal of agricultural sustainability* 9: 5-24.
- Puissant J, Villenave C, Chauvin C, Plassard C, Blanchart E, Trap J (2021) Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 161: 108383.
- Pussard M, Alabouvette C, Levrat P (1994) Protozoan interactions with the soil microflora and possibilities for biocontrol of plant pathogens.
- Quiquampoix H, Mousain D (2005) Enzymatic hydrolysis of organic phosphorus. *Organic phosphorus in the environment*: 89-112.
- Raboin L-M, Ramanantsoanirina A, Dzido J-L, Frouin J, Radanielina T, Tharreau D, Dusserre J, Ahmadi N (2013) Création variétale pour la riziculture pluviale d'altitude à Madagascar: bilan de 25 années de sélection. *Cahiers Agricultures* 22: 450-458.
- Raboin L-M, Randriambololona T, Radanielina T, Ramanantsoanirina A, Ahmadi N, Dusserre J (2014) Upland rice varieties for smallholder farming in the cold conditions in Madagascar's tropical highlands. *Field Crops Research* 169: 11-20.
- Raminoarison M, Razafimbelo T, Rakotoson T, Becquer T, Blanchart E, Trap J (2020) Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in ferralsols: a greenhouse nutrient-omission trial. *Journal of Plant Nutrition* 43: 270-284.

- Randriamanantsoa L, Frossard E, Oberson A, Bunemann EK (2015) Gross organic phosphorus mineralization rates can be assessed in a Ferralsol using an isotopic dilution method. *Geoderma* 257: 86-93. doi: 10.1016/j.geoderma.2015.01.003.
- Ranoarisoa MP, Morel C, Andriamananjaraa A, Jourdan C, Bernard L, Becquer T, Rabeharisoa L, Rahajaharilazaa K, Plassard C, Blanchard E, J. T (2018) Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry* 122: 39-49.
- Ranoarisoa MP, Trap J, Pablo A-L, Dezette D, Plassard C (2020) Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with phytate. *Soil Biology and Biochemistry*: 107728.
- Reganold JP, Elliott LF, Unger YL (1987) Long-term effects of organic and conventional farming on soil erosion. *Nature* 330: 370.
- Rengarajan S, Hallem EA (2016) Olfactory circuits and behaviors of nematodes. *Current Opinion in Neurobiology* 41: 136-148.
- Reusser JE, Piccolo A, Vinci G, Savarese C, Cangemi S, Cozzolino V, Verel R, Frossard E, McLaren TI (2023) Phosphorus species in sequentially extracted soil organic matter fractions. *Geoderma* 429: 116227.
- Reusser JE, Verel R, Zindel D, Frossard E, McLaren TI (2020) Identification of lower-order inositol phosphates (IP 5 and IP 4) in soil extracts as determined by hypobromite oxidation and solution ³¹P NMR spectroscopy. *Biogeosciences* 17: 5079-5095.
- Richardson AE, Hadobas PA, Hayes JE, O'Hara CP, Simpson RJ (2001) Utilization of phosphorus by pasture plants supplied with myo-inositol hexaphosphate is enhanced by the presence of soil micro-organisms. *Plant and Soil* 229: 47-56.
- Ripoche A, Autray P, Rabary B, Randriamanantsoa R, Blanchard E, Trap J, Sauvadet M, Becquer T, Letourmy P (2021) Increasing plant diversity promotes ecosystem functions in rainfed rice based short rotations in Malagasy highlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 320: 107576.
- Rodenburg J, Randrianjafizanaka MT, Büchi L, Dieng I, Andrianaivo AP, Ravaomanarivo LHR, Autray P (2020) Mixed outcomes from conservation practices on soils and Striga-affected yields of a low-input, rice-maize system in Madagascar. *Agronomy for Sustainable Development* 40: 1-11.
- Rose TJ, Hardiputra B, Rengel Z (2010) Wheat, canola and grain legume access to soil phosphorus fractions differs in soils with contrasting phosphorus dynamics. *Plant and Soil* 326: 159-170.
- Samuel BS, Rowedder H, Braendle C, Félix M-A, Ruvkun G (2016) *Caenorhabditis elegans* responses to bacteria from its natural habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: E3941-E3949.
- Schachtman DP, Reid RJ, Ayling SM (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol* 116: 447-453.
- Serra L, Macchietto M, Macias-Muñoz A, McGill CJ, Rodriguez IM, Rodriguez B, Murad R, Mortazavi A (2019) Hybrid assembly of the genome of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* identifies the X-chromosome. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 9: 2687-2697.
- Shelef O, Hahn PG, Getman-Pickering Z, Martinez Medina A (2019) Coming to common ground: the challenges of applying ecological theory developed aboveground to rhizosphere interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 58.
- Spohn M, Widdig M (2017) Turnover of carbon and phosphorus in the microbial biomass depending on phosphorus availability. *Soil Biology and Biochemistry* 113: 53-59. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.017>.
- Sundin P, Valeur A, Olsson S, Odham G (1990) Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *Fems Microbiology Ecology* 73: 13-22.
- Toutain F (1987a) *Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance*. *Biology and Fertility of Soils* 3: 31-38.
- Toutain F (1987b) *Les humus forestiers: biodynamique et modes de fonctionnement*, Rennes.

- Trap J, Akpa-Vinceslas M, Margerie P, Boudsocq S, Richard F, Decaëns T, Aubert M (2017) Slow decomposition of leaf litter from mature *Fagus sylvatica* trees promotes offspring nitrogen acquisition by interacting with ectomycorrhizal fungi. *J Ecol* 105: 528-539.
- Trap J, Bernard L, Brauman A, Pablo A-L, Plassard C, Ranoarisoa MP, Blanchart E (2015) Plant roots increase bacterivorous nematode dispersion through nonuniform glass-bead media. *J Nematol* 47: 296.
- Trap J, Blanchart E, Ratsiatosika O, Razafindrakoto M, Becquer T, Andriamananjara A, Morel C (2021a) Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on rice P nutrition and plant-available soil P in a tropical Ferralsol. *Applied Soil Ecology* 160: 103867. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103867>.
- Trap J, Bonkowski M, Plassard C, Villenave C, Blanchart E (2016) Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil* 398: 1-24.
- Trap J, Bureau F, Akpa-Vinceslas M, Chevalier R, Aubert M (2009) Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology Management* 258: 1284-1293.
- Trap J, Bureau F, Akpa-Vinceslas M, Decaëns T, Aubert M (2011a) Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-yr-old pure beech forest chronosequence. *Ann For Sci* 68: 596-606.
- Trap J, Bureau F, Brethes A, Jabiol B, Ponge J-F, Chauvat M, Decaëns T, Aubert M (2011b) Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1-8.
- Trap J, Bureau F, Perez G, Aubert M (2013a) PLS-regressions highlight litter quality as the major predictor of humus form shift along forest maturation. *Soil Biology and Biochemistry* 57: 969-971.
- Trap J, Hättenschwiler S, Gattin I, Aubert M (2013b) Forest ageing: An unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes. *Forest Ecology and Management* 302: 338.
- Trap J, Laval K, Akpa-Vinceslas M, Gangneux C, Decaëns T, Aubert M (2011c) Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-yr-old *Fagus sylvatica* chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*: 1553-1562.
- Trap J, Ranoarisoa MP, Raharijaona S, Rabeharisoa L, Plassard C, Mayad EH, Bernard L, Becquer T, Blanchart E (2021b) Agricultural Practices Modulate the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrition: Evidence from an Original Intact Soil Core Technique. *Sustainability* 13: 7181.
- Trap J, Ranoarisoa PM, Irshad U, Plassard C (2021c) Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture* 11: 157.
- Trap J, Riah W, Akpa-Vinceslas M, Bailleul C, Laval K, Trinsoutrot-Gattin I (2012) Improved effectiveness and efficiency in measuring soil enzymes as universal soil quality indicators using microplate fluorimetry. *Soil Biology and Biochemistry* 45: 98-101.
- Trofymow J, Morley C, Coleman D, Anderson R (1983) Mineralization of cellulose in the presence of chitin and assemblages of microflora and fauna in soil. *Oecologia* 60: 103-110.
- Turner BL, Lambers H, Condrón LM, Cramer MD, Leake JR, Richardson AE, Smith SE (2013) Soil microbial biomass and the fate of phosphorus during long-term ecosystem development. *Plant and Soil* 367: 225-234.
- Turner BL, Wells A, Condrón LM (2014) Soil organic phosphorus transformations along a coastal dune chronosequence under New Zealand temperate rain forest. *Biogeochemistry* 121: 595-611.
- van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle DA, De Goede RG, Adams BJ, Ahmad W, Andriuzzi WS (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572: 194-198.
- Van der Putten WH, Anderson J, Bardgett R, Behan-Pelletier V, Bignell D, Brown G, Brown V, Brussaard L, Hunt H, Ineson P (2004) The sustainable delivery of goods and services

- provided by soil biota. Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments: 15-43.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New phytologist* 157: 423-447.
- Venette RC, Ferris H (1998) Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 949-960.
- Villenave C, Chauvin C, Puissant J, Henaux M, Trap J (2022) Impact des pratiques agricoles sur l'état biologique du sol: SIPANEMA, un outil d'aide à la décision basé sur les nématodes. *Etude et Gestion des Sols* 29: 199-209.
- Vonk JA, Breure AM, Mulder C (2013) Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types. *Agriculture, ecosystems & environment* 179: 133-138.
- Walker T, Syers JK (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15: 1-19.
- Wang F, Kertesz MA, Feng G (2019) Phosphorus forms affect the hyphosphere bacterial community involved in soil organic phosphorus turnover. *Mycorrhiza* 29: 351-362.
- Wang Y, Chen X, Lu C, Huang B, Shi Y (2017) Different mechanisms of organic and inorganic phosphorus release from Mollisols induced by low molecular weight organic acids. *Can J Soil Sci* 98: 15-23.
- Wang Z, Zhao M, Yan Z, Yang Y, Niklas KJ, Huang H, Mipam TD, He X, Hu H, Wright SJ (2022) Global patterns and predictors of soil microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Catena* 211: 106037.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD (2004) Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509-513.
- Weber S, Traunspurger W (2013) Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology* 15: 291-301.
- Weekers PH, Bodelier PL, Wijen JP, Vogels GD (1993) Effects of grazing by the free-living soil amoebae *Acanthamoeba castellanii*, *Acanthamoeba polyphaga*, and *Hartmannella vermiformis* on various bacteria. *Appl Environ Microbiol* 59: 2317-2319.
- Wei Z, Jousset A (2017) Plant breeding goes microbial. *Trends in plant science* 22: 555-558.
- Woods L, Cole C, Elliott E, Anderson R, Coleman D (1982) Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. *Soil Biology and Biochemistry* 14: 93-98.
- Wright DJ (1975) Elimination of nitrogenous compounds by *Panagrellus redivivus*, Goodey, 1945 (Nematoda: Cephalobidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 52: 247-253.
- Wurzburger N, Hendrick RL (2009) Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest. *J Ecol* 97: 528-536.
- Xiao H, Griffiths B, Chen X, Liu M, Jiao J, Hu F, Li H (2010) Influence of bacterial-feeding nematodes on nitrification and the ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community composition. *Applied Soil Ecology* 45: 131-137.
- Xu L, Xu W, Jiang Y, Hu F, Li H (2015) Effects of interactions of auxin-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes on regulation of peanut growths. *PLoS One* 10: e0124361.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 1463-1468.
- Yang W, Petersen C, Pees B, Zimmermann J, Waschina S, Dirksen P, Rosenstiel P, Tholey A, Leippe M, Dierking K (2019) The inducible response of the nematode *Caenorhabditis elegans* to members of its natural microbiome across development and adult life. *Frontiers in microbiology* 10: 1793.
- Yazici MA, Asif M, Tutus Y, Ortas I, Ozturk L, Lambers H, Cakmak I (2021) Reduced root mycorrhizal colonization as affected by phosphorus fertilization is responsible for high cadmium accumulation in wheat. *Plant and Soil* 468: 19-35.

- Yeates GW, Bongers T, Degoede RGM, Freckman DW, Georgieva SS (1993) Feeding-Habits in Soil Nematode Families and Genera - an Outline for Soil Ecologists. *J Nematol* 25: 315-331.
- Zhang F, Berg M, Dierking K, Félix M-A, Shapira M, Samuel BS, Schulenburg H (2017) *Caenorhabditis elegans* as a model for microbiome research. *Frontiers in microbiology* 8: 485.
- Zhang F, Weckhorst JL, Assié A, Hosea C, Ayoub CA, Khodakova AS, Cabrera ML, Vilchis DV, Félix M-A, Samuel BS (2021) Natural genetic variation drives microbiome selection in the *Caenorhabditis elegans* gut. *Current Biology* 31: 2603-2618. e2609.
- Zhang L, Shi N, Fan J, Wang F, George TS, Feng G (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. *Environ Microbiol* 20: 2639-2651.
- Zullini A (2012) What is a nematode? *Zootaxa* 3363: 63–64-63–64.

Liste des figures

Figure 1. (A) nombre d'articles scientifiques et citations par an. (B) Localisation géographique des auteurs citant mes travaux. (C) Nuage de mots sur la base des titres des articles publiés dans des revues à comité de lecture incluant les 100 mots les plus fréquents et co-auteurs de ces articles.

Figure 2. Evolution de la macro-morphologie de l'épisolum humifère au cours du vieillissement des peuplements forestiers (Arpin et al. 1998; Ponge et al. 1998; Ponge and Delhay 1995)

Figure 3. Minéralisation potentielle nette de l'azote et nitrification potentielle nette (exprimée en $\mu\text{g-N g-C}^{-1} \text{j}^{-1}$) au sein de l'horizon OL (litière pas transformée) le long d'une chronoséquence de 130 ans de hêtraie pure, Haute Normandie. Les lettres (a et b) indiquent des différences significatives entre les classes d'âge d'après l'ANOVA et le test de Tukey HSD ($P < 0.05$) (Trap et al. 2011a).

Figure 4. Analyse en Composantes Principales sur la qualité des litières de hêtre au cours du vieillissement des peuplements avec (A) le cercle des corrélations et (B) le plan des individus (cluster par formes d'humus) (Trap et al. 2011b; Trap et al. 2013b).

Figure 5. Quantité (a) et concentration (b) d'azote dans la partie aérienne de la plante à la fin de l'expérience selon les traitements. Les barres verticales correspondent à l'écart-type. Les microcosmes sont plantés avec un hêtre présentant un fort ('HC', triangle) ou un faible ('LC', cercle) taux de mycorrhization. Le sol a été nu ('alone', symbole blanc), recouvert de litière facilement décomposable ('HD', symbole gris) ou faiblement décomposable ('PD', symbole noir). La ligne en pointillée correspond aux valeurs initiales. Les lettres (a et b) indiquent des différences significatives entre les traitements au seuil de 5% (ANOVA et test de Tukey HSD). A gauche, une photographie des mésocosmes.

Figure 6. Effet de la litière et des racines vivantes de hêtre sur le profil métabolique potentiel des bactéries hétérotrophes (Ecoplates Biolog) après 6 mois d'expérience en mésocosme. Le traitement « contrôle » est un sol sans litière ni racine, le traitement « litière » est un sol avec de la litière, les traitements « Racines ectomycorhizées » et « Racines non ectomycorhizées » sont des sols avec un hêtre d'un an, fortement ectomycorhizés ou pas. Ces résultats n'ont pas été publiés.

Figure 7. Positionnement de l'intensification des processus des sols dans le cadre théorique du développement des écosystèmes terrestres, permettant de conjuguer productivité et durabilité. (A) Production de biomasse et respiration des écosystèmes terrestres se succédant au cours du temps. (B) Flux d'énergie et cycle de la matière pour les stades 'a' et 'b', R= respiration. Modifié d'après Odum, 1969 ; Odum, 1993.

Figure 8. Cycle simplifié du phosphore (P) dans un agrosystème. Les flèches noires représentent les flux de P. Les flèches en pointillées précisent que toutes les formes de P sont susceptibles d'être adsorbées sur la phase solide du sol. Les rectangles gris correspondent aux réservoirs de P. Les flèches rouges correspondent au temps de résidence du P dans le réservoir avec min = minutes, d = jours, m = mois, y = années. Les représentations en violon correspondent à la taille des réservoirs. D'après (Helfenstein et al. 2020; Hou et al. 2018; Spohn and Widdig 2017; van den Hoogen et al. 2019; Wang et al. 2022).

Figure 9. (A) Formes de P organique dans le sol. Les phospho-monoesters et les inositols phosphates sont intéressantes du fait de leur forte accessibilité et de leur forte abondance. D'après (George et al. 2018). (B) Proportion des différentes de P organique dans un Gleysol évalué par couplage du fractionnement chimique séquentielle et de la spectroscopie RMN ^{31}P . D'après (Reusser et al. 2023).

Figure 10. (A) Evolution de la quantité et des formes de P total et organiques dans le sol au cours du développement des écosystèmes terrestres. (E) Teneurs en phytate dans le sol d'après (Huang et al. 2017; McLaren et al. 2020; Reusser et al. 2020; Walker and Syers 1976)

Figure 11. (A) Quantité de P dans la plante en croissance sur un milieu contenant uniquement du P-ions, du phytate (Phy) ou sans P (-P). (B) Quantité de P dans le champignon *H. cylindrosporum* poussant sur du milieu enrichi en P-ions ou phytate. (C) Croissance de la bactérie *B. subtilis* au cours du temps sur milieu phytate ou KH_2PO_4 et concentration en P_i dans la solution du milieu. D'après (Hayes et al. 2000; Irshad et al. 2012).

Figure 12. Evolution des propriétés biotiques des sols au cours du développement des écosystèmes terrestres. Modifié d'après Odum, 1969 ; Odum, 1993.

Figure 13. Photographie du nématode bactéricivore adulte du genre *Brevibucca* (équivalent *Rhabditoides*) (souche SB261) en culture monoxénique sur *E. coli* souche OP50.

Figure 14. *Distribution mondiale de l'abondance des nématodes des sols (van den Hoogen et al. 2019).*

Figure 15. Classification trophique des nématodes. A : bactéricivores, b : fongivores, c : herbivores, d : carnivores et e : omnivores. Ed Zaborski, Université de l'Illinois.

Figure 16. (A) Dessins schématiques de l'appareil buccal caractéristique de différentes familles de nématodes du sol. (B) Photographies des nématodes représentatifs de chaque groupe : *Mesorhabditis longispiculosa*, *Pristionchus pacificus*, *Panagrolaimus* sp., *Cephalobus* sp. Crédits Karin Kiontke ; Paul De Ley et Melissa Yoder. <http://www.wormbook.org/>

Figure 17. (A) Les guildes fonctionnelles des nématodes obtenus en croissant les stratégies de vie et les groupes trophiques. Les nombres entre crochets renvoient aux clades phylogénétique.

Figure 18. (A) Boucle microbienne des sols schématisée par M. Clarholm en 1994 montrant l'importance du couplage spatio-temporelle entre croissance racinaire (demande) et minéralisation nette des nutriments par les protistes (offre). (B) Schéma de la boucle microbienne montrant les flux au sein de la rhizosphère.

Figure 19. (A) Quantité de P total dans le Pin après 100 jours de croissance dans un Cambisol amendé en phytate et glutamate. Les lettres correspondent aux différences significatives entre les traitements (seuil de 5% ANOVA) ; l'étoile indique une différence significative par rapport au valeur initiale lors de l'inoculation des nématodes. (B) Photographie des racines de Pin maritime et des nématodes (Ranoarisoa et al. 2020).

Figure 20. Tailles d'effet (ESm) des bactérivores sur les fonctions de l'écosystème. Les cercles blancs et noirs indiquent un ESm significatif et non significatif, respectivement. Les barres horizontales correspondent aux intervalles de confiance à 95%. Les nombres en gras spécifient l'ESm exprimé en % du contrôle. Les nombres en italique entre parenthèses indiquent le nombre total d'observations. Mmic : biomasse microbienne ; Bnum : nombre de cellules bactériennes ; Qmic : quotient métabolique microbien ; Nmin : minéralisation nette de l'N; Pmin : minéralisation nette du P ; S:R : rapport biomasse aérien:racinaire des plantes. Trap et al. (2016)

Figure 21. (A) Photographie des microcosmes avec le sol marqué en ^{32}P à gauche, et procédure de marquage sous hotte microbiologique à droite. (B) Effet des nématodes (taille d'effet exprimé par le Cohen's d) sur la masse de la partie aérienne de la plante, la quantité de P dans la partie aérienne de la plante et la L-value dans les conditions avec ou sans dolomie (D).

Figure 22. Schéma de la boucle microbienne du sol sur une section de racine juxtaposé à l'évolution de la valeur E dans un sol stérile ou non stérile au cours du temps. Données de C. Morel en collaboration avec H. Tiessen, J.W. Stewart, J. Moir).

Figure 23. Schéma des trois principales voies par lesquelles les nématodes impactent la nutrition et la croissance des plantes.

Figure 24. (A) Taux d'ingestion de cellules bactériennes pour quelques espèces de nématodes bactérivores. (B) Nombre de cellules bactériennes vivantes (*Agrobacterium tumefaciens*) après défécation par *Pristionchus lheritieri* au cours du temps sous famine. (C) Estimation du taux de consommation de masse bactérienne selon la densité de nématodes dans le sol en ind.kg^{-1} . D'après (Ferris et al. 1997; Ferris et al. 1998; Mulder and Vonk 2011).

Figure 25. (A) Dispositif Rhizobox (20 x 40 cm) pour observer le développement des racines du riz dans un sol ferrallitique avec ou sans nématode bactérivore. (B) Modification des paramètres racinaires du riz selon la présence ou non du nématode *Acrobelloides* sp. Dans un sol ferrallitique amendé avec de la dolomie. Les lettres correspondent aux différences significatives entre les traitements. (C) Relation linéaire entre le nombre de coiffe racinaire et la longueur des racines.

Figure 26. Cadre théorique décrivant la dominance relative* des voies impliquées dans les effets des bactérivores sur la plante. (A) Relation entre le taux de croissance relatif des plantes et les ratios plantes C:nutriments. La ligne continue décrit le rapport C:nutriment limitant tandis que les lignes discontinues indiquent trois variations différentes du rapport C:nutriment d'un deuxième élément (N ou P) en fonction du taux de croissance relatif. Rcri est le rapport critique C:nutriment limitant au-dessus duquel le taux de croissance relatif est nul. (B) Schéma illustrant quatre cas différents. Les lignes pleines décrivent le C:Ncri et le C:Pcri selon le rapport C:N:P du sol, tandis que la ligne discontinue indique une zone hypothétique où le mécanisme dominant change. Les flèches grises décrivent les tendances hypothétiques de l'efficacité microbienne de l'utilisation de l'azote et du phosphore (NUE, PUE) le long du gradient C:N:P du sol. *le terme « dominance » décrit l'importance relative des mécanismes pour initier et piloter les effets des bactérivores sur les plantes.

Figure 27. L'hypothèse des **interactions positives nématodes bactérivores-mycorhizes** sur la mobilisation du P organique. En libérant du P organique via la lyse bactérienne ou via l'excretion, les nématodes bactérivores facilitent le contact entre les phosphatases fongiques et leur substrat (flèche 1), et en alimentant le pool de P inorganique ou organique associé à la phase minéral et organique du sol, les nématodes bactérivores favorisent l'efficacité des acides organiques fongiques (oxalate) à libérer ces formes dans la solution du sol (flèche 2).

Figure 28. (A) Dispositif expérimental utilisé pour les expériences de co-inoculation et (B) photographie du système racinaire d'une plante mycorhizée en fin d'expérience (expérience F). Le développement très important du champignon mycorhizien *H. cylindrosporum* dans le mélange sol-bille conduit à une forte agrégation du sol autour des racines du pin. (C) Relations linéaires (trait plein) et intervalle de confiance à 95 % (pointillés) entre le nombre d'organismes inoculés dans la rhizosphère de *Pinus pinaster* et l'acquisition de P par la plante (normalisée entre 0,1 et 1) selon les expériences. Le milieu était de l'agarose sans ajout de P dans l'expérience A, fertilisé avec du P minéral (KH_2PO_4^-) dans l'expérience B ou amendé avec du phytate dans l'expérience C. Nous avons utilisé un mélange sol-billes (sol) sans ajout de P dans l'expérience D, fertilisé par du P minéral dans l'expérience E ou amendé avec du phytate dans l'expérience F. Les lettres « C », « B », « M » et « N » font référence au contrôle (plante seule), aux bactéries (*Bacillus subtilis*), aux mycorhizes (*Hebeloma cylindrosporum*), et nématode (*Rhabditis* sp.), respectivement. NS indique une régression non significative.

Figure 29. Photographie des champignons mycorhiziens associés au Pin maritime avec à gauche *Hebeloma cylindrosporum* et à droite *Rhizopogon roseolus*. Crédits C. Plassard.

Figure 30. Morphologie externe et anatomie des racines ectomycorhizées de Pin maritime (*Pinus pinaster*) par le champignon basidiomycète *Hebeloma cylindrosporum*. (A) Les ECM apparaissent le long de la racine latérale de la plante hôte, reconnaissables grâce à la gaine fongique externe (FS) qui se développe autour de la racine. (B) Section transversale d'une racine ectomycorhizée observée sous lumière UV montrant la gaine fongique, le réseau de Harting (HN) correspondant au cortex racinaire colonisé par le champignon, et l'endoderme (E) fluorescent à cause du dépôt de lignine, isolant le cylindre central (Cyl) du cortex. (C) Détails de la section transversale montrant les hyphes (H) entre les cellules corticales (CC) de la racine, créant le réseau de Harting. Crédits C. Plassard & L. Amenc UMR Eco&Sols.

Figure 31. Evolution de la végétation et des paramètres du sol après 6 années de culture et de jachère à Lazaina (Madagascar). En cours de valorisation.

Figure 32. (A) Biomasse du riz (variété Chhomromg Dan ; partie aérienne en blanc et racinaire en noir) après 57 jours de croissance dans un sol ferrallitique d'Imerintsiatosika (Itasy) en fonction des traitements d'omission. (B) Respiration microbienne, (C) biomasse des nématodes bactérivores et (D) plan factoriel des communautés microbiennes à partir du séquence 16S en fonction des traitements. PC est le contrôle positif (fertilisation complète), NC est le contrôle négatif (aucun apport), -mNut est l'absence des micronutriments (B, Mn, Cu, Na and Mo). (E) Photographies de l'expérience d'omission sous serre et des mesocosmes utilisés. Les barres verticales correspondent aux écart-types. Les lettres correspondent aux différences significatives d'après l'ANOVA et Tukey HSD. D'après (Raminoarison et al. 2020). En cours de valorisation pour la partir réseau trophique des sols.

Figure 33. (A) Vue aérienne de l'expérimentation au champs. (B) Indices de structure et d'enrichissement des différentes pratiques. « T » correspond au traitements. La taille des ronds correspond à la densité du nématode à galle *Meloidogyne*. (C) Densité des nématodes omni-prédateurs en fonction des traitements plan factoriel des communautés microbiennes à partir du séquence 16S en fonction des traitements. PC est le contrôle positif (fertilisation complète), NC est le contrôle négatif (aucun apport), -mNut est l'absence des micronutriments (B, Mn, Cu, Na and Mo). (D) Tableau des traitements et des doses d'apport (KM = poudrette de parc ; CFM = fumier de bovin traditionnel ; IFM = fumier de bovin amélioré ; COM = compost ; VCT = vermicompost ; ash = cendres de balles de riz ; hyperfos = fertilisant P minéral). En cours de valorisation.

Figure 34. Nombre de nématodes dans le sol 14 et 50 jours après un apport de matière fertilisante. Les valeurs pour les fientes sont 10 fois celles présentées sur le graphique. En cours de valorisation.

Figure 35. (A) Proportion de nématodes attirés vers le sol adhérent aux racines (RAS) ou non adhérent en fonction des variétés de riz pluvial (expérience en boîte de Pétri à trois compartiments). (B) Liens de parenté des variétés de riz. Nous n'avons observé aucune relation entre le lien de parenté et la réponse des variétés au nématode bactéricivore. (C) Taille d'effet de la réponse des variétés de riz (biomasse de la partie aérienne) à l'inoculation du nématode *Acrobelloides* sp. en microcosme sous serre après 28 jours de croissance. Seules les variétés OP et B22 présentent des réponses significatives aux nématodes. (D) Relation linéaire négative entre la taille d'effet des nématodes sur la biomasse de la partie aérienne du riz et la respiration du RAS. (E) Photographies du prélèvement du sol adhérent aux racines.

Figure 36. (A) Abondance des groupes trophiques de nématodes dans les quatre rotations différentes de l'année 1 de l'expérimentation (a) sous riz (RR) ou cultures de rotation (arachide pour RG, mélange sorgho-niébé pour RSC, et mélange féverole-crotalaire pour RVC) et en année 3 de l'expérimentation (b) sous riz en RR et les trois rotations (en sol ind.kg⁻¹). Les barres d'erreur sont des intervalles de confiance à 95 %. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$) entre les rotations pour chaque groupe trophique. (B) photographies des parcelles sous rotation ou sous riz. (Ripoche et al. 2021).

Figure 37. (A) Densité totale des nématodes des sols en fonction des 4 traitements : culture de riz en rotation avec du maïs avec labour sur les 15 cm du sol, sans (L_NS) ou avec (L_S) sarclage et rotation de riz/maïs en interculture avec du stylosanthes, sans (SCV_NS) ou avec sarclage (SCV_S). (B) Proportion des groupes trophiques en fonction des traitements. (C) Photographie aérienne du dispositif. (D) Photographie d'une parcelle montrant le carré non sarclé au milieu de la parcelle. (Rodenburg et al. 2020)

Figure 38. (A) Taille de l'effet (Cohen's d) des nématodes bactéricivores sur la croissance de la plante (riz) en fonction des pratiques agricoles sous riz pluvial (Itasy, Madagascar). Les ronds rouges sont les effets significativement négatifs alors que les ronds verts sont les effets significativement positif. (B) photographie d'une parcelle de riz avec des pois de terre en bordure. (C) photographie d'un nématode bactéricivore. D'après (Trap et al. 2021b).

Figure 39. Effet (en pourcentage) de la diversité végétale, de la fertilisation, des pesticides, du travail du sol et du système de culture par rapport à la pratique « témoin » respective sur les 9 paramètres majeurs de la nématofaune (Puissant et al. 2021; Villenave et al. 2022).

Figure 40. Page d'accueil du site SIPANEMA.

Figure 41. Représentation graphique du fonctionnement de SIPANEMA : les données d'entrées et de sorties de l'application. En jaune : les données scientifiques pour le calcul du RFB ; en vert : les données scientifiques pour le calcul du RPP ; en bleu : les données saisies pour l'utilisateur qui renseignent sur l'itinéraire technique de la parcelle étudiée.

Figure 42. Représentation schématique de l'attribution d'un risque sur le fonctionnement biologique pour une pratique donnée

Figure 43. Signification des 2 classes pour chacun des deux risques calculés par l'outil Sipanema : le risque sur le fonctionnement biologique (RFB) et le risque de pression parasitaire due aux nématodes phytoparasites (RPP).

Figure 44. (A) Biomasse de la partie aérienne du blé dur et de la tomate sous 400 et 900 ppm de CO₂ atmosphérique. (B) Réponse en % de la teneur en N dans le blé à floraison et maturité dans les racines, les fruits et la partie aérienne à l'augmentation du CO₂ atmosphérique. (C) Réponse en % de la teneur en N dans la tomate blé à floraison et maturité dans les racines, les fruits et la partie aérienne à l'augmentation du CO₂ atmosphérique. (D) Densité finale des nématodes sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂. (E) Masse moyenne des nématodes sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂. (F) Masse moyenne des adultes d'*Acrobeloides* sp. sous blé et sous tomate en fonction des traitements CO₂.

Figure 45. (A) Photographie d'un traitement comprenant 10 répétitions. (B) Réponse en % des teneurs en N à l'augmentation du CO₂ atmosphérique pour chaque variété, en fonction de la présence ou non des nématodes. (C) Réponse en % des teneurs en N à la présence des nématodes pour chaque variété, sous 400 et 900 ppm. (D) Réponse en % des teneurs en P à l'augmentation du CO₂ atmosphérique pour chaque variété, en fonction de la présence ou non des nématodes. (E) Réponse en % des teneurs en P à la présence des nématodes pour chaque variété, sous 400 et 900 ppm.

Figure 46. Variabilité de l'extrémité antérieure (cavité buccale) des nématodes.

Figure 47. Répartition des taxons dans la base de donnée NEMATRAIT en fonction des ordres et des familles. La base de donnée est en cours de valorisation.

Figure 48. Schéma illustrant l'ensemble des métriques calculées par NEMATOR.

Figure 49. Schéma général de mon projet de recherche sur le recyclage du P par la boucle microbienne, l'impact des pratiques agricoles et du changement climatique.

Figure 50. (A) Nombre d'articles publiés sur la thématique « effet des nématodes bactériovores sur les flux de nutriments à l'interface sol-plante » entre 1975 et 2022. (B) Fréquence des taxons de nématode bactériovores utilisés dans cette littérature. (C) Nombre d'articles publiés par an. (D) Durée des expériences en jours.

Figure 51. Diversité alpha, zeta et beta des nématodes bactériovores dans les parcelles sous cultures (715 sites) et forestières (167 sites). (A) Diversité alpha (nombre de Hill) et diversité Zeta sous culture et forêt. (B) Diversité phylogénétique, diversité Beta (turnover et nestedness) et indice de Maturité calculé sur les bactériovores uniquement. (C) Indices fonctionnels (richesse, evenness, divergence et dispersion sur les traits présentés dans la figure 49). (D) Fréquence des taxons de nématodes bactériovores.

Figure 52. Changement de la composition des traits des nématodes bactériovores sous cultures (en bleu) ou sous forêt (en vert). Valeur moyenne du trait dans la communauté. Base de donnée **Euronem** incluant 1789 communautés en Europe dont 715 sous cultures et 167 sous forêt. Les chiffres sous les traits correspondent à la taille d'effet ($\eta^2[H]$). Les étoiles indiquent si la taille d'effet est significative ou pas.

Figure 53. Changements des communautés de nématodes des sols le long de la chronoséquence Franz Josef. (A) Indice de maturité en bleu et parasitaires des plantes en orange. (B) Indice de structure en bleu et d'enrichissement en orange. (C) Community-weight mean des traits fonctionnels des nématodes bactériovores. Le premier site de cette chronoséquence est constitué de gravier nouvellement exposé. Le pic de biomasse de la végétation se produit vers 5 000 ans et le déclin de régression s'installe après 70 000 ans. La végétation du site le plus jeune est dominée par *Coriaria arborea* avec *Aristotelia serrata*, *Melicytus ramiflorus* et *Schefflera digitata*. Les sites à biomasse maximale sont dominés par *Dacrydium cupressinum*, *Metrosideros umbellata* et *Weinmannia racemosa*, tandis que les sites rétrogrades sont dominés par *Lepidothamnus intermedius*, *Manoao colensoi* et *Phyllocladus alpinus*. D'après Bokhorst et al. (2017).

Figure 54. Les différents mécanismes potentiellement impliqués dans les relations trophiques.

Figure 55. Structure projet Eco-NEMAR. L'approche générale tiendra compte simultanément de la diversité des communautés de nématodes et de la microflore auxiliaire (champignons nématophages et microflore bactérienne et fongique totale) de systèmes contrastés de production de tomate en plein champ et sous des structures protégées, en agriculture biologique, sous système agricole conventionnel et intégré. La comparaison portera sur un système conducteur et un système suppressif choisis a priori sur des critères de présence / absence de maladie causés par les NPP et avec l'expertise des producteurs et confirmée par des analyses pathologiques (niveaux de population de NPP). L'étude sera réalisée dans les zones irriguées de différentes localités de Souss- Région de Massa (sud du Maroc) représentant un gradient environnemental.

Figure 56. Sites d'études du projet incluant la France métropole, et plus particulièrement l'Occitanie, Madagascar (les hauts-plateaux) et le Maroc.

Liste des tableaux

Tableau 1. Liste des enseignements

Tableau 2. Synthèse de la production scientifique

Tableau 3. Liste non exhaustive des méthodes d'extraction chimique pour estimer le P phytodisponible.

Tableau 4. Réaction hydrolytique pour trois substrats et leur enzymes respectives et estimation de la proportion relative des facteurs qui contrôlent la disponibilité des substrats et des enzymes dans les suspensions de sol. La taille des boîtes est une estimation de la taille d'effet relatif pour chaque facteur par colonne. D'après (Jarosch et al. 2019).

Tableau 5. Ratios C:N:P des bactéries et des organismes bactériovores et taux théoriques de N et P excrétés. Les chiffres entre parenthèses renvoient aux références suivantes : (1) Cleveland & Liptzin 2007 ; (2) Xu et al. 2013 ; (3) Borkott 1988 ; (4) Ferris et al. 1998 ; (5) Crotty et al. 2013 ; (6) Sohlenius 1980.

Tableau 6. Liste des pratiques étudiées dans la méta-analyse.

Tableau 7. Les différents paramètres de la nématofaune, leurs significations et leurs valeurs optimales.

Tableau 8. Liste des traits dans NEMATRAIT.

Annexes

En annexe, j'ai fait le choix de présenter les cinq articles suivants :

- 2016 Trap J, Bonkowski M, Villenave C, Plassard C, Blanchart E. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant & Soil*. 398:1–24.

Il s'agit du premier article (Marschner Review) que j'ai porté sur la thématique de la boucle microbienne des sols et des rôles joués par les organismes bactériovores. Cette synthèse de la littérature nous a permis de prendre connaissance de l'état de l'art, d'amorcer une collaboration avec M. Bonkowski et d'identifier les pistes de recherche sur cette thématique.

- 2018 Ranoarisoa MP, Morel C, Andriamananjara A, Jourdan C, Bernard L, Becquer T, Rabeharisoa L, Rahajaharilaza K, Plassard C, Blanchart E, Trap J. Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 39-49.

Cet article est issu de la thèse de Patricia Ranoarisoa et du projet BAC-RIP (financement EC2CO). Nous avons pour la première fois utilisé l'approche isotopique du P couplée à l'inoculation des nématodes bactériovores dans un sol tropical pour identifier le rôle de la minéralisation du P organique dans l'effet positif des nématodes sur la nutrition en P de la plante. Il s'agit de ma première collaboration avec Christian Morel (UMR ISPA) qui m'a permis d'accroître considérablement mes connaissances sur le cycle du P.

- 2021 Puissant J, Villenave C, Chauvin C, Plassard C, Blanchart E, Trap J. Quantification of global impact of agricultural practices on soil nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*. 161: 108383.

Dans le cadre du projet IPANEMA et du contrat post-doctoral de Jeremy Puissant, nous avons réalisé une méta-analyse sur les effets des pratiques agricoles sur les nématodes des sols. Presque deux ans de travail ont été nécessaires pour produire cet article. Il présente une méthodologie rigoureuse pour synthétiser et hiérarchiser les effets des pratiques et permet d'identifier les pratiques trop peu étudiées encore actuellement. La base de donnée a été utilisée pour produire l'outil SIPANEMA et cet article a été traduit et publié dans Etude et Gestion des Sols.

- 2021 Trap J, Ranoarisoa P, Raharijaona S, Rabeharisoa L, Plassard C, Mayad E.L, Bernard L, Becquer T, Blanchart E. Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability*, 13(13), 7181.

J'ai choisi de présenter cet article car à mon sens il présente une forte originalité en tentant d'explorer les effets in situ des nématodes à l'aide d'une technique innovante de carottes non perturbées de sol. Cet article a permis également de faire le lien direct entre pratiques agricoles et activités (et non occurrence) des nématodes bactériovores. Je souhaite poursuivre cette approche à l'avenir même si elle est techniquement difficile à mettre en place.

- 2022 Brondani M, Plassard C, Ramstein E, Cousson A, Hedde M, Bernard L, Trap J. Morpho-anatomical traits explain the effect of bacterial-feeding nematodes on soil and plant functions. *Geoderma*, 425, 116068.

Cette étude, issue de la thèse de Margot Brondani et du projet ANR JCJC O-NEMATO-P, est la première à identifier des traits d'effet sur la mobilisation du P par les nématodes bactériovores. Il marque un tournant dans mon projet de recherche en initiant la prise en compte des effets 'species-specific' et en amorçant les effets de diversité.

Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions

Jean Trap · Michael Bonkowski · Claude Plassard ·
Cécile Villenave · Eric Blanchart

Received: 1 June 2015 / Accepted: 8 September 2015 / Published online: 19 September 2015
© Springer International Publishing Switzerland 2015

Abstract

Background Bacterivores, mostly represented by protists and nematodes, are a key component of soil biodiversity involved in soil fertility and plant productivity. In the current context of global change and soil biodiversity erosion, it becomes urgent to suitably recognize and quantify their ecological importance in ecosystem functioning.

Scope Using meta-analysis tools, we aimed at providing a quantitative synthesis of the ecological importance of soil bacterivores on ecosystem functions. We also intended to produce an overview of the ecological factors that are expected to drive the magnitude of bacterivore effects on ecosystem functions.

Conclusions Bacterivores in soil contributed significantly to numerous key ecosystem functions. We

propose a new theoretical framework based on ecological stoichiometry stressing the role of C:N:P ratios in soil, microbial and plant biomass as important parameters driving bacterivore-effects on soil N and P availability for plants, immobilization of N and P in the bacterial biomass, and plant responses in nutrition and growth.

Keywords Bacterivores · Protists, nematodes · Microbial loop · Plant growth · Plant nutrition · Ecological stoichiometry · Meta-analysis

Introduction

Soils are some of the most biologically diverse environments, encompassing about 25 % of global biodiversity in terms of species (Coleman and Wall 2015; Decaëns 2010). One gram of soil can host 6000 different bacterial genomes, several meters of fungal hyphae and a wide range of protists, nematodes, enchytraeids or mites (Jones et al. 2009; Lavelle and Spain 2001; Wall et al. 2010). Through their activities, soil organisms ensure key soil functions (Barrios 2007; Brussaard et al. 2007; Wagg et al. 2014) and contribute to many ecosystem services (de Vries et al. 2013; Kibblewhite et al. 2008).

Unfortunately, soils are also among the most threatened environments in terms of biodiversity loss (Kibblewhite 2012). Many threats (soil erosion, land use change, overexploitation, pollution, biological invasion, etc.) have been identified as directly disturbing soil organism abundance, distribution and activity (Bossio

Responsible Editor: Philippe Hinsinger.

J. Trap (✉) · E. Blanchart
Institut de Recherche pour le Développement – UMR Eco&Sols, 2
Place Viala, 34060 Montpellier, France
e-mail: jean.trap@ird.fr

M. Bonkowski
Department of Terrestrial Ecology, Institut of Zoology, University
of Cologne, D-50674 Köln, Germany

C. Plassard
Institut National de Recherche Agronomique – UMR Eco&Sols, 2
Place Viala, 34060 Montpellier, France

C. Villenave
ELISOL Environnement, 10 avenue du Midi,
30111 Congénies, France

et al. 2005; Dupouey et al. 2002; Foley et al. 2005; Gardi et al. 2013; Pimentel 2006; Schlaghamersky et al. 2014). A thorough understanding of the many roles of soil biodiversity is required in order to predict how these threats could damage ecosystem services accomplished by soil organisms.

A key component of soil biodiversity involved in soil fertility and plant productivity are bacterivores (Bardgett et al. 1999; Bonkowski 2004; Bonkowski et al. 2009; Brussaard 1997). These bacterivores are mostly represented by protists and nematodes (Rønn et al. 2012). Bacterivorous soil protists are generally unicellular heterotrophic eukaryotes, that were traditionally grouped into ciliates, flagellates, naked amoebae and testate amoebae (Darbyshire 1994). However, recent molecular studies reveal an enormous taxonomic diversity in soils (Geisen et al. 2014; Geisen et al. 2015), and only the ciliated protists are monophyletic, while flagellated, and naked, and testate amoeboid morphotypes repeatedly originated during protist evolution (Adl et al. 2005; Adl et al. 2012).

Despite their small size (average size 2–50 μm), protists can largely contribute to total soil faunal biomass (Bonkowski 2004). Nematodes are small multicellular eukaryotes (0.03–1 mm size range) and form a highly diverse monophyletic group including about one million species (Lamshead 1993), making this phylum one of the most diverse animal taxa on Earth (Lamshead et al. 2004). Both bacterial-feeding protists and nematodes are widely distributed in terrestrial ecosystems and successful colonizers of different soil niches (Cowling 1994; Geisen et al. 2014). It has been estimated that tens of millions of protists and hundreds of thousands of nematode individuals co-exist in only one forest square meter (Cowling 1994; Foissner 1999; Yeates 2007; Yeates 2003). Still, they remain poorly studied in comparison to other soil taxa (Coleman and Wall 2015; Couteaux and Darbyshire 1998). Only a fraction of protist and nematode species have been described yet, and their biology and ecology remain poorly known (Brussaard et al. 2007). It thus becomes urgent to suitably recognize the species and to quantify their ecological importance for the functioning of ecosystems.

Here, as a complement to detailed reviews published in the past (Bonkowski 2004; Bonkowski and Clarholm 2012; Bonkowski et al. 2009; Chen et al. 2007), we aimed at providing a quantitative synthesis of the ecological importance of bacterivores in soil on ecosystem

functions using meta-analysis tools. We intended to produce an overview of the ecological factors that are expected to drive the magnitude of their effects on ecosystem functions. Lastly, we propose a new theoretical framework based on ecological stoichiometry stressing the role of C:N:P ratios in soil, microbial and plant biomass as important parameters driving bacterivore-effects on soil N and P availability for plants, immobilization of N and P in the bacterial biomass, and plant responses in nutrition and growth.

Meta-analysis - data sources, extraction and analysis

We investigated the literature published in peer-reviewed journals before December 2014 through computer searches in Google Scholar and ISI Web of Knowledge with no restriction on the year of publication. We used the following key-words (alone or in combination): soil, biodiversity, bacteria, bacterivore, bacterial-feeders/grazers, protozoa, protists, nematodes, predators, mycorrhiza, earthworms, nodules, nutrient, nitrogen, phosphorus, microbial loop. We also searched studies in the reference lists of relevant articles and reviews. We selected studies that (i) tested the effects of bacterivores (protists or nematodes) on ecosystem functions by successfully manipulating soil bacterivores under controlled experimental conditions, (ii) measured at least one function of interest, and (iii) reported means of treatment and control. In other words, we selected studies that carefully manipulated soil bacterivores to detect causal relationships between these organisms and ecosystem functions. We thus excluded field studies that monitored soil bacterivore population changes after perturbation or during seasonal cycles, and estimated the role of bacterivores using correlative analyses. These studies could not be included for calculating an effect size. For the same reasons, we also excluded studies that eliminated soil bacterivores by adding biocides in the soil, freezing or sieving the soil without measuring the success of the elimination, studies comparing low versus high soil bacterivore densities without significant difference and modelling studies.

We analyzed the effects of bacterivores on 18 microbial and plant functions: soil microbial biomass (measured by fumigation or substrate-induced respiration), soil bacterial number (measured by plate counting), soil microbial basal respiration, microbial metabolic quotient (microbial respiration divided by microbial

biomass carbon), soil phosphatase activity, soil net N mineralization, soil net P mineralization, plant growth (shoot and root biomass, shoot:root ratio) and plant nutrition (total N and P amounts expressed in mg-N or mg-P plant⁻¹ and concentrations in shoot and root expressed in mg-N or mg-P g⁻¹). For each study, we recorded the mean values of these functions in presence/absence of bacterivores as well as experimental information (soil parameters, species, protocols, etc.). These data were extracted directly from tables, the text or figures using PlotDigitizer 2.6.4 software.

For each observation, we calculated the individual effect size (ES_i) from the natural log of the response ratio using Eq. 1 (Hedges et al. 1999).

$$ES_i = \text{Ln} (T_i/C_i); \quad (1)$$

where “T” was the treatment mean (presence of bacterivores) and “C” the control mean (absence of bacterivores) for the observation *i*.

This metric reflects a relative change in a function due to the presence of bacterivores. Positive and negative ES_i indicated respectively a positive and a negative effect of bacterivores on the function of interest. We then calculated the mean effect size (ES_m) using the Eq. 2 and estimated the 95 % confidence interval around the ES_m using bootstrapping (999 iterations).

$$ES_m = (\sum ES_i)/n; \quad (2)$$

with “n” the total number of observations

ES_m was considered significant ($P < 0.05$) if its 95 % confidence intervals did not overlap with zero. For a more intuitive understanding of the effects of bacterivores on functions, we also calculated the percentage of change from control (%CC) from the ES_m. We also tested the effect of the medium used by the experimenters in their studies. To do so, we split the database into 4 groups according to the medium: “agar” (or agarose), “humus”, “sand” (mixed with organic matter or with nutrient solution) and “soil” (alone or amended with sand, organic matter and/or nutrient solution). We then calculated ES_m for each group and tested for significance among groups using the Kruskal-Wallis test at the $P < 0.05$ level.

We also determined whether the presence of mycorrhizal fungi altered bacterivore-effects on plant nutrition and growth. We collected data from studies comparing the effects of bacterivores in the rhizosphere of plants infected or not by mycorrhizal fungi (7 studies, 14

observations). We did not include studies where the control (non mycorrhizal plant) was lacking. For each observation, we calculated the ES_i for mycorrhizal and non-mycorrhizal plants and we tested for significant difference in ES_m using the Kruskal-Wallis test at the $P < 0.05$ level.

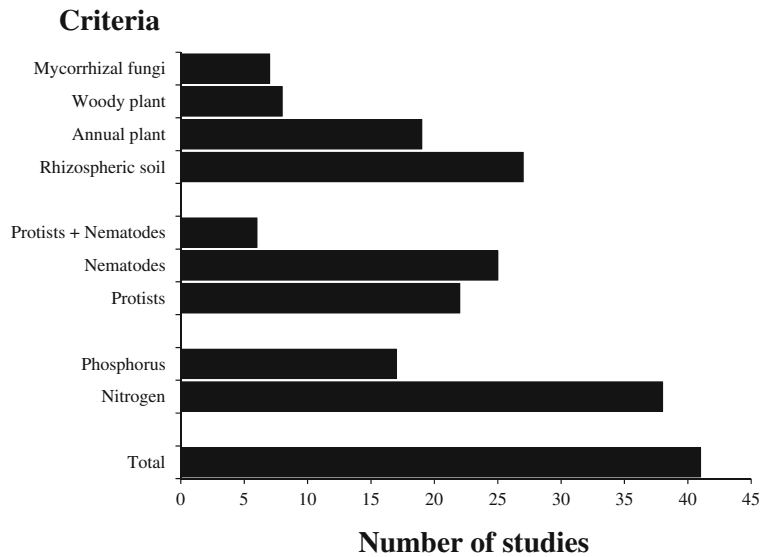
Linear meta-regressions were performed to test the relationships between the bacterivore-induced effect size on total N (or P) amount in shoot (or root) (responses variables) and the bacterivore-induced effect sizes on shoot (or root) N (or P) concentration and shoot (root) biomass (explanatory variables). 95 % confidence intervals were calculated for each regression. The normal distribution of residuals was tested using Shapiro test. Finally, we searched for publication bias using funnel plots. We tested the significance (P -value < 0.05) of regression between the bacterivore-induced ES *versus* the inverse sample size of the study for each function (Peters et al. 2006). A significant regression indicated that the funnel plot was asymmetric, corresponding to possible publication bias, which was the case only for respiration (P -value: 0.02). We also tested the relationships between experiment duration, which ranged from 3 to 561 days, and ES_m values using regression. Except for the concentration of N in roots, we did not find any effect of experiment duration on ES_m.

Quantitative synthesis of soil bacterial-bacterivore literature

We collected 41 experimental studies published since 1977 investigating the effects of soil bacterivores on ecosystem functions (Appendix). Among them, 38 and 17 studies investigated effects of bacterivores on N and P concentrations (either in soil or plant tissues), corresponding to ~93 and ~41 % of reported studies, respectively (Fig. 1). Around 66 % of experimental studies co-inoculated bacteria and bacterivores in the rhizosphere of plants, using either herbaceous (73 %) or woody (27 %) species. According to our literature survey, in a period of 37 years, only 1.1 papers per year on average focused on the ecological functions accomplished by these organisms (without taking into account reviews and books).

This apparent lack of interest in soil bacterivores can be explained by the difficulties involved in observing, characterizing (extraction, enumeration and description)

Fig. 1 Number of studies included in the meta-analysis (total and per criteria)



and manipulating these small-sized organisms in comparison to larger soil fauna (e.g. arthropods or earthworms) (Cowling 1994; Ekelund and Rønn 1994; Griffiths and Ritz 1988). This is particularly true for protists because the majority of taxa cannot be extracted from soils, and our taxonomic knowledge is mostly restricted to few cultivable species (Ekelund and Rønn 1994; Foissner 1999). Furthermore, this practical difficulty is enhanced by the heterogeneous and opaque nature of soils at the micro-spatial scale in contrast to aquatic environments. Soil protozoology and nematology thus require specific taxonomic skills and time-consuming microscopy in addition to expensive equipment (high-quality light-, or electron-microscopy). These methodological drawbacks together with the difficulties working under strictly sterile conditions have certainly constituted the main obstacles in the establishment of soil micro-food web experiments.

We also noted that contrasting experimental protocols have been used in these studies. Experimenters used various types of medium (agar, sand, humus or soil) or experimental devices (Petri dishes, glass tubes, rhizoboxes or pots) for the growth of organisms (Table 1). The amount and composition of organic amendments and nutrient solutions were also highly different among studies as well as the choice of model species and the duration of the experiment (from 2 to 561 days). This high diversity in protocols made the identification of factors that are likely to drive bacterivore-effects more difficult. On the other hand, it

also allowed us to estimate an overall bacterivore-effect representative of a wide range of environmental conditions.

Bacterivore-effects on the soil microbial community and nutrient availability

Microbial biomass

The presence of bacterivores usually induced a reduction in soil microbial biomass or bacterial abundance (Anderson et al. 1978; Coleman et al. 1977; Darbyshire et al. 1994; Elliott et al. 1979; Zwart and Darbyshire 1992). However, a number of studies showed that the presence of bacterivores could lead to higher bacterial abundance (and biomass) due to a strong reduction of senescent cells (Elliott et al. 1980; Ingham et al. 1985; Sundin et al. 1990). The global effect of grazing on the soil microbial biomass and bacterial abundance estimated by the meta-analysis was -16 and -17 % of control, respectively (Fig. 2).

The effect of bacterivores on bacterial abundance has been shown to vary according to bacterivore species (Ingham et al. 1985; Postma-Blaauw et al. 2005), soil texture (Elliott et al. 1980), incubation time (Elliott et al. 1980), supply and availability of labile carbon (Anderson et al. 1978; Elliott et al. 1980) or nitrogen (Baath et al. 1981) and identity of bacterial taxa (Glücksman et al. 2010; Griffiths et al. 1999; Rønn

Table 1 Effects of bacterivores on plant root parameters (% of control)

References	Years	Plant species	Bacterivores	Modalities within studies	Root architecture (min–max) ^a			
					Length (m)	SRL (m g ⁻¹)	Area (m ²)	Tips (number)
Jentschke et al.	1995	<i>Picea abies</i>	Protist	– <i>Lactarius rufus</i>	135–180	38–70		130–220
				+ <i>Lactarius rufus</i>	22–45	2–36		30–45
Bonkowski et al.	2001	<i>Picea abies</i>	Protist	– <i>Paxillus involutus</i>	62	56		50
				+ <i>Paxillus involutus</i>	32	–32		32
Bonkowski & Brandt	2002	<i>Lepidium sativum</i>	Protist	Main roots	15			
				Lateral roots	421			286 ^b
Kreuzer et al.	2006	<i>Oryza sativa</i>	Protist	Total roots	17			–37 ^b
				Root diameter >4 mm	–43			–56 ^b
				Root diameter <4 mm	195			1140 ^b
Herdler et al.	2008	<i>Oryza sativa</i>	Protist	– <i>Glomus intraradices</i>		–27		
				+ <i>Glomus intraradices</i>		–15		
Krome et al.	2009	<i>Lepidium sativum</i>	Protist	Agar medium				100
				Soil medium	28–62			88–91
Irshad et al.	2011	<i>Pinus pinaster</i>	Nematode	–			–18	3
Cheng et al.	2011	<i>Oryza sativa</i>	Nematode	Day 14	14–22			26–43
				Day 20	2–15			–3–12
Irshad et al.	2012	<i>Pinus pinaster</i>	Nematode	– <i>Hebeloma cylindrosporium</i>	37–41		20–35	31–46
				+ <i>Hebeloma cylindrosporium</i>	20–32		16–20	18–36
Koller et al.	2013b	<i>Plantago lanceolata</i>	Protist				31	
Ranoarisoa et al.	2015	<i>Pinus pinaster</i>	Nematode	– <i>Hebeloma cylindrosporium</i>	7–32		9–22	1–15
				+ <i>Hebeloma cylindrosporium</i>	6–31		2–23	4–23
Mean					56	16	16	96

^a Specific root length (SRL)^b Number of tips estimated from number of roots

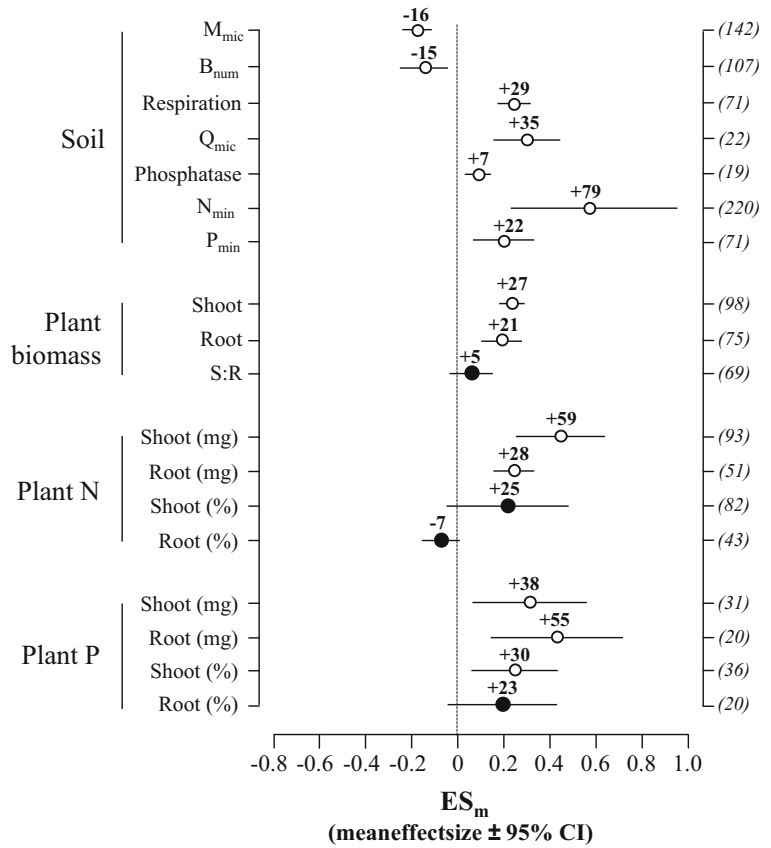
et al. 2002; Xiao et al. 2010), showing that differences in bacterivore-effects are multifactorial. Certainly the long co-evolution between bacteria and protists has a major influence on the evolution of prey-capture mechanisms (Parry 2004) and bacterial defense strategies (Jousset 2011; Matz and Kjelleberg 2005).

Microbial composition

The whole composition of the soil microbial community drastically changed in the presence of protists (Bonkowski et al. 2011; Ekelund et al. 2009; Griffiths et al. 1999; Koller et al. 2013c; Rønn et al. 2002; Rosenberg et al. 2009) and bacterial-feeding nematodes (Blanc et al. 2006; Djigal et al. 2010; Djigal et al. 2004; Postma-Blaauw et al. 2005). Most published studies have a coarse taxonomic resolution limiting our ability to

assess accurately grazing effects on microbial composition. Usually, the presence of bacterivores changed the relative abundance of dominant bacterial populations (Djigal et al. 2004), often increasing the proportions of bacteria that are grazing-protected, either by physical means, such as gram-positive bacteria (Griffiths et al. 1999; Rønn et al. 2002; Weekers et al. 1993) and those that make filaments such as actinomycetes (Rosenberg et al. 2009), or by chemical means (Jousset et al. 2009; Jousset et al. 2010; Jousset et al. 2008; Mazzola et al. 2009). The ability of bacterivores to alter the composition of the microbial biomass can feed back on microbial function, such as nitrification (Djigal et al. 2010; Jousset et al. 2006) or phosphatase activity (Djigal et al. 2004; Gould et al. 1979). For instance, using a DGGE technique based on PCR amplification of the *amoA* gene, Xiao et al. (2010) found a significant shift in the community

Fig. 2 Mean effect sizes (ES_m) of bacterivores on ecosystem functions. White and black circles indicate significant (different from zero) and non-significant ES_m , respectively. Horizontal bars correspond to 95 % confidence intervals. Bold numbers above circles specify the ES_m expressed as % of control (%CC). Italic numbers between brackets specify the total number of observations for each function. M_{mic} : microbial biomass; B_{num} : bacterial number; Q_{mic} : microbial metabolic quotient; N_{min} : net N mineralization; P_{min} : net P mineralization; S:R : shoot:root ratio



composition of ammonia-oxidizing bacteria (AOB) from *Nitrosospira* sp. to *Nitrosomonas* sp. in presence of bacterivorous nematodes.

Selective grazing of cells has been proposed as the main mechanism causing a shift in microbial composition in the presence of protists (Bonkowski et al. 2009). Bacteria evolved different means to become grazing-resistant, which can be grouped in physical protections such as bacterial shape and size (Bjornlund et al. 2012), cell wall resistance, and the ability of cells to form micro-colonies, filaments or biofilms (Bonkowski et al. 2009; Jousset 2011); and chemical protections, such as the production of pigments (Weekers et al. 1993) or of specific toxins (Jousset et al. 2006; Jousset et al. 2009; Mazzola et al. 2009). In particular, the latter have been identified as main drivers of changes in bacterial community composition, since bacterivores have been shown to consume preferentially the competitors of the grazing-resistant taxa (Jousset et al. 2008). Protists have different sensitivities towards secondary metabolites produced by bacteria (Jousset et al. 2006). For instance, Jousset et al. (2006) found that the growth of *Vahlkampfia* sp. (amoeba), *Neobodo designis*

(flagellate) and *Colpoda steinii* (Ciliate) on *Pseudomonas fluorescens* CHA0 and different exoproduct-deficient mutants was not similar among protists. The differences in growth rates of bacterivorous protist (Ekelund 1996; Weekers et al. 1993) and nematode populations (Anderson and Coleman 1981; Blanc et al. 2006; Venette and Ferris 1998) according to bacterial species suggest also that the digestibility and nutritional values of preys constitute an important trait involved in bacteria-bacterivore interactions (Pussard et al. 1994).

On the other hand, bacterivores have developed different forms of feeding (direct interception, grasping, filter-, diffusion- or raptorial feeding); this appears as an important trait involved in selective grazing aptitude (Parry 2004; Rønn et al. 2012; Weisse 2002). While ciliates move out of toxic biofilms, amoebae graze directly within biofilms and grasping and raptorial feeders rather rely on bacteria they can dislocate from biofilm surfaces, while diffusion and filter feeders rely on the free-swimming bacteria (Rønn et al. 2012). In addition, certain bacterivore nematode taxa evolved a grinder in the terminal bulb which serves for crushing trapped

bacteria (Fürst von Lieven 2003), thus providing a physical means to consume bacteria with thick cell walls that are largely undigestible for other bacterivores, like gram-positive bacteria.

Because bacterial-feeding nematodes can ingest around 20 cells at each suction (Ferris et al. 1997), it appears unlikely that they actively select for specific prey taxa as protists do. Jousset et al. (2009), using mixed populations of mildly toxic wild-type and non-toxic *gacS*-deficient mutants of *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in batch and rhizosphere systems, showed that the diet composition of the nematode *Caenorhabditis elegans* did not vary with changes in the frequency of the two bacterial strains, confirming its lack of selective ability compared to *Acanthamoeba castellanii* that clearly preferred the non-toxic bacterial mutants. Accordingly, bacterial-feeding nematodes are more likely to alter bacterial community composition through passive mechanisms. The high variations in the head shape of Cephalobidae species recorded by De Ley (1992) supports this hypothesis. He investigated in detail how the shape of the labial probolae and the development of cephalic probolae at the nematode head allow passive food specialization, thereby optimizing niche partitioning among co-occurring bacterivore nematode species. According to the shape of their probolae, nematode species may thus change the size of different bacterial populations, and may alter biological interactions among bacteria, leading to bacterial community composition shifts. Lastly, bacterivorous nematodes have been suggested to modify the amount and composition of rhizodeposits, especially carbohydrates which increased 2.6 times in presence of nematodes, and to increase the allocation of net carbon production in rhizodeposition (Sundin et al. 1990). This can in turn feed back on the composition of the bacterial community (Benizri et al. 2002; Puglisi et al. 2013).

Microbial activity and nutrient availability

The presence of bacterivores generally enhances the overall microbial activity and turnover (Alphei et al. 1996; Coleman et al. 1978; Djigal et al. 2004; Kuikman et al. 1990). The meta-analysis revealed that the presence of bacterivores significantly increased soil microbial basal respiration and microbial turnover, measured as microbial metabolic quotient (respired-carbon relative to microbial biomass carbon) by +29 and 35 % of control, respectively (Fig. 2). It is thus possible that

the microbial carbon-use efficiency decreases in presence of bacterivores (Manzoni et al. 2012; Sinsabaugh et al. 2013). The main mechanisms are that (i) bacterivores can ingest senescent bacteria and contribute to maintain younger bacteria cells with higher metabolic activity (see discussion in Bonkowski (2004)) and (ii) they release undigested food particles, labile carbon and nutrients making the medium more favorable for bacterial re-growth (Griffiths 1994; Pussard et al. 1994).

The effects of bacterivores on microbial communities have strong consequences for soil nutrient availability (Clarholm 1985a; Koller et al. 2013b; Kuikman and Van Veen 1989; Xiao et al. 2010). We found that the presence of bacterivores almost doubled soil N (N_{\min}) mineralization ($\times 1.8$ in absence of plants) (Fig. 2). Two main pathways of bacterivore-effects on soil nutrient availability do exist simultaneously: excretion of nutrients (direct way) according to the consumer-driven nutrient recycling theory (Elser and Urabe 1999) and stimulation of the microbial activity and turnover as quoted earlier (indirect way).

Using stable isotopes, Crotty et al. (2013) found that soil protists only have a production efficiency of 37 %. Ferris et al. (1997) found higher production efficiencies (ranging from 58 % to 86 %) for eight bacterivore nematodes species. Because bacterivores have to maintain stoichiometric homeostasis relative to their food, and loose carbon due to respiration, a great part of the ingested N will be ultimately released by bacterivores (Anderson et al. 1983; Darbyshire et al. 1994; Ferris et al. 1997; Ferris et al. 1998). Borkott (1989) found mass C:N ratios of 3.5:1, 4.7:1 and 5.6:1 for *Naegleria gruberi* (amoeba), *Colpoda steinii* (ciliate) and *Rhabditis* sp. (bacterivore nematode), respectively. Using recent values of global soil microbial stoichiometry (mass C:N ratios ranging from 5.5:1 to 7.4:1) (Cleveland and Liptzin 2007; Xu et al. 2013) and production efficiencies from Crotty et al. (2013) and Ferris et al. (1997), we calculated, using the same procedure as Griffiths (1994) and Ferris et al. (1997), that theoretical ranges of N excretion would be 23–32 %, 43–49 % and 9–20 % of assimilated-N for amoebae, ciliates and nematodes, respectively. The C:N ratios of both bacteria and bacterivores will thus directly influence the amount of assimilated-N excreted by the bacterivores (Elser and Urabe 1999).

Furthermore, the presence of bacterivores will increase microbial respiration and turnover (Coleman et al. 1978; Levrat et al. 1992), leading to lower microbial C:N ratio. In addition, the C:N ratio of bacteria determines the

respiration rates in presence of bacterivores, with C-losses increasing at decreasing C:N ratios (De Telegdy-Kovats 1932) leading to higher N release by bacterivores at narrow C:N ratios of the prey. However, the soil microbial biomass C:N:P has been shown to be relatively stable compared to its resource (Cleveland and Liptzin 2007; Xu et al. 2013); and microbes keep strict homeostasis in respect to nutrient availability in soils (Griffiths et al. 2012). To maintain their stoichiometry, microbes can regulate their nitrogen-use efficiencies by releasing elements in excess depending on their carbon-use efficiency (Mooshammer et al. 2014a). The excess N may then become available for roots in presence of bacterivores (Kuzuyakov and Xu 2013).

However, small changes in microbial biomass stoichiometry can occur after shifts in the microbial community structure (Fanin et al. 2013) and over-saturation of microorganisms with P has been observed in soils with high P levels (Griffiths et al. 2012). Fast-growing bacteria (copiotrophs) have been suggested to exhibit lower biomass C:N:P ratios (higher nutrient requirements) than slow-growing ones (oligotrophs) (Elser et al. 2003; Hodge et al. 2000). In line of the growth rate hypothesis (Elser et al. 2003), N:P ratios in organism decrease with increasing growth rates due to elevated demands for P for the synthesis of P-rich ribosomes. Therefore, shifts in the dominance of fast- or slow-growing bacteria induced in presence of bacterivores can transfer to shifts in microbial biomass stoichiometry, with important consequences on the content of N and P available for plant growth. It is important to note that the strict homeostatic behavior of the microbial biomass C:P ratio has been observed with the concentration of available P in soil rather than with total soil P (Griffiths et al. 2012). The experimenter's ability to quantify, using different chemical extractors, the size of C, N and P pools available for bacteria is thus crucial for the evaluation of soil bacterial biomass stoichiometric behavior.

Ferris et al. (1998) calculated that bacterial-feeding nematodes excreted $\text{NH}_4\text{-N}$ with rates ranging between 0.0012 and 0.0058 $\mu\text{g-N ind.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ according to species, but in addition, considerable amounts of organic N can be released by nematodes (Anderson et al. 1983). Wright (1975) found that that 3–14 %, 15–34 % and 35–45 % of the total N (mean 13.7 $\mu\text{moles N g}^{-1}$ nematode fresh wt h^{-1}) liberated in Ringer solution by the nematode *Panagrellus redivivus* were composed of urea, amino acids and proteins, respectively, while ammonium contributed 23–35 % of total N-

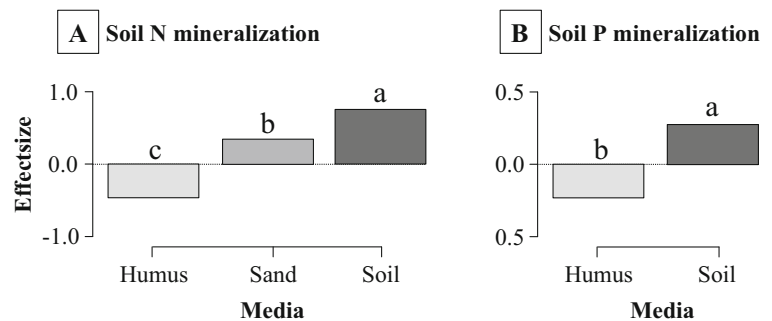
release. Large releases of organic N (in total and in proportion of total N) by nematodes may occur when nematodes exhibit high nitrogen-use efficiency in order to balance their stoichiometry to bacterial biomass C:N:P ratios, explaining why Anderson et al. (1983) observed declines in excretion of organic N with decreasing resource availability (i.e. when nematode populations became older). Knowing that dissolved organic N (especially low molecular weight N compounds) can be re-used by soil bacteria or taken up by plants (Gallet-Budynek et al. 2009; Nasholm et al. 2009; Neff et al. 2003), bacterivore-effects on soil N availability likely have been under-estimated because experimenters generally focused only on NH_4 .

Interestingly, we found a great variability in ES_i for N_{min} as shown by the 95 % confidence interval. In parallel, we found that when the substrate used in experiments was soil, the ES_m was very high in comparison to humus, while in sand it exhibited intermediate values (Fig. 3a). Humus had the highest mass C:N ratios (mean $\sim 39:1$) while soils had the lowest ones (mean $\sim 15:1$) and sand exhibited intermediate values (mean $\sim 20:1$). We therefore suggest that bacterial growth in substrates with high C:N ratios (humus), and in absence of living roots, will be mostly limited by N, leading to rapid immobilization of N released by bacterivores. In contrast, in substrate with low C:N ratios (soil), bacterial growth will be limited by C and bacterial N immobilization should decrease (Ferris et al. 1998).

We also found that protists exhibited significant higher effects than nematodes on N_{min} but the highest values were found when both bacterivore groups were present in the microcosms (Fig. 4a). Accordingly, the choice in bacterivore species appears as an important experimental parameter explaining the magnitude of bacterivore-effects on N_{min} . The broad classification of bacterivores is by far not accurate enough to predict how bacterivores impact soil N cycling. For instance, Ferris et al. (1998) found high variation of different nematode species to net N mineralization. Predicting bacterivore-effects on nutrient availability therefore remains difficult, especially when a mixture of bacterivore species is used.

Applying the same stoichiometric reasoning as for N (Borkott 1989; Cleveland and Liptzin 2007; Crotty et al. 2013; Ferris et al. 1997; Xu et al. 2013), theoretical ranges of excess-P excretion would be 27–48 %, 73–81 % and 66–76 % of assimilated-P for amoebae, ciliates and nematodes, respectively. These estimates are

Fig. 3 Changes in bacterivore-induced effect size (mean) on soil net N (a) and P (b) mineralization according to media types used in experimental studies. Letters (*a* and *b*) indicate significant differences in ES_m between media types according to a Kruskal-Wallis test at $P < 0.05$



higher than for N (except for nematodes) while, in the meta-analysis, we found lower bacterivore-effects on P mineralization (P_{min}) (22 % of control) in comparison to N (Fig. 2).

The theoretical liberations of N and P by bacterivores did not take into account biotic (microbial immobilization, microbial carbon-use efficiency, resource stoichiometry, etc.) and abiotic processes (adsorption of P, leaching of N, etc.) occurring after nutrient excretion by bacterivores, thus differentiating *gross* from *net* effects of bacterivores on nutrient availability. In humus (where the C:P ratio is high), the bacterivore-effect on P_{min} was negative, while in soil (where the C:P ratio is low) we found a positive effect of bacterivores on P_{min} (Fig. 3b). Hence, in a high C:P ratio environment, bacterial growth may be mostly limited by P and rapid

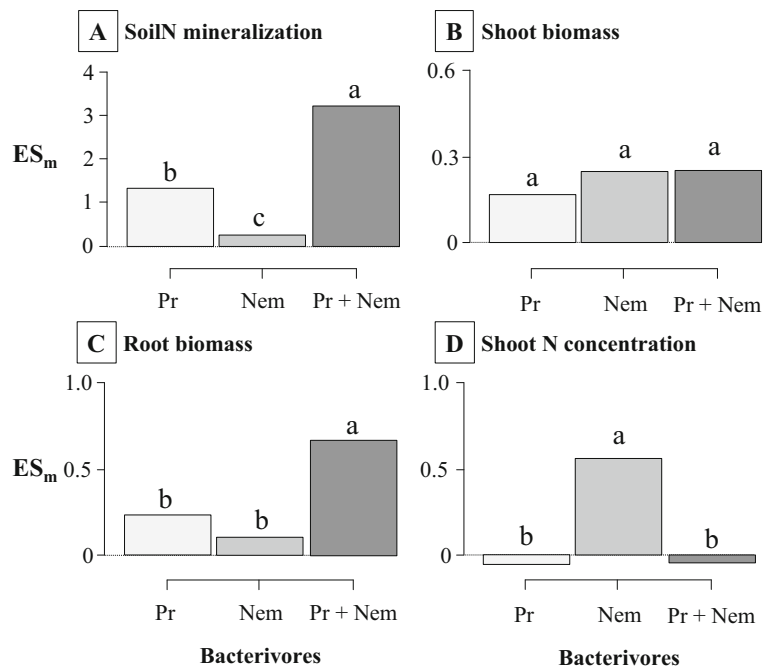
immobilization of excreted P from bacterivores may have occurred. However, in contrast to N, P is poorly mobile in the soil solution and can be rapidly adsorbed by soil colloids (Hinsinger et al. 2011), reinforcing rapid immobilization of P in the microbial biomass and hampering the overall positive net effect of bacterivores on P_{min} .

Bacterivore-effects on plant performance

Plant growth and root architecture

Positive effect of bacterivores on plant growth have been observed for both herbaceous (Alpei et al. 1996; Djigal et al. 2004; Krome et al. 2009a) and woody

Fig. 4 Changes in bacterivore-induced effect size (mean) on shoot N mineralization (a), root biomass (b) and shoot N concentration (c) according to the presence of bacterial-feeding protists (Pr), nematodes (Nem) alone or together (Pr+Nem). Letters (*a* and *b*) indicate significant difference in ES_m among media types according to a Kruskal-Wallis test at $P < 0.05$



(Bonkowski et al. 2001b; Irshad et al. 2011; Jentschke et al. 1995) plant species (Table 1). Our meta-analysis revealed a significant effect of bacterivores on shoot (+27 % of control) and root biomass (+21 % of control) without affecting the shoot:root ratio (Fig. 2). Interestingly, the 95 % confidence interval did not exhibit huge variation though many ecological factors have been suggested in the literature to affect bacterivore-effects on plant growth. Both, protists and nematodes induced root growth of similar magnitude, but when both were present, their effects were significantly larger (Fig. 4c). We did not find such an additive effect for shoot biomass (Fig. 4b; P -value=0.109).

Besides biomass, the presence of protists in the rhizosphere of plants has been shown to alter profoundly root architecture by promoting lateral root production (Jentschke et al. 1995; Kreuzer et al. 2006) (Table 1). Based on 11 studies, we found that bacterivores increased the number of root tips by 96 % of control. However, this positive effect was greatly variable among studies (Table 1). Shifts in root architecture were also observed for bacterial-feeding nematodes but to a lesser extent than for protists (Cheng et al. 2011; Irshad et al. 2012; Irshad et al. 2011). For instance, while protists increased the number of root tips on average by a factor of 2.5, nematodes only increased the number of tips by a factor of 1.2 (Table 1). The presence of mycorrhizal fungi usually reduced the bacterivore effect on root length, specific root length, root area and number of root tips.

Plant nutrition

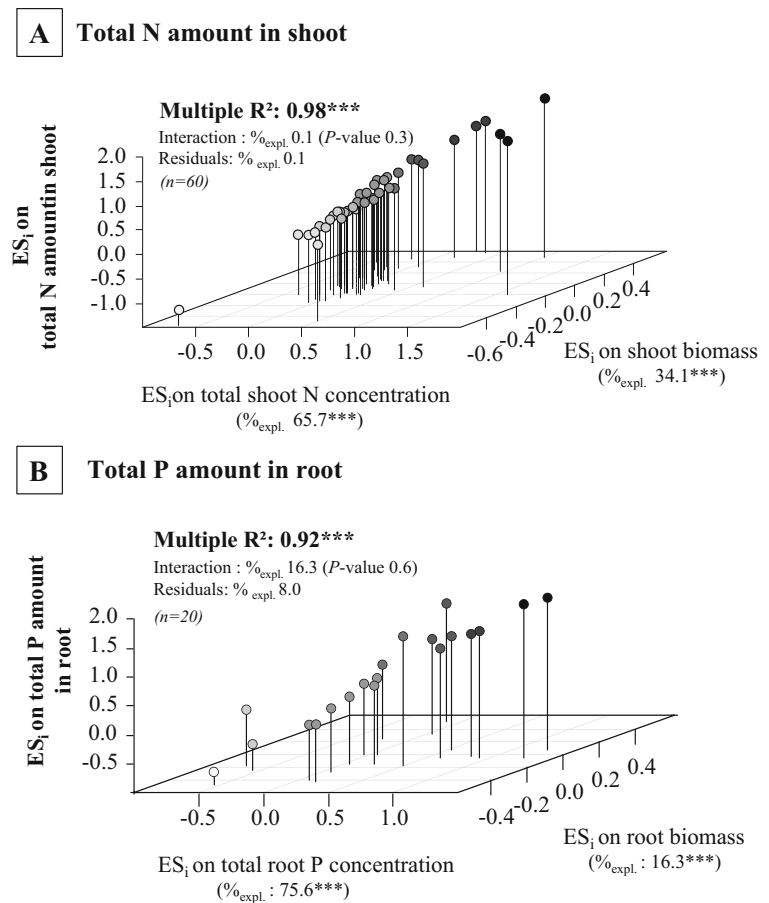
We found substantial bacterivore-effects on the total amount of N in shoots and roots, *i.e.* +5 and +28 % of control (Fig. 2). Although the increase of plant N concentration in shoots by bacterivores was large (+25 % of control) it was highly variable and not different from 0 (non-significant effect on this variable). By conducting linear meta-regressions, we found that ~34 % ($P<0.001$) and ~65 % ($P<0.001$) of the total variance of ES_m on total N amount in shoot (response variable) was explained by bacterivore-effect on shoot biomass and shoot N concentration (explanatory variables), respectively, without significant interaction between the two explanatory variables (Fig. 5a). These results imply that in some experimental conditions, bacterivores enhanced the total shoot N amount by increasing the shoot N

concentration while in others, bacterivores increased the shoot N amount by increasing shoot biomass, explaining why we found high variance in ES_m for shoot N concentration. Exceptions are the studies by Kuikman et al. (1991) and Alphei et al. (1996) where increased plant biomass production in presence of protists or nematodes was neither paralleled by an increased total uptake of plant N, nor by increased concentrations of N.

Interestingly, we found higher shoot N concentrations in experiments with bacterial-feeding nematodes than with protists (Fig. 4c). These results suggested that the increase in total shoot N amount was mostly caused by higher N concentrations in plant tissue when nematodes were inoculated. Together with the lower effects of nematodes on root architecture, the data suggest different mechanisms of plant responses to bacterivore nematodes or protists, and might explain why the combined effects of both bacterivore groups were generally larger than the effects of either group alone.

In respect to P, we found that bacterivores increased the total amount of P in shoots and roots by 38 and 55 % of control, respectively (Fig. 2). The data suggest differences in the internal plant cycling of newly-acquired N and P: the bacterivore-induced gain of N in plant tissues was mostly allocated to shoots (probably for the maintenance of high carbon fixation rates via photosynthesis) while the gain of P was more allocated to roots. Krome et al. (2009a) and Koller et al. (2013c) showed that the effects of protozoa on plant performance were more related to enhanced plant carbon fixation rather than nitrogen uptake. Compared to N, the effects of bacterivores on shoot P concentration (+30 % of control) were less variable and different from 0, suggesting that surplus P made available by bacterivores was commonly concentrated in plant tissues. Although the presence of bacterivores led to an important increase in root P concentration (+23 % of control), this effect was highly variable. The meta-regression showed that ~16 % ($P<0.001$) and ~75 % ($P<0.001$) of the total variance of ES_m on total P amount in roots (response variable) was explained by bacterivore-effects on root biomass and root P concentration (explanatory variables), respectively without significant interaction between these two explanatory variables (Fig. 5b). Some experimental conditions, which remain to be known, may thus favor bacterivore-effects on nutrient concentration in plant tissues (without affecting plant biomass)

Fig. 5 Multiple linear regressions performed on individual effect-size (ES_i). **a** ES_i of total N amount in shoot (response variable) as a function of ES_i of shoot biomass and ES_i of shoot N concentration (explanatory variables). **b** ES_i on total P amount in root (response variable) as a function of ES_i on root biomass and ES_i on root P concentration (explanatory variables). %_{expl.} indicates the percentage of total variance of the response variable explained by each explanatory variable and by their interaction. *** $P < 0.001$ (n=number of observations)



and others may promote bacterivore-effects on plant biomass (and increase total N and P amount in plants).

Plant reproduction & defense

It is not surprising that positive effects of bacterivores on nutrient uptake and biomass of plants will lead to increased plant reproduction. For instance, the presence of protozoa increased the number of ears (+60 %), seeds (24 %) and the individual seed weight (+32 %) of barley plants, and the crop was even more tolerant to aphid herbivores (Bonkowski et al. 2001a). More recently, Krome et al. (2009a) showed that *A. castellanii* enhanced the seed production of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) more than 3- and 7-fold compared to treatments with bacteria and sterile grown plants, respectively. Unfortunately, only these two papers investigated bacterivores effects on plant reproduction.

Relationships between bacterivores and root-infecting symbionts

Bacterivores & mycorrhizal fungi

The effects of bacterivores on plant functions have been mostly investigated in the rhizosphere of non-mycorrhizal plants (84 % of reported studies) (Fig. 1). This is a severe shortcoming as more than 80 % of herbaceous and woody plants are infected by soil fungi, mostly forming arbuscular mycorrhizal (Smith and Read 2008) and ectomycorrhizal symbioses (Marmeisse et al. 2004).

The formation of mycorrhizal roots is considered as the most widespread response of plants to low soil nutrient availability (Plassard et al. 2011). By prospecting a large volume of soil away from plant roots, and by releasing carboxylates (Finlay 2008) and enzymes (Courty et al. 2006; Louche et al. 2010), mycorrhizal fungi have been often shown to significantly

enhance plant N and P acquisition (Plassard and Dell 2010; Tibbett and Sanders 2002; Wallenda and Read 1999).

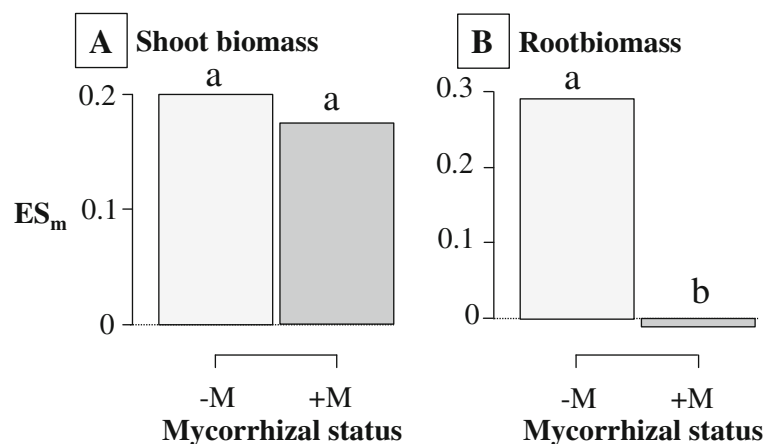
The presence of mycorrhizal fungi can alter the positive effects of bacterivores on plant performance through two main pathways. First, the growth of bacteria and bacterivores clearly depends on plant carbon allocation to roots. It has been estimated that ca. 7–30 % of net carbon fixation will be directly allocated to the root-infecting fungal symbionts by the host plant (Jones et al. 2009; Leake et al. 2004). It is likely that the amount of carbon released by root exudation will decrease in the presence of a mycorrhizal partner (Meier et al. 2013; Olsson et al. 1996) with indirect detrimental effects on bacterivore populations. Secondly, mycorrhizal fungi are known to profoundly change root biomass and architecture (Brown et al. 2013). Usually, the presence of the mycorrhizal symbiont reduced the stimulating effect of bacterivores on lateral root production (Table 1). Bacterivore effects on plant nutrition through more complex root architecture can thus be altered by mycorrhizal fungi.

However, this *a priori* hypothesis could not be confirmed by the meta-analysis. We did not find any negative effect of mycorrhizal fungi on bacterivore effects on N and P concentrations or total amount in plant tissues. In contrast, the ES_m of bacterivores on shoot and root biomass were significantly reduced when the plants were in association with mycorrhizal fungi (Fig. 6). This negative effect of mycorrhizal fungi on ES_m was very low for shoot biomass (–5 %) but substantial for root biomass (–104 %), showing that even when mycorrhizal fungi reduced the positive effect of

bacterivores on root growth, the positive effects of bacterivores on plant nutrition were still maintained. The few existing studies support this hypothesis for both plants infected by arbuscular (Koller et al. 2013b; Koller et al. 2013c) and ectomycorrhizal fungi (Bonkowski et al. 2001b; Irshad et al. 2012). These results also support the hypothesis formulated by Bonkowski et al. (2001b) assuming that the mycorrhizal and the bacteria-bacterivore mutualisms complement each other and plant resources are allocated to optimize simultaneous exploitation of both mutualistic relationships. Because studies are lacking, it was not possible to distinguish the effect of each mycorrhizal fungi type (arbuscular-, or ecto- mycorrhiza) on bacterivore-effect sizes. Knowing that both fungal symbionts are phylogenetically and physiologically distinct, this constitutes a serious shortcoming. More studies are required, especially those focusing on different types of mycorrhizal fungi in interaction with bacterivores.

It is well known that the ability of plants to take up organic N as source of N is greater in presence of mycorrhizal fungi (Cappellazzo et al. 2008; Nasholm et al. 2009; Neff et al. 2003; Plassard et al. 2000; Wallenda and Read 1999). Because significant amounts of dissolved organic N (amino acids) are released by bacterial-feeding nematodes (Anderson et al. 1983; Sundin et al. 1990; Wright 1975), we expect that the presence of mycorrhizal fungi will favor the acquisition of some organic N- (and maybe P-) forms released by bacterivores, before nutrients can be re-used by rhizosphere bacteria according to their biomass C:N:P ratios. We did not find experimental study testing this hypothesis, but we believe that this organic N circuit should not

Fig. 6 Changes in bacterivore-induced effect size (mean) on shoot (a) and root (b) biomass according to the presence of mycorrhizal fungi (–M : non mycorrhizal plant; +M: mycorrhizal plant). Different letters (a and b) indicate significant changes according to a Kruskal-Wallis test ($P < 0.05$, $n = 14$)



be overlooked, and may constitute an important mechanism by which bacterivores improve mycorrhizal plant N nutrition.

Bacterivores & N₂-fixing plants

Because N usually limits plant productivity, biological N fixation is one of the most important functions of terrestrial ecosystems. Yet, little attention has been given to the potential role of bacterivores on symbiotic N fixation and legume growth (Appendix). Ramirez and Alexander (1980) showed that protists decreased the abundance of root-nodule bacteria in the rhizosphere of *Phaseolus vulgaris*. Lennox and Alexander (1981) found higher numbers of root nodules and growth of *P. vulgaris* when they used a biocide to suppress protists, but we can not judge the side-effects of the biocide, since no protist-specific biocides exist. More recently, Horiuchi et al. (2005) showed that the legume *Medicago truncatula*, by producing volatile dimethylsulfide, attracted bacterivorous nematodes (*Caenorhabditis elegans*) which significantly increased the transfer of *Sinorhizobium meliloti* to the roots, and subsequently, the initiation of the N-fixing symbiosis in legumes. Soil bacterivores, especially nematodes, can thus act as vectors of rhizosphere bacteria and increasing root colonization by rhizobia. Also, high symbiotic N fixation efficiency usually requires high levels of available P because high rates of energy transfer take place in the symbiotic nodule (Drevon and Hartwig 1997; Vitousek et al. 2002). The meta-analysis showed that bacterial bacterivores increased soil P availability on average by 22 % of control. We can hypothesize that protists and nematodes, by increasing soil P availability and subsequent plant P acquisition, might promote higher N fixation efficiency once the nodules are formed. The N:P ratio of nodules would then be an important proxy to predict how bacterivores in the vicinity of nodules may affect plant N uptake.

A ‘stoichiometric’ perspective on bacteria-bacterivore-plant interactions

Stoichiometric controls on bacterivore-effects on soil nutrient availability

Comparing the data of bacterivore effects on N- and P-availability points to an important role of stoichiometry

if we want to predict how bacterivores impact ecosystem functions.

(1) Bacterivores have to maintain stoichiometric homeostasis, but especially protists have been shown to exhibit low production efficiency (Crotty et al. 2013). Accordingly bacterivores release a great part of ingested N and P in mineral form (Elser and Urabe 1999). The amounts of N- and P-release are expected to vary according to bacteria and bacterivores C:N:P ratios. For example, Cole et al. (1978) showed that amoebae were highly efficient at recycling microbially immobilized P to soil in comparison to bacterivorous nematodes.

(2) Bacterivores often increase microbial turnover. Microbes are homeostatic in terms of their biomass C:N:P at the community scale (Cleveland and Liptzin 2007) and can regulate their nutrient-use efficiency by releasing elements in excess depending on their carbon-use efficiency (Mooshammer et al. 2014a) leading to a strict homeostasis with the available N- and P-levels in soil (Griffiths et al. 2012).

(3) Bacterivores can alter the soil microbial community structure. According to the growth rate hypothesis (Elser et al. 2003), C:N:P ratios in organism vary with growth rates. Therefore, small changes in microbial stoichiometry can occur after shifts in the microbial community structure (Fanin et al. 2013) caused by bacterivores.

(4) Soils with high C:N or C:P ratios may be nutrient deficient for bacterial growth, favoring rapid immobilization of newly-mineralized N or P from bacterivores (Ferris et al. 1998). Soils with low C:N or C:P ratios may induce energetic starvation for bacterial growth, reducing bacterial N and P immobilization. The net effects of bacterivores on soil N and P mineralization therefore depend on energy available in terms of labile plant C, either provided by plant roots, or derived during initial phases of litter decomposition (Bonkowski and Clarholm 2012).

Stoichiometric controls on bacterivore-effects on plant nutrition and growth

Clarholm (1985b) and Bonkowski (2004) proposed theoretical frameworks describing how bacterivores impact plant functions. The ‘soil microbial loop’ hypothesis (Clarholm 1985a) described nutritional mechanisms, quoted earlier, by which bacterivores may increase plant nutrition and growth. Because bacterivores can enhance root growth without increasing plant nutrient

concentrations (Alpei et al. 1996; Jentschke et al. 1995; Kuikman et al. 1991), Bonkowski (2004) proposed a ‘hormonal’ hypothesis based on non-nutritional mechanisms where protists increase lateral root branching by altering microbe-root communication, with strong consequences on plant internal auxin metabolism (Krome et al. 2009b). Both nutritional and non-nutritional mechanisms will occur concurrently in the rhizosphere of plants and are not exclusive of each other. However, it is unlikely that they contribute to the same magnitude to bacterivore-effects under different experimental conditions. For instance, we showed that the increase in total N amount in shoots induced by bacterivores was either explained by higher shoot N concentration or higher shoot biomass. We found similar partitioning in explanatory variables for bacterivore-effects on total P amount in roots. We believe that ecological stoichiometry can help to understand these patterns.

Ecological stoichiometry describes the importance of the relative proportions between elements for the growth of organisms (Elser et al. 2000; Gusewell 2004; Sardans et al. 2012; Zechmeister-Boltenstern et al. 2015). Plant C:nutrient ratios are assumed to decrease with increasing plant relative growth rate (Ågren 2004; Elser et al. 2000). This was conceptually presented by Ågren (2008) as a linear relationship between these two plant traits (Fig. 7a). From this graph, we defined the “critical ratio” (R_{crit}) which designates the C:nutrient ratio above which plant growth is null (nutrient limitation).

For a certain plant species, the major cause of natural high C:nutrient ratios in plant tissues is assumed to be nutrient availability in soil (Ågren 2008). Nutritional mechanisms by bacterivore activity rely on a relatively high release of nutrients from consumed microbial biomass. Such conditions are experimentally met when detritus of narrow C:nutrient ratio is added to soil, supporting high levels of microbial growth and a subsequent substantial release of nutrients by bacterivores (Bonkowski et al. 2000). When the readily available organic C from the amendments is depleted, microbial biomass turnover will release nutrients for plant uptake, and nutrient release will be further enhanced in presence of bacterivores.

Under more natural soil conditions the nutritional mechanisms should prevail when nutrients are poorly

available for plants, *i.e.* when competition for N and P between microbes and plants is strong. For example, Koller et al. (2013a) added litter of high C:N ratio (*i.e.* low quality, LQ) or low C:N ratio (high quality, HQ) to soil inoculated with bacteria or with bacteria and the amoeba *A. castellanii*, and planted with *Plantago lanceolata*. By ^{13}C -labeling of the plants, they showed that plants in presence of high C:N ratio substrates allocated 12 % more recently fixed photosynthates to roots in presence of protists compared to controls. Subsequently, $^{13}\text{CO}_2$ respiration losses from the soil more than doubled, because the excess release of root C could not be fixed in microbial biomass due to nutrient deficiency. Here the presence of bacterivores caused a 17 % decrease in plant C:N ratio which was likely due to two parallel processes, an increased nitrogen uptake and an excess energy expenditure towards rhizosphere C-allocation.

The non-nutritional mechanisms suggest that bacterivores stimulate higher root production and relatively more C-fixation before or without an increase in plant nutrient concentration. The formation of lateral roots and the resulting root branching requires substantial plant investment of photosynthates and nutrients: N for proteins, P for ribosomes and energy synthesis. Manipulating nutrient availability to plants through the addition of HQ litter to soil, Koller et al. (2013a) found a substantially higher increase of root biomass (x1.8) (and increased root surface area) compared to shoot biomass (x1.3) in treatments with bacterivores compared to control. In contrast to the LQ treatment, the plant C:N ratio increased by 14 %, *i.e.* plant biomass increased while the nutrient concentration decreased. This relatively wider plant C:N ratio might have been a result of a more efficient photosynthesis. At the same time, due to greater nutrient availability in low C:N substrates, microbial biomass in the plant rhizosphere incorporated substantially more ^{13}C from recent photosynthates. This may be observed when nutrients are highly available for plants, *i.e.* when competition for N and P between microbes and plants is low.

The relative dominance of nutritional and non-nutritional mechanisms induced by presence of bacterivores can be plotted along a soil C:N and C:P

co-gradient likely to drive (i) plant-microbe competition towards N and P and (ii) plant stoichiometry status at the beginning or during co-inoculation experiments (Fig. 7b). The term *dominance* refers to the relative importance of mechanisms to initiate and drive bacterivore-effects on plants. Total soil carbon and nutrient concentrations are poor predictors for energy and nutrient availability to bacteria (e.g. carbon compounds can be either easily or hardly decomposable). In this model, we thus reasoned on C, N and P pools potentially available for bacteria.

We distinguished four contrasting cases. In case 1, plants exhibit C:N and C:P ratios above their respective critical ratios, and are strongly limited by N and P (the relative growth rate is therefore null). This case may happen when plants grow in soils with high C:N and C:P ratios. Under such soil conditions, microbes are strongly limited by N and P and expected to exhibit high nitrogen- and

phosphorus-use efficiencies (Mooshammer et al. 2014b), and consequently the competition for N and P will be shifted in favor of microbes (Kuzakov and Xu 2013). The experiment of Koller et al. (2013a) cited above, demonstrates that plants under nutrient limitation will allocate relatively more photosynthates belowground, thus providing energy for potential root symbionts or priming effects on soil organic matter. Under these circumstances the consumption of microbes by bacterivores will lead to increased microbial turnover and may decreased microbial carbon-use efficiency. Plants will primarily benefit from the released N and P by bacterivores. In cases 2a and 2b, plants have C:N or C:P ratios just below their respective critical ratios; they are thus strongly limited by N or P according to soil C:N:P ratios. Similar mechanisms as described above may occur for other plant limiting nutrient concentrations, but

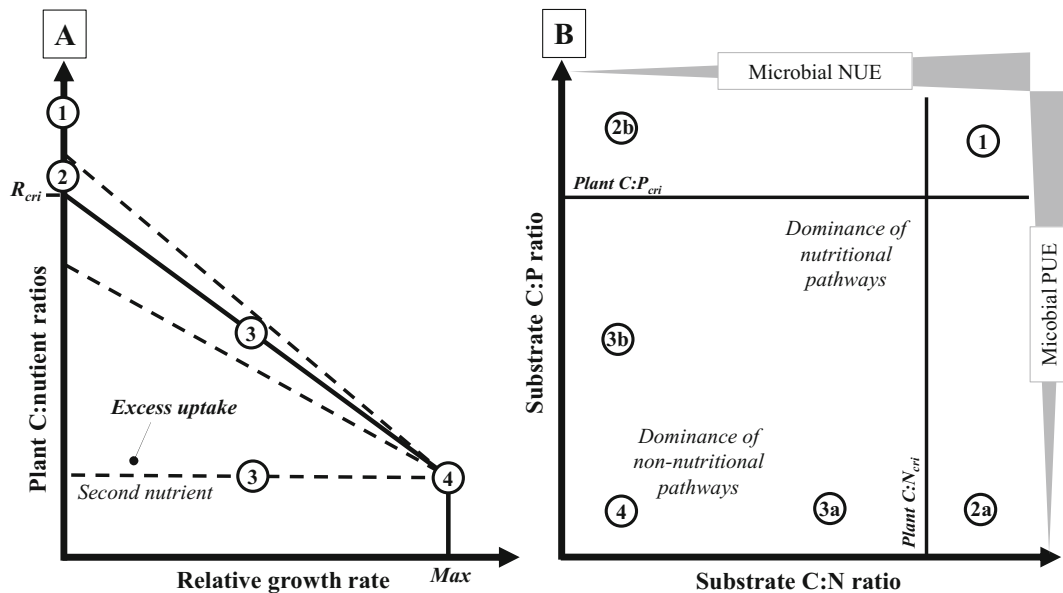


Fig. 7 Theoretical framework describing the relative dominance* of nutritional and non-nutritional mechanisms involved in bacterivore-effects on plant performance. **a** Relationship between plant relative growth rate and plant C:nutrient ratios (modified from Ågren (2008)). The solid line describes the C:limiting-nutrient (N or P) ratio while the broken lines indicate three different variations in the C:nutrient ratio of a second element (N or P) as a function of relative growth rate. We here defined the *critical* C:limiting-nutrient ratio (R_{cri}) above which the relative growth rate is null. **b** Diagram

illustrating four different cases of plant behavior in the presence of bacterivores along a soil C:N and C:P gradients. Solid lines describe the $C:N_{cri}$ and $C:P_{cri}$ according to soil C:N:P ratio, while the broken line indicates a hypothetical zone where the dominant mechanism changes. Grey arrows describe the hypothetical trends in microbial nitrogen- and phosphorus-use efficiency (NUE, PUE) along the soil C:N:P gradient. *the term “dominance” describes the relative importance of mechanisms to initiate and drive the effects of bacterivores on plants at a given moment in the experiment

according to plant species stoichiometric behavior, an excess uptake of the non-limiting nutrient may also occur (Ågren 2008). In cases 3a and 3b, plants grow in soils with intermediate C:N or C:P ratios, respectively. Microbes become limited by carbon and their nitrogen- and phosphorus-use efficiencies may decrease, while plants are limited by N or P but their C:nutrient ratios are below the critical ratios. The presence of bacterivores, and the subsequent changes in nutrient availability and root architecture, may result in both nutrient storage and biomass production, according to species stoichiometric behavior (co-dominance of mechanisms). In case 4, microbes are strongly limited by carbon (nutrient-use efficiency is expected to be low) and plants exhibit low C:N and C:P ratios. This may happen in substrates with low C:N and C:P ratios (or soils with low availability of labile C). Plant nutrient concentrations are high enough to cause an increase of plant biomass (dilution of plant nutrient concentration can occur), but also lateral root production (*i.e.* root surface area) for more efficient nutrient uptake in response to bacterivores (dominance of non-nutritional mechanisms). This case is expected to happen when plants grow in a relatively nutrient-rich environment (Jentschke et al. 1995), or when plants experience nutrient imbalances which is critical, especially at early life stages (Fenner and Lee 1989; Hanley and Fenner 1997).

Conclusion & Perspectives

In this meta-analysis, we showed that bacterivores in soil contributed significantly to numerous key soil and plant functions. We suggest a theoretical framework based on ecological stoichiometry stressing the role of C:N:P ratios in soil, microbial and plant biomass as important parameters driving bacterivore-effects on soil N and P availability for plants, immobilization of N and P in the bacterial biomass, and plant responses in nutrition and growth. Unfortunately, it has not yet been possible to test this ‘stoichiometric’ hypothesis using meta-

analysis tools because of insufficient data on soil and plant C:N:P ratios. More co-inoculation experiments focusing on bacterivore-effects on plant nutrient acquisition in various environmental conditions are therefore needed. In addition, we propose three outlooks to contribute to our understanding of bacterivore functions in terrestrial ecosystems.

Varying species models to deeper understand ecological roles of bacterivores – Studies investigating the effects of bacterivores on ecosystem functions usually used one model species. In this meta-analysis, we found that 57 % of studies focusing on protists effects selected the *A. castellanii* species as a model, corresponding to 28 % of all studies reported in the meta-analysis. This species was frequently used because *Acanthamoeba* are opportunist protists with worldwide distribution (Geisen et al. 2014) that appear frequently in serial dilutions and are easy to obtain in cultures. Concerning bacterial-feeding nematodes, the genera *Mesodiplogaster*, *Rhabditis*, *Acrobeloides* (and several other *Cephalobidae* genera), were frequently used. However, the responses of soil and plant functions to protist and nematode occurrence are likely to diverge according to species used by the experimenters. Indeed, it is recognized that the effects of bacterivores on microbial community composition (Djigal et al. 2004; Rønn et al. 2002), soil N mineralization (Ferris et al. 1998) or plant performance (Bonkowski and Clarholm 2012; Cheng et al. 2011; Irshad et al. 2011) are species-specific. It is thus urgent to conduct further studies using other model species such as Cercomonads, Kinetoplastids or Chrysophytes.

From population to community-level experiments We also found that on average 38 % of studies used a mixture of different protists or nematodes species. Only 6 studies (15 %) investigated soil protists and nematodes together and only 2 of them did it in the rhizosphere of a plant (Fig. 1), biological interactions among bacterivores are diverse and often antagonistic (Rønn et al. 2012). Recent studies indicate that intraguild-predation between ‘bacterivores’, especially antagonistic interactions between protists and nematodes are quite common and not unidirectional (Geisen

et al. 2014; Geisen et al. 2015). Bacterivore nematodes are known to prey on protists (Anderson et al. 1978; Bonkowski et al. 2000; Neidig et al. 2010; Rønn et al. 2012) and vice-versa (Bjornlund and Rønn 2008; Neidig et al. 2010). The population density of one bacterivore taxon can thus increase on the cost of other another bacterivore (Anderson and Coleman 1981). Unfortunately, the effect of within-trophic group diversity of the soil bacterivore community on ecosystem function has rarely been investigated (Postma-Blaauw et al. 2005; Saleem et al. 2012). As a consequence, we are still far from predicting which bacterivore community attribute(s) drive(s) the overall effect of the bacterivore community on ecosystem functions. A number of community attributes might potentially drive the bacterivore community effects, such as (i) species richness, (ii) keystone groups with specific ecology (e.g. amoebae), (iii) keystone species (e.g. *Acanthamoeba castellanii*), (iv) particular trait dissimilarity (head morphology, feeding types, body size, demographic parameters; etc.) or (v) multi-trait dissimilarity (Rao's dissimilarity coefficient). Identifying the most relevant attributes of soil bacterivore communities driving ecosystem functions should help us to get closer to predicting the actual effects of bacterial bacterivores in the fields.

Kinetic experiments to monitor bacterivore-induced effects on plant performance Most studies investigated the effect of bacterivores on plant performance after a specific period of growth. Kinetic experiments are scarce because monitoring bacterivore-effects on plant growth or nutrition requires a high number of replicates, which is difficult from a technical point of view. However, this type of studies might provide crucial information on the sequence of plant and microbial responses in the presence of bacterivores, and the dynamics and persistence of bacterivore-effects on ecosystem functions (Krome et al. 2009a). For instance, Ingham et al. (1985) observed a temporary effect of nematodes (*Pelodera* sp. and *Acrobeloides* sp.) on plant (*Bouteloua gracilis*) growth. Kinetic experiments conducted under contrasting soil N and P availability would be optimal to test the *stoichiometric* hypothesis.

Emphasize on P and ecological factors P is essential for plant growth and may be limiting in many environments. In contrast to N, P is characterized by its relative immobility in soil and the very low concentration of its available form in the soil solution (Hinsinger 2001; Hinsinger et al. 2011). Here, we found that N was 2.3-times more studied than P in both soil and plant tissues. This is a serious deficiency given that plant P acquisition efficiency is often based on biological interactions between plant roots and rhizosphere organisms. Using P radio-isotopes is probably the best way to better understand how bacterivores affect P cycling at the soil-plant interface. Also, the literature indicates that a large number of other ecological factors are likely to impact bacterivore-effects on ecosystem functions: bacterivore species (Cheng et al. 2011; Ferris et al. 1997), soil properties (Ekelund and Rønn 1994), plant species, or cultivars (Somasundaram et al. 2008), the presence of symbiotic mutualists (Herdler et al. 2008; Irshad et al. 2012) or other free fauna (Bonkowski and Schaefer 1997; Tao et al. 2009), time after inoculation (Krome et al. 2009a), etc. Unfortunately, the number of observations for each factor was too low or difficult to aggregate to perform a meta-analysis. For instance, it was impossible to test the effect of initial bacterivore biomass (or density), soil properties (pH, texture, carbon content, water content; etc.), plant species or cultivar, or the presence of rhizosphere organisms (e.g. mycorrhizal fungi or rhizobia) on bacterivore-induced effects on ecosystem functions. Conducting more detailed studies on bacteria/root/bacterivore interactions should deeply improve our understanding of soil food web roles in ecosystems functions, and ultimately help us to predict how the erosion of soil biodiversity will affect ecosystem services in the future.

Acknowledgments We thank Claire Marsden for providing helpful comments on an earlier draft of this review. We would like to thank the reviewers for their insightful comments on the paper, as these comments led us to an improvement of the work.

Appendix

Table 2 List of studies (in chronological order) used in the meta-analysis

References	Year	Country	Medium	Bacterivores		Nutrients		Plant (species)	Mycorrhiza	Journals
				Protist	Nematode	Nitrogen	Phosphorus			
Coleman et al.	1977	USA	Soil	Yes	Yes	Yes	Yes	No	No	<i>Ecological Bulletins</i>
Cole et al.	1978	USA	Soil	Yes	Yes	No	Yes	No	No	<i>Microbial Ecology</i>
Elliott et al.	1979	USA	Soil	Yes	No	Yes	Yes	No	No	<i>Intern. J. Environmental Studies</i>
Cole et al.	1978	USA	Soil	Yes	Yes	No	Yes	No	No	<i>Microbial Ecology</i>
Anderson et al.	1981	USA	Soil	No	Yes	Yes	Yes	No	No	<i>Microbial Ecology</i>
Baath et al.	1981	Sweden	Humus	No	Yes	Yes	No	<i>Pinus sylvestris</i>	No	<i>Oikos</i>
Woods et al.	1982	USA	Soil	Yes	Yes	Yes	No	No	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Trofymow et al.	1983	USA	Soil	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Oecologia</i>
Anderson et al.	1983	USA	Soil	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Oikos</i>
Clarholm	1985	Sweden	Soil	Yes	No	Yes	No	<i>Triticum sp.</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Ingham et al.	1985	USA	Soil	No	Yes	Yes	Yes	<i>Bouteloua gracilis</i>	No	<i>Ecological Monographs</i>
Griffiths	1986	Scotland	Soil	Yes	Yes	Yes	Yes	No	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Kuikman & Van Veen	1989	Netherlands	Soil	Yes	No	Yes	No	<i>Triticum aestivum</i>	No	<i>Biology and Fertility of Soils</i>
Kuikman et al.	1990	Netherlands	Soil	Yes	No	Yes	No	<i>Triticum aestivum</i>	No	<i>Biology and Fertility of Soils</i>
Seälä et al.	1991	Finland	Humus	No	Yes	Yes	Yes	No	No	<i>Pedobiologia</i>
Kuikman et al.	1991	Netherlands	Soil	Yes	No	Yes	No	<i>Triticum aestivum</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Rutherford et al.	1992	Canada	Soil	Yes	No	Yes	No	No	No	<i>Canadian Journal of Soil Science</i>
Bouwman et al.	1994	Netherlands	Soil	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Biology and Fertility of Soils</i>
Jentschke et al.	1995	Germany	Sand + nutrient solution	Yes	No	Yes	Yes	<i>Picea abies</i>	Yes	<i>Biology and Fertility of Soils</i>
Alphei et al.	1996	Germany	Soil	Yes	Yes	Yes	Yes	<i>Hordehymus europaeus</i>	No	<i>Oecologia</i>
Ferris et al.	1998	USA	Sand-OM substrate	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Plant and Soil</i>
Seälä et al.	1999	Finland	Sand-OM substrate	No	Yes	Yes	No	<i>Pinus sylvestris</i>	Yes	<i>Oikos</i>
Bardgett & Chan	1999	UK	Soil	No	Yes	Yes	Yes	<i>Nardus stricta</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Bonkowski et al.	2000	UK	Soil-sand-OM substrate	Yes	Yes	Yes	No	<i>Lolium perenne</i>	No	<i>Applied Soil Ecology</i>
Bonkowski et al.	2001a	UK	Soil-sand-OM substrate	Yes	No	Yes	Yes	<i>Triticum aestivum</i>	No	<i>Oikos</i>

Table 2 (continued)

References	Year	Country	Medium	Bacterivores		Nutrients		Plant (species)	Mycorrhiza	Journals
				Protist	Nematode	Nitrogen	Phosphorus			
Bonkowski et al.	2001b	Germany	Humus	Yes	No	Yes	Yes	<i>Picea abies</i>	Yes	<i>Applied Soil Ecology</i>
Djigal et al.	2004a	Senegal	Soil	No	Yes	Yes	Yes	<i>Zea mays</i>	No	<i>Plant & Soil</i>
Djigal et al.	2004b	Senegal	Soil	No	Yes	Yes	Yes	<i>Zea mays</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Postma-Blaauw et al.	2005	Netherlands	Soil-OM mixture	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Oecologia</i>
Herdler et al.	2008	Germany	Soil	Yes	No	Yes	Yes	<i>Oryza sativa</i>	Yes	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Somasundaram et al.	2008	Japan	Soil	Yes	No	No	No	<i>Oryza sativa</i>	No	<i>Plant Production Science</i>
Ekelund et al.	2009	Netherlands	Soil-OM mixture	Yes	No	Yes	No	<i>Holcus lanatus</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Krome et al.	2009a	Germany	Sand-OM mixture	Yes	No	Yes	No	<i>Arabidopsis thaliana</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Krome et al.	2009b	Germany	Agar/Sand	Yes	No	Yes	No	<i>Lepidium sativum & Arabidopsis thaliana</i>	No	<i>Plant & Soil</i>
Xiao et al.	2010	China	Soil-OM mixture	No	Yes	Yes	No	No	No	<i>Applied Soil Ecology</i>
Cheng et al.	2011	China	Soil	No	Yes	Yes	No	<i>Oryza sativa</i>	No	<i>Nematology</i>
Irshad et al.	2011	France	Agar	No	Yes	Yes	Yes	<i>Pinus pinaster</i>	No	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Bjornlund et al.	2012	Denmark	Soil-OM mixture	No	Yes	Yes	No	<i>Hordeum vulgare</i>	No	<i>European Journal of Soil Biology</i>
Irshad et al.	2012	France	Agar	No	Yes	No	Yes	<i>Pinus pinaster</i>	Yes	<i>Plant and Soil</i>
Koller et al.	2013a	Germany	Soil-sand mixture	Yes	No	Yes	No	<i>Plantago lanceolata</i>	Yes	<i>Soil Biology & Biochemistry</i>
Koller et al.	2013b	Germany	Soil-sand mixture	Yes	No	Yes	No	<i>Plantago lanceolata</i>	No	<i>FEMS Microbiology Ecology</i>
Ranoarisoa et al.	2015	France	Soil-sand mixture	No	Yes	Yes	Yes	<i>Pinus pinaster</i>	Yes	<i>Personal communication</i>

References

- Adl SM, Simpson AGB, Farmer MA, Andersen RA, Anderson OR, Barta JR, Bowser SS, Brugerolle G, Fensome RA, Fredericq S, James TY, Karpov S, Kugrens P, Krug J, Lane CE, Lewis LA, Lodge J, Lynn DH, Mann DG, McCourt RM, Mendoza L, Moestrup Ø, Mozley-Standridge SE, Nerad TA, Shearer CA, Smirnov AV, Spiegel FW, Taylor MFJR (2005) The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J Eucaryot Microbiol* 52: 399–451
- Adl SM, Simpson AG, Lane CE, Lukeš J, Bass D, Bowser SS, Brown M, Burki F, Dunthorn M, Hampl V, Heiss A, Hoppenrath M, Lara E, leGall L, Lynn DH, McManus H, Mitchell EAD, Mozley-Standridge SE, Wegener Parfrey L, Pawłowski J, Rueckert S, Shadwick L, Schoch C, Smirnov A, Spiegel FW (2012) The revised classification of eukaryotes. *J Eucaryot Microbiol* 59:429–514
- Ågren GI (2004) The C:N:P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecol Lett* 7:185–191
- Ågren GI (2008) Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annu Rev Ecol Syst* 39:153–170
- Alphei J, Bonkowski M, Scheu S (1996) Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordeleymus europaeus* (Poaceae): faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* 106:111–126
- Anderson RV, Coleman DC (1981) Population development and interactions between 2 species of bacteriophageic nematodes. *Nematologica* 27:6–19
- Anderson RV, Elliott ET, McClellan JF, Coleman DC, Cole CV, Hunt HW (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. 3. Biotic interactions of bacteria, amebas, and nematodes. *Microb Ecol* 4:361–371
- Anderson R, Gould W, Woods L, Cambardella C, Ingham R, Coleman D (1983) Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos* 40:75–80
- Baath E, Lohm U, Lundgren B, Rosswall T, Soderstrom B, Sohlenius B (1981) Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. *Oikos* 37:257–264
- Bardgett RD, Cook R, Yeates GW, Denton CS (1999) The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant Soil* 212:23–33
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol Econ* 64:269–285
- Benizri E, Dedourge O, Dibattista-Leboeuf C, Piutti S, Nguyen C, Guckert A (2002) Effect of maize rhizodeposits on soil microbial community structure. *Appl Soil Ecol* 21:261–265
- Bjornlund L, Rønn R (2008) ‘David and Goliath’ of the soil food web - Flagellates that kill nematodes. *Soil Biol Biochem* 40: 2032–2039
- Bjornlund L, Liu MQ, Rønn R, Christensen S, Ekelund F (2012) Nematodes and protozoa affect plants differently, depending on soil nutrient status. *Eur J Soil Biol* 50:28–31
- Blanc C, Sy M, Djigal D, Brauman A, Normand P, Villenave C (2006) Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *Eur J Soil Biol* 42:S70–S78
- Bonkowski M (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytol* 162:617–631
- Bonkowski M, Clarholm M (2012) Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozool* 51: 237–247
- Bonkowski M, Schaefer M (1997) Interactions between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web. *Soil Biol Biochem* 29:499–502
- Bonkowski M, Griffiths B, Scrimgeour C (2000) Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic ‘hotspots’ as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Appl Soil* 14:37–53
- Bonkowski M, Geoghegan IE, Birch ANE, Griffiths BS (2001a) Effects of soil decomposer invertebrates (protozoa and earthworms) on an above-ground phytophagous insect (cereal aphid) mediated through changes in the host plant. *Oikos* 95:441–450
- Bonkowski M, Jentschke G, Scheu S (2001b) Contrasting effects of microbial partners in the rhizosphere: interactions between Norway Spruce seedlings (*Picea abies* Karst.), mycorrhiza (*Paxillus involutus* (Batsch) Fr.) and naked amoebae (protozoa). *Appl Soil* 18:193–204
- Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B (2009) Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant Soil* 321:213–233
- Bonkowski M, Koller R, Jousset AJF (2011) How protozoa structure microbial communities in the rhizosphere of plants. *J Phycol* 47:S7
- Borkott H (1989) Elementgehalte (C, N, P, K) wirbelloser Bodentiere. *Z Pflanzenernähr Bodenkd* 152:77–80
- Bossio DA, Girvan MS, Verchot L, Bullimore J, Borelli T, Albrecht A, Scow KM, Ball AS, Pretty JN, Osborn AM (2005) Soil microbial community response to land use change in an agricultural landscape of western Kenya. *Microb Ecol* 49:50–62
- Brown LK, George TS, Barrett GE, Hubbard SF, White PJ (2013) Interactions between root hair length and arbuscular mycorrhizal colonisation in phosphorus deficient barley (*Hordeum vulgare*). *Plant Soil* 372:195–205
- Brussaard L (1997) Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26:563–570
- Brussaard L, De Ruiter PC, Brown GG (2007) Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agr Ecosyst Environ* 121:233–244
- Cappellazzo G, Lanfranco L, Fitz M, Wipf D, Bonfante P (2008) Characterization of an amino acid permease from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Plant Physiol* 147:429–437
- Chen X, Liu M, Hu F, Mao X, Li H (2007) Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecol Sin* 27:3132–3143
- Cheng YH, Jiang Y, Griffiths BS, Li DM, Hu F, Li HX (2011) Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology* 13:369–372
- Clarholm M (1985a) Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biol Biochem* 17:181–187
- Clarholm M (1985b) Possible roles for roots, bacteria, protozoa, and fungi in supplying nitrogen to plants. In: Fitter AH (ed) Ecological interactions in soil. Blackwell Scient. Publ., pp 355–365

- Cleveland CC, Liptzin D (2007) C: N: P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85:235–252
- Cole CV, Elliott ET, Hunt HW, Coleman DC (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. *Phosphorus transformations*. *Microb Ecol* 4:381–387
- Coleman DC, Wall DH (2015) Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function. In: Paul EA (ed) *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*, 4th edn. Academic, Boston, pp 111–149
- Coleman DC, Cole CV, Anderson RV, Blaha M, Campion MK, Clarholm M, Elliott ET, Hunt HW, Shaefer B, Sinclair J (1977) An analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol Bull* 25:299–309
- Coleman DC, Anderson RV, Cole CV, Elliott ET, Woods L, Campion MK (1978) Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. *Flows of metabolic and biomass carbon*. *Microb Ecol* 4:373–380
- Courty PE, Pouysegur R, Buée M, Garbaye J (2006) Laccase and phosphatase activities of the dominant ectomycorrhizal types in a lowland oak forest. *Soil Biol Biochem* 38:1219–1222
- Couteaux MM, Darbyshire JF (1998) Functional diversity amongst soil protozoa. *Appl Soil* 10:229–237
- Cowling AJ (1994) Protozoa distribution and adaptation. In: Darbyshire JF (ed) *Soil protozoa*. CAB International, London, pp 5–42
- Crotty FV, Adl SM, Blackshaw RP, Murray PJ (2013) Measuring soil protist respiration and ingestion rates using stable isotopes. *Soil Biol Biochem* 57:919–921
- Darbyshire JF (1994) *Soil protozoa*. CAB International, London
- Darbyshire JF, Davidson MS, Chapman SJ, Ritchie S (1994) Excretion of nitrogen and phosphorus by the soil Ciliate *Colpoda steinii* when fed the soil bacterium *Arthrobacter* sp. *Soil Biol Biochem* 26:1193–1199
- De Ley P (1992) The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen* 53:109–153
- De Telegdy-Kovats L (1932) The growth and respiration of bacteria in sand cultures in the presence and absence of protozoa. *Ann Appl Biol* 19:65–86
- de Vries FT, Thebault E, Liiri M, Birkhofer K, Tsiafouli MA, Bjornlund L, Bracht Jørgensen H, Vincent Brady M, Christensen S, de Ruiter PC, d’Hertefeldt T, Frouz J, Hedlund K, Hemerik L, Gera Hol WH, Hotes S, Mortimer SR, Setälä H, Sgardelis SP, Uteseny K, van der Putten WH, Wolters V, Bardgett RD (2013) Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:14296–14301
- Decaens T (2010) Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecol Biogeogr* 19:287–302
- Djigal D, Brauman A, Diop TA, Chotte JL, Villenave C (2004) Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biol Biochem* 36:323–331
- Djigal D, Baudoin E, Philippot L, Brauman A, Villenave C (2010) Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *Eur J Soil Biol* 46: 112–118
- Drevon J-J, Hartwig UA (1997) Phosphorus deficiency increases the argon-induced decline of nodule nitrogenase activity in soybean and alfalfa. *Planta* 201:463–469
- Dupouey J-L, Dambrine E, Laffite J-D, Moares C (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83:2978–2984
- Ekelund F (1996) Growth kinetics of five common heterotrophic soil flagellates. *Eur J Soil Biol* 32:15–24
- Ekelund F, Rønn R (1994) Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amebas and their ecology. *FEMS Microbiol Rev* 15:321–353
- Ekelund F, Saj S, Vestergard M, Bertaux J, Mikola J (2009) The “soil microbial loop” is not always needed to explain protozoan stimulation of plants. *Soil Biol Biochem* 41:2336–2342
- Elliott E, Cole C, Coleman D, Anderson R, Hunt H, McClellan J (1979) Amoebal growth in soil microcosms: a model system of C, N, and P. *Trophic dynamics*. *Int J Environ Stud* 13:169–174
- Elliott ET, Anderson RV, Coleman DC, Cole CV (1980) Habitable pore-space and microbial trophic interactions. *Oikos* 35:327–335
- Elser JJ, Urabe J (1999) The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* 80:735–751
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecol Lett* 3:540–550
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003) Growth rate–stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecol Lett* 6:936–943
- Fanin N, Fromin N, Buatou B, Hattenschwiler S (2013) An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecol Lett* 16:764–772
- Fenner M, Lee W (1989) Growth of seedlings of pasture grasses and legumes deprived of single mineral nutrients. *J Appl Ecol* 26:223–232
- Ferris H, Venette RC, Lau SS (1997) Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budgets. *Soil Biol Biochem* 29:1183–1194
- Ferris H, Venette RC, van der Meulen HR, Lau SS (1998) Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant Soil* 203:159–171
- Finlay RD (2008) Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J Exp Bot* 59: 1115–1126
- Foissner W (1999) Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agric Ecosyst Environ* 74:95–112
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* 309:570–574
- Fürst von Lieven A (2003) Functional morphology and evolutionary origin of the three-part pharynx in nematodes. *Zoology* 106:183–201

- Gallet-Budynek A, Brzostek E, Rodgers VL, Talbot JM, Hyzy S, Finzi AC (2009) Intact amino acid uptake by northern hardwood and conifer trees. *Oecologia* 160:129–138
- Gardi C, Jeffery S, Saltelli A (2013) An estimate of potential threats levels to soil biodiversity in EU. *Glob Change Biol* 19:1538–1548
- Geisen S, Fiore-Donno AM, Walochnik J, Bonkowski M (2014) Acanthamoeba everywhere: high diversity of Acanthamoeba in soils. *Parasitol Res* 113:3151–3158
- Geisen S, Tveit AT, Clark IM, Richter A, Svenning MM, Bonkowski M, Ulrich T (2015) Metatranscriptomic census of active protists in soils. *ISME J*. doi:10.1038/ismej.2015.30
- Glücksman E, Bell T, Griffiths RI, Bass D (2010) Closely related protist strains have different grazing impacts on natural bacterial communities. *Environ Microbiol* 12:3105–3113
- Gould WD, Coleman DC, Rubink AJ (1979) Effect of bacteria and amoebae on rhizosphere phosphatase activity. *Appl Environ Microb* 37:943–946
- Griffiths BS (1994) Soil nutrient flow. In: Darbyshire JF (ed) *Soil protozoa*. CAB International, Oxford, pp 65–92
- Griffiths BS, Ritz K (1988) A technique to extract, enumerate and measure protozoa from mineral soils. *Soil Biol Biochem* 20:163–173
- Griffiths BS, Bonkowski M, Dobson G, Caul S (1999) Changes in soil microbial community structure in the presence of microbial-feeding nematodes and protozoa. *Pedobiologia* 43:297–304
- Griffiths BS, Spilles A, Bonkowski M (2012) C: N: P stoichiometry and nutrient limitation of the soil microbial biomass in a grazed grassland site under experimental P limitation or excess. *Ecol Process* 1:1–11
- Gusewell S (2004) N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytol* 164:243–266
- Hanley M, Fenner M (1997) Seedling growth of four fire-following Mediterranean plant species deprived of single mineral nutrients. *Funct Ecol* 11:398–405
- Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150–1156
- Herdler S, Kreuzer K, Scheu S, Bonkowski M (2008) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*, Glomeromycota) and amoebae (*Acanthamoeba castellanii*, Protozoa) in the rhizosphere of rice (*Oryza sativa*). *Soil Biol Biochem* 40:660–668
- Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant Soil* 237:173–195
- Hinsinger P, Brauman A, Devau N, Gerard F, Jourdan C, Laclau JP, Le Cadre E, Jaillard B, Plassard C (2011) Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant Soil* 348:29–61
- Hodge A, Robinson D, Fitter A (2000) Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends Plant Sci* 5:304–308
- Horiuchi J-i, Prithiviraj B, Bais HP, Kimball BA, Vivanco JM (2005) Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta* 222:848–857
- Ingham RE, Trofymow J, Ingham ER, Coleman DC (1985) Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monogr* 55:119–140
- Irshad U, Villenave C, Brauman A, Plassard C (2011) Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biol Biochem* 43:2121–2126
- Irshad U, Brauman A, Villenave C, Plassard C (2012) Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant Soil* 358:148–161
- Jentschke G, Bonkowski M, Godbold DL, Scheu S (1995) Soil protozoa and forest tree growth - Non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae. *Biol Fert Soils* 20:263–269
- Jones DL, Nguyen C, Finlay RD (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant Soil* 321:5–33
- Jousset A (2011) Ecological and evolutive implications of bacterial defences against predators. *Environ Microbiol* 14:1830–1843
- Jousset A, Lara E, Wall LG, Valverde C (2006) Secondary metabolites help biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* CHA0 to escape protozoan grazing. *Appl Environ Microb* 72:7083–7090
- Jousset A, Scheu S, Bonkowski M (2008) Secondary metabolite production facilitates establishment of rhizobacteria by reducing both protozoan predation and the competitive effects of indigenous bacteria. *Funct Ecol* 22:714–719
- Jousset A, Rochat L, Péchy-Tarr M, Keel C, Scheu S, Bonkowski M (2009) Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *ISME J* 3:666–674
- Jousset A, Rochat L, Scheu S, Bonkowski M, Keel C (2010) Predator-prey chemical warfare determines the expression of biocontrol genes by rhizosphere-associated *Pseudomonas fluorescens*. *Appl Environ Microb* 76:5263–5268
- Kibblewhite MG (2012) Definition of priority areas for soil protection at a continental scale. *Soil Use Manage* 28:128–133
- Kibblewhite MG, Ritz K, Swift MJ (2008) Soil health in agricultural systems. *Philos T Roy Soc B* 363:685–701
- Koller R, Robin C, Bonkowski M, Ruess L, Scheu S (2013a) Litter quality as driving factor for plant nutrition via grazing of protozoa on soil microorganisms. *FEMS Microbiol Ecol* 85:241–250
- Koller R, Rodriguez A, Robin C, Scheu S, Bonkowski M (2013b) Protozoa enhance foraging efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi for mineral nitrogen from organic matter in soil to the benefit of host plants. *New Phytol* 199:203–211
- Koller R, Scheu S, Bonkowski M, Robin C (2013c) Protozoa stimulate N uptake and growth of arbuscular mycorrhizal plants. *Soil Biol Biochem* 65:204–210
- Kreuzer K, Adamczyk J, Iijima M, Wagner M, Scheu S, Bonkowski M (2006) Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biol Biochem* 38:1665–1672
- Krome K, Rosenberg K, Bonkowski M, Scheu S (2009a) Grazing of protozoa on rhizosphere bacteria alters growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana*. *Soil Biol Biochem* 41:1866–1873
- Krome K et al (2009b) Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant Soil* 328:191–201

- Kuikman PJ, Van Veen JA (1989) The impact of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants. *Biol Fert Sci* 8:13–18
- Kuikman PJ, Jansen AG, Van Veen JA, Zehnder AJB (1990) Protozoan predation and the turnover of soil organic-carbon and nitrogen in the presence of plants. *Biol Fert Sci* 10:22–28
- Kuikman PJ, Jansen AG, Van Veen JA (1991) N-15-nitrogen mineralization from bacteria by protozoan grazing at different soil-moisture regimes. *Soil Biol Biochem* 23:193–200
- Kuzyakov Y, Xu X (2013) Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytol* 198:656–669
- Lambshhead P (1993) Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis* 19:5
- Lambshhead P, Chen Z, Chen W, Chen S, Dickson S (2004) Marine nematode biodiversity. In: Chen ZX et al. (ed) *Nematology: Advances and Perspectives*. CAB International, pp 436–467
- Lavelle P, Spain AV (2001) *Soil Ecology*. Kluwer, Dordrecht
- Leake JR, Johnson D, Donnelly DP, Muckle GE, Boddy L, Read DJ (2004) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can J Bot* 82:1016–1045
- Lennox LB, Alexander M (1981) Fungicide enhancement of nitrogen fixation and colonization of *Phaseolus vulgaris* by *Rhizobium phaseoli*. *Appl Environ Microb* 41:404–411
- Levrat P, Pussard M, Alabouvette C (1992) Enhanced bacterial metabolism of a *Pseudomonas* strain in response to the addition of culture filtrate of a bacteriophageous amoeba. *Eur J Protistol* 28:79–84
- Louche J, Ali MA, Cloutier-Hurteau B, Sauvage F-X, Quiquampoix H, Plassard C (2010) Efficiency of acid phosphatases secreted from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* to hydrolyse organic phosphorus in podzols. *FEMS Microbiol Ecol* 73:323–335
- Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren GI (2012) Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytol* 196:79–91
- Marmeisse R, Guidot A, Gay G, Lambilliotte R, Sentenac H, Combiér JP, Melayah D, Fraissinet-Tachet L, Debaud JC (2004) *Hebeloma cylindrosporum* - a model species to study ectomycorrhizal symbiosis from gene to ecosystem. *New Phytol* 163:481–498
- Matz C, Kjelleberg S (2005) Off the hook—how bacteria survive protozoan grazing. *Trends Microbiol* 13:302–307
- Mazzola M, de Bruijn I, Cohen MF, Raaijmakers JM (2009) Protozoan-induced regulation of cyclic lipopeptide biosynthesis is an effective predation defense mechanism for *Pseudomonas fluorescens*. *Appl Environ Microb* 75:6804–6811
- Meier IC, Avis PG, Phillips RP (2013) Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings. *FEMS Microbiol Ecol* 83:585–595
- Mooshammer M, Wanek W, Hämmerle I, Fuchslueger L, Hofhansl F, Knoltsch A, Schneckner J, Takriti M, Watzka M, Wild B, Keiblinger KM, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2014a) Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nat Commun* 5:1–7
- Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2014b) Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Front Microbiol* 5:1–10
- Nasholm T, Kielland K, Ganeteg U (2009) Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytol* 182:31–48
- Neff JC, Chapin FS III, Vitousek PM (2003) Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Front Ecol Environ* 1:205–211
- Neidig N, Jousset A, Nunes F, Bonkowski M, Paul RJ, Scheu S (2010) Interference between bacterial feeding nematodes and amoebae relies on innate and inducible mutual toxicity. *Funct Ecol* 24:1133–1138
- Olsson PA, Baath E, Jakobsen I, Söderstrom B (1996) Soil bacteria respond to presence of roots but not to mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 28:463–470
- Parry JD (2004) Protozoan grazing of freshwater biofilms. *Adv Appl Microbiol* 54:167–196
- Peters JL, Sutton AJ, Jones DR, Abrams KR, Rushton L (2006) Comparison of two methods to detect publication bias in meta-analysis. *Jama-J Am Med Assoc* 295:676–680
- Pimentel D (2006) Soil erosion: a food and environmental threat. *Environ Dev Sust* 8:119–137
- Plassard C, Dell B (2010) Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiol* 30:1129–1139
- Plassard C, Bonafos B, Touraine B (2000) Differential effects of mineral and organic N sources, and of ectomycorrhizal infection by *Hebeloma cylindrosporum*, on growth and N utilization in *Pinus pinaster*. *Plant Cell Environ* 23:1195–1205
- Plassard C, Louche J, Ali MA, Duchemin M, Legname E, Cloutier-Hurteau B (2011) Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi. *Ann For Sci* 68:33–43
- Postma-Blauuw M, de Vries FT, De Goede R, Bloem J, Faber J, Brussaard L (2005) Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia* 142:428–439
- Puglisi E, Pascazio S, Suci N, Cattani I, Fait G, Spaccini R, Crecchio C, Piccolo A, Trevisan M (2013) Rhizosphere microbial diversity as influenced by humic substance amendments and chemical composition of rhizodeposits. *J Geochem Explor* 129:82–94
- Pussard M, Alabouvette C, Levrat P (1994) Protozoan interactions with the soil microflora and possibilities for biocontrol of plant pathogens. In: Darbyshire JF (ed) *Soil Protozoa*. CAB International, Oxford, pp 123–146
- Ramirez C, Alexander M (1980) Evidence suggesting protozoan predation on *Rhizobium* associated with germinating seeds and in the rhizosphere of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Appl Environ Microb* 40:492–499
- Rønn R, McCaig AE, Griffiths BS, Prosser JI (2002) Impact of protozoan grazing on bacterial community structure in soil microcosms. *Appl Environ Microb* 68:6094–6105
- Rønn R, Vestergaard M, Ekelund F (2012) Interactions between bacteria, protozoa and nematodes in soil. *Acta Protozool* 51:223–235
- Rosenberg K, Bertaux J, Krome K, Hartmann A, Scheu S, Bonkowski M (2009) Soil amoebae rapidly change bacterial community composition in the rhizosphere of *Arabidopsis thaliana*. *ISME J* 3:675–684

- Saleem M, Fetzter I, Dormann CF, Harms H, Chatzinotas A (2012) Predator richness increases the effect of prey diversity on prey yield. *Nat Commun* 3:1305
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012) The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives. *Biogeochemistry* 111:1–39
- Schlaghamersky J, Eisenhauer N, Frelich LE (2014) Earthworm invasion alters enchytraeid community composition and individual biomass in northern hardwood forests of North America. *Appl Soil* 83:159–169
- Sinsabaugh RL, Manzoni S, Moorhead DL, Richter A (2013) Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. *Ecol Lett* 16:930–939
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd edn. Academic, London
- Somasundaram S, Bonkowski M, Iijima M (2008) Functional role of mucilage-border cells: a complex facilitating protozoan effects on plant growth. *Plant Prod Sci* 11:344–351
- Sundin P, Valeur A, Olsson S, Odham G (1990) Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - Effects on root exudation and distribution of bacteria. *FEMS Microbiol Ecol* 73:13–22
- Tao J, Chen X, Liu M, Hu F, Griffiths B, Li H (2009) Earthworms change the abundance and community structure of nematodes and protozoa in a maize residue amended rice-wheat rotation agro-ecosystem. *Soil Biol Biochem* 41:898–904
- Tibbett M, Sanders FE (2002) Ectomycorrhizal symbiosis can enhance plant nutrition through improved access to discrete organic nutrient patches of high resource quality. *Ann Bot-London* 89:783–789
- Venette RC, Ferris H (1998) Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol Biochem* 30:949–960
- Vitousek PM et al (2002) Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57:1–45
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:5266–5270
- Wall DH, Bardgett RD, Kelly EF (2010) Biodiversity in the dark. *Nat Geosci* 3:297–298
- Wallenda T, Read DJ (1999) Kinetics of amino acid uptake by ectomycorrhizal roots. *Plant Cell Environ* 22:179–187
- Weekers PH, Bodelier PL, Wijen JP, Vogels GD (1993) Effects of grazing by the free-living soil amoebae *Acanthamoeba castellanii*, *Acanthamoeba polyphaga*, and *Hartmannella vermiformis* on various bacteria. *Appl Environ Microb* 59:2317–2319
- Weisse T (2002) The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists. *Anton Leeuw Int J G* 81:327–341
- Wright DJ (1975) Elimination of nitrogenous compounds by *Panagrellus redivivus*, Goodey, 1945 (Nematoda: Cephalobidae). *Comp Biochem Phys B* 52:247–253
- Xiao HF, Griffiths B, Chen XY, Liu MQ, Jiao JG, Hu F, Li HX (2010) Influence of bacterial-feeding nematodes on nitrification and the ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community composition. *Appl Soil* 45:131–137
- Xu X, Thornton PE, Post WM (2013) A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecol Biogeogr* 22:737–749
- Yeates GW (2003) Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biol Fert Sci* 37:199–210
- Yeates G (2007) Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Can J Forest Res* 37:216–225
- Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger KM, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W (2015) The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations. *Ecol Monogr* 85:133–155
- Zwart KB, Darbyshire JF (1992) Growth and nitrogenous excretion of a common soil flagellate *Spumella* sp. - a laboratory experiment. *J Soil Sci* 43:145–157



Effects of a bacterivorous nematode on rice ^{32}P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil



Mahafaka Patricia Ranoarisoa^{a,b}, Christian Morel^c, Andry Andriamananjara^a, Christophe Jourdan^d, Laetitia Bernard^b, Thierry Becquer^b, Lilia Rabeharisoa^a, Koloina Rahajaharilaza^a, Claude Plassard^e, Eric Blanchart^b, Jean Trap^{a,b,*}

^a Laboratoire des Radio Isotopes, BP 3383, Route d'Andraisoro, Antananarivo 101, Madagascar

^b Eco&Sols, IRD, INRA, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France

^c INRA, UMR ISPA, Villenave d'Ornon, France

^d Eco&Sols, CIRAD, IRD, INRA, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France

^e Eco&Sols, INRA, IRD, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France

ARTICLE INFO

Keywords:

^{32}P -labelling
Dolomite lime
Acrobeloides sp.
Upland rice
Rhizobox technique
Madagascar

ABSTRACT

Soil bacterivorous nematodes are key plant mutualists that increase nutrient availability for plants either by enhancing the mineralization of organic compounds (the “*mineralization pathway*”) or by increasing plant lateral root branching following shifts in internal plant metabolism, and subsequently leading to a higher volume of soil prospected by the roots (the “*hormonal pathway*”). The effects of these organisms on the nutrition of plants growing in strongly nutrient-deficient ferrallitic soils, especially in soils with limited available inorganic phosphorus (P), are poorly known, as are the pathways involved. In our study, using *Oryza sativa* (Poaceae) and *Acrobeloides* sp. (Cephalobidae), we tested the “*mineralization*” and “*hormonal*” hypotheses in an acidic P-depleted Ferralsol from the Madagascar highlands. We assessed the effect of nematode inoculation on (i) inorganic P flow from soil to plant using the ^{32}P labelling technique and (ii) plant root architecture using a rhizobox device. We showed that the ability of *Acrobeloides* sp. to enhance P uptake in plants is strongly limited in Ferralsols. However, when the soil pH was corrected with dolomite, *Acrobeloides* sp. increased plant P uptake probably through the “*mineralization*” pathway (higher microbial turnover). Indeed, the L-value increased by 49% in the presence of nematodes and dolomite, suggesting the production of unlabelled plant-available P, probably through a higher net P mineralization when the nematodes were inoculated. Using the rhizobox technique, we also observed increased root length in the presence of nematodes but the specific root length, the tip number and the root branching density did not increase in the presence of nematodes, suggesting that nematodes did not increase plant P uptake and growth in this soil as proposed by the “*hormonal*” hypothesis. From an ecological intensification perspective, to promote agro-ecological development in tropical regions, our results suggest that amending ferrallitic soils with P-rich organic matter and correcting soil pH with an appropriate amount of dolomite may constitute suitable agronomic actionable triggers to drive the mutualistic activity of bacterivorous nematodes.

1. Introduction

Due to their high ability to sorb orthophosphate ions as insoluble Fe/Al-complexes, the ferrallitic soils (Ferralsols) of tropical regions are strongly depleted in available P (Gérard, 2016; Ramaroson et al., 2017) with a content in the soil water solution of approximately 0.01 mg kg^{-1} and below 5 mg kg^{-1} using anion exchange resin membranes (Randriamanantsoa et al., 2013, 2015; Gérard, 2016). Since plants are only able to uptake P as free orthophosphate ions (HPO_4^{2-} or H_2PO_4^-)

from the soil solution (Bucher, 2007), P is therefore the main limiting factor in most tropical agroecosystems (Saidou et al., 2003).

Two main soil compartments can act as potential sources of available P for plants: organic P compounds and orthophosphate ions sorbed on variable charge surfaces and by the soil solid phase, providing available P by mineralization and desorption, respectively (Hinsinger, 2001; Gyaneshwar et al., 2002; Becquer et al., 2014). Despite their poorly-available P content, the Ferralsols contain both P sources in high amounts (Randriamanantsoa et al., 2015). For instance,

* Corresponding author. IRD, UMR Eco&Sols, Laboratoire des Radio Isotopes, BP 3383, 101 Antananarivo, Madagascar.
E-mail address: jean.trap@ird.fr (J. Trap).

Randriamanantsoa et al. (2013) measured a total of 45 mg kg⁻¹ organic P (27% of total P) and 125 mg kg⁻¹ mineral P (73% of total P) in a Ferralsols under an *Aristida* sp. savanna from Madagascar. Furthermore, their soil P pools increased in agricultural soils following practices such as applying manure, compost or ash (Buehler et al., 2002; Rodrigues et al., 2016; Margenot et al., 2017). In the attempt to improve agronomic yields in these tropical regions, it appears crucial to identify and intensify the ecological processes enhancing the supply of available P from these two P sources.

Soil bacterivores (mainly protozoa and nematodes) are key plant mutualists involved in soil nutrient cycling (Ingham et al., 1985; Bonkowski et al., 2000). Through their grazing activity, they can significantly enhance plant P uptake by 30% (Trap et al., 2016). However, the mutualistic activity of nematodes remains variable and difficult to predict: it has been reported to be high (Cole et al., 1978), low (Anderson et al., 1978; Darbyshire et al., 1994; Djigal et al., 2004b), or sometimes null (Griffiths, 1986).

In cases where plant P uptake was improved, different mechanisms have been proposed (Clarholm, 1985b; Bonkowski and Clarholm, 2012). The mineralization of organic P by microbial exoenzymes (Hayes et al., 2000; Richardson et al., 2000; Mullaney and Ullah, 2003) can be reinforced in the presence of microbial grazers (Irshad et al., 2012), increasing P availability for plants through the “soil microbial loop” (SML) hypothesis (Clarholm, 1985a), i.e., the “mineralization pathway”. Additionally, bacterivorous nematodes can release high amounts of inorganic P incorporated from bacteria in the medium as shown by Nicholas and Viswanathan (1975). Thus, in the “mineralization” pathway, the increase in plant-available P pool by bacterivore activity causes higher plant root growth, thus permitting more extensive soil exploration by roots.

In parallel, protozoa have been shown to enhance plant nutrient uptake and growth by increasing root branching (Jentschke et al., 1995; Alpei et al., 1996). Bonkowski and co-workers formulated the “hormonal” or “auxiliary microbial loop” (AML) hypothesis (Bonkowski and Clarholm, 2012) based on the ability of these microorganisms to stimulate lateral root growth through active selection of rhizospheric bacterial cells, inducing shifts in the soil microbial community composition under grazing pressure (Bonkowski and Brandt, 2002; Bonkowski, 2004; Kreuzer et al., 2006; Krome et al., 2009). By increasing the volume of soil prospected by roots following the stimulation of lateral root growth, protozoa may thus increase plant P uptake from the adsorbed-P pool. In contrast to the “mineralization” pathway, here, the increase in plant-available P is the consequence of greater soil exploration by roots in the presence of protists, leading to higher P uptake by the plant.

The “mineralization” and “hormonal” pathways are not mutually exclusive and both provide complementary mechanisms by which bacterivores may increase plant P (and other nutrient) uptake (Trap et al., 2016). Bacterivorous nematodes have been shown to induce the “mineralization” pathway (Irshad et al., 2011, 2012), and root patterns analogous to those induced by protists have been observed in the presence of bacterivorous nematodes (Cheng et al., 2011; Jiang et al., 2012), supposing that these animals may also induce the same hormonal effects that protists do. However, it is still unknown whether bacterivorous nematodes impact plant P nutrition in strongly P-depleted tropical soils, and if so, what pathways are involved.

To assess P flow from soil to plant and test the “mineralization” pathway, the L-value technique based on ^{32/33}P isotope is relevant (Di et al., 1997; Bühler et al., 2003). This technique measures the specific activity, i.e. the ratio of ³²P to ³¹P, of P taken up by the plant after labelling the soil with carrier-free ^{32/33}PO₄ ions (Larsen, 1952; Frossard et al., 1994). The L-value uses the plant to sample the specific activity of soil exchangeable P and is calculated considering that the soil P pool has the same specific activity than plant P. In consequence, the L-value represents the amount of plant-available exchangeable P. In a comparative ³²P labelling study, any differences in specific activities

of P taken up by the plants between the treatments will correspond to different L-value. It is thus possible to determine and quantify the effect of a particular treatment on the fate of P from the soil to the plant. To our knowledge, although the L-value technique is widely used in soil-plant studies (Brookes, 1982; Bolan et al., 1984; Pypers et al., 2006; Frossard et al., 2011; Rakotoson et al., 2014), no investigation has been conducted to assess the flow of P driven by bacterial grazers by using this isotopic tool. Regarding the “hormonal” pathway, the rhizobox technique is appropriate for monitoring and analysing the root architecture and root dynamics under laboratory conditions without disturbing plant growth (Neumann et al., 2009).

In this study, using *Oryza sativa* (Poaceae) and *Acrobeloides* sp. (Cephalobidae) as plant and bacterivorous nematode models, we tested the “mineralization” and “hormonal” hypotheses in a P-depleted Ferralsol from the highlands of Madagascar using both the L-value and rhizobox techniques. On the basis of the current literature, we hypothesize that bacterivorous nematodes increase rice P uptake in Ferralsol by increasing gross organic P mineralization (the “mineralization” pathway). In other words, the L-value may thus increase in the presence of nematodes (i.e., production of unlabelled orthophosphate ions from organic matter). This constituted our first hypothesis (H1). We also expected that the increase in plant P availability induced by nematodes decreases with increasing soil orthophosphate ions sorption due to rapid phosphate sorption by soil constituents. This was our second hypothesis (H2). Lastly, we assumed that bacterivorous nematodes do not alter lateral root branching (the “hormonal” pathway) because of a low bacterial cell selection ability (Jousset et al., 2009). This was our third and last hypothesis (H3). For testing these hypotheses, we conducted two greenhouse microcosm experiments: a pot experiment with ³²P-labelled soil to determine the L-value of rice and a rhizobox experiment where we characterized rice root architecture. In both experiments, we manipulated the presence of *Acrobeloides* individuals in a Ferralsol from the highlands of Madagascar.

2. Materials & methods

2.1. Soil sampling

We sampled the first 10 cm of a natural savannah Ferralsol soil from “Laboratoire des Radio-Isotopes” the experimental station in Lazaina (18°46'55 59° S, 47°32'46 3°N, 1274 m.a.s.l., Madagascar) in October 2016. The site had been under weedy fallow vegetation dominated by *Aristida* sp. grasses for at least 10 years. The soil had a sandy-clay texture, a pH of 5.5, a total organic C content of 20.8 g kg⁻¹, a total N content of 1.3 g kg⁻¹, a C:N of 16, a total P content of 380 mg kg⁻¹, an Olsen P content of 7.12 mg kg⁻¹, and exchangeable K, Ca and Mg contents of 30.7, 120.7 and 28.3 mg kg⁻¹, respectively. The CEC (cationic exchange capacity) was 1.34 cmol⁺ kg⁻¹ and the water-holding capacity (WHC) was 0.49 g g⁻¹ dry soil.

2.2. Soil preparation

2.2.1. Soil defaunation

The soil was air-dried to a constant weight (7 days) and sieved at 2 mm. The air-dried soil was then re-humified to 50% of its water-holding capacity and autoclaved for 10 min at 100 °C to kill all nematodes. The autoclaved soil was air-dried to a constant weight (7 days) and sieved again at 2 mm. The absence of nematodes was checked after extraction using Seinhorst's Erlenmeyer method (Seinhorst, 1962) followed by active filtering through fine cellulose wadding paper during 48 h according to the Baermann funnel method (Southey, 1986). The autoclaving killed all nematodes. The autoclaved soil was stored in a closed bucket at room temperature prior to use.

2.2.2. Mineral fertilizations and dolomite liming

A mineral solution (solution A) was prepared containing, per litre,

65.04 g of NH_4Cl , 62.32 g of KCl , 37.46 g of $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 55.86 g of CaCl_2 , 10.34 g of KH_2PO_4 and 4 ml of a micro-nutrient solution in sterile deionized water (Morizet and Mingeau, 1976). This solution A was autoclaved at 120 °C for 20 min prior to use. The micro-nutrient solution was prepared containing, per litre, 125 g of H_3BO_3 , 67.5 mg of $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 25 mg of KI , 500 mg of $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 50 mg of $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 650 mg of $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, 100 mg of $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 30 mg of $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ and 25 mg of $\text{NiSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (Morizet and Mingeau, 1976; Irshad et al., 2011). An appropriate volume of solution A was poured into the soil to provide 28.2 mg-N and 3.4 mg-P per kg dry soil. To ensure homogeneous fertilization, we supplied solution A by hand-mixing for 15 min in large plastic containers.

To test the second hypothesis (H2), we limited phosphate sorption and Al toxicity by adding dolomite lime. We first split the soil into two portions. The first portion was stored at room temperature, while the second portion received dolomite powder $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ (Louis Dreyfus Commodities Madagascar, Antananarivo). The composition of the dolomite lime was 29% CaO and 20% MgO with a particle size ranging from 0.01 to 2 mm. We provided 1 mg kg^{-1} of dolomite lime as a powder in the second portion by gently mixing the soil and the dolomite powder by hand for 15 min until homogeneous distribution. The first aliquot (without dolomite) was also mixed using the same method.

2.2.3. Bacterial fertilization

Because autoclaving is also known to alter the microbial biomass, a bacterial inoculation was made from fresh soil using a two-step protocol. In the first step, intact fresh soil and sterile water (1:4 mass ratio) were placed in a 1 L glass beaker and stirred for 5 min using a large spatula to achieve a soil suspension. Then, the suspension was filtered at 2 μm to avoid nematode contamination and to limit fungi development. A total of 200 μl of the filtered soil suspension was poured into 50 ml of sterile TSB (Tryptic Soy Broth, 5 g L^{-1}) in a sterile 250 ml glass flask and incubated overnight at 28 °C with constant shaking (150 rpm). The suspension was centrifuged at 2268 rcf for 10 min and the bacterial pellet was washed twice with sterile deionized water. The bacterial pellet was then re-suspended in 5 ml sterile deionized water (bacterial suspension #1).

In the second step, a bacterial medium was made with 658 μl of solution A, 50 μl of solution B (vitamin solution), 200 μl of the micro-nutrient solution, 350 mg of glucose and 50 μl of cycloheximide (10 mg ml^{-1}) in 50 ml of sterile deionized water. Solution B contained 5 g L^{-1} pantothenate, 20 g L^{-1} inositol, 2 g L^{-1} nicotinic acid, 250 mg L^{-1} pyridoxal hydrochloride, 250 mg L^{-1} thiamine hydrochloride and 10 mg L^{-1} biotin. This solution B was sterilized by filtration at 0.2 μm prior to use. The pH of the bacterial medium was adjusted to 5.8 by adding drops of 1 N NaOH. Fifty μL of the bacterial suspension #1 was added to 50 ml of the bacterial medium in a 250 ml sterile glass flask. The glass flasks were then incubated in the dark at room temperature for 4 days with constant shaking (150 rpm). A preliminary test (data not shown) revealed that 4 days was sufficient for a 91% and 96% exhaustion of ammonium and phosphates, respectively, from the bacterial medium. Microorganisms were then centrifuged at 2268 rcf for 10 min and the bacterial pellet was washed twice in sterile deionized water to eliminate any remaining mineral N and P. Bacteria were then re-suspended in sterile deionized water (bacterial suspension #2). The absence of fungal hyphae was checked under the microscope. All solutions, including the deionized water used to wash the bacterial pellet, were analysed for total N and P to calculate the actual amount of N and P at the beginning of bacterial growth and the amount immobilized by the bacterial community. An appropriate volume of the bacterial suspension was then poured into the soil just after adding the ^{32}P solution (see section 2.4.2), to provide 28.2 mg-N and 3.4 mg-P per kg dry soil as bacterial biomass N and P. This amount is equivalent to the microbial biomass N and P found in the native soil. The soil was gently mixed by hand for 15 min for homogeneous inoculation.

2.3. Bacterial-feeding nematodes

Monoxenic populations of *Acrobeloides* sp. on *Escherichia coli* were obtained from the Lazaina experimental station and maintained at 25 °C in the laboratory following the procedure described in Irshad et al. (2011). Before their use in the pot experiment, nematodes were removed from the Petri dishes by washing the surface of the dish with sterile water and transferring the liquid to a fine cellulose wadding paper placed in a wetted Petri dish for 48 h (Southey, 1986). Living nematodes were subsequently moved from the filter paper to the agar-free water. The living nematodes were counted and the nematode concentration in the suspension was adjusted to inoculate 10 individuals per dry soil g. Nematodes were added just after adding the bacterial suspension.

2.4. Testing the “mineralization” pathway using the ^{32}P -labelled technique

2.4.1. Experimental design

Two dolomite treatments with 5 replicates were considered: (1) the control with a native pH of 5.5 (-Dom) and (2) the dolomite treatment with a pH of 6.3 (+Dom). Two biological treatments were considered: (1) the control without nematode (-Nem) and (2) the nematode treatment with nematodes (+Nem). We also included five supplementary pots under the +Nem treatment condition but without ^{32}P (see below) to assess the nematode survival rate.

2.4.2. Microcosms preparation and ^{32}P labelling

The entire volume of the autoclaved soil required for the experiment was labelled with a ^{32}P radionuclide source delivered in 1 M HCl (P102616H/1, PerkinElmer®, Belgium) and diluted in water to reach an activity rate of 0.1 mCi kg^{-1} dry soil. The volume of ^{32}P , corresponding to 86 ml kg^{-1} , was high enough to achieve a uniform labelling. During labelling, the soil was gently mixed by hand for 15 min in a large plastic container. The ^{32}P -labelled soil was then brought to 80% of the WHC by adding the bacterial and nematode suspensions and nanopure water. The soil was mixed again for 15 min. The equivalent of 500 g of ^{32}P -labelled dry soil was introduced into 1 L plastic pots previously pierced at the bottom to avoid water accumulation. Then, 100 g of sterile and acid-washed sand was provided at the surface of the soil to reduce radioactive dust suspension. Eight seeds of rice (cultivar B22) were planted in each pot. The pots were placed in the confined greenhouse for radioactive P handling in the ‘Laboratoire des Radio-Isotopes’ (Antananarivo, Madagascar). The soil moisture content was maintained at 80% WHC twice a day for all the experiment by weighting the pots. The climatic conditions within the greenhouse were monitored with a climatic station (WatchDog Series Weather Stations, software SpecWare 9 Pro Spectrum Technologies).

2.4.3. Plant harvest and nutrient contents at the end of the experiment

After 28 days of growth, plants were gently removed from the pots. The roots, the remaining seeds and the aerial parts of plants (shoots) were separated, washed and dried at 65 °C for 48 h and weighted. The total P content in shoots, roots and seeds was determined after crushing, overheating at 550 °C for 5 h and digesting the plant tissues (subsamples of 1 g) with 65% nitric acid. The P concentration in the digest solutions was determined using the molybdenum blue method developed by Murphy and Riley (1962). The absorbance was measured at 740 nm. Total plant C and N contents were determined by a CHNS/O elemental microanalyser (Flash 2000 Series, CHNS/O 122 Analysers Thermo Scientific, IRCOF, France). Standard controls (wheat tissues) with known total C, N and P contents were used to verify assay quality. We analysed the total Mg, K and Ca concentrations in the digest solutions of the shoot tissues using atomic absorption spectroscopy (Thermo Scientific iCE 3000 SERIES, China).

2.4.4. Nematode survival rates

To avoid/limit staff exposition to ^{32}P labelled and risk of contamination by manipulating soils, we determined nematode survival rates in supplementary unlabelled pots ($n = 5$ for each treatment) under the same conditions. For this, nematodes were extracted from a fresh subsample of 100 g using a modified Baermann funnel method (Hooper, 1986). After 48 h of active filtering, nematodes in water were collected and counted using a stereomicroscope (VWR International Belgium, Microscope SZT 300, China).

2.4.5. Measurements of the shoot L-value

The shoot digests were analysed for ^{32}P radioactivity with a liquid scintillation analyser (Tri-Carb 2800 TR, PerkinElmer) after the addition of 2.5 ml of liquid scintillation cocktail (Ultima Gold XR). Internal plant material standard was used in the digestion as quality control. The analyses have been performed in accordance with the safety regulations concerning the use of radioactive P in the Laboratoire des Radio-Isotopes (Antananarivo, Madagascar) (Becquer et al., 2017). The ^{32}P activities in the aqueous labelling solutions were measured at the same time as the plant digests and all radioactivity concentrations were radioactive decay corrected. The specific activity (SA) of shoot P was calculated from the r/R ratio (remaining radioactivity in harvested shoots/introduced radioactivity) and shoot P uptake (Di et al., 1997; Bühler et al., 2003; Achat et al., 2014). Shoot P uptake from soil corresponded to total final shoot P amount minus P originating from seed. The L-value was calculated assuming that the isotopic composition or specific activity ($^{32}\text{P}/^{31}\text{P}$ ratio) was the same in all soil P pools. We assumed that the different isotopes of P (^{31}P and ^{32}P) do not affect the behaviour of the orthophosphate ions and that there is no isotopic discrimination during the phenomena studied either during sampling P taken up from the soil by the plant or during the transfer of orthophosphate ions between the soil and the solution. Thus, the introduced radioactivity “R” is homogeneously diluted in L, and considering the remaining radioactivity “r” and the P uptake in the harvested shoot, the L-value can be calculated as follows:

$$L = (P_{\text{shoot}} - P_{\text{seed}})/(r/R) \quad (1)$$

where P_{shoot} : the total amount of P in the shoot (mg P); P_{seed} : the amount of P in shoot derived from the seed (mg P); r : the total radioactivity ^{32}P in harvested shoot (kBq); and R : the introduced radioactivity (kBq). The L-value is potentially affected by several bio-chemical P processes occurring in the soil. As a consequence of these P transformations (mineralization of soil organic P, microbial immobilization/remineralization, dissolution/precipitation, etc.), the specific activity of exchangeable P in the soil as measured by plant uptake, may decrease at a faster rate than that caused by exchange processes at the soil surfaces, leading to different L-values (Di et al., 1997). In our study, any changes in P flow from the soil to the plant in the presence of the nematodes will be reflected by the L-value.

2.5. Testing the “hormonal” hypothesis using the rhizobox technique

2.5.1. The rhizobox device and experimental design

The rhizobox device consisted of a PVC box (40×20 cm) equipped with transparent root observation windows (10 mm deep) and filled with 300 g of soil (equivalent to 10 mm deep) (Fig. 1). We used the same fertilized soil that was used in the ^{32}P -labelling experiment. The autoclaved soil received an appropriate volume of the solution A to provide 28.2 mg-N and 3.4 mg-P per kg dry soil and 1‰ of dolomite which increased the soil pH by 1 unit (Supporting Information 1). Because the first ^{32}P -labelling experiment showed significant effects of nematodes only in the soil with added dolomite, only soil with dolomite was used for this second experiment. A filter paper (20×45 cm) was placed below the soil layer, on the underside of the rhizobox, protruding downwards by 5 cm (Fig. 1). One seed of rice (cultivar B22) was

placed in the soil on the top of the rhizobox. The thick transparent plastic plate (observation window) was pressed on the soil layer and fixed with clamps. The rhizoboxes were randomly placed in large plastic containers at an angle of approximately 30° to allow the roots to grow on the transparent plate. The plastic containers were filled with a low volume of nanopure water so that only the excess paper filter was immersed. The filter paper allowed soil humidification by capillary action. The containers with the rhizoboxes were incubated in the greenhouse for 28 days. Plants were exposed to light but the roots and soil of the rhizoboxes were kept under dark conditions with aluminium foils.

Two treatments were applied: (1) the control without nematodes (-Nem) and (2) the treatment with nematodes (+Nem). There were 6 replicates; the total number of rhizoboxes was thus twelve.

2.5.2. Root measurements

After 28 days of growth, a grid with a mesh of 1 cm^2 mesh grid was placed on the transparent plate of the rhizobox. We counted the total number of 1 cm^2 squares below which roots were presented (filled squares) or absent (empty squares). The total number of filled squares was used as a proxy of the area of the soil explored by roots (“area of exploration”). We then carefully removed the roots from the soil and the root system was gently washed and scanned (300 ppi). The root images were processed and analysed using WinRHIZO Root Imaging software (Regent Inc., Canada). We obtained the following root parameters: biomass, length, area, mean diameter, volume, number of tips and the length for each root diameter category (from 0 to 1.5 mm). We then calculated the specific root length (SRL, root length divided by root biomass), the root branching density (number of lateral root tips divided by total root length), and the specific area of exploration (root area of exploration divided by root biomass).

2.5.3. Plant nutrient content measurements

The shoot and root were dried at 65°C for 48 h and weighed, and the total N and total P in plant tissues were analysed as described previously.

2.5.4. Nematode survival rates

We also determined the nematodes survival rates for all rhizoboxes. Nematodes were extracted from a fresh subsample of 100 g using a modified Baermann funnel method (Hooper, 1986). After 48 h of active filtering, nematodes in water were collected and counted using a stereomicroscope (VWR International Belgium, Microscope SZT 300, China).

2.6. Measurement of soil available P after dolomite addition

We analysed the soil available P in soil not limed and soil limed with dolomite at the following rates: 1, 1.5 or 2 mg kg^{-1} . Briefly, dolomite (powder form) was supplied to 2-mm sieved air-dried soil in opened plastic pots containing 200 g of dry soil. We then added water to reach 80% of the soil water-holding capacity and mixed the soil during 5 min using a spatula. After 7 days in the dark at room temperature, we analysed the soil available P using the Olsen P method (Olsen, 1954). Briefly, 1 g of dry soil was quickly extracted with 20 ml of 0.5 M NaHCO_3 ($\text{pH} = 8.5$). After 30 min of agitation and centrifugation at 5000 rpm for 5 min, the solution was filtered through Whatman 42 paper. The malachite green method was used to measure the P concentration in solution (Rao et al., 1997). We also measured the soil pH at the end of the 7-days incubation period. Finally, we analysed the ability of the soil with or without dolomite to sorb the phosphate ions using the “remaining-P” protocol. For this, we prepared an orthophosphate ions solution containing 60 mg-P L^{-1} as KH_2PO_4 and 10 mmol CaCl_2 per litre. A total of 50 ml of the KH_2PO_4 solution was poured in 5 g of 2-mm sieved air-dried soil in opened 100 ml plastic pots. The pots were mixed for 5 min and left to rest for 16 h. The “remaining-P” in the

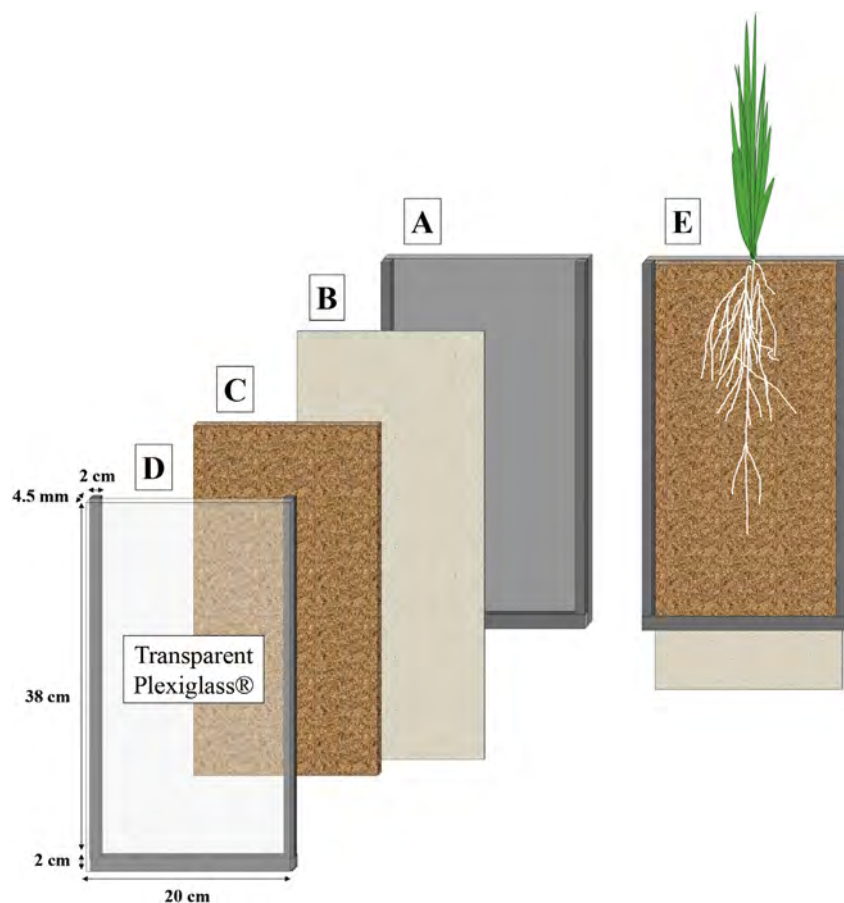


Fig. 1. The rhizobox includes (A) the back transparent PVC plate where (B) the filter paper is deposited and then filled with (C) the soil layer. The box is then closed with (D) PVC tabs and on the top thanks to a transparent PVC plate identical to the back one. (E) The final box dimensions are 40 cm high, 20 cm wide and 3 cm deep.

soil suspension was measured using the malachite green method after the 16 h period.

2.7. Statistical analyses

All statistical tests were performed with the R software (Team, 2016). Statistical significance was established at $P < 0.05$. Means and standard deviation (SD) were computed for each treatment for all variables.

2.7.1. The ^{32}P -labelled soil experiment

We performed a two-way ANOVA with ‘dolomite’ (presence/absence) and ‘nematode’ (presence/absence) treatments as factors for plant variables using the “aov” function from the “ade4” package (by default, it implements a sequential sum of squares). The normality of the data and the homogeneity of variance were checked using the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. When there was no significant interaction effect using these methods, the more powerful type II sum of squares (SS) method was chosen under the “Anova” function from the “car” package to improve the initial model. If an interaction was present, type III SS was used with the same function. The significance of the interactions and main effects were provided by these improved models. The type of SS used in the improved models was indicated in the results section. We lastly detected the significant differences among levels within factors using the Tukey HSD post hoc test (“TukeyC” function and package).

2.7.2. The rhizobox experiment: testing the “hormonal” hypothesis

A principal component analysis (PCA) was performed on the root parameter data set (12 rows, 10 columns) with the “dudi.pca” function

from the “ade4” package. We tested the number of axes in the PCA with the “testdim.pca” procedure from the same package. This function is based on the computation of the RV coefficient. We then performed a between-class analysis with the ‘nematode’ treatment (presence/absence) as the factor. The significance of the clustering was tested with a permutation test from the “randtest” function. Shoot biomass, shoot:root ratio, and total N and P in plant were projected as supplementary columns into the PCA to identify the correlation between root architecture and plant nutrient uptake and growth. The effect of bacterivorous nematodes was then tested for each variable using Student’s *t* tests. The normality of the data was checked using the Shapiro-Wilk test.

3. Results

3.1. ^{32}P labelled soil experiment: testing the “mineralization” pathway

After 28 days of growth, we did not observe nematodes in the controls (-Nem) suggesting that no contamination occurred during the incubation. In the nematode treatment (+Nem), an average of 20 individuals per g dry soil was found, irrespective of the presence of dolomite (not significant difference, data not shown). We observed the highest rice shoot, root and total biomass values when both dolomite and nematodes were present (Table 1). The two-way ANOVA showed significant interaction between these two factors for these plant traits (P -value ranged from 0.011 to 0.040). Unexpectedly, the presence of dolomite tended to reduce the total rice biomass in the absence of the nematodes, ranging from 978 mg to 836 mg per pot. The inoculation of nematodes exhibited similar negative effects in the absence of dolomite (but not significant effects). The shoot:root ratio was not affected by the

Table 1

Mean (SD) and two-way ANOVA statistics for plant variables measured after 28 days of growth in presence/absence of dolomite (-Dol; +Dol) and *Acrobeloides* sp. (-Nem; +Nem) in a Ferralsol from Madagascar.

Variables	Unit	Treatments								Two-way ANOVA						
		-Dol				+Dol				Factors						
		-Nem		+Nem		-Nem		+Nem		Dol	Nem	Interaction				
Shoot biomass	mg pot ⁻¹	537	(65)	a	481	(54)	a	466	(41)	b	555	(27)	a	0.148	0.059	0.011*
Root biomass	mg pot ⁻¹	441	(71)	a	396	(51)	a	370	(67)	b	464	(45)	a	0.115	0.335	0.040*
Shoot: root ratio	ratio	1.2	(0.2)	a	1.2	(0.1)	a	1.3	(0.2)	a	1.2	(0.1)	a	0.880	0.532	0.751
Total biomass	mg pot ⁻¹	978	(118)	a	877	(100)	a	836	(103)	b	1020	(47)	a	0.055	0.182	0.011*
Shoot P amount	mg pot ⁻¹	0.37	(0.05)	a	0.24	(0.08)	a	0.30	(0.03)	b	0.37	(0.03)	a	0.379	0.463	0.043*
Root P amount	mg pot ⁻¹	0.24	(0.05)	a	0.19	(0.05)	a	0.23	(0.04)	a	0.22	(0.03)	a	0.607	0.124	0.231
Total P amount	mg pot ⁻¹	0.61	(0.09)	a	0.57	(0.13)	a	0.55	(0.06)	a	0.60	(0.03)	a	0.935	0.468	0.061
r/R	ratio	10.0	(0.7)	a	10.2	(1.6)	a	7.4	(1.4)	a	8.3	(1.0)	a	0.001***	0.250	0.616
Shoot L-value	mg-P kg ⁻¹	13.6	(1.9)	a	12.4	(1.6)	a	10.6	(1.3)	b	15.8	(0.7)	a	0.846	0.009**	0.001***
Shoot N amount	mg pot ⁻¹	15.1	(2.36)	a	13.8	(1.24)	a	15.0	(0.88)	a	17.5	(1.36)	a	0.002**	0.868	0.359
Shoot K amount	mg pot ⁻¹	19.1	(2.64)	a	17.6	(3.15)	a	14.6	(2.89)	b	18.1	(1.15)	a	0.104	0.340	0.048*
Shoot Ca amount	mg pot ⁻¹	1.8	(0.55)	a	1.4	(0.22)	a	1.5	(0.12)	b	1.8	(0.14)	a	0.922	0.753	0.046*
Shoot Mg amount	mg pot ⁻¹	1.2	(0.25)	a	1.1	(0.22)	a	1.4	(0.19)	b	1.6	(0.07)	a	0.001**	0.491	0.049*
Shoot N:P ratio	ratio	38.8	(6.7)	a	41.5	(9.5)	a	54.6	(9.5)	a	43.1	(4.3)	b	0.047*	0.320	0.042*
Shoot Ca:Mg ratio	ratio	1.43	(0.17)	a	1.30	(0.11)	a	1.10	(0.11)	a	1.08	(0.09)	a	0.000***	0.309	0.423
Shoot K:(Ca + Mg) ratio	ratio	6.49	(1.16)	a	6.89	(0.60)	a	4.98	(0.43)	a	5.33	(0.37)	a	0.000***	0.284	0.852

*P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001. Letters (a and b) indicates significant differences between '-Nem' and '+Nem' treatments within dolomite ("Dol") treatments according to the Student *t*-test at P < 0.05.

presence of dolomite or nematodes (mean 1.2).

The plant P traits were poorly affected by the treatments (Table 1). However, we still observed higher shoot P amount in the control or when both dolomite and nematodes were added. According to the ANOVA and Student's *t* tests, the inoculation of nematodes on shoot P amount was (positively) significant only in the presence of dolomite. Again, the presence of nematodes in the absence of dolomite tended to reduce not only shoot P amount, but also root P amount (but not significantly). The shoot L-value, which corresponded to the fraction of soil P that is exchangeable with added isotope P, as measured by plant uptake after ³²PO₄ labelling the soil, was significantly affected by the interaction of the factors. The highest values (mean 15.8 mg-P kg⁻¹) were observed in the presence of both dolomite and nematodes (corresponding to 49% more than the control).

Concerning the other nutrients, we observed higher shoot N and Mg amounts and shoot N:P ratios when both dolomite and nematodes were added (Table 1). However, for N, the variance of this macronutrient in the shoot was mainly explained by the presence of dolomite (*P*-value 0.002). K, Ca and Mg exhibited similar behaviour: they increased when both dolomite and nematodes were added (i.e., significant interaction according to the two-way ANOVA). Lastly, the shoot Ca:Mg and K:(Ca + Mg) ratios were mostly affected by the addition of dolomite.

3.2. Rhizobox experiment: testing the "hormonal" pathway

The final number of nematodes was 9.9 individuals per dry soil in the nematode treatment. We did not find nematodes in the control. The first two axes of the PCA performed on the root parameters data set explained more than 77% of the total inertia, but only the first axis was significant at 5% (Fig. 2A). The first axis of the PCA (relative inertia = 51.4%) showed that the position of the rhizoboxes where the plants grew in the presence of nematodes (negative coordinates) is opposite to the rhizoboxes where the plants grew without nematode (positive coordinates) (Fig. 2A). The Monte Carlo test performed on the between-class analysis revealed a highly significant clustering (P < 0.005). The correlations circle showed opposition between root diameter, volume, area and biomass (negative scores) against root branching (positive scores) on the first axis (Fig. 2B). Root volume and root area were the two main root parameters exhibiting the highest

contributions to the construction of the first axis. Indeed, the presence of nematodes significantly increased root length and root area from 150 to 250 cm and from 13.4 to 30 cm², respectively (Fig. 3). However, the ratio of root tips to root biomass (i.e., the density of root branching) decreased in the presence of nematodes from 3.3 to 2.5 tips cm⁻¹ (Fig. 3). We did not observe a significant effect of nematodes on the specific length, the total number of tips or the total surface of soil explored by roots expressed per root biomass unit (i.e., specific exploration) (Fig. 3). The smallest (diameter less than 0.2 mm) and largest (diameter greater than 0.8 mm) roots were not significantly impacted by the presence of nematodes (Fig. 4). However, *Acrobeloides* sp. significantly increased the length of roots with diameters ranging between 0.2 and 0.8 mm. The distribution of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes in the -Nem treatment was not significantly different from the +Nem treatment (Fig. 5). The slopes were almost identical, i.e. -4.64 for -Nem and -3.92 for +Nem.

3.3. Effects of dolomite on soil available P and pH

The Olsen P content of the native soil (without dolomite, pH 5.5) was around 7.12 mg-P kg⁻¹ (standard deviation of 0.06) while the addition of dolomite at the rate of 1 mg kg⁻¹ reduced (but not significantly) the P content at 7.00 mg-P kg⁻¹ (standard deviation of 0.16) (data not shown). However, the addition of 1 mg kg⁻¹ of dolomite increased the soil pH at 6.36 (Supporting Information 1). With 1.5 (pH 6.55) and 2 (pH 6.75) mg of dolomite per kg soil, the soil Olsen P content persisted to 7.00 but then decreased to 6.00 mg-P kg⁻¹ respectively. Only the soil Olsen P content in the last treatment (2 mg dolomite per kg soil) was significantly different from the others. Adding 1 mg of dolomite per kg of soil increased the "remaining-P" from 25 to 29.8 mg-P kg⁻¹ but then decreased with increasing dolomite amounts (see Supporting Information 1).

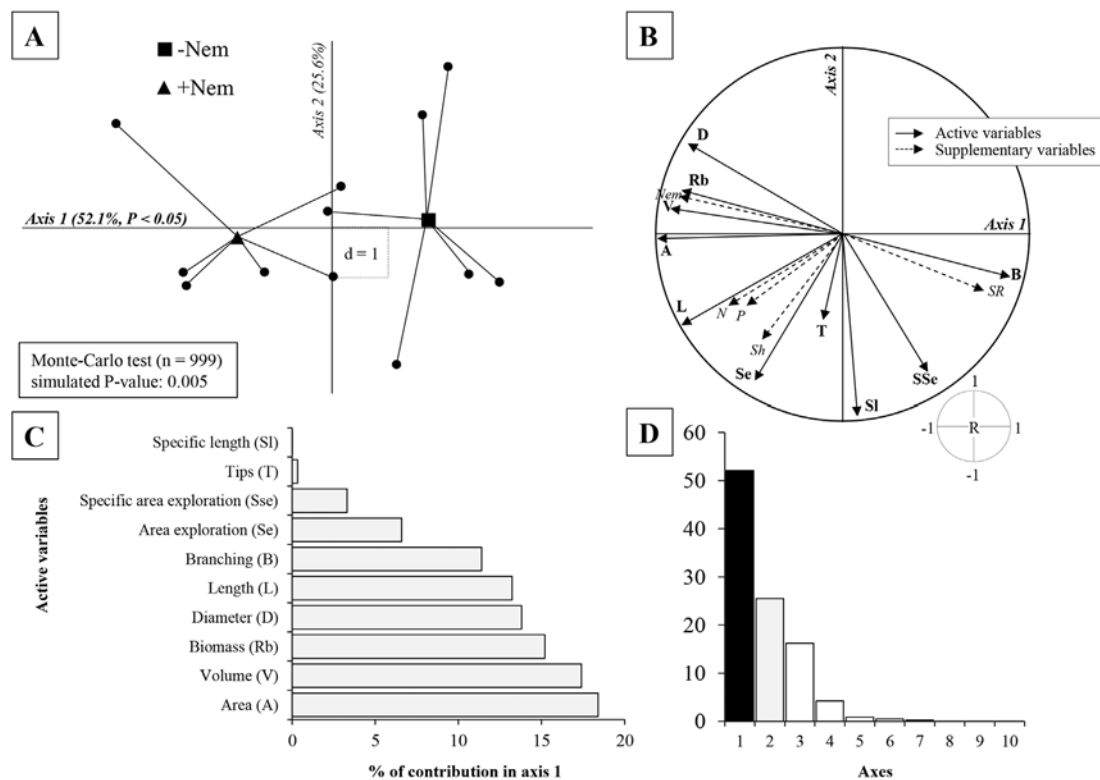


Fig. 2. Principal Component Analysis performed on root parameters. (A) Nematode treatment ordination (black square and triangle as barycentres) on the individual (black circle) factorial map. (B) Circle of correlations with active (bold) and supplementary (italic) variables. (C) Contribution (%) of active variables in axis 1. (D) Eigenvalue diagram. ‘Nem: final number of nematodes; N: total N amount in plant; P: total P amount in plant; Sh: final shoot biomass; SR: final shoot:root ratio.

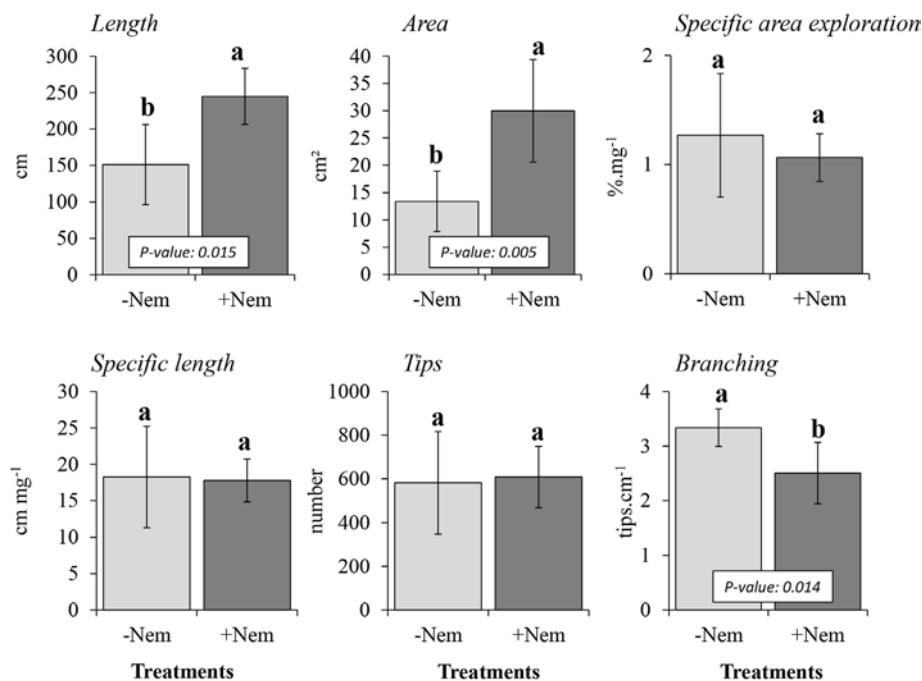


Fig. 3. Effect of *Acrobeloides* sp. on rice root parameters after 28 days of growth in a Ferralsol. “-Nem” and “+Nem” indicates absence or presence of bacterivorous nematodes, respectively. Letters (a and b) refers to significant differences according to Student t-test at $P < 0.05$.

4. Discussion

4.1. Effect of *Acrobeloides* sp. on soil-plant ³²P flow: testing the “mineralization” pathway

The mutualistic activity of bacterial grazers on plant P availability

has been reported many times (Barsdate et al., 1974; Anderson et al., 1981, 1982; Irshad et al., 2012), and in a recent quantitative review, Trap et al. (2016) showed that the presence of bacterial grazers (protist and nematodes) can increase soil P mineralization by 22%, shoot P content by 30% and root P content by 23%. In this review, the authors, however, noted that no studies considering highly weathered tropical

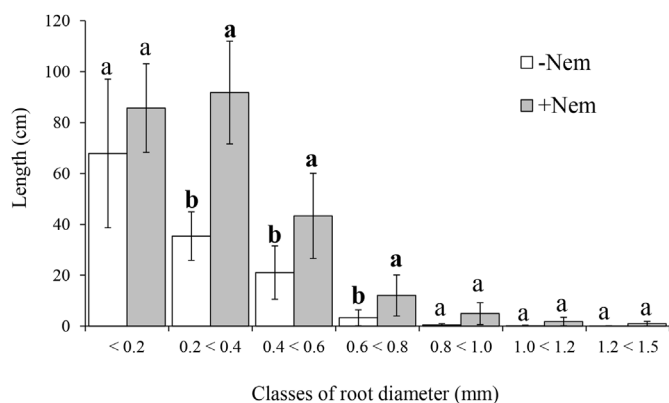


Fig. 4. Effect of *Acroboloides* sp. on rice root length after 28 days of growth in a Ferralsol. “-Nem” and “+Nem” indicates absence or presence of bacterivorous nematodes, respectively. Letters (a and b) refers to significant differences according to Student *t*-test at $P < 0.05$.

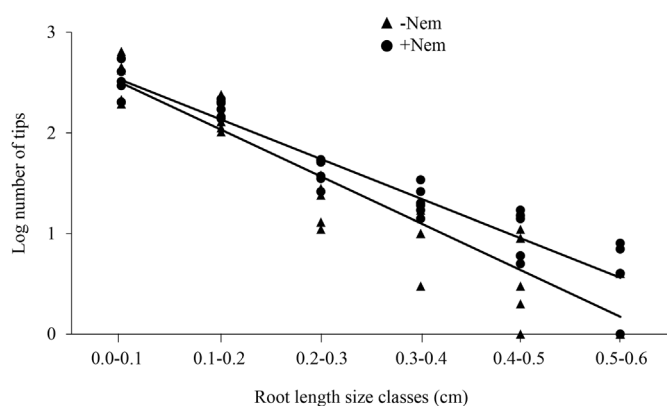


Fig. 5. Distribution of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes in the control treatment (“-Nem”; black triangle, $F = 255$; $P < 0.001$; $y = -4.64x + 2.72$; $R^2 = 0.88$) and the treatment with nematodes (“+Nem”; black square, $F = 424$; $P < 0.001$; $y = -3.92x + 2.72$; $R^2 = 0.92$).

soils were available. This is a serious shortcoming knowing that bacteria-bacterivore interactions are dominant in the soil microfood web of these tropical soils. Indeed, we showed in a recent study, by analysing the soil microbial 16S and 18S rDNA gene sequences through quantitative real-time PCR, that the microbial communities from savannah Malagasy Ferralsols exhibited a fungal:bacterial ratio from 0.02 to 0.21 (Razanamalala et al., 2018), indicating a soil function mostly driven by the bacterial-energy channel (Wardle, 2005), and thus, by the bacterivores.

In the present study, we observed significant positive effects of the nematode *Acroboloides* sp. on rice P uptake only when dolomite lime was added. In the absence of dolomite, the nematodes did not significantly change plant responses. Indeed, 60% of the plant variables measured showed significant interaction responses according to the two-way ANOVA. The mutualistic activity of the nematodes was thus highly dependent on the abiotic soil component.

When the soil was limed, the L-value significantly increased in the presence of nematodes. As quoted earlier, the equilibrium between the added ^{32}P and exchangeable native ^{31}P is potentially affected by several bio-chemical P processes occurring in the soil. As indicated by Di et al. (1997), ^{32}P and ^{31}P are transformed from readily exchangeable to slowly or non-exchangeable forms by (i) microbial immobilization and (ii) sorption/desorption or precipitation/dissolution and plant uptake. P (orthophosphates ions) may also be released to exchangeable forms by organic P mineralization and mineral P dissolution and contribute to dilute the specific activity of P taken up by plant (production of ^{31}P in

the soil solution). As a result, the specific activity of the available P in the soil, as measured by plant uptake, may decrease at a faster rate than that caused by the exchange processes at the soil surfaces, leading to higher L-values (Di et al., 1997). In our experiment, it was not possible to assess whether the inoculation of the bacterivorous nematodes altered chemical P processes such as P sorption on the solid phase, precipitation and mineral P dissolution and we did not find any evidence regarding this in the literature. It is however well known that bacterivorous nematodes affect biological processes such as organic P mineralization and microbial immobilization (Trap et al., 2016). Thus, we supposed that any increase in the L-value in rice tissue (net ^{32}P per unit of P uptake) in the presence of the bacterivorous nematodes may result from higher release of free orthophosphates ions by organic P mineralization. Bacterivorous nematodes may thus improve plant P uptake from the soil organic P pool (the ‘mineralization’ pathway). These results support the findings of Irshad et al. (2012) who showed an enhanced *Pinus pinaster* P uptake when *Rhadditis* sp. (Nematoda, Rhabditidae) and *Acroboloides* sp. were inoculated in a medium supplemented with phytate and a phytate-mineralizing bacteria (*Bacillus subtilis*). They showed that the bacterivorous nematodes and *B. subtilis* together increased the production of free orthophosphate ions from phytate. Similarly, Jiang et al. (2017) conducted a manure fertilization experiment and found, using structural equation model and interaction networks, a significant positive correlation between the abundance of bacterivorous nematodes (especially *Protorhabditis*) and alkaline phosphatase (ALP)-producing bacteria coexisting in large macroaggregates of a Ferralsol in China. They confirmed the causal link between nematodes and ALP-producing bacteria by conducting a 14-day microcosm experiment where they found higher ALP-producing bacteria abundance and activity in the presence of *Protorhabditis* than in the control (without nematodes) but only when the soil was supplied with a high amount of manure (with or without lime).

Many mechanisms have been proposed to explain these patterns (Trap et al., 2016), such as the removal of senescent cells by nematodes or shifts in the soil microbial community composition (Djigal et al., 2004a, 2010; Blanc et al., 2006), with subsequent effects on specific P functions (Jiang et al., 2017). In addition to the mineralization effect, the role of *Acroboloides* sp. on the functional profiling of the soil bacterial community should be studied. It is, however, possible that the actual contribution to organic P mineralization induced by nematodes in plant P nutrition was biased since bacteria can uptake P from the soil solution for their own requirements (Richardson and Simpson, 2011), leading to different isotopic signature after P excretion by nematodes. Additionally, nematodes can retain a high amount of ^{32}P from labelled bacteria in their tissues (Nicholas and Viswanathan, 1975). According to these results, we thus partially accept our first hypothesis H1, i.e., the L-value may increase in the presence of nematodes though higher production of unlabelled P from organic matter by mineralization, but we also validate the second one (H2) suggesting that the mutualistic activity of the *Acroboloides* sp. was dependent on the P-sorbing ability of the soil and soil Al toxicity.

It is probable that different P flows could have been obtained with other bacterivorous nematodes species since the effect of nematodes on nutrient cycling is known to be species-specific (Zhu et al., 2017). *Acroboloides* sp. is a cephalobid nematode distributed globally, is abundant in dry and sandy soils and, usually, exhibits high water-stress resistance capacities (Andrássy, 2007). Using this genus as a model is thus relevant since soil fauna from the Malagasy hills (tanety) experience prolonged periods of dryness from May to November. Additionally, this genus exhibits low labial and cephalic probolae and a narrow mouth cavity. It is thus well-adapted to soil habitats where bacterial density is low. This is one of the reasons why Bongers (1990, 1999) classified this genus in the second class along the colonizer-persistent gradient (cp). Usually, cp-1 nematodes have higher metabolic activity than cp-2 nematodes (Ferris et al., 2001; Ferris and Bongers, 2006). They also have greater abilities to colonize concentrated organic matter patches such as

the rhizosphere and to grow on dense bacterial populations (Bongers, 1990). We can thus expect more pronounced effects of cp-1 bacterivores on plant functions than cp-2. For instance, Cheng et al. (2011) found that *Caenorhabditis elegans* (a cp-1 nematode) induced a more pronounced positive effect than *Cephalobus* sp. (a cp-2 nematode) on rice N amount after 20 days of growth in an alluvial sandy loam soil in China. Djigal et al. (2004a) investigated the effects of four bacterial-feeding nematodes within the Cephalobidae family (*Zeldia punctata*, *Acrobeloides nanus* morphotype 1 and 2 and *Cephalobus pseudoparvus*) on N uptake by maize growing in a Sahelian soil in Senegal. Even though the nematode species induced similar trends, the effect on plant nutrition was slightly higher for *C. pseudoparvus* and *A. nanus* type 1 than *Z. punctata* and *A. nanus* morphotype 2. Inoculating another bacterivorous nematode species, especially cp-1, would be especially relevant in agricultural soils in Madagascar, where the soil organic matter content rapidly increases in November after the application of manure, compost or vermicompost. In the same way, inoculating a whole nematode community would be relevant to assessing the effect of all nematode co-existing species (Gebremikael et al., 2014). However, with this approach, the effects of the interactions occurring between the nematodes belonging to different trophic groups (or functional guilds) are confused with the individual effects of the ecological groups. Coming to a conclusion about the effects of a specific group, such as bacterivores, is no longer possible and identifying the mechanisms involved in the relationships between nematodes and plants become more difficult.

4.2. Distinct effects of dolomite and *Acrobeloides* sp. on plant functions

In this study, we found two distinct effects. The first one was the decreasing effect of dolomite on rice growth and P and K uptake in the “-Nem” treatment. In agriculture, dolomite is usually supplied done to increase crop productivity. To test H2, we provided dolomite to increase soil pH, to limit Al toxicity and reduce P sorption by the soil constituents with variable electric charge (see Supporting Information 1). Instead of improving the soil, dolomite liming reduced rice growth and nutrition. This statement is not surprising since similar results have been found for upland rice in Madagascar with field assays (Raboin et al., 2016) or in Cerrado soils in Brazil (Fageria, 2000, 2001). Increasing the soil pH above 6 appears to be detrimental for rice productivity. Indeed, the optimal soil pH for upland rice grown in Oxisols varies between 5.4 and 5.9 (Fageria and Baligar, 2008). We can suppose that the pH of the native soil was probably high enough (5.5) for rice growth. Determining soil Al concentration, as well as the amount of P associated with Al, would be an interesting perspective to explain the response of rice to dolomite addition.

We observed a slight decrease in plant growth and nutrition in the presence of *Acrobeloides* sp. without dolomite. The works of Sundin et al. (1990) showed that the inoculation of *Panagrellus redivivus* (Panagrolaimidae) in the rhizosphere of *Brassica napus* induced 2.6 times more organic C in the plant exudates (mainly as carbohydrates) after two weeks. They calculated that 65% of the net production was exuded in the soil (available for use by bacteria) when nematodes were present, while 40% was exuded in the absence of the bacterial grazers. These results suggest that nematodes can rapidly increase carbon loss through higher exudation after their inoculation in the rhizosphere. In strong weathered tropical soils, where plant nutrient availability (N, P, K, S, Mg, Ca, Mn, Si) is very low, it is possible that nematodes did not compensate for this carbon loss by increasing plant nutrient availability despite the high nematode activity. Consequently, the treatments with the nematodes may induce lower growth rates than treatments without nematodes where root exudation may be lower. This hypothesis is supported by the significant increase in shoot K, Ca and Mg amount in the presence of nematodes in limed soil in comparison to the control, but not in the native soil.

It is important to highlight that the interactions between rice and bacterivorous nematodes are likely to differ according to plant cultivar.

For instance, the nematode attraction to roots is influenced by a wide variety of compounds and pH gradients (Anderson et al., 1981; Grewal and Wright, 1992; Rasmann et al., 2012; Young et al., 1996) and varies according to rice cultivar (Ranoarisoa et al., 2017). Moreover, the gain in plant growth and nutrition in response to protist inoculation has been shown to fluctuate according to rice cultivar (Somasundaram et al., 2008). In the present study, the rice cultivar B22 was used and hence, according to the literature, our results are not generic. Ranoarisoa et al. (2017) showed that the rhizospheric soil of the cultivar B22 did not significantly attract *Acrobeloides* sp. individuals in contrast to the rhizospheric soil of cultivars F172, F182 or F152. We thus propose to conduct similar pot experiments with these last cultivars.

4.3. Effect of *Acrobeloides* sp. on root architecture: testing the “hormonal” pathway

The lateral root growth induced by grazing probably depends on the ability of the grazers (mostly protists) to strongly modify the rhizospheric microbial community structure and the subsequent microbe-root communication (Bonkowski, 2004; Bonkowski et al., 2009). Selective grazing by bacterivorous nematodes has been suggested to explain shifts in the bacterial community composition after nematode inoculation (Djigal et al., 2004a; Blanc et al., 2006). Additionally, it is well known that bacterivorous nematodes exhibit dietary choice (Weber and Traunspurger, 2013; Liu et al., 2017). Using mixed populations of mildly toxic wild-type and nontoxic *gacS*-deficient mutants of *Pseudomonas fluorescens* in batch and rhizosphere systems, Jousset et al. (2009) however showed that the diet composition of *Caenorhabditis elegans* did not vary with changes in the frequency of the two bacterial strains, confirming its lack of strong selective ability compared to the protist *Acanthamoeba castellanii* which clearly preferred the non-toxic bacterial mutants. It is, however, important to note that *C. elegans* is a cp-1 nematode (opportunistic) with a tubular buccal cavity without the complex head ornamentations that are characteristic of some Cephalobids. *C. elegans* is thus well-adapted to soils harbouring a high bacterial density. In contrast, Cephalobids have complex head structures (labial and cephalic probolae) that permit food specialization through selectivity for different bacterial shapes and sizes, allowing them to be well-adapted to poor environments (De Ley, 1992). *Acrobeloides* sp. exhibited short conoid labial probolae and low cephalic probolae, suggesting that its ability to actively select for bacterial cells is probably lower than other cephalobid genera with flexible-branched head type (*Cervidellus*, *Stegelleta*, *Nothacrobeles*, *Acrobeles*) but probably higher than *C. elegans*. For instance, Liu et al. (2017) showed that bacterivorous nematodes (including *Acrobeloides* sp.) have the ability to find and to selectively ingest preferred bacterial species. Further studies focusing on the ability of this nematode to alter microbial community composition and thus to induce hormonal shifts in plants are required. It would be also interesting to investigate free and conjugated auxin content in rice tissue after inoculation of nematodes as Krome et al. (2009) did with protists.

Still, in this study, the presence of *Acrobeloides* sp. had a significant positive effect on root biomass and total root length and the PCA clearly revealed the close relationship between root length and nutrient (N and P) uptake. However, *Acrobeloides* sp. did not improve specific root length, tip number or root branching density. Using *A. castellanii*, Kreuzer et al. (2006) showed strong effects of grazing on rice root system architecture caused by differences in both the number and growth of lateral roots. When the authors expressed the distribution of lateral roots according to root length size classes, they found a sharp slope in the control treatment compared to the protist treatment, supposing a more homogeneous root system with long first-order lateral roots when the protist was inoculated. In our study, we did not find such a difference when we expressed the number of tips per root length size class (Fig. 4). Hence, the nematodes increased the length of lateral roots, especially roots with a diameter ranging from 0.2 to 0.8 mm, but

not their number. We thus conclude that the increase of root length was the consequence and not the cause of increase in nutrient availability by the presence of the nematodes. Our conclusions differed from those of Jiang et al. (2012) who showed the stimulating effects of *Cephalobus* sp. inoculated with *Pseudomonas* sp. or *Burkholderia* sp., on the root tip number of *Arabidopsis thaliana* growing in a sandy-loam alluvial soil from China for 20 days. From the Jiang et al. (2012) data set, we calculated root branching using the same index (ratio of tip number to total root length); we found similar values among treatments (absence/presence of nematodes) with a mean of approximately 2.4 tips cm⁻¹. We thus believe that nematodes can increase plant and root growth through higher nutrient mineralization, leading to higher root length and soil exploration, but do not alter root branching as protist do through hormonal effects.

5. Conclusions

Both experiments converged towards the same conclusions: *Acrobeloides* sp. increased plant P uptake, probably through the “mineralization” pathway (higher microbial turnover), but only when the soil was limed with dolomite. Without dolomite, the effects of *Acrobeloides* sp. on plant growth and nutrition is null, even slightly (but not significantly) negative. The ability of this nematode species to enhanced plant P uptake through the “hormonal” pathway seems limited, even if the presence of the nematode leads to longer root length. However, the increase in root length appears as a consequence of higher nutrient mineralization rather than the cause of higher plant nutrient uptake through enhancer root branching. Investigating the bacterial composition shifts after nematode inoculation will be an interesting perspective to completely reject or accept this hypothesis. From an ecological intensification perspective, to promote agro-ecological development in such tropical regions, our results suggest that amending the soil with P-rich organic matter and correcting soil pH with dolomite may constitute appropriate agronomic actionable triggers to drive the mutualistic activity of *Acrobeloides* populations.

Acknowledgements

We acknowledge the Laboratoire des Radio-Isotopes of the University of Antananarivo, Madagascar, for access to the Lazaina experimental station and the greenhouse. We thank Modeste Rakotondramanana, Marie-Paule Razafimanantsoa, Andrianantenaina Hilaire Damase Razafimahafaly and Eric N. Randrianasolo for their laboratory assistance.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.002>.

References

Achat, D.L., Sperandio, M., Daumer, M.-L., Santellani, A.-C., Prud'Homme, L., Akhtar, M., Morel, C., 2014. Plant-availability of phosphorus recycled from pig manures and dairy effluents as assessed by isotopic labeling techniques. *Geoderma* 232, 24–33.

Alpei, J., Bonkowski, M., Scheu, S., 1996. Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae): faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* 106, 111–126.

Anderson, R., Trofymow, J., Coleman, D., Reid, C., 1982. Phosphorus mineralization by a soil pseudomonad in spent oil shale as affected by a rhabditid nematode. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 365–371.

Anderson, R.V., Coleman, D.C., Cole, C.V., Elliott, E.T., 1981. Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp and *Mesodiplogaster*-Lheritieri on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil. *Ecology* 62, 549–555.

Anderson, R.V., Elliott, E.T., McClellan, J.F., Coleman, D.C., Cole, C.V., Hunt, H.W., 1978. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. 3. Biotic interactions of bacteria, amebas, and nematodes. *Microbial Ecology* 4, 361–371.

Andrássy, I., 2007. *Pedozoologica Hungarica* No. 4. Free-living Nematodes of Hungary.

Barsdate, R., Prentki, R., Fenichel, T., 1974. Phosphorus cycle of model ecosystems: significance for decomposer food chains and effect of bacterial grazers. *Oikos* 239–251.

Becquer, A., Torres-Aquino, M., Le Guernevé, C., Amenc, L.K., Trives-Segura, C., Staunton, S., Quiquampoix, H., Plassard, C., 2017. A method for radioactive labelling of *Hebeloma cylindrosporium* to study plant-fungus interactions. *Bio-protocol* 7 e2576.

Becquer, A., Trap, J., Irshad, U., Ali, M.A., Plassard, C., 2014. From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers of Plant Science* 5, 1–7.

Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P., Villenave, C., 2006. Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *European Journal of Soil Biology* 42, S70–S78.

Bolan, N., Robson, A., Barrow, N., Aylmore, L., 1984. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 299–304.

Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14–19.

Bongers, T., 1999. The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil* 212, 13–22.

Bonkowski, M., 2004. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist* 162, 617–631.

Bonkowski, M., Brandt, F., 2002. Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1709.

Bonkowski, M., Cheng, W., Griffiths, B.S., Alpei, J., Scheu, S., 2000. Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology* 36, 135–147.

Bonkowski, M., Clarholm, M., 2012. Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozoologica* 51, 237–247.

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.

Brookes, P.C., 1982. Correction for seed-phosphorus effects in L-value determinations. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 33, 329–335.

Bucher, M., 2007. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist* 173, 11–26.

Buehler, S., Oberson, A., Rao, I.M., Friesen, D.K., Frossard, E., 2002. Sequential phosphorus extraction of a P-labeled Oxisol under contrasting agricultural systems. *Soil Science Society of America Journal* 66, 868–877.

Bühler, S., Oberson, A., Sinaj, S., Friesen, D.K., Frossard, E., 2003. Isotope methods for assessing plant available phosphorus in acid tropical soils. *European Journal of Soil Science* 54, 605–616.

Cheng, Y.H., Jiang, Y., Griffiths, B.S., Li, D.M., Hu, F., Li, H.X., 2011. Stimulatory effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth vary with nematode species. *Nematology* 13, 369–372.

Clarholm, M., 1985a. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 181–187.

Clarholm, M., 1985b. Possible roles for roots, bacteria, protozoa, and fungi in supplying nitrogen to plants. In: Fitter, A.H. (Ed.), *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scient. Publ, pp. 355–365.

Cole, C.V., Elliott, E.T., Hunt, H.W., Coleman, D.C., 1978. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Phosphorus transformations. *Microbial Ecology* 4, 381–387.

Darbyshire, J.F., Davidson, M.S., Chapman, S.J., Ritchie, S., 1994. Excretion of nitrogen and phosphorus by the soil Ciliate *Colpoda steinii* when fed the soil bacterium *Arthrobacter* sp. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 1193–1199.

De Ley, P., 1992. The Nematode Community of a Marginal Soil at Camberne, Senegal, with Special Attention to Functional Morphology and Niche Partitioning in the Family Cephalobidae, vol. 53. pp. 109–153. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen*.

Di, H., Condon, L., Frossard, E., 1997. Isotope techniques to study phosphorus cycling in agricultural and forest soils: a review. *Biology and Fertility of Soils* 24, 1–12.

Djigal, D., Baudoin, E., Philippot, L., Brauman, A., Villenave, C., 2010. Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *European Journal of Soil Biology* 46, 112–118.

Djigal, D., Brauman, A., Diop, T.A., Chotte, J.L., Villenave, C., 2004a. Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 323–331.

Djigal, D., Brauman, A., Diop, T.A., Chotte, J.L., Villenave, C., 2004b. Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 323–331.

Fageria, N., 2000. Upland rice response to soil acidity in cerrado soil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35, 2303–2307.

Fageria, N., Baligar, V., 2008. Ameliorating soil acidity of tropical Oxisols by liming for sustainable crop production. *Advances in Agronomy* 99, 345–399.

Fageria, N.K., 2001. Effect of liming on upland rice, common bean, corn, and soybean production in cerrado soil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 36, 1419–1424.

Ferris, H., Bongers, T., 2006. Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology* 38, 3.

Ferris, H., Bongers, T., De Goede, R., 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18, 13–29.

Frossard, E., Achat, D.L., Bernasconi, S.M., Bunemann, E.K., Fardeau, J.C., Jansa, J., Morel, C., Rabeharisoa, L., Randriamanantsoa, L., Sinaj, S., Tamburini, F., Oberson, A., 2011. The use of tracers to investigate phosphate cycling in soil-plant systems. In: Bunemann, E.K., Oberson, A., Frossard, E. (Eds.), *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling*, pp. 59–91.

Frossard, E., Morel, J., Fardeau, J., Brossard, M., 1994. Soil isotopically exchangeable

- phosphorus: a comparison between E and L values. *Soil Science Society of America Journal* 58, 846–851.
- Gebremikael, M.T., Buchan, D., De Neve, S., 2014. Quantifying the influences of free-living nematodes on soil nitrogen and microbial biomass dynamics in bare and planted microcosms. *Soil Biology and Biochemistry* 70, 131–141.
- Gérard, F., 2016. Clay minerals, iron/aluminum oxides, and their contribution to phosphate sorption in soils—a myth revisited. *Geoderma* 262, 213–226.
- Grewal, P., Wright, D., 1992. Migration of *Caenorhabditis elegans* (Nematoda: Rhabditidae) larvae towards bacteria and the nature of the bacterial stimulus. *Fundamental and Applied Nematology* 15, 159–166.
- Griffiths, B.S., 1986. Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology and Biochemistry* 18, 637–641.
- Gyaneshwar, P., Kumar, G.N., Parekh, L.J., Poole, P.S., 2002. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant and Soil* 245, 83–93.
- Hayes, J., Simpson, R., Richardson, A., 2000. The growth and phosphorus utilisation of plants in sterile media when supplied with inositol hexaphosphate, glucose 1-phosphate or inorganic phosphate. *Plant and Soil* 220, 165–174.
- Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173–195.
- Hooper, D.J., 1986. Extraction of free-living stages from soil. In: Southey, J.F.E. (Ed.), *Laboratory Methods for Work with Plant and Soil Nematodes*. Her Majesty's Stationary Office, London, pp. 5–30.
- 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.
- Irshad, U., Brauman, A., Villenave, C., Plassard, C., 2012. Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil* 358, 148–161.
- Irshad, U., Villenave, C., Brauman, A., Plassard, C., 2011. Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2121–2126.
- Jentschke, G., Bonkowski, M., Godbold, D.L., Scheu, S., 1995. Soil protozoa and forest tree growth - non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils* 20, 263–269.
- Jiang, Y., Liu, M., Zhang, J., Chen, Y., Chen, X., Chen, L., Li, H., Zhang, X.-X., Sun, B., 2017. Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *The ISME Journal* 11, 2705.
- Jiang, Y., Wu, Y., Xu, W.S., Cheng, Y.H., Chen, J.D., Xu, L., Hu, F., Li, H.X., 2012. IAA-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes promote *Arabidopsis thaliana* root growth in natural soil. *European Journal of Soil Biology* 52, 20–26.
- Jousset, A., Rochat, L., Péchy-Tarr, M., Keel, C., Scheu, S., Bonkowski, M., 2009. Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *The ISME Journal* 3, 666–674.
- Kreuzer, K., Adamczyk, J., Iijima, M., Wagner, M., Scheu, S., Bonkowski, M., 2006. Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1665–1672.
- Krome, K., Rosenberg, K., Dickler, C., Kreuzer, K., Ludwig-Muller, J., Ullrich-Eberius, C., Scheu, S., Bonkowski, M., 2009. Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant and Soil* 328, 191–201.
- Larsen, S., 1952. The use of P 32 in studies on the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 4, 1–10.
- Liu, T., Yu, L., Xu, J., Yan, X., Li, H., Whalen, J.K., Hu, F., 2017. Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 115, 467–474.
- Margenot, A.J., Paul, B.K., Sommer, R.R., Pulleman, M.M., Parikh, S.J., Jackson, L.E., Fonte, S.J., 2017. Can conservation agriculture improve phosphorus (P) availability in weathered soils? Effects of tillage and residue management on soil P status after 9 years in a Kenyan Oxisol. *Soil and Tillage Research* 166, 157–166.
- Morizet, J., Mingeau, M., 1976. Influence des facteurs de milieu sur l'absorption hydrique. Etude effectuée sur tomate decapitee en exsudation. i. facteurs nutritionnels, *Annales agronomiques*.
- Mullaney, E.J., Ullah, A.H.J., 2003. The term phytase comprises several different classes of enzymes. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 312, 179–184.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31–36.
- Neumann, G., George, T.S., Plassard, C., 2009. Strategies and methods for studying the rhizosphere—the plant science toolbox. *Plant and Soil* 321, 431–456.
- Nicholas, W., Viswanathan, S., 1975. A study of the nutrition of *Caenorhabditis briggsae* (Rhabditidae) fed on 14C and 32P-labelled bacteria. *Nematologica* 21, 385–400.
- Olsen, S.R., 1954. Estimation of Available Phosphorus in Soils by Extraction with Sodium Bicarbonate. United States Department of Agriculture, Washington.
- Pypers, P., Van Loon, L., Diels, J., Abaidoo, R., Smolders, E., Merckx, R., 2006. Plant-available P for maize and cowpea in P-deficient soils from the Nigerian Northern Guinea Savanna—comparison of E-and L-values. *Plant and Soil* 283, 251–264.
- Raboin, L.-M., Razafimahafaly, A.H.D., Rabenjarisoa, M.B., Rabary, B., Dusserre, J., Becquer, T., 2016. Improving the fertility of tropical acid soils: liming versus biochar application? A long term comparison in the highlands of Madagascar. *Field Crops Research* 199, 99–108.
- Rakotoson, T., Amery, F., Rabeharisoa, L., Smolders, E., 2014. Soil flooding and rice straw addition can increase isotopic exchangeable phosphorus in P-deficient tropical soils. *Soil Use & Management* 30, 189–197.
- Ramaroson, V.H., Becquer, T., Sá, S.O., Razafimahatratra, H., Delarivière, J.L., Blavet, D., Vendrame, P.R., Rabeharisoa, L., Rakotondrazafy, A.F., 2017. Mineralogical Analysis of Ferralitic Soils in Madagascar Using NIR Spectroscopy. *Catena*.
- Randriamanantsoa, L., Frossard, E., Oberson, A., Bunemann, E.K., 2015. Gross organic phosphorus mineralization rates can be assessed in a Ferralsol using an isotopic dilution method. *Geoderma* 257, 86–93.
- Randriamanantsoa, L., Morel, C., Rabeharisoa, L., Douzet, J.M., Jansa, J., Frossard, E., 2013. Can the isotopic exchange kinetic method be used in soils with a very low water extractable phosphate content and a high sorbing capacity for phosphate ions? *Geoderma* 200, 120–129.
- Ranoarisoa, M.P., Blanchart, E., Vom Brocke, K., Ramanantsoanirina, A., Sester, M., Plassard, C., Cournac, L., Trap, J., 2017. Attractancy of bacterivorous nematodes to root-adhering soil differs according to rice cultivars. *Rhizosphere* 3, 128–131.
- Rao, A.S., Reddy, K.S., Takkar, P., 1997. Malachite green method compared to ascorbic acid for estimating small amounts of phosphorus in water, 0.01 M calcium chloride, and Olsen soil extracts. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 28, 589–601.
- Rasmann, S., Ali, J.G., Helder, J., van der Putten, W.H., 2012. Ecology and evolution of soil nematode chemotaxis. *Journal of Chemical Ecology* 38, 615–628.
- Razanamalala, K., Razafimbelo, T., Maron, P.A., Ranjard, L., Chemidlin, N., Lelièvre, M., Dequiedt, S., Ramaroson, V.H., Marsden, C., Becquer, T., Trap, J., Blanchart, E., Bernard, L., 2018. Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *The ISME Journal* 12, 451–462.
- Richardson, A.E., Hadobas, P.A., Hayes, J.E., 2000. Acid phosphomonoesterase and phytase activities of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots and utilization of organic phosphorus substrates by seedlings grown in sterile culture. *Plant, Cell and Environment* 23, 397–405.
- Richardson, A.E., Simpson, R.J., 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology* 156, 989–996.
- Rodrigues, M., Pavinato, P.S., Withers, P.J.A., Teles, A.P.B., Herrera, W.F.B., 2016. Legacy phosphorus and no tillage agriculture in tropical oxisols of the Brazilian savanna. *The Science of the Total Environment* 542, 1050–1061.
- Saidou, A., Janssen, B., Temminghoff, E., 2003. Effects of soil properties, mulch and NPK fertilizer on maize yields and nutrient budgets on ferralitic soils in southern Benin. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 100, 265–273.
- Seinhorst, J., 1962. Extraction methods for nematodes inhabiting soil. In: Murphy, P.W. (Ed.), *Progress in Soil Zoology*. Butterworths, London, pp. 243–256.
- Somasundaram, S., Bonkowski, M., Iijima, M., 2008. Functional role of mucilage-border cells: a complex facilitating protozoan effects on plant growth. *Plant Production Science* 11, 344–351.
- Southey, J.F., 1986. *Laboratory Methods for Work with Plant and Soil Nematodes*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Reference Book 402, London.
- Sundin, P., Valeur, A., Olsson, S., Odham, G., 1990. Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere - effects on root exudation and distribution of bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 73, 13–22.
- Team, R., 2016. RStudio: Integrated Development for R [Internet]. [cited 2015 Nov 20].
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., Blanchart, E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil* 398, 1–24.
- Wardle, D.A., 2005. How Plant Communities Influence Decomposers Communities, *Biological Diversity and Function in Soils*. 199–139.
- Weber, S., Traunspurger, W., 2013. Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology* 15, 291–301.
- Young, I., Griffiths, B., Robertson, W., 1996. Continuous foraging by bacterial-feeding nematodes. *Nematologica* 42, 378–382.
- Zhu, T., Yang, C., Wang, J., Zeng, S., Liu, M., Yang, J., Bai, B., Cao, J., Chen, X., Müller, C., 2017. Bacterivore nematodes stimulate soil gross N transformation rates depending on their species. *Biology and Fertility of Soils* 1–12.



Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis

Jérémy Puissant^{a,*}, Cécile Villenave^b, Camille Chauvin^b, Claude Plassard^a, Eric Blanchart^a, Jean Trap^{a,**}

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

^b ELISOL Environnement, ZA des Tourels, 10, avenue du midi, 30111, Congénies, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Soil biodiversity
Soil functioning
Agroecological practices
Rotation
Cover crops
Biocides
Tillage
Trophic group
Soil food-web
Nematode indices

ABSTRACT

Agricultural practices significantly affect soil biodiversity and functions, altering biogeochemical cycles and potentially compromising food production. Increased employment of sustainable agricultural practices is of growing policy concern and requires a better understanding and quantification of how agriculture affects soil functioning. We conducted a worldwide meta-analysis by computing 4855 effect sizes from 103 publications to quantify the effect of agricultural practices on soil nematodes, known to be key biological indicators of soil health. Our meta-analysis summarized the effects of tillage, pesticides use, fertilization, manipulation of above-ground plant including cover crop, rotation and agricultural system shift (the conversion from the conventional to conservation or organic agriculture systems). We quantified how each agricultural practice alters nematode indices of ecological relevance including the absolute abundance of trophic groups, the taxonomic richness and diversity and the food web structure based on functional guilds. At the global level, organo-mineral fertilization, conservation system, cover crop and nematicides exhibited the greatest effect sizes (averaged all nematode indices) while herbicides, plant association, mineral fertilization and tillage had the lowest ones. At the level of trophic groups, the agricultural practices had varying impacts, e.g. crop rotation mainly reduced the abundance of the plant-feeding nematodes (−47%), cover crop mainly increased the abundance of omnivore-predators (+80%) while organic fertilization predominately promoted bacterial (+113%) and fungal feeders (+141%). Crop rotation reduced the absolute abundance of plant feeders by 47% when the rotation is longer than 2 years. At the community level, chemical inputs, monoculture and pesticide application reduced nematode abundance, the food web structure and favoured copiotrophic nematode communities. Biocides and nematicides reduced total abundance, Shannon diversity and the food web complexity of soil nematode (structure index). Using meta-regressions, our meta-analysis revealed that the effect of agricultural practices depends on the time since the last agricultural intervention (e.g. input of fertilizers, pesticide application) and on how long a practice has been adopted. This study will be a useful aid for decision maker to better manage soil nematode community and to identify gaps in current available literature. In providing the direction and magnitude of soil nematode responses to agricultural practices, the effect size produced by this study are critical in facilitating worldwide modelling of soil biodiversity under global change scenarios.

1. Introduction

We are currently experiencing a profound human-induced extinction of life on Earth (Dirzo et al., 2014; Ceballos et al., 2015; Young et al., 2016). One of its main causes is agriculture, which constitutes a major threat to soil biodiversity and function (Foley et al., 2005; Tsiafouli

et al., 2015; Bender et al., 2016; Molotoks et al., 2018; Tibbett et al., 2020), with the potential to compromise sustainable food production to humankind (Azadi et al., 2011; Dobermann and Nelson, 2013; McKenzie et al., 2015). We still lack understanding of how soil biodiversity responds to agricultural practices at the global scale and to what extent agro-ecological practices can be beneficial for soil health. This is of

* Corresponding author. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR, 5175, CNRS, Montpellier, France.

** Corresponding author.

E-mail addresses: Jeremy.puissant@gmail.com (J. Puissant), Jean.trap@ird.fr (J. Trap).

<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>

Received 5 March 2021; Received in revised form 23 July 2021; Accepted 4 August 2021

Available online 6 August 2021

0038-0717/© 2021 The Author(s).

Published by Elsevier Ltd.

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license

(<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

growing policy concern and detrimental to moves towards an agriculture that preserves and promotes soil biota and function (Tsiafouli et al., 2015).

Nematodes are cosmopolite highly abundant invertebrates on Earth (van den Hoogen et al., 2019). In soils, these microscopic worms are a dominant component of the active community and occupy multiple positions in the soil food web (Yeates et al., 1993). Their fundamental roles in carbon flows (Sohlenius, 1980; Jiang et al., 2018), in biogeochemical cycling (Bardgett et al., 1999; Trap et al., 2016) and in changing the activity and composition of the soil microbial populations (Mamilov et al., 2000; Knox et al., 2004; Irshad et al., 2012) directly contribute to soil functioning. Their functional feature and pivotal role in the biogeochemical cycle makes nematodes key indicators of soil health and they have been used extensively in environmental monitoring for almost three decades (Bongers, 1990; Bongers and Ferris, 1999; Neher 2001; Shao et al., 2008; Reeves et al., 2014; Gao et al., 2020). This has been possible thanks to the relevant ecological indices (Maturity Index, Plant Parasite Index, Enrichment Index and Structure Index), developed by nematologists, directly related to the soil functioning (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001).

Much work has been done on the effect of agricultural practices on soil nematodes. Not exhaustively, the response of nematodes to agricultural practices is well documented regarding the different types of agricultural systems (Freckman and Ettema, 1993; Neher, 1999b; Djigal et al., 2012; Henneron et al., 2015; Karimi et al., 2020), physical and chemical disturbance (Neher et al., 1995; Fiscus and Neher, 2002; Zhao and Neher, 2013), herbicides (Yeates et al., 1999; Zhang et al., 2002; Zhao et al., 2013) or fertilization (Villenave et al., 2003; Agyarko et al., 2005; Ferris and Bongers, 2006; Liu et al., 2016). Soil nematode communities have also been extensively compared between agricultural ecosystems and unmanaged ecosystems (Wasilewska, 1979; Neher, 1999a; Villenave et al., 2001; Ponge et al., 2013; Pothula et al., 2019). Briefly, conventional agriculture profoundly alters the composition, taxonomic richness and size of soil nematode populations (Liu et al., 2016) likely through reducing local plant diversity (De Deyn et al., 2004), disturbing surface soil by plowing (Zhang et al., 2019) and creating nutrient disorders through fertilization (Liu et al., 2016). While the slow-growing omnivore nematode species involved in pest regulation (Devi et al., 2018) seem the most susceptible to disappearance (Bongers and Bongers, 1998), plant-parasitic species, which cause significant damage to crops (Jones et al., 2013), are quickly selected by conventional practices (Bongers et al., 1997). In contrast, alternative cropping systems such as conservation agriculture and organic farming could offer more suitable conditions for free-living nematodes, possibly by enhancing soil water-holding capacity and organic matter content, known to greatly increase soil biota abundance (Schnurer et al., 1986; Briar et al., 2012; Henneron et al., 2015; Margenot et al., 2016; Van Den Hoogen et al., 2019).

These trends must be quantified at the global scale to evaluate to what extent agricultural practices constitute threats to soil biodiversity and health. Recent efforts have been done to synthesize the global response of soil nematodes to soil fertility management (Liu et al., 2016), herbicides (Zhao et al., 2013) or on land-use changes (Pothula et al., 2019; Li et al., 2020). However, a meta-analysis that quantifies and ranks the distinct effects of the main worldwide agricultural practices on nematode is still missing. Using a meta-analysis to quantify the effect of each agricultural practice on nematodes exhibits benefits over a qualitative narrative reviewing because (i) it provides the size of the effect, and allows ranking of these effect sizes, (ii) it offers the possibility to weight the studies according to their inherent variability (more weight for studies with narrower interval of confidence) (iii) it allows exploring the potential of co-variables (moderators) to explain the variance of the effect size. We believe that a quantitative understanding of the impact of the common worldwide agricultural practices on soil nematode communities is necessary to simulate potential trajectories of soil health, guiding the future of agriculture management.

The study aimed to quantify the impact of a set of agricultural practices on soil nematode communities using meta-analysis modeling. Our main hypotheses are (H1) agricultural practices affect soil nematode communities in different ways (e.g. tillage affects large nematodes, while managing plant diversity shapes plant-feeding nematode communities) (H2) shifting the type of agricultural system (e.g., conventional *versus* organic systems), has a more pronounced effect on the nematode community because it integrates the impact of several distinct practices. Our meta-analysis summarized the effects of tillage, pesticides use, fertilization, manipulation of above-ground plant including cover crop, rotation and agricultural system shift (the conversion from the conventional to conservation or organic agriculture systems). To evaluate the effect of agricultural practices on soil nematodes, we employed absolute abundance of nematodes in trophic groups (Yeates et al., 1993), taxonomic richness and diversity, and the widely used nematode ecological indices (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001).

2. Methods

2.1. Literature search and data collection

This meta-analysis followed the PRISMA guidelines (Fig. 1) and recommendations from Vetter et al. (2013) and Gurevitch et al. (2018). We collected data from studies investigating the effect of agricultural practices on soil nematodes. Studies should include nematode data and evaluate the effects of at least one of the four main agricultural practices (manipulation of plant diversity, pesticide use, tillage, fertilization) or those of different types of agricultural systems ("system") on the nematode community, as defined in Table 1.

To reach this goal, we conducted a literature search, last updated in October 2019, using the Web of Science (Thomson Reuters) search engine. Studies of interest were identified based on the following search string: "nemat* AND (legum* OR "cover crop" OR cover-crop OR agro OR legum* OR fallow OR arable OR crop OR perennial OR agroecosystem OR rotation OR association OR agrofor* OR "plant diversity" OR diversity OR weeds OR cultiv* OR intens* OR manag* OR unmanag* OR intercropping OR "agricultural practices" OR agri* OR "agrochemicals" OR "biological control" OR interculture OR Leguminous OR pesticide* OR nematicide OR solariz* OR biofumigation OR "chemical control" OR "catch crop" OR disinfect*OR carbofuran OR input* OR nutrient* OR ferti* OR amend* OR compost* OR residue* OR litter OR addition manur* OR addition* OR nitrogen OR phosphorus OR conservati* OR compaction OR tilla* OR working OR plough* OR plow*)". We used this search string to find articles based on the title or abstract of the article. We obtained a result of 3884 articles (Fig. 1). To complete our literature search, we allowed for discrete inclusions of relevant publications before the screening process (see Fig. 1). To facilitate article screening, we uploaded the literature search results to the reference management software EndNote (version X8, Clarivate Analytics).

2.2. Inclusion criteria

We first screened all the sampled articles (3925) based on their titles and abstracts and discarded articles considering only one plant-parasitic nematode species (e.g., *Meloidogyne* sp.), review articles, studies conducted in greenhouses, in unmanaged ecosystems (forests or savannah) and articles not on the soil system (e.g., fresh water). After this first step of the selection, 465 articles (Fig. 1) were screened according to inclusion criteria:

- (1) Data should be available in the articles either in table or in graphical forms. In the case of graphics, the programme GetData Graph Digitizer (version 2.26 <http://getdata-graph-digitizer.com/>), was used to extract data from figures.
- (2) Nematode data should be a measurement of the abundance of nematode trophic groups, that is bacterial feeding (BF), fungal

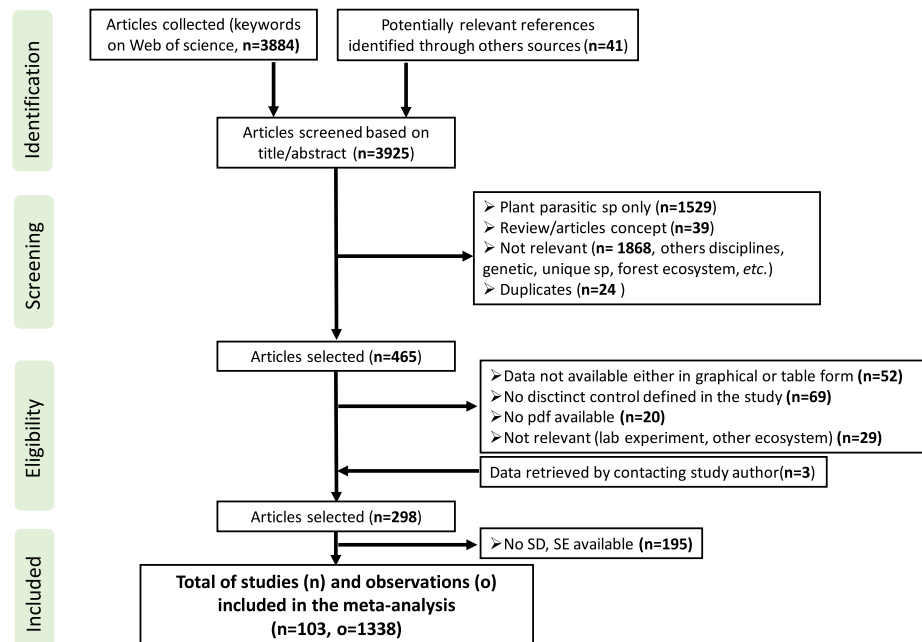


Fig. 1. The PRISMA Flow Diagram. “n” = number of papers; “o” = number of observations.

feeding (FF), omnivores and predators (OP) and plant feeding nematodes (PF), and/or nematode diversity and/or nematode indices as described in previous studies (Bongers, 1990; 1999; Ferris et al., 2001; G. W. Yeates et al., 1993). Diversity indices were taxonomic richness (S) and Shannon diversity (H'). Nematode indices were the maturity index (MI), plant-parasitic index (PPI), structure index (SI), enrichment index (EI), and nematode channel ratio (NCR). Studies had to report at least one of the abovementioned nematode parameters to be included in our synthesis.

- Studies needed to evaluate the effects of at least one of the four main agricultural practices: managing plant diversity (rotation, cover crop and association), pesticide input (herbicide, biocides and nematocides), tillage, organic and mineral fertilization (Table 1). Plant diversity management included rotation, i.e. succession of different crops over time, association, i.e. field combining plants of different species such as intercropping, cover crop, i.e. soil covered by living plants (Table 1). We discarded any experimental data reporting multiple treatments combined into one, e.g., treatment (fertilization + tillage) versus control (no fertilization and no tillage) to avoid confounding effects. The effect of pesticide application, fertilization, tillage and plant diversity management (Table 1) had to be clearly distinct and identifiable with a control and an associated treatment. The effect of agricultural systems, that is the conversion of conventional agriculture to conservation or organic agriculture, include several distinct practices (Table 1) and had to be defined as such by the authors. Conservation agriculture is based on no-tillage and cover crop; pesticides are used only when necessary. Conventional systems use pesticide, mineral fertilizers and tillage. Organic agriculture does not use synthetic pesticide and mineral fertilizers. Tillage is used for weed management.
- The samples should be collected from the topsoil layer (soil depth between 0 and 30 cm maximum).
- Studies needed to report means (\bar{X}), standard deviations (SD) or standard errors (SE) and sample size (n, number of true replications) of nematode variables in control and treatment groups. When SD, SE or sample size were missing, articles were discarded as these data are required to compute the effect size (Vetter et al.,

2013; Gurevitch et al., 2018). A total of 103 articles, i.e. 30% of articles (Fig. 1), met these inclusion criteria and were used in the meta-analysis, corresponding to a total of 1338 unique observations (control + treatment, Fig. 2). The list of these articles is given in Supplementary Table 2.

2.3. Data check & homogenization

Collected data were first subjected to a double check to avoid potential errors made by manual entering. Outliers were checked (due to potential data entry error) by ranking all “effect sizes”. We also checked if the same data from one study were reported in different publications and none duplicated data were found (Supplementary Materials). Due to different units and ways of reporting data between articles, data were converted and homogenized into the same units. When only the relative abundance of each trophic group together with the total nematode abundance was reported, we back-calculated the absolute abundance of nematode groups (number of individuals per kg of dry soil). For articles reporting the abundance of nematodes per volume of soil, we converted the value into a number of individuals per kg of dry soil using a bulk density of 1.3 g cm⁻³ and a soil water content of 15% (Heuscher et al., 2005; Dorigo et al., 2012). The majority of the studies gathered omnivore and predator taxa within a single trophic group. Therefore, we pooled the absolute abundances of omnivores and predators into one group (omnivore-predators) when studies presented distinct abundances for these taxa. If only the standard error (SE) was reported, we calculated the standard deviation (SD) as follows: $SD = SE \cdot \sqrt{n}$ (Altman and Bland, 2005).

2.4. Collecting associated metadata

For each study, we extracted generic metadata corresponding to the GPS location; mean annual temperature (MAT); mean annual precipitation (MAP); soil pH; total soil organic carbon (SOC); soil texture as a percentage of sand, silt and clay or as a qualitative description provided in the article (sandy, loamy, clay); soil sampling depth; time since the experiment started (experiment duration); time since treatment (e.g., time since fertilizer or pesticide application); and soil total nematode abundance in the control. When GPS coordinates were not reported, we

Table 1
Description of agricultural practices and their respective modalities tested in the meta-analysis.

Practice types	Practices	Controls	Treatments	Description (effect of)
Fertilization	Inorganic ^a	No fertilization	Input of mineral fertilizers	Mineral fertilization
	Organic ^b	No fertilization	Input of organic fertilizers	Organic fertilization
	Combined	No fertilization	Input of mineral + organic fertilizers	Fertilization including mineral and organic fertilizers
Plant diversity	Rotation ^c	Monoculture	Rotation of 2 years or more	Rotation
	Association ^d	Monospecific crop	≥2 plant species	Plant richness
	Cover crop ^e	Bare soil	Presence of crop	Plant presence versus bare soil
Pesticides	Herbicides	No pesticide	Input of herbicide	Herbicide
	Biocides ^f	No pesticide	Input of biocide (except nematicide)	Biocide but no nematicide
	Nematicides ^g	No pesticide	Input of nematicide (alone or with biocide)	Nematicide, alone or with biocide
Tillage	Conventional ^h	No-till	Deep tillage (>10 cm)	Conventional tillage
	Conservation ⁱ	No-till	Surface tillage (<10 cm)	Conservation tillage
	All type	No-till	Tillage	Tillage
System	Conservation ^j	Conventional system ^k	Conservation agriculture	Conversion from conventional to conservation agriculture
	Organic ^l	Conventional system	Organic agriculture	Conversion from conventional to organic agriculture
	All types	Conventional system	Alternative system	Conversion from conventional to organic or conservation systems

^a Concerns N (sodium nitrate or ammonium nitrate), NP (ammonium phosphate), NK, P alone, NPK or urea.

^b Concerns cattle manure, pig manure, poultry droppings, composts, residue (straw or soybean meal) and vermicomposts, biochars, biosolids, sludge.

^c The frequency and the rotation duration are co-variables. The presence of legumes in the rotation is possible.

^d In associations, this can be an annual or perennial species. The presence of legumes is possible.

^e Perennial or annual crop.

^f Bactericide, fungicide, insecticide, fumigation or broad-spectrum pesticide or cocktails.

^g Usually fosthiazate, 1,3-Dichloropropene, terbufos or carbofuran.

^h Deep tillage with soil turning, using mechanization (usually rotary harrow) or not.

ⁱ Superficial soil working without soil turning.

^j Conservation agriculture is usually based on no-tillage and cover crop; pesticides are use only when necessary.

^k Conventional systems use pesticide, mineral fertilizers and tillage.

^l Organic agriculture does not use synthetic pesticide and mineral fertilizers. Tillage is use for weed management.

extracted GPS coordinates based on the name of the location given in the article. Climate data (MAP & MAT) were extracted using WorldClim global climate datasets (10 km resolution) derived from the geographic location (Fick and Hijmans, 2017). Additionally, we collected metadata corresponding to specific agricultural practices as follows: the presence of legumes for plant diversity that is known to affect the soil nematode communities (Blanchart et al., 2006; Bagayoko et al., 2000; DuPont et al., 2009), the dose of organic carbon (C), mineral and organic nitrogen (N), total potassium (K) and mineral phosphorus (P) for fertilization (in kg/ha).

2.5. Effect size calculation

To determine the effect of agricultural practices (as defined in Table 1) on each nematode community index, we computed the effect size using the natural-log response ratio (lnRR; Hedges et al., 1999; Lajeunesse, 2011). This ratio quantifies the natural-log proportional change in the means of a treatment and control group (Hedges et al., 1999). We employed “escalc” in the Metafor package (Viechtbauer, 2010) implemented in R (R Core Team, 2019) to calculate the effect sizes (equation (1)) and their respective variance (equation (2)) as follows:

$$\ln RR = \ln\left(\frac{\bar{X}_t}{\bar{X}_c}\right) \quad (1)$$

$$\text{var}(\ln RR) = \frac{(SD_t)^2}{n_t \bar{X}_t^2} + \frac{(SD_c)^2}{n_c \bar{X}_c^2} \quad (2)$$

where \bar{X} , SD and n represent the mean, standard deviation and sample size, respectively, of the control (c) or the treatment group (t). To express the effect size as a percentage, we used equation (3):

$$\ln RR \text{ (expressed in percentage)} = (e^{\ln RR} - 1) \times 100 \quad (3)$$

In total, we computed 4855 effect size (Table S1).

2.6. Statistical modelling

To calculate the combined effect size and its corresponding variance, we used a multilevel meta-analysis model (mixed model) run with the “rma.mv” function from the Metafor package (Viechtbauer, 2010). The model was fed calculated effect sizes and sampling variances (as described above) and fitted via restricted maximum-likelihood estimation. As we obtained multiple effect size values per study (e.g., several sampling dates), we used a mixed model with “study identification” (study ID) as a random factor to take into account the dependencies among estimates from the same study. To estimate the overall effect of agricultural practices on nematode variables under investigation, we first ran a random-effects model without any moderator variables. This model was run for i) every type of agricultural practice and its respective subgroups and ii) each type of agricultural system (as defined in Table 1). The responses of the nematode community parameters were statistically significant if the 95% confidence intervals of the agricultural effects did not overlap zero. The average response ratios were tested for heterogeneity using the QE statistic (Hedges and Pigott, 2004; Viechtbauer, 2010). When the QE was significant (P -value < 0.05), moderators have been added in the models to explain this heterogeneity. When the QE was not significant, we did not perform further models with moderators (corresponding to 15% of the models, Table S2).

To further determine whether the collected metadata (moderators) explained the heterogeneity of effect sizes, we used a mixed model with moderator variables as a fixed factor and ‘study ID’ as a random factor. This second mixed-model was run separately for each moderator variable under study (Table 2). Levels of significance for meta-regressions were adjusted and corrected with the truncated product method for combining P -values (Zaykin et al., 2002). Publication bias was first evaluated by conducting a visual inspection of the funnel plot (x-axis: observed effect sizes; y-axis: standard error) to identify asymmetrical distributions and heterogeneity. Asymmetry of effect sizes was tested using the variance of effect size “VI” as a moderator in the meta-analysis model that was run with the “rma.mv” function (Egger’s test; Jennions et al., 2013). Overall, 65% of our effect sizes were not significant,

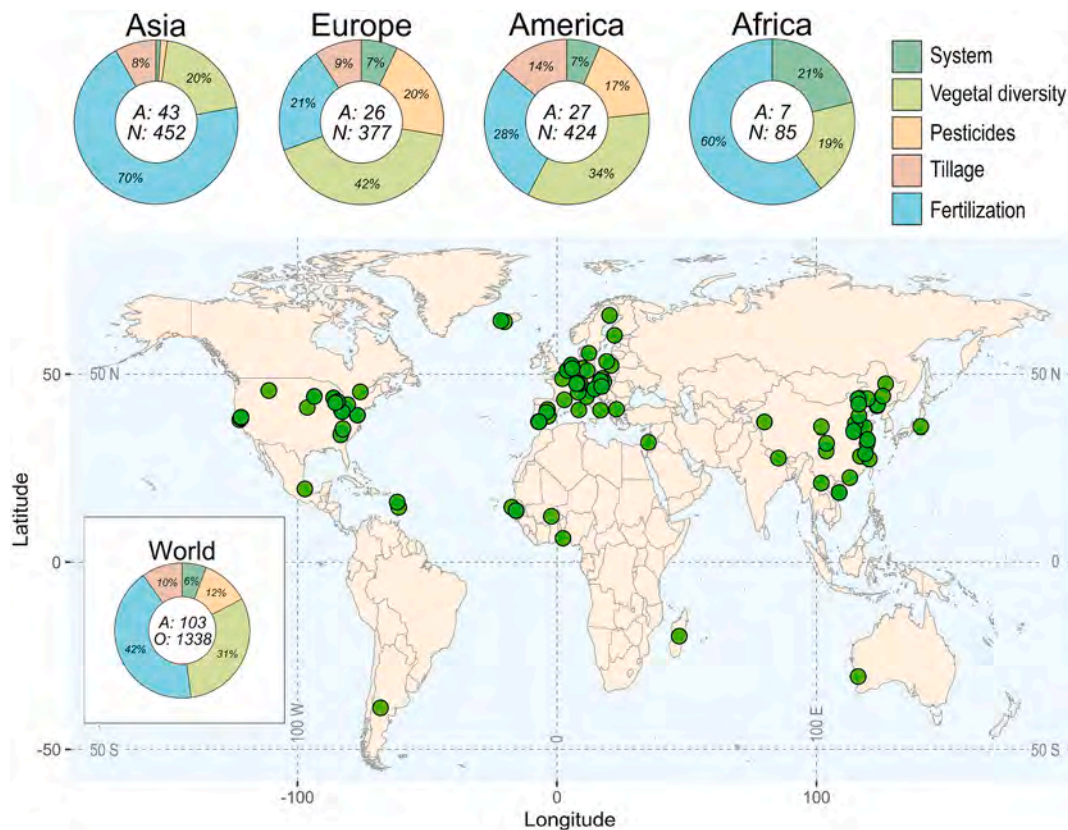


Fig. 2. Donut charts illustrating the percentages of observations per agricultural practice within each region and a worldwide map showing the distribution of studies (green circles) per continent and agricultural practices. In the centre of the donut, “A” and “N” indicate the total number of articles and observations, respectively. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

indicating that publication bias (e.g., a statistically significant result is more likely to be published) was unlikely in our meta-analysis. This approach was completed using Rosenberg’s fail-safe number (Rosenberg, 2005), which yielded the number of studies with an effect size of zero that would need to be included to overturn the result. The Rosenberg’s fail-safe number for each model was on average 6256 (657 times the number of observations), indicating that our results are robust. We, however, found 3 models (1.7% of the total number of models) presenting effect size distribution asymmetry and a Rosenberg’s fail-safe number corresponding to less than 3 times the number of observations collected in this meta-analysis (pesticide biocide-MI model, Rosenberg’s number = 20; pesticide nematicide-SI model, Rosenberg’s number = 14; agricultural system conventional-MI model, Rosenberg’s number = 161). The effect sizes of these models were not interpreted.

3. Results

Compiling a total of 1338 observations, we quantified the effects of the main agricultural practices on the soil nematode communities at the global scale (Fig. 2). The majority of the observations were collected from America (32%), Europe (28%) and Asia (34%), while Africa (6%) was poorly represented (Fig. 2).

3.1. Fertilization

We combined 64 studies (561 observations, 42% of total observations) on mineral, organic or mineral + organic combination. We showed that, overall, the supply of mineral fertilizers did not significantly affect the absolute abundance of soil nematodes not the absolute abundance of the trophic groups but it marginally reduced taxonomic richness, diversity and food web stability (S: 7.2%, H: 3.7% and MI:

7.7%, respectively; Fig. 3A). The enrichment index (EI) was the only nematode parameter that significantly increased following inorganic fertilization (+14.4%; Fig. 3A). The sampling time after fertilization and the amount of fertilizers (in kg/ha) significantly explained the effect size of inorganic fertilization on the nematode community (Table 2, Supplementary Table 1). For instance, taxonomic richness was more affected by inorganic fertilizers when high inorganic N amounts were applied ($R^2 = 0.35$, P-value < 0.001; Fig. 4A).

In contrast, the application of organic fertilizers strongly enhanced the total abundance of nematodes (+69.8%), originating from the increase abundance of all trophic group, although not significant for plant-feeding nematodes (Fig. 3A). The amount of organic fertilizer significantly changed the effect of organic fertilization on nematode parameters, such as omnivore-predator abundance (Supplementary Table 1). Organic fertilization also promoted taxonomic diversity (+8.7%), but induced a significant decrease in the maturity index (−6.5%). Similar patterns were observed when inorganic and organic fertilizers were applied together (Fig. 3A). However, mixed fertilization induced lower NCR and SI values (−10.2% and −22.0%, respectively; Fig. 3E).

3.2. Plant diversity

A total of 414 observations focusing on plant diversity-based agricultural practices (rotation, association, cover crop) were included in our study, corresponding to 31% of the total observations. A key result from our statistical analysis was a significant reduction in the absolute abundance of plant feeders (PF, −47.2%) without impacting the total abundance and the abundance of other trophic groups (Fig. 3B) when a rotation of more than 2 years was applied. This negative effect of rotation on the abundance of plant feeders increased with the duration of the experiment (Fig. 4B). Rotation also promoted taxonomic richness

Table 2
 Results of the meta-regressions for each agricultural practice. The symbols (+) or (-) indicate the positive or negative direction of the effect of an agricultural practice on soil nematode (reminder of Fig. 2 results). The symbols ▲ or ▼ indicate if the moderator amplifies or reduces the observed effect of an agricultural practice on soil nematode parameters. The reading must be horizontal. For instance, inorganic fertilization negatively affected (-) nematode taxonomic richness (S) and this negative effect is amplified (▲) when mean annual precipitation (MAP) increases.

Practices	Moderators ^a								
	Climate		Soil			Nematode	Experimental protocol		
	Mean Annual Temperature	Mean Annual Precipitation	pH	Carbon	Texture	Total abundance in the control	Duration	Time since last agricultural activity	Soil depth
Fertilization									
<i>Inorganic fertilization</i>		S*(-)▲				MI***(-)▼	MI***(-)▲	MI***(-)▲	H***(-)▲
						S***(-)▼		EI**(+)▲	
						EI***(+▼			
<i>Organic fertilization</i>		H***(+▲		FF***(+▲	H***(+▲	TN***(+▲	TN***(+▲	TN***(+▼	MI***(-)▲
		FF***(+▲		H*(+▲	MI*(-)▲	BF***(+▲		BF***(+▼	
		TN***(+▲		BF*(+▲		FF***(+▲		FF***(+▼	
						OP**(+▲		H***(+▼	
						MI***(-)▲		OP**(+▼	
<i>Combined</i>	BF*(+▼	BF***(+▼			SI*(-)▲	TN***(+▲	TN**(+▲	SI*(-)▼	
		FF***(+▲					SI***(-)▼		
Plant diversity									
<i>Rotation</i>			EI*(+▲	PF***(-)▲	PF***(-)▲		PF***(-)▲		
<i>Association</i>		MI***(-)▼					MI***(-)▼		
<i>Cover crop</i>		PF***(+▲				PF*(+▲		BF***(+▲	
Pesticides						H*(-)▼		PPI**(+▼	
Tillage						MI***(-)▲			
						OP***(-)▼			
System		OP***(+▲				TN***(+▲	EI***(+▲		
						BF***(+▲			
						EI**(+▼			

Significant thresholds: *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001.

^a Mean annual temperature (MAT) and precipitation (MAP); Total nematode density (TN); bacterial-feeder density (BF); fungal-feeder density (FB); omni-predator density (OP); plant-feeder density (PF); taxonomic richness (S); plant parasite index (PPI); maturity index (MI); structure index (SI); Shannon diversity index (H').

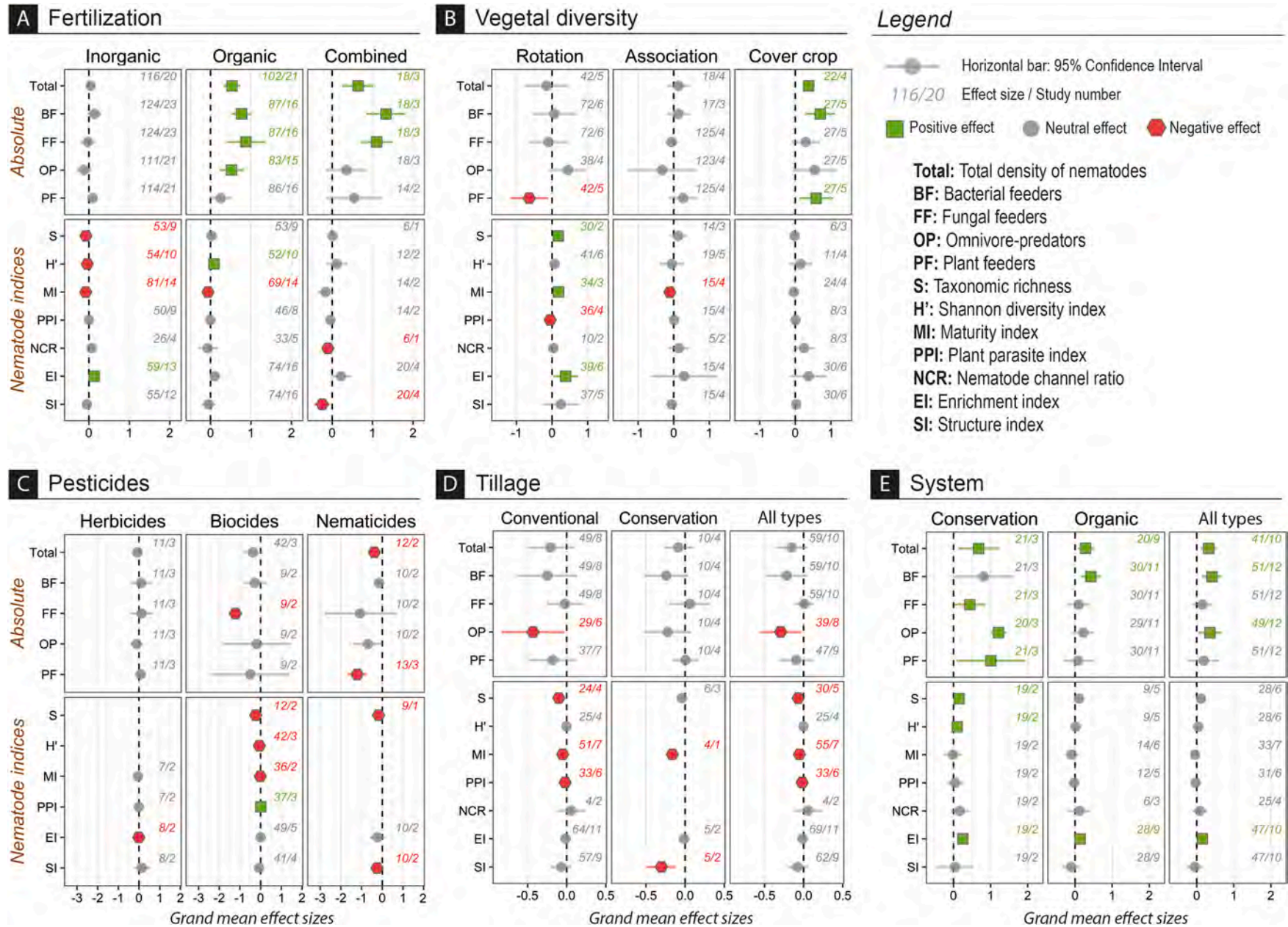


Fig. 3. Summary effect sizes over all studies of each nematode parameter in response to (A) fertilization, (B) plant diversity, (C) pesticides, (D) tillage, and (E) system conversion. The total number of observations and studies for one summary effect size are indicated on the left and right side of the slash symbol, respectively. Values are the mean \pm 95% confidence intervals. Red hexagons and green squares indicate significant negative and positive effects, respectively, at the 5% threshold. Grey circles are not significantly different from zero." (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

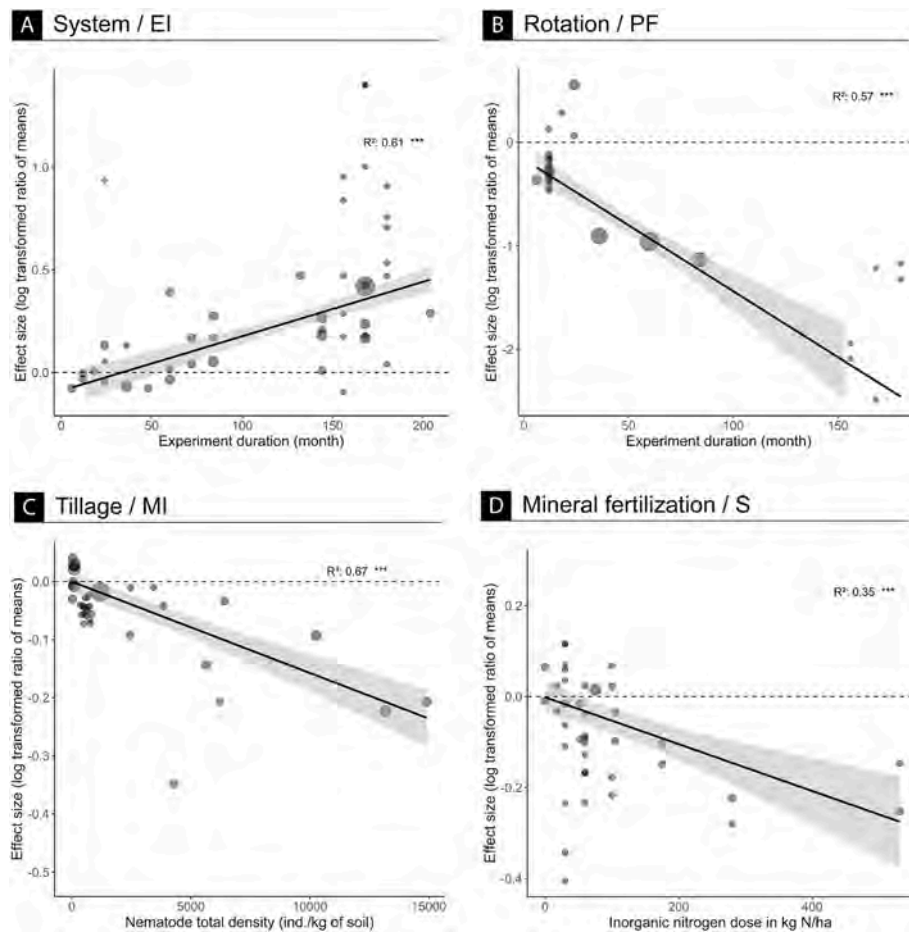


Fig. 4. Selection of meta-regressions for a set of moderators and nematode parameters within specific practices (EI = enrichment index, PF = abundance of plant feeders, MI = maturity index, S = taxonomic richness). Linear meta-regressions are shown as black solid lines and grey area represents 95% CIs. The area of the points is drawn proportional to the inverse sampling variances. Significant thresholds * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

(+19.3%), the maturity index (+20.3%), enrichment index (+47.0%) and abundance of omnivore-predators (+55.8%, although not significant), while slightly reducing the plant parasitic index (−5.2%). Meta-regressions revealed that this effect of rotation on the soil nematode community was modulated by the climate and soil context (Table 2). For instance, the negative effect of rotation on the abundance of plant-feeding nematodes was more pronounced in soils with higher soil carbon content. We also found positive effects of cover crop on the total nematode abundance (+45.3%), bacterial-feeders (BF, +101.0%) and PF (+79.6%) abundances. In contrast, no effect of plant association on nematode parameters was found, except a slight decrease in community maturity (−10.3%; Fig. 3B), but this effect appeared transitory and decreased with the experiment duration (Table 2). Additionally, the introduction of legumes (*Fabaceae*) to the cropping system was not found to be a significant moderator (Table 2).

3.3. Pesticides

Few studies investigating the impact of pesticides on nematodes and that met our criteria were included in the meta-analysis: corresponding to 160 observations from 12 studies. We showed no significant global effects of herbicides on the different soil nematode community parameters (except a slight decreasing effect on EI −5%; Fig. 3C). In contrast, biocides or nematocides had similar deleterious effects on soil nematodes (Fig. 3C). Biocides significantly reduced the absolute abundance of nematodes, especially fungal feeders (−52.6%), as well as nematode richness and diversity (S: 7.5%, H: 6.5%), but slightly increased the plant parasite index (+0.7%). The use of nematicides also affected

nematodes at the community level by decreasing the total abundance of nematodes (−32.1%), plant feeders (−70.2%), taxonomic richness (−16.6%) and the food web structure (−22.6%, but Rosenberger's number = 14, indicating possible publication bias for these effect sizes).

3.4. Tillage

Through the compilation of 134 observations (Fig. 2), we showed that tillage affected soil nematodes to a lesser extent than 2 other type of practices: managing plant diversity and fertilization. Notably, the absolute abundance of omnivore-predators was significantly reduced by conventional tillage (−14.4%; Fig. 3D), especially when the initial nematode abundance was high (Table 2; Fig. 4C). The maturity and structure of the nematode community were reduced by tillage (−15.1% and −26.2%, respectively) while BF and fungal-feeder nematodes (FF) were not significantly impacted by tillage (Fig. 3D). The effects of conventional and conservation tillage on soil nematode were similar except for the abundance of omnivore-predators and SI (Fig. 3D).

3.5. Impact of types of agricultural systems

We recorded 80 observations among 12 studies that met the data criteria (mean ±SD or SE) and investigated the effects of conservation and organic agriculture on soil nematodes compared to conventional systems (Fig. 2). Converting conventional to organic agriculture or conservation agriculture was found to have a profound effect on soil nematodes (Fig. 3A). Conservation or organic agricultural systems improved nematode abundance, irrespective of trophic groups.

Conservation agriculture significantly improved the total abundance of nematodes (+96%) and the absolute abundance of fungal feeders (+54.9%), omnivore-predators (+237.2%) and plant feeders (+174.4%; Fig. 3A). The positive effect of conservation agriculture on the abundance of omnivore-predators was more pronounced in regions with high mean annual precipitation (Table 2). Bacterial feeders were also more abundant under conservation agriculture than under conventional agriculture (+126%). Beyond this increase in abundance, conservation agriculture also improved taxonomic richness (+16.3%), Shannon diversity (+10.2%) and the enrichment index (+28.4%). Similar patterns were found for organic agricultural systems, which induced higher absolute abundance in total nematodes (+33%) and bacterial feeders (+52.8%) but with no effect on nematode diversity and richness.

4. Discussion

Overall, conventional practices (e.g., nematicides or mineral fertilization) had the highest negative impacts on nematode communities by reducing abundance, trophic structure and taxonomic richness. Agroecological practices based, for instance, on promoted plant diversity and organic fertilization, had positive effects by increasing the functional and taxonomic diversity of soil nematodes. Our approach succeeded to quantify the distinct effect of practices on nematodes and showed that tillage and herbicides had less pronounced effects in comparison to biocides, managing plant diversity and fertilization (Fig. 3). Our meta-analysis also revealed that the magnitude and direction of the effect of agricultural practices were modulated by the local abiotic and biotic contexts (mean annual precipitation and nematode abundance). The nematode abundance, known to vary greatly at both local (Cluzeau et al., 2012; Villenave et al., 2013) and global scales (van den Hoogen et al., 2019), was a significant moderator explaining the effect sizes of agricultural practices on several nematode parameters (Table 2). Knowing the worldwide abundance of soil nematodes is thus relevant to better predict the local effects of agricultural practices on nematode community.

4.1. Fertilization

Among all agricultural practices, fertilization resulted in the greatest effects on nematode community parameters. Mineral fertilization reduced the richness and diversity of soil nematodes by favouring bacterial cp1 and fungal cp2 feeding taxa as described by lower maturity index and higher enrichment index (Ferris et al., 2001). Most favoured taxa have high reproductive rates, high colonization rates, form *dauer larvae* (for cp1 nematodes) and exhibit greater resistance to perturbations (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001). This decrease in taxonomic richness has been ascribed to either production of nematicidal compounds following fertilization or during degradation of organic fertilizers, the introduction or enhancement of antagonistic microorganisms or to less favourable soil physico-chemical conditions (mostly pH) for large size nematodes (see review Oka, 2010).

As observed by Liu et al. (2016), nematode abundance, taxonomic richness and food-web structure were greater in soils amended with organic fertilizers. These data provided evidence that amending the soil with organic fertilizers enhanced the total abundance by almost 70% without increasing plant feeders. The amount of organic fertilizers changed the effect of organic fertilization on nematode parameters, such as omnivore-predator abundance. It is noteworthy that the term organic fertilization used in this study does not capture the biochemical heterogeneity and resulting effects on nematode communities parameters identified across difference sources (Leroy et al., 2009; Lashermes et al., 2010; Liu et al., 2016), e.g., specific products such as chitin wastes or slurry have been shown to have nematicidal action (Akhtar and Malik, 2000; Thoden et al., 2011). They showed that C-rich materials such as straw-based crop residues greatly improved soil nematode abundance, richness and the structure index while N-rich organic fertilizers such as

animal manures and sludge were more effective in controlling plant-feeding nematodes than straw-based crop residues.

4.2. Plant diversity

Increased plant diversity has been shown to be associated with pest suppression, reduced chemical inputs, and the closing of biogeochemical cycles (Altieri, 1999; Kennedy et al., 2002; Tilman et al., 2002; Letourneau et al., 2011; Isbell et al., 2017). Increasing plant diversification within cropping systems through rotation, association or cover crops is thus recognized as a relevant way to promote well-functioning agroecosystem (Altieri, 1999; Barot et al., 2011; Prieto et al., 2015). In soil nematology, plant diversification is known to significantly affect populations of plant parasitic nematodes (De Deyn et al., 2004; Brinkman et al., 2005; Cortois et al., 2017). Our synthesis highlighted that increasing plant diversity, regardless of plant functional groups, is a significant factor affecting not only plant feeders, but also total nematode abundance, bacterial feeders, taxonomic richness and maturity index. Rotation appears to be a relevant practice to increase the taxonomic and functional diversity of soil nematodes. The practice of cover crops, mostly used for weed management, reduced nutrient loss and soil erosion, favours the soil nematode community, in line with other studies on soil biota (Teasdale, 1996; Moonen and Barberi, 2008). Using a meta-analysis, Kim et al. (2020) showed that cover cropping enhanced the soil microbial abundance, activity and diversity compared to those of bare fallow. This pattern has also been found by Daryanto et al. (2018). This response has been mostly ascribed to the input of above- and belowground plant biomass and root exudates by cover cropping (Vukicevich et al., 2016). Thus, promoting vegetal richness may increase the quantity of available carbon (Yeates, 2007), fueling the soil microbial community and large populations of bacterial- and fungal-feeding nematodes. These positive results must be tempered by the potentially higher risk of damage caused by plant feeders according to the host status of the plants used in the crop system (Villenave et al., 2018). Indeed, we observed a higher abundance of plant feeders with cover crops (Fig. 3B). However, plant diversity, in both space and time, has also been shown to promote interspecific competition between plant feeder taxa, reducing damage to crops (Viketoft, 2008; Kepler et al., 2020), and likely to be involved in the suppressive potential of soils (Grabau et al., 2020). As a consequence, a decrease in taxonomic richness (or diversity) of the nematode community can thus induce a higher risk of plant-parasitic nematode population development (Wardle, 1995; van Capelle et al., 2012; Zhang et al., 2012).

4.3. Pesticides

Previous studies reported either negative (Das et al., 2010; Zhang et al., 2010) or positive (Ishibashi et al., 1983; Zhang et al., 2002) effects of herbicides on soil nematodes. Here, we found low effects globally (effect sizes below 0.5; 65%) of herbicides on the soil nematode parameters. Zhao et al. (2013) also observed low effect sizes of herbicides on the abundance of total nematodes and distribution within trophic groups. Still, we hypothesized that the use of herbicides may affect soil nematodes mostly by altering plant composition and thus resource availability (indirect effect) rather than by direct toxic effects. A recent study also showed few changes in the microbial community structure after herbicide application and suggested that microbial cells can metabolize herbicide compounds (Kepler et al., 2020). Zhao et al. (2013) concluded that herbicides may cause the soil food web to become dominated by bacteria. Indeed, we observed a slight increase in the enrichment index (EI) suggesting higher proportion of fast-growing bacterial-feeding nematodes adapted to bacterial-rich environments. This effect was explained by the deleterious effects of herbicides on surface fungi and fungivores that are more directly exposed. Here, we did not test the contrasting responses of predators and omnivores showed by Zhao et al. (2013) because most often, studies grouped

together predators and omnivores. This is a serious limitation since it is highly probable that the responses of predatory and omnivores nematodes differ to practices other than herbicides. Finally, in contrast to Zhao et al. (2013), we did not observe a significant effect of herbicides on plant parasitic nematodes nor PPI. However, given the small sample size for herbicide application, caution must be taken. In contrast to herbicides, biocides or nematicides had significant deleterious effects on soil nematodes. In agreement with previous observations (Yeates et al., 1991; Sipes and Schmitt, 1998; Neher and Olson, 1999; Wada et al., 2008; Carrascosa et al., 2015), the meta-analysis revealed that broad-spectrum biocides and nematicides do not target specific nematode taxa, and deleterious effects of these compounds at the nematode community level are observed. Thus, managing plant-parasitic nematode species with the use of biocides potentially leads to strong side effects on soil functioning, underlying the need to identify effective nematicides without non-targeted impacts (Grabau et al., 2020).

4.4. Tillage

By disturbing the soil structure and residue supply, tillage can greatly impact nematodes (Zhang et al., 2019). Tillage had constant negative effects on soil nematodes but exhibited lower effect sizes in comparison to other practices. By comparing the soil fauna, van Capelle et al. (2012) observed that tillage had little impact on nematodes, in comparison to larger organisms, suggesting that smaller organisms are probably more affected by soil chemical properties (organic matter quantity and quality) than by physical disturbances. The notable significant effect of tillage was found on omnivore-predators. These nematodes, many of which belong to the dorylaimids (Yeates et al., 1993), are known to be the most sensitive to physical or chemical disturbances (Bongers, 1990; Ferris et al., 2001). In consequence, tillage decreases the maturity and structure of the nematode community (measured with MI and SI). Tillage, by physically perturbing the soil, supports a less stable nematode community and a food web based on opportunist taxa. Indeed, bacterial- and fungal-feeding nematodes were not significantly impacted by tillage, likely due to their high dispersal rates, their ability to rapidly colonize perturbed environments (Ettema and Bongers, 1993; Bongers, 1999; Ferris and Matute, 2003; Villenave et al., 2018).

4.5. Impact of types of agricultural systems

Agricultural system shifts have been shown to profoundly affect soil biota and functions (Henneron et al., 2015; Rivers et al., 2016), including nematodes (Neher, 1999b; van Diepeningen et al., 2006). The conversion from a conventional system to an alternative (organic or conservation) system results in a change in a set of practices in space and time, i.e., tillage, rotation, pesticides, fertilization. This set of practices and the frequency of their applications are potentially responsible for the very pronounced effect of different types of agricultural systems on soil nematode communities. Our results showed that conservation and organic practices deeply modify the nematode indexes with possible consequences on soil organic matter decomposition and nutrient recycling knowing the roles of nematodes in soil functions (Bongers and Bongers, 1998; Trap et al., 2016; Wilschut and Geisen, 2020). Interestingly, the enrichment index (EI) increased with increasing total duration of agricultural system establishment (Fig. 4D), suggesting that the soil functions and fertility shifts continue over time after the system conversion.

5. Limits and perspectives

In this study, we conducted a meta-analysis that meets the required statistical criteria (Vetter et al., 2013; Gurevitch et al., 2018). As mentioned in the material and method section, an important number of studies could not be included in our meta-analysis due to the lack of reporting SE, SD or sample size. We encourage the soil nematology

research community to adopt the standardised practices and stress the importance of fully reporting the SD or SE and sample size (n) of their study to help further use of the data. Also, a large number of studies did not compute the nematode indices nor provide the full raw data of community taxonomic composition. Publishing the taxonomic composition of each nematode community would be highly useful for the nematologist community for further analyzes. We also underline that our findings are dependent on the current limits of soil nematology, in particular (i) the possible lack of consideration of rare taxa due to the low number of individuals identified per soil sample, (ii) the low resolution of the taxonomic assignment (genus or family) which can lead to underestimating taxonomic richness, or (iii) the low consideration of the functional traits that may better capture the ecological strategies of nematodes (Vonk et al., 2013; Liu et al., 2015). Our global pattern was mainly influenced by the three geological areas (Asia, Europe and America) and thus may not represent fully the worldwide pattern, corroborating limitations for global soil nematode samples distribution as already pointed out by van den Hoogen et al. (2019) and Guerra et al. (2020). Consequently, the number of studies for certain practices and types of agricultural systems may appear to be relatively low compared to the total studies published on these issues.

6. Conclusion

By collating worldwide data on soil nematode communities in croplands, this meta-analysis provides a quantitative assessment of the effect of agricultural practices on soil nematode community abundance, trophic groups and food web structure. Overall, our results demonstrate that some practices significantly affect soil nematode communities, either negatively or positively (e.g., manipulating plant diversity or organic fertilization), and others have less effect (e.g., tillage or herbicide application). We believe that this work (i) will be a useful aid for decision maker to better manage soil nematode community, (ii) identify gaps in current available data and (iii) could help the community to formulate new hypothesis. Importantly, this quantification of the variation in soil biological activity with agricultural practices could be of particular interest to represent soil life levels in models monitoring soil biodiversity worldwide under global change scenarios.

Code availability

The R code used in this study is freely available as supplementary material.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

The study was funded by Office Français de la Biodiversité (OFB; N°308509/00), part of the project IPANEMA within the call for projects "Pratiques agro-écologiques et itinéraires techniques favorables à la biodiversité des sols et ses fonctions". We thank G. Bongiorno and R.G. M. de Goede for providing us with their raw data. We thank P. Trap and M. Puissant for their help in editing figures. J.P. was supported by OFB.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>.

Author contributions

J.T. and C.V. conceived the idea. J.P., C.V., C.C. and J.T. designed the research. J.P. collected the data. J.P. and J.T. assembled the database. J.P., C.V., C.C. and J.T. revised the database. J.P. performed the data analyses. All authors wrote and edited the manuscript.

References

- Agyarko, K., Kwakye, P.K., Bonsu, M., Osei, B.A., Asante, J.S., 2005. Effect of neem and organic amendments on nematode populations in a coastal savanna tropical soil. *Phytoparasitica* 33, 343–346.
- Akhtar, M., Malik, A., 2000. Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology* 74, 35–47.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19–31.
- Altman, D.G., Bland, J.M., 2005. Standard deviations and standard errors. *British Medical Journal* 331, 903.
- Azadi, H., Schoonbeek, S., Mahmoudi, H., Derudder, B., De Maeyer, P., Witlox, F., 2011. Organic agriculture and sustainable food production system: main potentials. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 144 (1), 92–94.
- Bagayoko, M., Buerkert, A., Lung, G., Bationo, A., Römheld, V., 2000. Cereal/legume rotation effects on cereal growth in Sudano-Sahelian West Africa: soil mineral nitrogen, mycorrhizae and nematodes. *Plant and Soil* 218 (1), 103–116.
- Bardgett, R.D., Cook, R., Yeates, G.W., Denton, C.S., 1999. The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil* 212, 23–33.
- Barot, S., Lata, J.C., Lacroix, G., 2011. Meeting the relational challenge of ecological engineering within ecological sciences. *Ecological Engineering* 45, 13–23.
- Bender, S.F., Wagg, C., van der Heijden, M.G., 2016. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in Ecology & Evolution* 31 (6), 440–452.
- 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.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14–19.
- Bongers, T., 1999. The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil* 212, 13–22.
- 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 in Ecology & Evolution* 14, 224–228.
- Bongers, T., van der Meulen, H., Korthals, G., 1997. Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* 6, 195–199.
- Briar, S.S., Culman, S.W., Young-Mathews, A., Jackson, L.E., Ferris, H., 2012. Nematode community responses to a moisture gradient and grazing along a restored riparian corridor. *European Journal of Soil Biology* 50, 32–38.
- Brinkman, E.P., Duyts, H., Van der Putten, W.H., 2005. Consequences of variation in species diversity in a community of root-feeding herbivores for nematode dynamics and host plant biomass. *Oikos* 110, 417–427.
- Carrascosa, M., Sanchez-Moreno, S., Alonso-Prados, J.L., 2015. Effects of organic and conventional pesticides on plant biomass, nematode diversity and the structure of the soil food web. *Nematology* 17, 11–26.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science advances* 1, e1400253.
- Cluzeau, D., Guernion, M., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Villenave, C., Cortet, J., Ruiz-Camacho, N., Pernin, C., Maitelle, T., Philippot, L., Bellido, A., Rouge, L., Arrouays, D., Bispo, A., Peres, G., 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.
- Cortois, R., Veen, G.C., Duyts, H., Abbas, M., Strecker, T., Kostenko, O., Eisenhauer, N., Scheu, S., Gleixner, G., De Deyn, G.B., 2017. Possible mechanisms underlying abundance and diversity responses of nematode communities to plant diversity. *Ecosphere* 8:e01719. [10.1002/ecs2.1719](https://doi.org/10.1002/ecs2.1719).
- Daryanto, S., Fu, B., Wang, L., Jacinthe, P.-A., Zhao, W., 2018. Quantitative synthesis on the ecosystem services of cover crops. *Earth-Science Reviews* 185, 357–373. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.013>.
- Das, T., Sakhujia, P., Zelleke, H., 2010. Herbicide efficacy and non-target toxicity in highland rainfed maize of Eastern Ethiopia. *International Journal of Pest Management* 56, 315–325.
- De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Van Ruijven, J., Berendse, F., Van Der Putten, W.H., 2004. Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos* 106, 576–586.
- Devi, G., George, J., 2018. Predatory nematodes as bio-control agent against plant-parasitic nematode-A review. *Agricultural Reviews*, 39(1).
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J., Collen, B., 2014. Defaunation in the anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Djigal, D., Chabrier, C., Duyck, P.F., Achard, R., Queneherve, P., Tixier, P., 2012a. Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 48, 142–150.
- Djigal, D., Saj, S., Rabary, B., Blanchart, E., Villenave, C., 2012b. 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.
- Dobermann, A., Nelson, R., 2013. Opportunities and Solutions for Sustainable Food Production. Sustainable Development Solutions Network. Paris, France.
- Dorigo, W., de Jeu, R., Chung, D., Parinussa, R., Liu, Y., Wagner, W., Fernández-Prieto, D., 2012. Evaluating global trends (1988–2010) in harmonized multi-satellite surface soil moisture. *Geophysical Research Letters* 39 (18).
- 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.
- 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.
- Ferris, H., Bongers, T., 2006. Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology* 38, 3.
- Ferris, H., Matute, M., 2003. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology* 23, 93–110.
- Ferris, H., Bongers, T., De Goede, R., 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18, 13–29.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302–4315.
- Fiscus, D.A., Neher, D.A., 2002. Distinguishing sensitivity of free-living soil nematode genera to physical and chemical disturbances. *Ecological Applications* 12, 565–575.
- 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., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309 (5734), 570–574.
- Freckman, D.W., Ettema, C.H., 1993. Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 45, 239–261.
- Gao, D., Wang, F., Li, J., Yu, S., Li, Z., Zhao, J., 2020. Soil nematode communities as indicators of soil health in different land use types in tropical area. *Nematology* 22 (6), 595–610.
- Grabau, Z.J., Mauldin, M.D., Habtwelid, A., Carter, E.T., 2020. Nematicide efficacy at managing *Meloidogyne arenaria* and non-target effects on free-living nematodes in peanut production. *Journal of Nematology* 52.
- Gurevitch, J., Koricheva, J., Nakagawa, S., Stewart, G., 2018. Meta-analysis and the science of research synthesis. *Nature* 555, 175–182.
- Hedges, L.V., Pigott, T.D., 2004. The power of statistical tests for moderators in meta-analysis. *Psychological Methods* 9 (4), 426.
- Hedges, L.V., Gurevitch, J., Curtis, P.S., 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80, 1150–1156.
- Henneron, L., Bernard, L., Hedde, M., Pelosi, C., Villenave, C., Chenu, C., Bertrand, M., Girardin, C., Blanchart, E., 2015. Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 169–181.
- Heuscher, S.A., Brandt, C.C., Jardine, P.M., 2005. Using soil physical and chemical properties to estimate bulk density. *Soil Science Society of America Journal* 69 (1), 51–56.
- Irshad, U., Brauman, A., Villenave, C., Plassard, C., 2012. Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil* 358, 148–161.
- Isbell, F., Adler, P.R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D. K., Liebman, M., Polley, H.W., Quijas, S., 2017. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology* 105, 871–879.
- Ishibashi, N., Kondo, E., Ito, S., 1983. Effects of application of certain herbicides on soil nematodes and aquatic invertebrates in rice paddy fields in Japan. *Crop Protection* 2, 289–304.
- Jennions, M.D., Lortie, C.J., Rosenberg, M.S., Rothstein, H.R., 2013. Publication and related biases. *Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution* 207–236.
- Jiang, Y., Zhou, H., Chen, L., Yuan, Y., Fang, H., Luan, L., Chen, Y., Wang, X., Liu, M., Li, H., Peng, X., Sun, B., 2018. Nematodes and microorganisms interactively stimulate soil organic carbon turnover in the macroaggregates. *Frontiers in Microbiology* 9, 2803.
- 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.
- Karimi, B., Cahurel, J.-Y., Gontier, L., Charlier, L., Chovelon, M., Mahé, H., Ranjard, L., 2020. A meta-analysis of the ecotoxicological impact of viticultural practices on soil biodiversity. *Environmental Chemistry Letters* 18, 1947–1966.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J., Tilman, D., Reich, P.B., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417, 636–638.
- Kepler, R.M., Schmidt, D.J.E., Yarwood, S.A., Cavigelli, M.A., Reddy, K.N., Duke, S.O., Bradley, C.A., Williams, M.M., Buyer, J.S., Maul, J.E., 2020. Soil microbial

- communities in diverse agroecosystems exposed to the herbicide glyphosate. *Applied and Environmental Microbiology* 86 (5), 1–16.
- Kim, N., Zabaloy, M.C., Guan, K., Villamil, M.B., 2020. Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry* 142, 107701.
- Knox, O.G.G., Killham, K., Artz, R.R.E., Mullins, C., Wilson, M., 2004. Effect of nematodes on rhizosphere colonization by seed-applied bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 70, 4666–4671.
- Lajeunesse, M.J., 2011. On the meta-analysis of response ratios for studies with correlated and multi-group designs. *Ecology* 92, 2049–2055.
- Lashermes, G., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Thuriès, L., Chaussod, R., Guillotin, M.-L., Lineres, M., Mary, B., Metzger, L., Morvan, T., 2010. Typology of exogenous organic matters based on chemical and biochemical composition to predict potential nitrogen mineralization. *Bioresource Technology* 101, 157–164.
- Leroy, B., Reheul, D., Moens, M., Ferris, H., De Sutter, N., 2009. Short-term nematode population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Nematology* 11, 23–38.
- Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21, 9–21.
- Li, X., Zhu, H., Geisen, S., Bellard, C., Hu, F., Li, H., Chen, X., Liu, M., 2020. Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Global Change Biology* 26, 919–930.
- Liu, T., Guo, R., Ran, W., Whalen, J.K., Li, H., 2015. Body size is a sensitive trait-based indicator of soil nematode community response to fertilization in rice and wheat agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 88, 275–281.
- Liu, T., Chen, X., Hu, F., Ran, W., Shen, Q., Li, H., Whalen, J.K., 2016a. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232, 199–207.
- Liu, T., Li, Y., Shen, Q., Li, H., Whalen, J.K., 2016b. Soil nematode community response to fertilisation in the root-associated and bulk soils of a rice-wheat agroecosystem. *Nematology* 18, 727–741.
- Mamilov, A.S., Byzov, B.A., Pokarzhvskii, A.D., Zvyagintsev, D.G., 2000. Regulation of the biomass and activity of soil microorganisms by microfauna. *Microbiology* 69, 612–621.
- Margenot, A.J., Hodson, A.K., 2016. Relationships between labile soil organic matter and nematode communities in a California oak woodland. *Nematology* 18 (10), 1231–1245.
- McKenzie, F.C., Williams, J., 2015. Sustainable food production: constraints, challenges and choices by 2050. *Food Security* 7 (2), 221–233.
- Molotoks, A., Stehfest, E., Doelman, J., Albanito, F., Fitton, N., Dawson, T.P., Smith, P., 2018. Global projections of future cropland expansion to 2050 and direct impacts on biodiversity and carbon storage. *Global Change Biology* 24 (12), 5895–5908.
- Mooney, A.-C., Barberi, P., 2008. Functional biodiversity: an agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 127, 7–21.
- Neher, D., 1999a. Soil community composition and ecosystem processes: comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems. *Agroforestry Systems* 45, 159–185.
- Neher, D.A., 1999b. Nematode communities in organically and conventionally managed agricultural soils. *Journal of Nematology* 31, 142.
- Neher, D.A., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology* 33 (4), 161.
- Neher, D.A., Peck, S.L., Rawlings, J.O., Campbell, C.L., 1995. Measures of nematode community structure and sources of variability among and within agricultural fields. *Plant and Soil* 170, 167–181.
- Oka, Y., 2010. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments – a review. *Applied Soil Ecology* 44 (2), 101–115.
- Ponge, J.F., Peres, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A., Cluzeau, D., 2013. The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry* 67, 271–284.
- Pothula, S.K., Grewal, P.S., Auge, R.M., Saxton, A.M., Bernard, E.C., 2019. Agricultural intensification and urbanization negatively impact soil nematode richness and abundance: a meta-analysis. *Journal of Nematology* 51.
- Prieto, I., Violle, C., Barre, P., Durand, J.-L., Ghesquiere, M., Litrico, I., 2015. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants* 1, 1–5.
- R Core Team, 2019. R: a language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.**
- Reeves, J., Cheng, Z., Kovach, J., Kleinhenz, M.D., Grewal, P.S., 2014. Quantifying soil health and tomato crop productivity in urban community and market gardens. *Urban Ecosystems* 17 (1), 221–238.
- Rivers, A., Barbercheck, M., Govaerts, B., Verhulst, N., 2016. Conservation agriculture affects arthropod community composition in a rainfed maize-wheat system in central Mexico. *Applied Soil Ecology* 100, 81–90.
- Rosenberg, M.S., 2005. The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59, 464–468.
- Schnürer, J., Clarholm, M., Boström, S., Rosswall, T., 1986. Effects of moisture on soil microorganisms and nematodes: a field experiment. *Microbial Ecology* 12 (2), 217–230.
- Shao, Y., Zhang, W., Shen, J., Zhou, L., Xia, H., Shu, W., Ferris, H., Fu, S., 2008. Nematodes as indicators of soil recovery in tailings of a lead/zinc mine. *Soil Biology and Biochemistry* 40 (8), 2040–2046.
- Sipes, B.S., Schmitt, D.P., 1998. Nematode-pesticide interactions. *Plant and nematode interactions* 36, 173–185.
- Sohlenius, B., 1980. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos* 186–194.
- Teasdale, J.R., 1996. Contribution of cover crops to weed management in sustainable agricultural systems. *Journal of Production Agriculture* 9, 475–479.
- Thoden, T.C., Korthals, G.W., Termorshuizen, A.J., 2011. Organic amendments and their influences on plant-parasitic and free-living nematodes: a promising method for nematode management? *Nematology* 13, 133–153.
- Tibbett, M., Fraser, T.D., Duddigan, S., 2020. Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ* 8, e9271.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., Blanchart, E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil* 398, 1–24.
- Tsiafouli, M.A., Thébaud, E., Sgardelis, S.P., De Ruiter, P.C., Van Der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vris, F., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Bracht Jørgensen, H., Christensen, S., D'Hertefeldt, T., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pizl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology* 21 (2), 973–985.
- van Capelle, C., Schrader, S., Brunotte, J., 2012. Tillage-induced changes in the functional diversity of soil biota—A review with a focus on German data. *European Journal of Soil Biology* 50, 165–181.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., De Goede, R.G., Adams, B.J., Ahmad, W., Andriuzzi, W.S., 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572, 194–198.
- van Diepeningen, A.D., de Vos, O.J., Korthals, G.W., van Bruggen, A.H., 2006. Effects of organic versus conventional management on chemical and biological parameters in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* 31, 120–135.
- Vetter, D., Ruecker, G., Storch, I., 2013. Meta-analysis: a need for well-defined usage in ecology and conservation biology. *Ecosphere* 4, 1–24.
- Viechtbauer, W., 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36, 1–48.
- Viketoft, M., 2008. Effects of six grassland plant species on soil nematodes: a glasshouse experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 906–915.
- 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., Bongers, T., Ekschmitt, K., Fernandes, P., Oliver, R., 2003. Changes in nematode communities after manuring in millet fields in Senegal. *Nematology* 5, 351–358.
- Villenave, C., Jimenez, A., Guernion, M., Pérès, G., Cluzeau, D., Mateille, T., Martiny, B., Fargette, M., Tavoillot, J., 2013. 2013. Nematodes for soil quality monitoring: results from the RMQS BioDiv programme. *Open Journal of Soil Science* 3 No.1. <https://doi.org/10.4236/ojss.2013.31005>.
- Villenave, C., Séré, G., Schwartz, C., Watteau, F., Jimenez, A., Cortet, J., 2018. Rapid changes in soil nematodes in the first years after technosol construction for the remediation of an industrial wasteland. *Eurasian Soil Science* 51, 1266–1273.
- Vonk, J.A., Breure, A.M., Mulder, C., 2013. Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179, 133–138.
- Vukicevich, E., Lowery, T., Bowen, P., Urbez-Torres, J.R., Hart, M., 2016. Cover crops to increase soil microbial diversity and mitigate decline in perennial agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 36 (48). <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0385-7>. Wallenstein, M.D., Weintraub.
- Wada, S., Toyota, K., 2008. Effect of three organophosphorous nematicides on non-target nematodes and soil microbial community. *Microbes and environments* 23 (4), 331–336.
- Wardle, D.A., 1995. Impacts of Disturbance on Detritus Food Webs in Agro-Ecosystems of Contrasting Tillage and Weed Management Practices, *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 105–185.
- Wasilewska, L., 1979. The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agrocenoses. *Polish Ecological Studies* 5, 97–145.
- Wilschut, R.A., Geisen, S., 2020. Nematodes as drivers of plant performance in natural systems. *Trends in Plant Science* 26, 237–247.
- Yeates, G.W., Bamforth, S.S., Ross, D.J., Tate, K.R., Sparling, G.P., 1991. Recolonization of methyl bromide sterilized soils under four different field conditions. *Biology and Fertility of Soils* 11 (3), 181–189.
- 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. *Journal of Nematology* 25, 315–331.
- Yeates, G.W., Wardle, D., Watson, R., 1999. Responses of soil nematode populations, community structure, diversity and temporal variability to agricultural intensification over a seven-year period. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1721–1733.
- Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M., Dirzo, R., 2016. Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 47, 333–358.
- Zaykin, D.V., Zhivotovskiy, L.A., Westfall, P.H., Weir, B.S., 2002. Truncated product method for combining P-values. *Genetic Epidemiology* 22, 170–185.
- Zhang, W., Duan, Y., Chen, L., Liang, C., 2002. Effect of agrochemicals and bio-control productions on soil nematode community dynamics. *Ying yong sheng tai xue bao= The journal of applied ecology* 13, 638–640.
- Zhang, J., Li, Q., Liang, W., 2010. Effect of acetochlor and carbofuran on soil nematode communities in a Chinese soybean field. *African Journal of Agricultural Research* 5, 2787–2794.

- Zhang, X., Li, Q., Zhu, A., Liang, W., Zhang, J., Steinberger, Y., 2012. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators* 13, 75–81.
- Zhang, S., Cui, S., McLaughlin, N.B., Liu, P., Hu, N., Liang, W., Wu, D., Liang, A., 2019. Tillage effects outweigh seasonal effects on soil nematode community structure. *Soil and Tillage Research* 192, 233–239.
- Zhao, J., Neher, D.A., 2013. Soil nematode genera that predict specific types of disturbance. *Applied Soil Ecology* 64, 135–141.
- Zhao, J., Neher, D.A., Fu, S., Li, Z.a., Wang, K., 2013. Non-target effects of herbicides on soil nematode assemblages. *Pest Management Science* 69, 679–684.

Article

Agricultural Practices Modulate the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrition: Evidence from an Original Intact Soil Core Technique

Jean Trap ^{1,*} , Mahafaka Patricia Ranoarisoa ¹, Sariaka Raharijaona ², Lilia Rabeharisoa ², Claude Plassard ¹, El Hassan Mayad ³, Laetitia Bernard ¹, Thierry Becquer ¹ and Eric Blanchart ¹ 

¹ Eco&Sols, Institut Agro, Univ Montpellier, CIRAD, INRAE, IRD, 34060 Montpellier, France; ranpatricia@yahoo.fr (M.P.R.); claude.plassard@inrae.fr (C.P.); laetitia.bernard@ird.fr (L.B.); thierry.becquer@ird.fr (T.B.); eric.blanchart@ird.fr (E.B.)

² Laboratoire des Radio-Isotopes, University of Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar; saharinaival@yahoo.fr (S.R.); rabeharisoa.lilia@gmail.com (L.R.)

³ Laboratory of Biotechnology and Valorization of Natural Resources, Faculty of Sciences, Agadir, Ibn Zohr University, Agadir 80000, Morocco; e.mayad@uiz.ac.ma

* Correspondence: jean.trap@ird.fr

Abstract: Free-living nematodes have beneficial effects on plant growth and nutrition. Exploring how agricultural practices modulate these beneficial effects is still challenging. A study was conducted in Ferralsols from Madagascar from one unmanaged grassland and 16 upland rainfed rice fields, representative of different agricultural practices: rotation, agroforestry and monoculture. Intact soil cores in plastic cylinders were sampled in the field to assess the effects of agricultural practices on changes in plant growth and nutrition induced by the presence of bacterial-feeding nematodes. The soil cores were fumigated to kill the nematodes and moistened with a filtered fresh soil suspension containing only microbial cells. A rice seed was introduced in the core, which was then incubated under natural climatic conditions for 40 days with or without inoculation of the bacterial-feeding nematode *Acrobeloides* sp. The inoculation of the nematodes induced lower, similar or higher plant biomass and nutrient content in comparison to the control according to the agricultural practices. Positive effects of *Acrobeloides* sp. on plant functions were frequent in soil cores sampled from fields with high plant diversity, especially from agroforestry systems. The intact soil core technique appears to be a robust means of mimicking field conditions and constitutes a promising tool to assess effects on soil processes of the ecological intensification of agricultural practices.

Keywords: sustainable agriculture; soil fertility; plant nutrition; *Oryza sativa*; *Acrobeloides* sp.; soil microbial loop; agroforestry; Ferralsols



Citation: Trap, J.; Ranoarisoa, M.P.; Raharijaona, S.; Rabeharisoa, L.; Plassard, C.; Mayad, E.H.; Bernard, L.; Becquer, T.; Blanchart, E. Agricultural Practices Modulate the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrition: Evidence from an Original Intact Soil Core Technique. *Sustainability* **2021**, *13*, 7181. <https://doi.org/10.3390/su13137181>

Academic Editor: Silvia Tabacchioni

Received: 23 May 2021

Accepted: 24 June 2021

Published: 26 June 2021

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



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

Nematodes are cosmopolite and abundant animals [1]. In the soil, they contribute to key functions [2], such as organic matter decomposition [3], nutrient cycling [4], stimulation of microbial activity [5,6] and plant nutrition and growth [7]. Free-living nematodes are known to greatly improve nitrogen (N) and phosphorus (P) availability for plants through the soil microbial loop [8–10]. Because N and P are the main macronutrients limiting crop productivity in many terrestrial ecosystems [11,12], improving nutrient availability for crops by promoting the beneficial activities of free-living nematodes is a promising technique for sustainable agriculture.

Identifying agricultural practices that promote the beneficial effects of free-living nematodes, beyond measurements of field nematode abundance and composition, is however still challenging. To date, various methodological tools have been used to study the effects of bacterial-feeding organisms on nutrient availability [9,13–16], from the simplest ones, appropriate for disentangling mechanisms, to more complex devices that attempt to

mimic field conditions. The simplest experimental models were liquid cultures that could be a soil suspension or a mineral saline solution [14,17–19]. For instance, Griffiths [18] showed, using liquid culture, that N mineralization was greater when bacterial-feeding nematodes (*Rhabditis* sp.) and protozoan ciliates (*Colpoda steinii*) were combined than with *C. steinii* alone. Some studies used sieved soil without plants [17,20–23]. More recent work introduced plants in their assays, either with autoclaved sand or a soil–sand mixture [24], or using a humus–sand mixture [25], or sometimes with agarose [16,26]. For instance, Clarholm [10] showed that the presence of protists (from a soil suspension) increased wheat biomass and N content in plant tissues by 78% after six weeks of incubation. Similar patterns have been observed for plant P content [27]. These designs allowed a good control of experimental systems in which the form and the amounts of each nutrient are well known [7,10,28,29].

Whatever the experimental design, quantifying the beneficial activity of soil bacterivores for soil and plant functions is a technical challenge [30]. Most of the studies inoculate soil organisms in disturbed soils, usually 2 mm-sieved soils. Sieving the soil is indeed required to homogenize the substrate, to kill bacterial-feeding organisms and to avoid confounding effects in controlled experiments. It is still however questionable whether these methods reflect actual field conditions and whether they alter the effect of bacterial-feeding organisms on plant growth and nutrition. More recently, Gebremikael et al. [15] used soil cores in plastic tubes with sieved soil compacted to the bulk density found in the field to assess the effects of nematodes on plant functions in conditions close to the field. Fauna were killed by applying gamma irradiation with a dose proven to eradicate nematodes and other fauna without significantly altering the native microbial community. This approach is technically relevant, even if the soil is sieved, but remains less effective for the monitoring and screening of the beneficial activity of bacterivores in the field. In addition, this method is difficult to apply in less developed countries where use of gamma irradiation is not feasible.

It appears important however to be able to measure to what extent a given agricultural practice influences the beneficial activity of soil nematodes for the growth and nutrition of crop plants. For example, by providing fertilizers to the soil, the farmer strongly influences the abundance and composition of nematode communities [31] but also the nitrogen mineralizing activity of bacterial-feeding nematodes [8]. Practices that can alter soil porosity can also influence nematode dispersal and nematode–root interactions [32]. The beneficial activities of nematodes on plants can also be influenced by the presence of other soil organisms with which they interact in trophic and non-trophic manners [33–36]. Thus, the effects of free-living soil nematodes on plant growth are likely to vary depending on how agricultural practices alter the chemical, physical and biological properties of the soil nematode habitat.

In the highlands of Madagascar, the soils of hills cropped with rainfed rice are acidic nutrient-depleted Ferralsols [37]. Poor smallholder farmers do not have access to expensive mineral fertilizers. In these conditions, an effective intensification of the soil functions involved in improved soil nutrient availability is required. In this study, we aimed at testing a new method based on intact, undisturbed soil cores from various rainfed rice fields to assess the potential beneficial activity of the bacterial-feeding nematode *Acrobeloides* sp. for rice growth and nutrition. This method was developed to limit disturbance. We first hypothesized that the presence of *Acrobeloides* sp. in the rhizosphere of rice has a positive effect on plant growth and nutrition as reported in the literature [38]. However, the size of the beneficial effect of the nematode on plant nutrition and growth is likely to vary depending on the management of the field from which the soil cores are sampled.

2. Materials and Methods

2.1. Selection of Upland Rice Fields

The study was carried out in upland rainfed rice (*Oryza sativa*) systems, in farmers' fields. A total of 17 fields were selected in Madagascar in the region of Itasy (Figure S1

in Supplementary Materials). We selected only upland rainfed rice fields and a natural grassland as a reference non-cultivated area. Rice was grown as a monoculture, as an intercrop or in rotation (Table 1). For each field, we collected agronomic data (e.g., crop history, crop management, soil management). The 17 fields were gathered in five agronomic groups depending on crop diversity: (i) agroforestry (F1, F2, F4, F5, F6 and F7), (ii) rotation (F3, F8, F10, F12 and F13), (iii) rice monoculture (F11, F14, F15 and F16), (iv) fallow (F9) and (v) grassland (F17). The F3 field, which presents intercropping, was classified as in rotation. These fields were thus representative of the cropping practices developed by farmers in the highlands of Madagascar, i.e., association with legumes or trees, organic inputs, fertilization and soil tillage (Table 1). The soils from the fields were all ferrallitic soils. Nine fields were sampled in 2016, and eight were sampled in 2017.

Table 1. Selected agronomical characteristics of the 17 sampled fields from Madagascar classified into the five categories, i.e., grassland, fallow, monoculture, rotation and agroforestry. SY and PY indicate sampling and previous year, respectively.

Practices	Fields	Crops		Fertilization	Tillage	SY
		Sampling Year (SY)	Previous Year (PY)	SY	SY	
Grassland	F17	Grassland	Grassland	No	No	2016
Fallow	F9	Fallow with eucalypt	Rice with eucalypt	No	No	2016
Monoculture	F16	Rice	Grassland	Manure with ashes and rice chaff	Yes	2016
	F15	Rice	Grassland		Compost	Yes
	F14	Rice	Grassland	Manure	Yes	2016
	F11	Rice	Rice	Compost with ashes	Yes	2017
Rotation	F13	Rice	Sweet potato	Ashes with crop residues	Yes	2017
	F12	Rice	Jugo bean	Compost with ashes	Yes	2017
	F10	Sweet potato (<i>Ipomoea batatas</i>) Maize with Jugo	French beans	Rice straw	Yes	2016
	F8	bean (<i>Vigna subterranea</i>)	Rice	Compost	Yes	2016
Agroforestry	F3	Rice with groundnut (<i>Arachis hypogaea</i>)	Soybean (<i>Glycine max</i>)	Compost with manure and crop residues	Yes	2017
	F7	Rice with eucalypt	Eucalypt	Compost with manure	Yes	2017
	F6	Rice with banana (<i>Musa sp.</i>)	Banana with Taro	Compost	Yes	2017
	F5	Rice with groundnut and coffee trees	Coffee tree with Taro (<i>Colocasia esculenta</i>)	Compost	Yes	2017
	F4	Rice with coffee (<i>C. arabica</i>) trees	French beans (<i>Phaseolus vulgaris</i>) with coffee tree	Crop residues	Yes	2017
	F2	Rice with <i>Stylosanthes guianensis</i> and <i>Tephrosia vogelii</i>	<i>Stylosanthes</i> with <i>Tephrosia</i>	No	No	2016
	F1	Rice [§] with <i>Eucalyptus robusta</i> and maize (<i>Zea mays</i>)	Grassland with eucalypt	Compost with green manure	No	2016

[§] *Oryza sativa* cultivar B22.

2.2. Soil Sampling

For each campaign, seven days before the beginning of the assay, three intact soil cores (top 10 cm depth) were sampled in the middle of each field, near a plant with PVC cylinders (Figure 1). The PVC cylinders (4.5 cm diameter and 12 cm height) were open from the top and from the bottom and drilled on the sides (12 holes ~5 mm in diameter throughout the height of the tube) to facilitate air exchange between the soil inside the cylinder and the atmosphere. These three soil cores were labeled “T₇ cores”. A composite sample made of 5 soil samples, also in the 0–10 cm depth, was collected for the analysis of soil abiotic parameters. This composite soil sample was collected in the middle of each field. The soil cores and the composite sample were carefully transported to the laboratory. One week later, 10 soil cores designated “T₀ core” were sampled per field in the same location as soil cores, designated T₇ cores, were sampled per field. Soil bulk density was determined using cylinders filled using a soil corer sampler, which soil bulk density was determined depth field using a soil core sampler, and then was packed 0.5 t/ha. The soil was sieved at 2 mm and oven dried at 105 °C for 24 h in the laboratory.

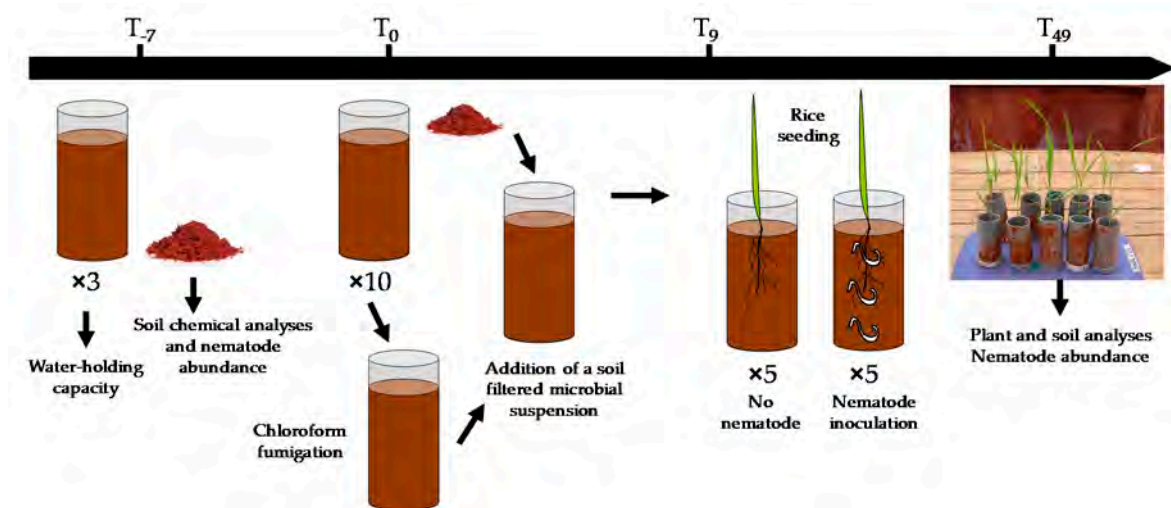


Figure 1. Chronogram of the implementation of the intact soil core technique to assess the effect of *Acroboloides* on plant nutrition and growth. “T” indicates time in days (see text).

2.2.3. Soil Analyses

The three “T₇ cores” were used to assess the soil water holding capacity (WHC) within the cylinder (Figure 1). The soil cores were saturated with water in a basin for 24 h and then placed on a sand tray for 1 h. Soil moisture was determined after oven drying an aliquot (20 g) at 105 °C for 24 h. The composite soil sample was air dried until constant weight and stored at room temperature for further analyses. Three sub samples were randomly taken to perform the physicochemical measurements. Soil pH was measured in water (pH H₂O) (1:2.5 mass ratio) after 30 min shaking on a shaker for 1 h. Particle size distribution was assessed for five fractions: clay (0.2–2 µm), fine silt (2–20 µm), coarse silt (20–50 µm), fine sand (50–200 µm) and coarse sand (200–2000 µm). Exchange capacity (CEC) was measured after saturation with a cobalt hexamine chloride solution. CEC was estimated by measuring the cobalt remaining in solution by flame atomic absorption spectrometry (ICF 3000 Series, Thermo Scientific, Japan). We also measured three exchangeable cations: Ca²⁺, Mg²⁺ and K⁺. Soil organic carbon (C) and N contents were assessed using Walkley and Black [39] and Kjeldahl [40] methods, respectively. Total phosphorus (P) content was determined after perchloric acid digestion [41]. Labile inorganic P in water was extracted with an ion-exchange resin filled with bicarbonate (0.5 M) [42]. P concentration was analyzed by colorimetry with malachite green [43]. Nematodes were extracted using a modified Seinhorst [44] elutriation method from 250 g moist soil. The number of free-living nematodes was counted in 5 mL of the final volume of water collected.

2.4. Biological Materials

We used the upland rice cultivar B22, which was introduced in Madagascar in the early 1980s. This cultivar is widely used by farmers in Itasy [45,46]. Its optimal altitude of cropping is between 700 to 1200 m. Monoxenic populations of nematodes (*Acrobeloides* sp.), isolated from Lazaina (18°46'55 59°S, 47°32'46 3°N, 1274 m.a.s.l. Madagascar), were grown on *E. coli* following the procedure described by Irshad et al. [26]. *Acrobeloides* is a ubiquitous genus that dominates bacterivorous nematode communities in upland rice systems in the Malagasy highlands [47]. The nematodes were collected by rinsing a Petri dish with sterile water. The nematode suspension was centrifuged at 4000 rpm for 10 min and washed with sterile water. The number of individuals in the washed nematode suspension was counted under a binocular stereoscope. Half of this suspension was sampled, and the volume was adjusted to provide an expected number of nematodes per mL (solution A). The remaining half was filtered at 8 µm (solution B) and used for the control. The absence of nematodes (including eggs) in solution B was confirmed.

2.5. Soil Core Preparation for the Assay

The first step aimed to kill the nematodes. The T₀-cores were moistened with distilled water at 50% of their water-holding capacity and fumigated with chloroform vapor for 2 h (Figure 1). We repeated the 2 h chloroform fumigation after 24 h. Because fumigation with chloroform vapor induces a lysis of microbial cell membranes [48], a microbial suspension was prepared for each field by vigorously mixing 100 g of non-fumigated soil in 400 mL of distilled sterile water for 10 min. The soil from the suspension was decanted by sedimentation for 1 h, and the suspension was filtered at 8 µm in order to eliminate free-living nematodes. Two days after the second sampling, the soil cores were moistened at 100% of their WHC with a fresh microbial suspension, i.e., each soil core was re-inoculated with its own microbial bacterial community. The soil cores were incubated for seven days in the dark at 24 °C.

2.6. Experimental Design and Setup

The soil cores were split into two groups (5 cores per group): (i) without the nematode *Acrobeloides* sp. corresponding to the control (−N) and (ii) with the nematodes (+N). For each field, five replicates were thus set up for each nematode treatment. Seven days after the addition of the microbial suspension, one rice seed was sown in each soil core (Figure 1). For the +N treatment, 10 individuals of *Acrobeloides* per gram of dry soil were added by adding 10 mL of solution A. For the −N treatment, 10 mL of solution B was added to the core. The soil cores were then incubated in the experimental station of the Laboratoire des Radio Isotopes (University of Antananarivo, Madagascar) on benches located outside. Soil water content was adjusted twice per day for optimal nematode and plant growth. For the first campaign (February to April 2016), the temperature was 17–25 °C, the mean air humidity was 91% and the cloud coverage was 51%. For the second campaign (April and May 2017), the temperature was 19–23 °C, the air humidity was 74% and the cloud coverage was 25% (Ampandrianomby Weather Center, Antananarivo, Madagascar).

2.7. Soil and Plant Analyses at the End of the Assay

After 40 days of growth, shoots and roots of each plant were collected separately. The roots were gently washed with distilled water to remove the adhering soil. Dry root and shoot biomasses were determined after oven drying at 60 °C for 48 h. Total C and N contents in plant tissues were determined using a CHNS/O elemental analyzer. Total P content in plant tissues was determined after crushing and mineralization of plant tissues with nitric acid 65% (US EPA Method 3051). P concentration was analyzed in the mineralized solution by colorimetry with the vanado-molybdate method. A soil aliquot of 150 g from each core was used to extract the nematodes using the same method described earlier. The total nematode density was determined using a stereoscope.

2.8. Statistical Analyses

To explore the variability in soil properties among the fields, we conducted a principal component analysis using soil abiotic data [49]. For each field and nematode treatment, the mean and standard deviation ($n = 5$) of each variable were computed. We then calculated the effect size of the nematode treatment on plant growth and nutrition with Cohen's d (1988) and the following formula (1):

$$d = (M1 - M2) / (\text{pooled SD}) \quad (1)$$

where $M1$ is the mean of each variable for the +N treatment, $M2$ is the mean of each variable for the -N treatment and pooled SD, the square root of the common variance of the populations. Cohen's d effect size can be described as being "very small, small, medium, large, very large or huge" according to the magnitude of d . The d value can thus be used as a proxy of the beneficial activity of *Acrobeloides* sp. To determine if the value of the mean effect size was significantly different from zero, we performed a Student test (statistical significance set at 0.05). One-Way ANOVA and post hoc Tukey HSD tests were used to test for significant differences among the fields in final soil nematode abundance. The normality of model residuals was verified using the Shapiro test. Finally, partial least squares regression (PLS-R) models were used to evaluate the relationships between the agronomic and soil abiotic variables and the effect of *Acrobeloides* sp. on rice growth and nutrition [50,51]. Cohen's d was used as the response variable. Model strength was assessed by the proportion of variance in the dependent variable that can be predicted by the model (Q^2). At the 5% level, the test is considered significant when Q^2 exceeds a critical value of 0.097 [50]. The variable importance of projection (VIP) reflects the relative influence of each explanatory variable in the construction of the model. Explanatory variables with $VIP > 1$ are the most relevant and significant for explaining the dependent variable. We used three PLS-R models to evaluate the relationships between the agronomic and soil abiotic variables as predictors of the effect of *Acrobeloides* sp. on plant total biomass (first model), plant total nitrogen (second model) and plant total phosphorus (third model). For each model, we first included all the explanatory variables. Then, a second model was achieved with only the explanatory variables with $VIP > 1$ in order to improve the quality of the models. All tests were done with R, except those with the PLS-R models, which were performed using TANAGRA 1.4.5 [52].

3. Results

3.1. Soil Properties of the Selected Fields

All fields exhibited soil properties typical of Ferralsols, with low organic matter contents and acidic pH H_2O (Table S1 in Supplementary Materials). On average, the soils contained 26 g.kg^{-1} total C, 2.1 g.kg^{-1} total N, $0.72 \text{ cmol}^+.\text{kg}^{-1}$ Ca and $0.26 \text{ cmol}^+.\text{kg}^{-1}$ Mg. The mean pH H_2O was 5.04. The sampled fields were also characterized by a low C/N ratio (12) and high C/P ratio (31). However, although all the soils were Ferralsols, we observed a large variation for some soil parameters among the fields with a coefficient of variation (CV) higher than 15%. Olsen P (CV = 83%) and K contents (CV = 71%) were the soil parameters with the highest variations. The principal component analysis performed on soil parameters reveals the large dispersion on the first two axes, explaining 44.6% of the total inertia, of soil properties (Figure 2). The first axis (relative inertia = 22.7%) opposes fields with high (coarse and fine) sand content, bulk density and C/P ratio (negative scores) to fields with high P, N, K and clay contents (positive scores) (Figure 2B). The second axis (relative inertia = 21.9%) opposes fields with high Ca, Mg, Pi and CEC contents (positive scores) to fields with high total C and N, fine silt contents, Ca/Mg ratio and pH_{KCl} .

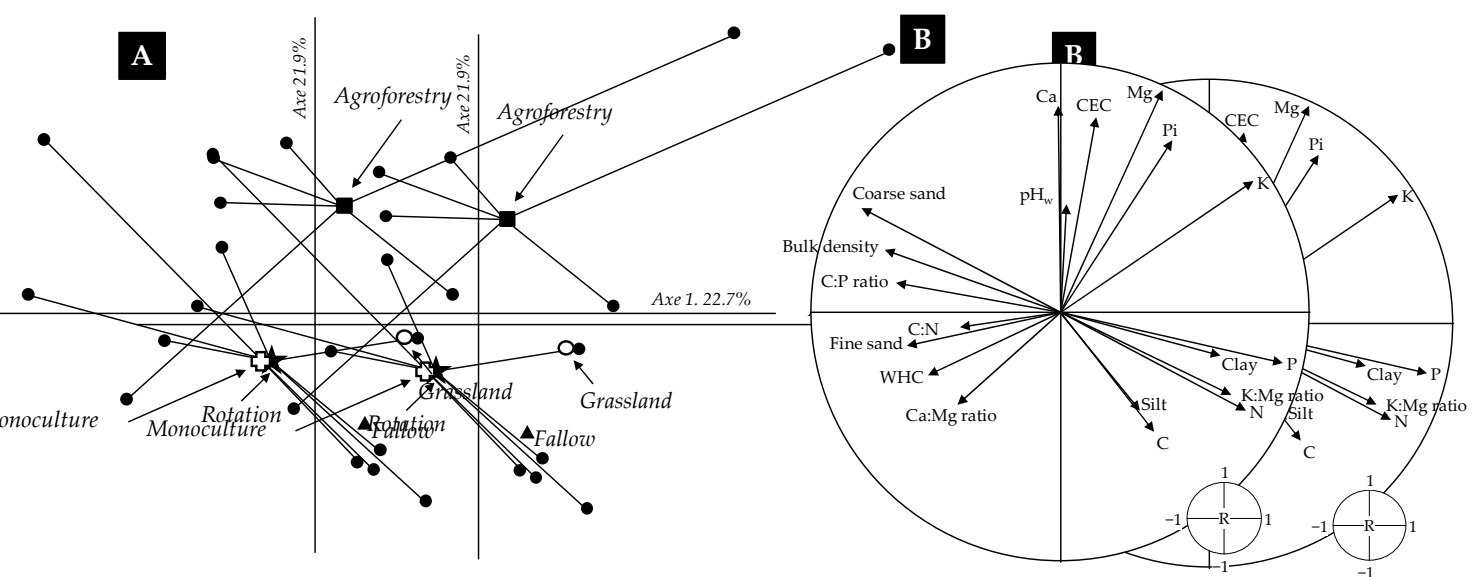


Figure 2. Principal component analysis of soil parameters. (A) Factorial plan of the first two axes with black square, black star, empty circle, black triangle and empty square as barycenters for “agroforestry”, “rotation”, “monoculture”, “grassland”, “fallow” and “grassland”, respectively. Black circles are the fields. The first two axes explained 22.7% and 21.9% of the total variance. (B) Circle of correlations for the first two axes. WHC: water holding capacity; C: carbon; N: nitrogen; P: phosphorus; K: potassium; Ca: calcium; Mg: magnesium; CEC: cation exchange capacity; Pi: inorganic P; pH_w: water holding capacity; C:P ratio: carbon to phosphorus ratio; Coarse sand: coarse sand; Fine sand: fine sand; WHC: water holding capacity; Ca:Mg ratio: calcium to magnesium ratio; C: carbon; K:Mg ratio: potassium to magnesium ratio; Silt: silt; Clay: clay; P: phosphorus.

3.2. Final Soil Nematode Abundance

Forty days after inoculation, we did not observe nematodes in the controls. However, the final abundance of *Acrobeloides* sp. in the inoculated soil cores varied between fields (Figure 3). Nematode abundance was the highest in F5 (around 110 individuals per g dry soil) and the lowest in grassland (3 individuals per g dry soil).

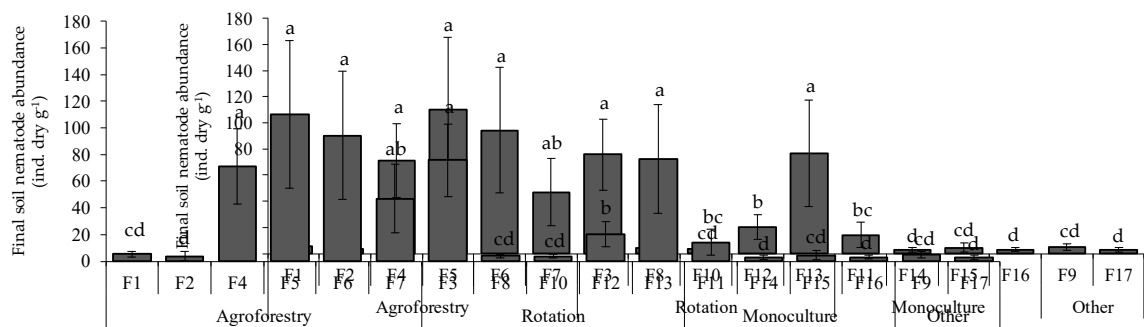


Figure 3. Final nematode abundance in the inoculated soil cores after 40 days of plant growth. Whiskers correspond to standard deviation. Different letters (a, b and c) indicate significant differences between the fields according to Tukey HSD test (p value < 0.05).

3.3. Effects of Bacterial-Feeding Nematodes on Plant Growth

The inoculation of *Acrobeloides* sp. in the soil cores induced negative, neutral or positive effects on plant growth and nutrition (Figure 4). Nematode inoculation induced significantly higher shoot biomass than the control in 10 of the 17 fields with an average positive effect of 35% more than the control (Figure 4A).

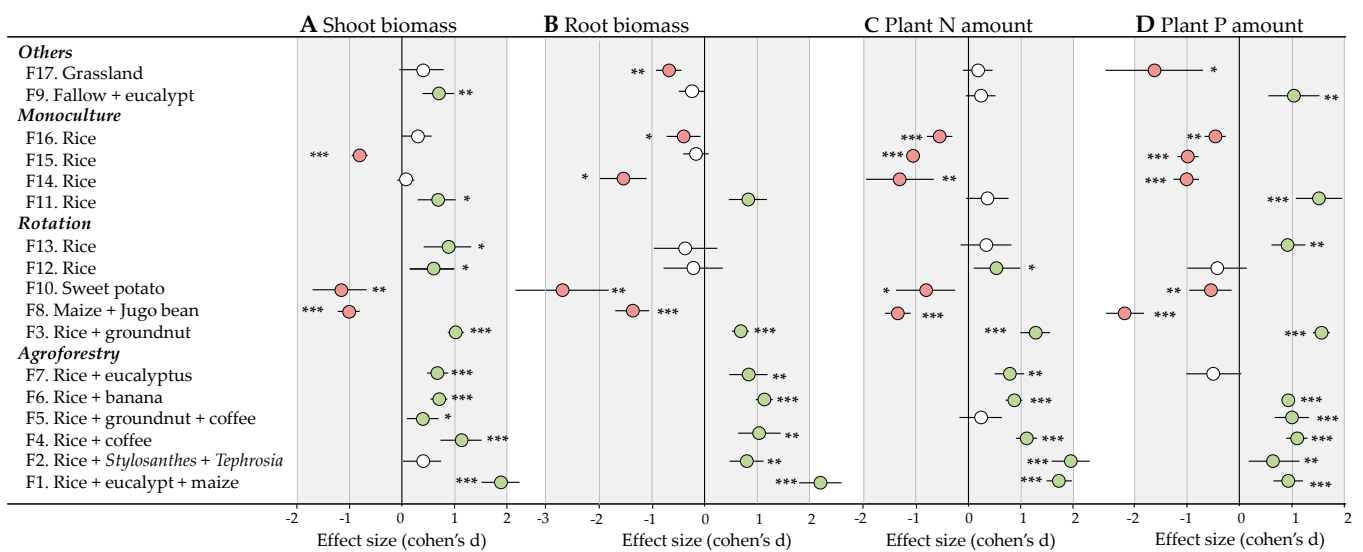


Figure 4. Mean effect size (Cohen's d) of the inoculation of *Acrabuloides* sp. for (A) shoot biomass, (B) root biomass and (C) total N and (D) total P amount in plant tissues after 40 days of growth in intact soil cores originating from different agricultural fields. Red, white and green circles indicate negative, neutral (not significantly different from 0) and positive mean effect sizes, respectively (by p-value < 0.05, 0.01, 0.001, ***, < 0.001, 0.01, **). Horizontal bars correspond to 95% confidence interval.

More precisely, we recorded the most positive effect sizes of *Acrabuloides* sp. on shoot biomass in soil cores sampled from fields characterized by the presence of trees. The effect size for F17 was very large ($d = 1.99$), whereas the effect size for F5 was small ($d = 0.1$). On the other hand, the inoculation of nematodes had a negative effect on shoot biomass for three of the 17 fields, with a negative effect of 19%. One of the fields was characterized by the presence of trees and mostly corresponded to rotated crops. The pattern of variation for root biomass were close to those found for shoot biomass (Figure 4B). Nematode inoculation induced significantly higher and lower root biomass than the control in seven and five fields, respectively. Again, the highest positive effects were found for the soil cores sampled in agroforestry fields, while fields F10 (sweet potato) and F8 (maize with jugo bean) exhibited the highest negative effect sizes.

3.4. Effects of Bacterial-Feeding Nematodes on Plant Nutrition

The bacterial-feeding nematode increased rice total N uptake in seven fields with an average positive effect of 39% compared to the control (Figure 4C). The effect size was very large for F2 ($d = 1.94$) and medium for F12 ($d = 0.52$). The effect of the bacterivorous nematodes was significantly negative for five of the 17 fields with a mean negative effect of around 19%. More precisely, nematodes significantly decreased rice total N uptake, with medium to large effect sizes, for the microcosms from fields under a rice monoculture system (F14, F15 and F16) and in the rotated crops (F8 and F10).

Rice total P uptake increased following nematode inoculation for nine of the 17 fields with an average positive effect of 62% more than the control (Figure 4D). The effect size was very large for F3 ($d = 1.5$) and medium for F2 ($d = 0.6$). The nematodes had a significantly negative effect for six of the 17 fields, resulting in an average of 30% less total P uptake than the control. The bacterivorous nematodes significantly decreased rice total P uptake for the microcosms from fields under a rice monoculture system (F14, F15 and F16) and in the rotated crops (F8 and F10).

3.5. Agronomic and Soil Drivers of the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrient Uptake

Plant growth and nutrient regression models, both agronomic and soil abiotic properties were significantly related to the effects of bacterial-feeding nematodes on plant growth and nutrition (Figure 5). The effect size of nematodes on plant growth was well explained

and nutrition (Figure 5). The effect size of nematodes on plant growth was well explained by agronomic and soil data, with an R^2 of 0.66 (quality of fit) and a Q^2 of 0.34 (predictive quality). The slope (positive or negative) indicates the sign of the relationship between the predictors and the response variable. The presence of trees and rice in the field the year we sampled the soil and soil pH (positive slope) were the most important predictors. We also observed lower, but still high, variable importance in projection (VIP) values for soil Mg content, soil K/Mg ratio, coarse sand content, Ca/Mg and soil CEC (Figure 5A). Plant N nutrition after the inoculation of *Acrobeloides* sp. was the best model with an R^2 of 0.94 and Q^2 of 0.79 (Figure 5B). The predictors were mostly the presence of trees, the soil Mg and Ca contents and the soil pH. Lower VIP values (0.7–0.8) were observed for the soil N and Nt contents, the soil K/Mg ratio, the presence of rice or rice or rotated crops at the sampling date and coarse sand (Figure 5B). Plant P was well explained ($R^2 = 0.66$, $Q^2 = 0.49$) by soil total C and N contents (negative slopes), the rotated crops at sampling date and soil Ca content (positive slopes) (Figure 5C). We also found high VIP values for the soil K/Mg ratio, the presence of rice, soil Mg content and coarse sand content and trees (Figure 5C).

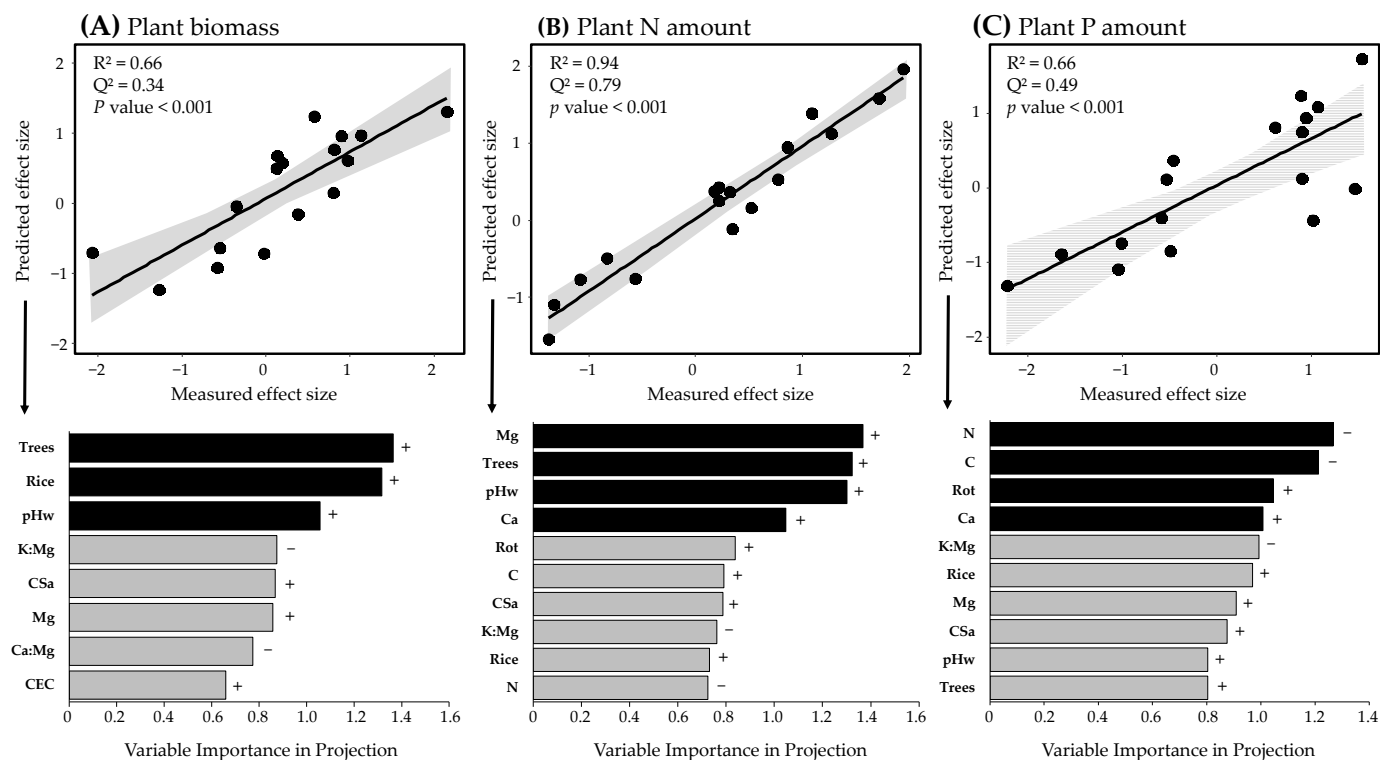


Figure 5. Partial least squares regression between agronomic and soil abiotic properties as explanatory variables and the effect size of the inoculation of *Acrobeloides* sp. (A) plant biomass, (B) plant N amount and (C) plant P amount response variables. Variables: Black circles: C fields; Grey circles: R fields. C corresponds to 95% confidence interval: “Presence of trees”, “Rice”, “Rice” = the crop at the soil sampling date; “Rot” = rotated crops at the soil sampling date; “pHw” = soil water pH; “CSa” = the percentage in coarse sand; “C” = total soil C content; “N” = total soil N content; “Ca” = soil Ca content; “Mg” = soil Mg content; “Ca/Mg” = soil Ca/Mg ratio; “K/Mg” = soil K/Mg ratio.

4. Discussion

4.1. Diversity of Practices in Upland Rainfed Rice Systems

We aimed at sampling fields with contrasting agricultural practices within the same cropping system, i.e., upland rainfed rice in high altitude tropical conditions, to test the effect of nematode inoculation in various agronomic conditions but within the same pedoclimatic context. We obtained a large panel of land and soil management practices within the same area and soil type. Principal component analysis is a relevant global visualization tool to summarize data set variance in low-dimensional space. The PCA

allowed us to determine which soil properties best explained the total variance. The PCA performed on the soil parameters showed a wide dispersion in some soil abiotic parameters, even if all the fields were on Ferralsols. We observed a significant textural gradient not associated with cropping systems but related to soil total P content. Unsurprisingly, high P content in soil was associated with high clay content, in line with the high P sorption ability of clay [53]. The presence of trees was related to higher Ca, Mg and K contents and soil pH as already observed in the literature [54]. We can thus conclude that our final field sampling fits well the criteria we defined initially.

4.2. Variable Effects of Bacterial-Feeding Nematodes on Plant Growth and Nutrition

Using an original intact soil core technique, we observed variable effects of the inoculation of the nematode *Acrobeloides* sp. on rice growth and nutrition. We observed significant positive and negative effects of the nematode on rice biomass in 50% and 23% of all the agronomic situations, respectively. The mean overall effects of *Acrobeloides* sp. on rice shoot and root biomass were +19% and +5%, respectively. In a meta-analysis, Trap et al. [38] reported larger effects of bacterivores (nematodes and protists) on plant growth. They showed that bacterivores significantly increased shoot and root biomass with an average positive effect of 27% and 21%, respectively, in comparison to the control. They mostly reported positive or neutral effects of bacterivores on plant growth. Similarly, in our study *Acrobeloides* sp. had either significant positive (47% of the fields) or negative (32% of the fields) effects on rice nutrition. The mean overall effects of *Acrobeloides* sp. on total plant N amount and P amount were around +13% and +21%, respectively. Again, the meta-analysis conducted by Trap et al. (2016) showed greater overall bacterivore effects on the total plant N and P amounts in shoots and roots. The authors found that bacterivores increased shoot total N amount, root total N amount, shoot total P amount and root total P amount by 59%, 28%, 38% and 55% compared to the control, respectively. They reported very few negative effects on plant total N amount (only 3% of their observations).

We supposed that the use of intact soil cores should better allow the conservation of soil properties and differences in soil functioning between fields. Conversely, soil sampling, sieving, homogenization before filling the microcosms and other technical procedures must certainly converge towards similar soil situations limiting the differences between plots. Effect variance is indeed larger in our study, with more negative and null effect sizes, while the use of sieved soil, agar or liquid culture results in more homogeneous experimental conditions, likely to promote fewer variable patterns. The negative effects of the nematodes on plant growth and nutrition are more difficult to explain. However, the B22 rice cultivar is known to attract nematodes to a lesser extent than other cultivars [55]. It is possible that in specific soil conditions, the presence of the nematodes in high density close to the plant roots caused high rhizodeposition rates as observed by Sundin et al. [56] in comparison with plants without nematode inoculation. This excess of carbon loss may not be compensated by higher nutrient availability following nematode inoculation in comparison to the control [10], resulting in a net carbon loss and thus a lower final plant biomass. This hypothesis could be tested by measuring root exudation rate in the presence and absence of the nematode in various soil conditions. Nevertheless, in this case, the causes behind an absence in soil nutrient availability increase remain to be elucidated. To conclude, our method revealed that (1) the effect of bacterial-feeding nematodes on plant growth and nutrition may be more variable than expected from the literature according to environmental conditions, and (2) agricultural practices can modify the effect size of the beneficial activity of nematodes for plant growth and nutrition.

4.3. Soil Drivers of the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrition

The PLS models showed that soil pH was one of the best predictors of the effect of *Acrobeloides* sp. on plant growth and nutrition, especially N (Figure 5). More precisely, the effects of *Acrobeloides* sp. on plant growth and nutrition increased with increasing pH H₂O. Soil pH is a well-known regulatory factor of soil nutrient availability [57]. Nutrients

released by bacterivores can be absorbed by plants, re-immobilized within the microbial biomass or adsorbed to soil constituents according to the pH [8,58]. Ferralsols are characterized by high contents of Al and Fe oxides able to precipitate inorganic P as minerals such as variscite ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) and strengite ($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), whose solubility increases with pH [59]. On the other hand, free Al concentration, and thus Al toxicity, decrease dramatically at pH 5.0 [60]. We thus expected greater effects of bacterial-feeding nematodes on nutrient availability for soil pH values above 5.5–6, i.e., improving nutrient availability, especially inorganic P, and reducing Al toxicity for rice.

We also found that the effect of *Acrobeloides* sp. on plant total N and P amount increased with increasing values of soil Mg and Ca content. A nutrient-omission trial conducted on Ferralsols collected from the same region showed high Mg and Ca deficiencies for rice and revealed a N-P-Ca-Mg co-limitation [37]. Furthermore, Mg is known to be a crucial element for the uptake of N, especially nitrate [61]. It is thus possible that the increase in N and P availability caused by nematodes was more pronounced when Mg and Ca limitations were reduced. In contrast to the two previous models, the effect of nematodes on plant P nutrition was mostly explained by soil C and N contents, i.e., the effects of *Acrobeloides* sp. on plant total P amount increased with decreasing values of soil total N and C. Because soil C is a limiting factor of microbial growth and activity, it is possible that a large number of P ions released by the bacterial-feeding nematodes were rapidly re-immobilized within the microbial biomass.

An interesting observation is that, despite high variations in final abundance of soil nematodes among the fields, this variable was not selected by the PLS model to explain the effect sizes. We thus concluded that the beneficial activity of nematodes for plant growth and nutrition was not related to nematode abundance. We noted that the final abundance of nematodes was higher in soil from the second campaign. An important soil parameter explaining nematode survival rates is the soil texture [62]. The soil particle size distribution of the fields sampled during the second campaign was coarser in comparison to the first one: clay –21%, fine silt –17%, coarse silt +6%, fine sand +14% and coarse sand +83%. As shown by Jiang et al. [63], the average number of total nematodes increases with increasing aggregate size. It is thus possible that the final abundance of *Acrobeloides* sp. was related to changes in soil texture during the two campaigns. We exclude the effect of variable climate between the two campaigns, even if the soil cores were not incubated in a greenhouse. In both campaigns, the temperature reached the temperature niche breadth for *Acrobeloides* sp. ranging from 15 to 30 °C [64], and soil moisture was monitored and corrected every day. To conclude, our PLS models revealed that agricultural practices may affect the beneficial activity of nematodes for plant nutrition and growth mostly by changing soil pH and cation (Ca, Mg and K) contents but also total C and N contents.

4.4. Agronomic Drivers of the Beneficial Activity of Bacterial-Feeding Nematodes for Plant Growth and Nutrition

The PLS models revealed that *Acrobeloides* sp. mostly increased plant growth and total N amount in the microcosms from fields under agroforestry. We do not have precise elements to explain this pattern, and we can only speculate on certain mechanisms. Because soil bulk density was not a significant predictor in the PLS models, we can exclude the hypothesis that tree roots might improve nematode dispersal rate within the soil cores by increasing soil porosity and creating macropores. In contrast, as discussed earlier, soil Ca, K and Mg contents were good predictors; Pardon et al. [54] showed that the presence of trees increases soil nutrient content, resulting from the input of leaf litter or from deeper soil layers [65]. We also observed a high positive association between agroforestry and Ca, K and Mg contents on the PCA (Figure 2). It is thus possible that the soil solution and microbial biomass nutrient contents near the tree roots are improved. It would be informative (i) to investigate spatial variation in soil carbon, nutrient, microbial biomass and nematodes within agroforestry fields according to tree distance and (ii) to conduct similar nematode assay with soil core sampling at various distances from the trees.

We also found that rotation (the rotated crop) was a good predictor for the effect of *Acrobeloides* on plant total P amount. The precise quantity and type of fertilizers used by the farmers depend on the type of crop. The addition of crop residues stimulated bacterial growth by increasing the availability of labile carbon derived during initial phases of litter decomposition [30]. Thus, higher quantities of nutrients are stored in the microbial biomass, potentially unlocked by the activity of the bacterivores. To conclude, plant diversity in the field, and especially the presence of trees, was a key practice that affected the beneficial activity of nematodes for plant nutrition and growth.

5. Conclusions: Limits and Perspectives

The new method based on intact soil cores proposed in this study appears relevant and robust to test the effect of the bacterial-feeding nematode *Acrobeloides* sp. on rice growth and nutrition. Using this method, we were able to assess the effect of agricultural practices on the soil microbial loop driven by *Acrobeloides* sp. Indeed, a main finding of our study is the variable effect of the bacterial-feeding nematode *Acrobeloides* sp. on plant growth and function according to agricultural practices. We thus believe that driving the beneficial activity of free-living nematodes by appropriate agricultural practices is feasible. Agricultural practices based on improved plant diversity were highly correlated with beneficial activity of the nematodes. Furthermore, higher values in soil pH, and cation contents were associated with positive effect sizes of the nematode on plant growth and function. The nematode assay was time-consuming and required specific materials and skills. We quickly reached the maximum number of fields to investigate per year due to technical constraints. This is the reason why only 17 fields were investigated (170 soil cores) and why we split the samples in two campaigns. In this study, we did not measure the bacterial community structure or biomass, although it may explain the effects of nematodes on plants. It is likely that practices influence this microbial community with possible consequences on the effects of nematodes on rice. It would therefore be interesting to measure this aspect with a view to improving our understanding of the determination of the microbial loop. Finally, the identification of indicators of the beneficial activity of free-living nematodes based on rapid and cheap soil parameters will be a promising way to increase our ability to monitor the ecological intensification of agricultural practices.

Supplementary Materials: The following are available online at <https://www.mdpi.com/article/10.3390/su13137181/s1>. Figure S1. Localization of the fields in Madagascar. Table S1. Raw data of soil properties for each field.

Author Contributions: Conceptualization, J.T.; Methodology, J.T. and C.P.; data acquisition, M.P.R., S.R. and J.T.; formal analysis, M.P.R. and J.T.; writing—original draft preparation, M.P.R. and J.T.; writing—review and editing, all authors (J.T., M.P.R., S.R., L.R., E.H.M., L.B., T.B., E.B., C.P.); project administration, J.T.; funding acquisition, J.T. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by the project “INDICE” (Agropolis Fondation, France) awarded to J.T. and was supported by the African Union, under reference AURG II-1-075-2016.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: The data presented in this study are available on request from the corresponding author.

Acknowledgments: We thank A.H.D. Razafimahafaly, H.M. Ralalason and M. Rakotondramanana for their technical help. We thank C. Marsden for proofreading the article and for improving the English.

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

References

1. van den Hoogen, J.; Geisen, S.; Routh, D.; Ferris, H.; Traunspurger, W.; Wardle, D.A.; De Goede, R.G.; Adams, B.J.; Ahmad, W.; Andriuzzi, W.S.; et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* **2019**, *572*, 194–198. [[CrossRef](#)]
2. Wilschut, R.A.; Geisen, S. Nematodes as Drivers of Plant Performance in Natural Systems. *Trends Plant Sci.* **2020**, *26*, 237–247. [[CrossRef](#)]
3. Freckman, D.W. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agric. Ecosyst. Environ.* **1988**, *24*, 195–217. [[CrossRef](#)]
4. Ferris, H. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *J. Nematol.* **2010**, *42*, 63. [[PubMed](#)]
5. Blanc, C.; Sy, M.; Djigal, D.; Brauman, A.; Normand, P.; Villenave, C. Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *Eur. J. Soil Biol.* **2006**, *42*, S70–S78. [[CrossRef](#)]
6. Djigal, D.; Baudoin, E.; Philippot, L.; Brauman, A.; Villenave, C. Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *Eur. J. Soil Biol.* **2010**, *46*, 112–118. [[CrossRef](#)]
7. Ingham, R.E.; Trofymow, J.; Ingham, E.R.; Coleman, D.C. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.* **1985**, *55*, 119–140. [[CrossRef](#)]
8. Ferris, H.; Venette, R.C.; van der Meulen, H.R.; Lau, S.S. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: Verification and measurement. *Plant Soil* **1998**, *203*, 159–171. [[CrossRef](#)]
9. Ranoarisoa, M.P.; Morel, C.; Andriamananjara, A.; Jourdan, C.; Bernard, L.; Becquer, T.; Rabeharisoa, L.; Rahajaharilazaa, K.; Plassard, C.; Blanchard, E.; et al. Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biol. Biochem.* **2018**, *122*, 39–49. [[CrossRef](#)]
10. Clarholm, M. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biol. Biochem.* **1985**, *17*, 181–187. [[CrossRef](#)]
11. Holford, I.C.R. Soil phosphorus: Its measurement, and its uptake by plants. *Aust. J. Soil Res.* **1997**, *35*, 227–239. [[CrossRef](#)]
12. Vitousek, P.M.; Porder, S.; Houlton, B.Z.; Chadwick, O.A. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol. Appl.* **2010**, *20*, 5–15. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
13. Coleman, D.C.; Cole, C.V.; Anderson, R.V.; Blaha, M.; Campion, M.K.; Clarholm, M.; Elliott, E.T.; Hunt, H.W.; Shaefer, B.; Sinclair, J. An analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Bull.* **1977**, *25*, 299–309.
14. Darbyshire, J.F.; Davidson, M.S.; Chapman, S.J.; Ritchie, S. Excretion of nitrogen and phosphorus by the soil Ciliate *Colpoda steinii* when fed the soil bacterium *Arthrobacter* sp. *Soil Biol. Biochem.* **1994**, *26*, 1193–1199. [[CrossRef](#)]
15. Gebremikael, M.T.; Buchan, D.; De Neve, S. Quantifying the influences of free-living nematodes on soil nitrogen and microbial biomass dynamics in bare and planted microcosms. *Soil Biol. Biochem.* **2014**, *70*, 131–141. [[CrossRef](#)]
16. Irshad, U.; Brauman, A.; Villenave, C.; Plassard, C. Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus Pinaster*. *Plant Soil* **2012**, *358*, 148–161. [[CrossRef](#)]
17. Griffiths, B.S. Enhanced nitrification in the presence of bacteriophagous protozoa. *Soil Biol. Biochem.* **1989**, *21*, 1045–1051. [[CrossRef](#)]
18. Griffiths, B.S. Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas Fluoresc.* *Soil Biol. Biochem.* **1986**, *18*, 637–641. [[CrossRef](#)]
19. Taylor, W.D. The effect of grazing by a ciliated protozoan on phosphorus limitation of heterotrophic bacteria in batch culture. *J. Protozool.* **1986**, *33*, 47–52. [[CrossRef](#)]
20. Rønn, R.M.; Griffiths, B.S.; Young, I.M. Protozoa, nematodes and N-mineralization across a prescribed soil textural gradient. *Pedobiologia* **2001**, *45*, 481–495. [[CrossRef](#)]
21. Woods, L.; Cole, C.; Elliott, E.; Anderson, R.; Coleman, D. Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. *Soil Biol. Biochem.* **1982**, *14*, 93–98. [[CrossRef](#)]
22. Cole, C.V.; Elliott, E.T.; Hunt, H.W.; Coleman, D.C. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Phosphorus transformations. *Microb. Ecol.* **1978**, *4*, 381–387. [[CrossRef](#)]
23. Coleman, D.C.; Anderson, R.V.; Cole, C.V.; Elliott, E.T.; Woods, L.; Campion, M.K. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microb. Ecol.* **1978**, *4*, 373–380. [[CrossRef](#)]
24. Jentschke, G.; Bonkowski, M.; Godbold, D.L.; Scheu, S. Soil protozoa and forest tree growth—Non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae. *Biol. Fertil. Soils* **1995**, *20*, 263–269. [[CrossRef](#)]
25. Baath, E.; Lohm, U.; Lundgren, B.; Rosswall, T.; Soderstrom, B.; Sohlenius, B. Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics—A soil microcosm experiment. *Oikos* **1981**, *37*, 257–264. [[CrossRef](#)]
26. Irshad, U.; Villenave, C.; Brauman, A.; Plassard, C. Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biol. Biochem.* **2011**, *43*, 2121–2126. [[CrossRef](#)]
27. Trap, J.; Ranoarisoa, P.M.; Irshad, U.; Plassard, C. Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture* **2021**, *11*, 157. [[CrossRef](#)]
28. Alpehi, J.; Bonkowski, M.; Scheu, S. Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europeus* (Poaceae): Faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* **1996**, *106*, 111–126. [[CrossRef](#)]
29. Djigal, D.; Brauman, A.; Diop, T.A.; Chotte, J.L.; Villenave, C. Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biol. Biochem.* **2004**, *36*, 323–331. [[CrossRef](#)]

30. Bonkowski, M.; Clarholm, M. Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: Testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozool.* **2012**, *51*, 237–247.
31. Liu, T.; Chen, X.; Hu, F.; Ran, W.; Shen, Q.; Li, H.; Whalen, J.K. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: Evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2016**, *232*, 199–207. [[CrossRef](#)]
32. Trap, J.; Bernard, L.; Brauman, A.; Pablo, A.-L.; Plassard, C.; Ranoarisoa, M.P.; Blanchart, E. Plant roots increase bacterivorous nematode dispersion through nonuniform glass-bead media. *J. Nematol.* **2015**, *47*, 296. [[PubMed](#)]
33. Sánchez-Moreno, S.; Nicola, N.L.; Ferris, H.; Zalom, F.G. Effects of agricultural management on nematode–mite assemblages: Soil food web indices as predictors of mite community composition. *Appl. Soil Ecol.* **2009**, *41*, 107–117. [[CrossRef](#)]
34. Senapati, B. Biotic interactions between soil nematodes and earthworms. *Soil Biol. Biochem.* **1992**, *24*, 1441–1444. [[CrossRef](#)]
35. Yeates, G. Influence of earthworms on soil nematode populations. *J. Nematol.* **1980**, *12*, 242.
36. Sayre, R. Bacterial diseases of nematodes and their role in controlling nematode populations. *Agric. Ecosyst. Environ.* **1988**, *24*, 263–279. [[CrossRef](#)]
37. Raminoarison, M.; Razafimbelo, T.; Rakotoson, T.; Becquer, T.; Blanchart, E.; Trap, J. Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in ferralsols: A greenhouse nutrient-omission trial. *J. Plant Nutr.* **2020**, *43*, 270–284. [[CrossRef](#)]
38. Trap, J.; Bonkowski, M.; Plassard, C.; Villenave, C.; Blanchart, E. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant Soil* **2016**, *398*, 1–24. [[CrossRef](#)]
39. Walkley, A.; Black, I.A. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* **1934**, *37*, 29–38. [[CrossRef](#)]
40. Kjeldahl, C. A new method for the determination of nitrogen in organic matter. *Z. Anal. Chem.* **1883**, *22*, 366. [[CrossRef](#)]
41. Sommers, L.; Nelson, D. Determination of total phosphorus in soils: A rapid perchloric acid digestion procedure. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **1972**, *36*, 902–904. [[CrossRef](#)]
42. Amer, F.; Bouldin, D.; Black, C.; Duke, F. Characterization of soil phosphorus by anion exchange resin adsorption and P 32-equilibration. *Plant Soil* **1955**, *6*, 391–408. [[CrossRef](#)]
43. Rao, A.S.; Reddy, K.S.; Takkar, P. Malachite green method compared to ascorbic acid for estimating small amounts of phosphorus in water, 0.01 M calcium chloride, and Olsen soil extracts. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **1997**, *28*, 589–601. [[CrossRef](#)]
44. Seinhorst, J. Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* **1962**, *8*, 117–128. [[CrossRef](#)]
45. Raboin, L.M.; Ramanantsoanirina, A.; Dzido, J.L.; Frouin, J.; Radanielina, T.; Tharreau, D.; Dusserre, J.; Ahmadi, N. Création variétale pour la riziculture pluviale d’altitude à Madagascar: Bilan de 25 années de sélection. *Cah. Agric.* **2013**, *22*, 450–458.
46. Raboin, L.M.; Randriambololona, T.; Radanielina, T.; Ramanantsoanirina, A.; Ahmadi, N.; Dusserre, J. Upland rice varieties for smallholder farming in the cold conditions in Madagascar’s tropical highlands. *Field Crop. Res.* **2014**, *169*, 11–20. [[CrossRef](#)]
47. Villenave, C.; Rabary, B.; Chotte, J.L.; Blanchart, E.; Djigal, D. Impact of direct seeding mulch-based cropping systems on soil nematodes in a long-term experiment in Madagascar. *Pesqui. Agropecu. Bras.* **2009**, *44*, 949–953. [[CrossRef](#)]
48. Brookes, P.C.; Landman, A.; Pruden, G.; Jenkinson, D.S. Chloroform fumigation and the release of nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biol. Biochem.* **1985**, *17*, 837–842. [[CrossRef](#)]
49. Paliy, O.; Shankar, V. Application of multivariate statistical techniques in microbial ecology. *Mol. Ecol.* **2016**, *25*, 1032–1057. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
50. Tenenhaus, M. *La Régression PLS*; Editions Technip: Paris, France, 1998; p. 254.
51. Wold, S.; Sjostrom, M.; Eriksson, L. PLS-regression: A basic tool of chemometrics. *Chemom. Intell. Lab. Syst.* **2001**, *58*, 109–130. [[CrossRef](#)]
52. Rakotomalala, R. TANAGRA: Un logiciel gratuit pour l’enseignement et la recherche. *Actes De EGC RNTI-E3* **2005**, *2*, 697–702.
53. Gérard, F. Clay minerals, iron/aluminum oxides, and their contribution to phosphate sorption in soils—A myth revisited. *Geoderma* **2016**, *262*, 213–226. [[CrossRef](#)]
54. Pardon, P.; Reubens, B.; Reheul, D.; Mertens, J.; De Frenne, P.; Coussement, T.; Janssens, P.; Verheyen, K. Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2017**, *247*, 98–111. [[CrossRef](#)]
55. Ranoarisoa, M.P.; Blanchart, E.; Vom Brocke, K.; Ramanantsoanirina, A.; Sester, M.; Plassard, C.; Cournac, L.; Trap, J. Attractancy of bacterivorous nematodes to root-adhering soils differs according to rice cultivars. *Rhizosphere* **2017**, *3*, 128–131. [[CrossRef](#)]
56. Sundin, P.; Valeur, A.; Olsson, S.; Odham, G. Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere—Effects on root exudation and distribution of bacteria. *FEMS Microbiol. Ecol.* **1990**, *73*, 13–22. [[CrossRef](#)]
57. Schachtman, D.P.; Reid, R.J.; Ayling, S.M. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. *Plant Physiol.* **1998**, *116*, 447–453. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
58. Ferris, H.; Venette, R.C.; Lau, S.S. Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets. *Soil Biol. Biochem.* **1997**, *29*, 1183–1194. [[CrossRef](#)]
59. Hinsinger, P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant Soil* **2001**, *237*, 173–195. [[CrossRef](#)]
60. Calba, H.; Cazevieille, P.; Jaillard, B. Modelling of the dynamics of Al and protons in the rhizosphere of maize cultivated in acid substrate. *Plant Soil* **1999**, *209*, 57–69. [[CrossRef](#)]
61. Grzebisz, W.; Przygocka-Cyna, K.; Szczepaniak, W.; Diatta, J.; Potarzycki, J. Magnesium as a nutritional tool of nitrogen efficient management-plant production and environment. *J. Elem.* **2010**, *15*, 771–788. [[CrossRef](#)]
62. Ettema, C.H. Soil nematode diversity: Species coexistence and ecosystem function. *J. Nematol.* **1998**, *30*, 159.

-
63. Jiang, Y.; Liu, M.; Zhang, J.; Chen, Y.; Chen, X.; Chen, L.; Li, H.; Zhang, X.X.; Sun, B. Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level. *ISME J.* **2017**, *11*, 2705–2717. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
 64. Anderson, R.V.; Coleman, D.C. Population development and interactions between 2 species of bacteriophagic nematodes. *Nematologica* **1981**, *27*, 6–19. [[CrossRef](#)]
 65. Noble, A.; Zenneck, I.; Randall, P. Leaf litter ash alkalinity and neutralisation of soil acidity. *Plant Soil* **1996**, *179*, 293–302. [[CrossRef](#)]



Morpho-anatomical traits explain the effects of bacterial-feeding nematodes on soil bacterial community composition and plant growth and nutrition

Margot Brondani, Claude Plassard, Estelle Ramstein, Arthur Cousson, Mickael Hedde, Laetitia Bernard, Jean Trap*

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

ARTICLE INFO

Keywords:

Bacterial-feeding nematodes
Effect traits
Microbial loop
Bacterial composition
Phytate
Structural equation modeling

ABSTRACT

Bacterial-feeding nematodes are abundant soil animals regulating microbial communities and enhancing plant nutrition and growth. However, the biological metrics driving the variable within-trophic group effects of these organisms on soil and plant functions are not yet identified. In this study, we determined the effects of eight bacterial-feeding nematode genera (*Acroboloides butschlii*, *Brevibucca* sp., *Cephalobus* sp., *Diploscapter* sp., *Oscheius akosreti*, *Panagrellus redivivus*, *Pristionchus pacificus*, *Zeldia* sp.) on soil bacterial communities and *Pinus pinaster* growth and nutrition from organic N (glutamate) and P (phytate) supplied in a high P-adsorbing soil. Because nematode species harbored contrasting morpho-anatomical characteristics, we hypothesized that traits, in comparison to species identity or life strategy groups (cp classes), could explain the variable effects of the nematode species. After 50 days of growth, the inoculation of bacterial-feeding nematodes caused variable but never negative effect on plant growth and net plant N and P uptake depending on nematode species. We also observed significant shifts in root traits and bacterial community composition. For both soil bacterial composition and plant growth and nutrition, a selected panel of traits (e.g. body size, mouth width, procorpus width, demanian ratios b and c, relative egg size) explained soil and plant function more than did species identity or life strategy groups. For instance, traits explained 77 % of plant N and P amounts while cp classes and species-identity explained 33 % and 46 %, respectively, according to PLS models. The identity of traits varied according to the functions. Structural equation modeling with latent variables emphasized the direct effects of nematodes on plant nutrition through excretion in comparison to indirect effects through shifts in bacterial composition and improved root ramification. We discuss the relevance of bacterial-feeding nematode traits as promising biological metrics to explain the effect of these worms within the soil microbial loop framework.

1. Introduction

Nematodes are highly abundant and cosmopolite soil animals (van den Hoogen et al., 2019). They occupy multiple positions in the soil food web (Yeates et al., 1993) and contribute to soil functions (Bardgett et al., 1999; Wilschut and Geisen, 2020). These small creatures play major roles in carbon cycling (Jiang et al., 2018; Sohlenius, 1980), nutrient mineralization (Ferris et al., 1998; Savin et al., 2001; Trap et al., 2016), plant nutrition (Djigal et al., 2004; Irshad et al., 2012; Ranoarisoa et al., 2020; Trap et al., 2021a) and in changing the activity and composition of the soil microbial communities (Blanc et al., 2006; Knox et al., 2004; Mamilov et al., 2000). Their pivotal role in soil makes nematodes standard biological indicators of soil quality (Bongers, 1990; Neher, 2001; Puissant et al., 2021).

Bacterial-feeding nematodes contribute greatly to net nitrogen (N) and phosphorus (P) mineralization (Anderson et al., 1981; Griffiths, 1990; Holajjer et al., 2016; Ingham et al., 1985; Savin et al., 2001), microbial respiration (Anderson et al., 1981; Coleman et al., 1977) and soil or enzyme (García-Sánchez et al., 2021) activities. They affect soil microbial biomass and abundance (Trap et al., 2016). Through the microbial loop, these worms increase plant N and P nutrition up to 30 % (Trap et al., 2016). They are also involved in plant root architecture by increasing root length and branching (Irshad et al., 2011; Jiang et al., 2019; Jiang et al., 2012), probably through significant shifts in soil microbial community composition and by regulating soil auxin status (Jiang et al., 2019; Jiang et al., 2012).

Their effects on soil and plant functions vary greatly among nematode species (Anderson et al., 1981; Bouwman et al., 1994; Djigal et al.,

* Corresponding author at: UMR Eco&Sols, Bâtiment 12, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France.

E-mail address: jean.trap@ird.fr (J. Trap).

2004; Ferris et al., 1998; Fu et al., 2005; Jiang et al., 2019; Matus-Acuña et al., 2018). However, our understanding of how and why species of bacterial-feeding nematodes differently affect soil and plant functions is still vague (De Mesel et al., 2003; Djigal et al., 2004; Ferris et al., 1998; Postma-Blaauw et al., 2005). In most cases, idiosyncrasy patterns have been observed when low number of species are manipulated (De Mesel et al., 2006; Postma-Blaauw et al., 2005). Djigal et al. (2004) manipulated three Cephalobidae species (*Acrobeloides nanus* De Man, 1880, *Cephalobus pseudoparvus* Rashid, Geraert & Sharma, 1985, *Zeldia punctata* Thorne, 1937) in the rhizosphere of maize in a sandy Sahelian soil. All species induced similar effects on soil microbial biomass, activity and composition, soil N contents, plant nutrition and growth but the effect size varied among the nematode species. The authors mentioned the phylogenetic proximity of the taxa to explain this similarity of their effects. In contrast, by manipulating three bacterial-feeding nematodes (*Bursilla monhystera* (Bütschli, 1873), *A. nanus* and *Plectus parvus* Bastian, 1865), alone or in combination, Postma-Blaauw et al. (2005) speculated that the difference in life history strategies between species explained their shared effect on soil ecosystem processes, e.g. bacterial biomass or net N mineralization. Indeed, bacterial-feeding nematodes have been classified along a colonizer-persister (cp) 1–5 scale (Bongers, 1990; Bongers, 1999). Because nematodes having different life strategies may forage and exploit food sources differently, one may expect that the cp scale can serve as a framework to explain the variable effects of bacterial-feeding nematodes on ecosystem function (Ferris et al., 1998). This hypothesis could explain the results of Djigal et al. (2004) that manipulated only cp2 species. Contrasting cp values between *Cephalobus* and *Mesorhabditis* was discussed by Jiang et al. (2019) to explain the more pronounced effect of *Mesorhabditis* on soil IAA content, root architecture and plant IAA3 and IAA13 gene expressions. The variable effects of nematodes on bacterial community composition could be due to species-specific food preferences and selective predation (De Mesel et al., 2004).

The morpho-anatomical characteristics of individuals, i.e. their traits, directly govern not only the impacts of species on the ecosystem functioning, but also species fitness (Violle et al., 2007). Functional trait diversity is thought to be the dimension of biodiversity most directly related to ecosystem functioning (Cadotte et al., 2011). Surprisingly, though nematodes exhibit a huge diversity in forms and functions (De Ley, 1992; Zullini and Semprucci, 2020), the trait-based approach has been poorly used in soil functional ecology, or limited to body size or trophic and cp groups as traits (Li et al., 2020; Mulder and Vonk, 2011; Vazquez et al., 2019; Vonk et al., 2013). Actually, most of the studies refers to the expert-based ecological guilds (Bongers, 1990; Yeates et al., 1993). Exploring the causal links between the soil nematode traits and ecosystem functions may help us to appreciate better the key role of nematodes in plant nutrition.

In this study, we determined the effects of eight bacterial-feeding nematode genera on growth and N and P accumulation of maritime pine seedlings grown in a high-P sorbing soil amended with glutamate and phytate, a source of organic N and P poorly available to this tree species (Irshad et al., 2012; Plassard et al., 2000; Ranoarisoa et al., 2020). We also tested the effect of each nematode species on bacterial community composition. We used nematodes exhibiting different life history strategies and harboring contrasting morpho-anatomical traits. We hypothesized that morpho-anatomical traits would best explain differences in nematode effects on plant nutrition and growth and on bacterial composition when compared to cp classes or species identity. As discussed by Heemsbergen et al. (2004) that ecosystem functions of communities of low species richness increases with distance in ecological traits of species present, we expected larger contrasting effects of nematodes on soil and plant functions among taxa exhibiting contrasting trait values.

2. Materials and methods

2.1. Plant material

We used maritime pine (*Pinus pinaster* Soland. in Ait.) seedlings grown from seeds (provenance Medoc, Landes-Sore-VG, France). The seeds were soaked in deionized water at 4 °C for 48 h, sterilized in 30 % H₂O₂ for 30 min, rinsed several times with 1 L of sterile deionized water and let drying under sterile air in a laminar flow cabinet. Dry seeds were then deposited on a solid medium (agar 1.5 g/L and glucose 2 g/L) in 90 mm diameter Petri dishes placed at 25 °C in the dark for 2–3 weeks. Petri dishes showing fungal or/and bacterial development around the seeds were discarded.

2.2. Nematode strains

We selected eight bacterial-feeding nematode strains exhibiting contrasting trait values: *Oscheius akosreti* (strain CEW1, cp1), *Brevibucca* sp. (strain SB261, cp1), *Diploscapter* sp. (strain JU359, cp1), *Panagrellus redivivus* (strain PS1163, cp1), *Pristionchus pacificus* (strain PS312, cp1), *Acrobeloides butschlii* (strain DWF1107, cp2), *Zeldia* sp. (strain DWF1701, cp2) and *Cephalobus* sp. (strain PS1197, cp2) (Fig. S1). The strains were provided by the *Caenorhabditis* Genetic Center (<https://cgc.umn.edu/>) and by the Laboratoire Evolution des *Caenorhabditis* (Institut de Biologie de l'École Normale Supérieure, Paris, France). All nematodes were bred on *Escherichia coli* (strain OP50) plated on agar-TSB (10 g.L⁻¹, 3 g.L⁻¹, respectively) media supplemented with cholesterol (final concentration 5 µg.L⁻¹) at 24 °C in the dark. After multiplication, the nematodes were collected from several Petri dishes with sterile deionized water and deposited on a sterile Petri dish-modified Baermann device (Rodriguez-Kabana and Pope, 1981). After 48 h of active extraction in the dark, the nematodes were collected in water. This step was necessary to remove the eggs. The nematodes were then washed with sterile deionized water, centrifuged at 4000 rpm for 5 min and re-suspended in sterile deionized water. This washing process was repeated three times. The final solution was diluted with sterile water to inoculate 10 individuals per gram of dry soil in 1 ml.

2.3. Nematode traits

Each nematode species was collected from Petri dishes as described above and mounted for observation under a microscope. Using the Mosaic Software, on 100 randomly chosen individuals, we measured the following traits (in µm): the maximal body length and width at mid-body, the mouth length and width, the maximal width of the procorpus, the length and width of the basal bulb, the length of the pharynx and the intestine (Hunt et al., 2005; Perry and Moens, 2013). We also computed the demanian ratios a (body length relative to body width), b (pharynx length relative to body length), c (whole digestive tract length relative to body length), c' (tail length relative to body width at tail position) and V (relative vulva position to body anterior) and the ratio e corresponding to length of the pharynx in relation to the length of the whole digestive tract (Zullini and Semprucci, 2020). The maximal value for these traits was kept by species. We also measured four buccal armature traits, i.e. the presence of a glottoid apparatus *sensu* Fürst von Lieven & Sudhaus (2000), the presence of minute teeth, denticles or warts. Finally, we measured the length and width of 10 eggs for each species chosen at random on the slide and calculated the relative egg size by dividing egg length by adult length (Zullini and Pagani, 1989). We did not use the cp classes as a trait. The ability of nematodes to produce *dauer larvae* (Bongers, 1990) was kept in the trait matrix.

2.4. Soil preparation

We sampled the A layer of a chromic cambisol from the south of France (Cazevieille, Hérault). It is a clay soil (48 % clay, pH in water =

6.9, total N = 2.5 g kg⁻¹, total P = 0.9 g kg⁻¹) with a very low concentration of bicarbonate-extractable inorganic P (c.a. 3 mg kg⁻¹ (Casarin et al., 2003). Before use, the soil was dried at ambient temperature and sieved at 2 mm. To kill native nematodes, the soil was watered and dried at 60 °C for 48 h according to the protocol proposed by Franco et al. (2017). We then homogenized the soil by hand for 5 min. The presence of nematodes was verified following the procedure detailed in section 2.7. No nematodes were observed right after the procedure. A soil-glass bead mixture was prepared for each replicate in a 50-ml polypropylene tube with 15 g of soil and 15 g of glass beads. We poured into each tube 15 ml of a nutrient solution containing 9.5 mM glutamate, 3.34 mM phytate (inositol hexakisphosphate sodium salt from Sigma-Aldrich, ref P0109), 9.3 mM MgSO₄·7H₂O, 18.6 mM CaSO₄, 200 µg/L thiamine hydrochloride, 2.3 ml/L 1 % Fe citrate and 1 ml/L solution of micronutrients (Morizet and Mingeau, 1976). Phytate was previously prepared in a sterile deionized water solution adjusted at pH 7.5 with HCl 6 N and filtrated at 0.2 µm. We thus provided 2 mg-N-glutamate as the only source of N and 9 mg-P-phytate as the only source of P. The tubes were then shaken by inversion overnight to get a homogeneous soil suspension.

2.5. Experimental device and design

The experiment was carried out in the same experimental device as in Ranoarisoa et al. (2020) consisting of a 12 × 12 cm square Petri dish with two holes, one for watering and one for enabling the shoot to grow outside the dish, that was filled with 30 g of the soil-bead mixture from one polypropylene tube. Then, one germinated seed with its still attached external teguments and an emerging root over 2 cm long was transferred to each dish. Nine nematode treatments were set up including the control without nematode addition and eight nematode species: *Oscheius akosreti*, *Brevibucca* sp., *Diploscapter* sp., *Panagrellus redivivus*, *Pristionchus pacificus*, *Acrobeloides butschlii*, *Zeldia* sp., and *Cephalobus* sp. The nematodes were inoculated in 1 ml solution at a density of approximately 300 individuals per dish. Five replicates were set up for each biological treatment, giving a total of 45 Petri dishes that were placed horizontally and covered with aluminum foil to limit the light on the roots. The plants were allowed to grow for 50 days in the Phytotron at Eco&Sols (Montpellier) from the Ecotrop platform (23 °C, 60 % atmospheric relative humidity, 14/10 h dark/light cycle, 625 µmol m⁻² s⁻¹). Each Petri dish was watered once a week with sterile water to compensate for water loss during the experiment.

2.6. Plant analyses at the end of the experiment

At the end of the growth period, each plant was carefully removed from the soil mixture without breaking the roots, then shoots and roots were separated. Intact root systems were cleaned, then scanned and digitized using WinRHIZO Root Imaging Software (https://regent.qc.ca/assets/winrhizo_about.html) (Regent Inc., Quebec, Canada) to measure root length, area and the number of tips, forks and cross. The root and shoot dry biomasses were determined after oven-drying at 60 °C for 48 h. Plant tissues were crushed and total C and N contents were determined using a CHNS/O elemental analyzer (Flash 2000 Series, CHNS/O 122 Analysers Thermo Scientific, IRCOF, Montpellier, France). The total P content in the shoots and roots was determined after mineralizing plant tissues with 36 N H₂SO₄ acid, as described by Aquino and Plassard (2004). The P concentration in the mineralized solution was analyzed using colorimetry with malachite green (Ohno and Zibilske, 1991). Absorbance was measured at 630 nm. Reference samples (wheat tissues) with known total C, N and P concentrations were used to check assay quality. We calculated the net amount of N and P accumulated in plants during the growth period by subtracting final to initial N and P amounts in the seed. Initial seed N and P amounts were estimated from the intercept of the regression line of the total N and P amount in plants at the end of the experiment by the length of the roots

(Aquino and Plassard, 2004). The net amount of N and P accumulated were then expressed in percentage of organic N and P added as glutamate and phytate.

2.7. Soil nematode and microbial analyses

We collected as much soil-bead mixture as we possibly could after plant harvest. The soil-bead mixture was subdivided into two samples, one for nematode extraction (at least 15 g) and the remaining for microbial analysis, that were stored at 4 °C and -20 °C, respectively. The nematodes were extracted from 10 g of soil mixture poured in a 50 ml Falcon tube and suspended in 30 ml of sterile water by reversal shaking for 1 min. After standing for 5 min, the heavy soil particles moved to the bottom of the tube and as much as possible of the upper cleared solution was transferred onto a sieve with a 20 µm mesh. All the nematodes were collected from the sieve by pipetting sterile water added on the top of the sieve and were then counted under a stereoscope.

Bacterial DNA extraction and library construction were performed by ADNid laboratory Qualtech group (<https://www.adnid.fr/>) (Montpellier, France). Total genomic DNA was extracted from 0.250 g of soil-bead mixture using the Nucleospin Soil Kit (Macherey-Nagel, Germany) following the manufacturer's instructions. Bacterial communities were characterized from the variable region, V3-V4, of the 16S rRNA gene using the primers 341F CCTAYGGGRBGCASCAG and 806R GGAC-TACNNGGGTATCTAAT. DNA amplification was performed by PCR in a total volume of 15 µl containing 1X master mix, Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen, Hilden, Germany), 0.13 µM of each primer and 2 µl of tenfold dilution genomic DNA under the following conditions: 95 °C for 5 min, 35 cycles of 30 s at 95 °C, 55 °C for 1 min and 72 °C for 30 s, followed by 30 min at 60 °C. PCR amplifications were verified by electrophoresis migration on a 1.5 % agarose gel. PCR products were purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). Each PCR product was tagged using the Nextera XT DNA Library Prep Kit (Illumina Inc., San Diego, CA) in a second PCR reaction. Tagged PCR products were purified using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano) and quantified with the Tecan Nanoquant spectrometer. Equal amounts of DNA for each sample were pooled and then cleaned using the Agencourt® AMPure® XP kit (Beckman Coulter, Italy, Milano). The DNA library was controlled on Fragment analyzer from Advanced Analytical and quantify using SYBR Green-Quantitative Polymerase Chain Reaction on real time PCR. The DNA library was finally sequenced on an Illumina Miseq instrument with 2 × 250-bp technology and V2 chemistry (Illumina Inc., San Diego, California, USA). Demultiplexed amplicon data was processed using the FROGS3.2 (Escudié et al., 2018) galaxy hosted pipeline on the Genotoul platform. R1 and R2 sequences were merged after quality filtering allowing a mismatch rate of 0.1 and a minimum size of 420 bp. For analysis, sequences were clustered into operational taxonomic units (OTUs) with a maximum number of differences between sequences in each aggregation step of 1 using swarm (Mahé et al., 2014) implemented in FROGS3.2. Chimeric sequences were identified with the tool *vsearch* (Rognes et al., 2016) and removed from the dataset. OTUs seed sequences were assigned taxonomic classification and aligning to the 16S database SILVA138.1 (Quast et al., 2012). OTUs multiple alignments were performed with Mafft (Katoh and Standley, 2013) and a rooted phylogenetic tree was created with FastTree (Price et al., 2009) and Phangorn R-package (Schliep et al., 2021). Biom file, computed tree and additional metadata were merged into a phyloseq (McMurdie and Holmes, 2013) object for statistical analyses. Contaminants controls (blank extraction, and PCR) were used to remove contaminants from the dataset. We summed the taxa frequency at the family level.

2.8. Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the RStudio software version 1.4.1103 (Team, 2016) except PLS models which were

performed using TANAGRA 1.4.40 (Rakotomalala, 2005).

2.8.1. Assessing the effects of nematode species

To test the effect of nematode species (nine modalities) on nematode density and plant variables at the end of the experiment, one-way analyses of variances (ANOVA) were conducted using the five replications. The normality of ANOVA residues was checked using the Shapiro-Wilk test. Significant paired *t*-test comparisons at 5 % threshold after one-way ANOVA were computed using the function `predictmeans` from the package `predictmeans` version 1.0.6 (Luo et al., 2018). The `etaSquared` function from `lsr` package version 0.5.2 (Navarro and Navarro, 2021) was used to compute the size effect for plant variables, i.e. plant mass, plant total N and P amounts, root traits (length, area, tips, forks and cross). Concerning the effect of nematode species on soil bacterial composition, we first computed a Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) using the `metaMDS` function from `vegan` package version 2.6.2 (Oksanen et al., 2013) with Bray-Curtis distance on bacterial taxonomic composition (relative abundance). Permutational multivariate analysis of variances based on Bray-Curtis distance were then used for partitioning distances matrices with nematode species identity as source of variation using the `adonis2` function from `vegan` package. We also assessed the significant associations between bacterial taxa and nematode species using the `multiplot` function from the package `indicspecies` version 1.7.12 (De Cáceres et al., 2010; Dufréne and Legendre, 1997).

2.8.2. Assessing the effects of 'cp' classes

A Student's *t*-Tests were used to assess the significance between cp classes for total N and total P in plant tissues. Again, the `etaSquared` function from `lsr` package version 0.5.2 (Navarro and Navarro, 2021) was used to compute the size effect for plant variables. Using the `adonis2` function, permutational multivariate analysis of variances based on Bray-Curtis distance were used for partitioning distances matrices with 'cp' classes as source of variation of bacterial composition and plant variables.

2.8.3. Assessing the effects of nematode traits

Partial Least Squares regression (PLS-R) models (Tenenhaus, 1998; Wold et al., 2001) were used to evaluate the morpho-anatomical traits as predictors of plant mass, plant N and P amount, root growth and bacterial composition using the NMDS axes. The strength of the models was assessed by the proportion of variance in the dependent variable that is explained by the model (R^2) and the proportion of variance in the dependent variable that can be predicted by the model (Q^2). A component is considered significant when Q^2 exceeds a critical value (Tenenhaus, 1998). Cross-validation was used to test the predictive significance. The relative influence of each trait has been estimated using the Variable Importance of Projection (VIP), which is the sum of the trait's influence over all model dimensions divided by the total explained variation by the model. Traits with VIP greater than 1 are the most relevant and significant for explaining the dependent variable. We selected the most relevant traits using the VIP values.

2.8.4. Assessing the direct versus indirect effects of nematodes using Structural equation modeling (SEM)

To estimate the direct and indirect effects of nematodes on plant nutrition, Structural Equation Modeling with latent variables was computed with the `lavaan` package version 0.6.11 (Rosseel et al., 2017). This statistical method is suitable to investigate complex interactions within soil food webs (Eisenhauer et al., 2015; Shao et al., 2015). First, a hypothesized causal structure was designed including four latent variables, "functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)", "soil bacterial community composition (BC)", "root growth (RG)" and "plant nutrition (PN)" (Fig. S2). Latent variables were used to reduce complexity (Grace and Bollen, 2006). Because we manipulated nematode species in this experiment, the latent BFN variable was an

exogenous variable in the model; the other were endogenous variables. The model implies that bacterial-feeding nematodes can affect plant nutrition directly through the supply of available N and P (Anderson et al., 1981; Ferris et al., 1998), e.g. by nutrient excretion (arrow 1) or indirectly through the soil bacterial community composition (Djigal et al., 2010; Djigal et al., 2004), e.g. selective feeding of N- and P-mineralizing bacteria (arrows 2 and 3) (Zheng et al., 2022). These relationships (arrows 1, 2 and 3) suppose that nematodes increase nutrient availability for plants without inducing more root growth, i.e. higher nutrient-acquisition efficiency (Ranoarisoa et al., 2020). However, nematodes may affect plant nutrition also by improving root growth (Irshad et al., 2011; Jiang et al., 2012; Mao et al., 2007; Ranoarisoa et al., 2018), either directly through the supply of mineral compounds (arrows 4 and 6), either indirectly through shifts in bacterial composition and activity with possible consequences on gross mineralization of organic matter (arrows 5 and 6) (Fig. S2).

The number of manifest variables were chosen according to our sample size and to limit model saturation. The manifest variables were chosen based on (i) previous experiments with this biological model (Irshad et al., 2011; Ranoarisoa et al., 2020; Trap et al., 2021b), according to the significant VIP from the PLS models (see result section) and (iii) after exploring multicollinearity among manifest variables by computing the variance-inflation factors with the package `car` version 3.1.0 (Fox et al., 2012). BFN was proxied by the maximal width of procorpus, the ratio *c* and the ability to produce dauer larvae. For BC, we selected the effective number of taxonomic richness, Shannon and Simpson indices (Hill numbers $q = 0, 1$ and 2 , respectively) of the bacterial taxa significantly associated to nematode species and the first axis of a Principal Component Analysis performed on the whole bacterial community. RD was proxied by root area, the number of tips and cross. Total N and P accumulated in plants were used as manifest variables to construct the PN latent variable. All data were log-transformed. The SEM used the maximum likelihood method and bootstrapping ($n = 99$) to assess Chi-square and standard errors. The Chi-square and its probability level, the Comparative Fit Index (CFI), the Tucker-Lewis index (TLI), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and its probability level were computed. The factor loading of the first indicator was set to 1.0 for every latent variable. The covariances of dependent variables (both observed and latent) are included in the model and set free. We did not encounter estimation problems or nonconvergence.

2.8.5. Additional analyses

To assess the relation between recycled organic N and P rates, we used Major Axis Regression (MAR). MAR is a method that minimizes a different loss function than in Ordinary Least Squares (OLS) regression by minimizing the sums of squares of the perpendicular distance between each point and the regression line using `lmodel2` function from the `lmodel2` package version 1.7.3 (Legendre and Oksanen, 2018; Legendre and Legendre, 1998). Lastly, to illustrate the trait-based distance among nematode species, a Principal Component Analysis was performed using the function `dudi.pca` from `ade4` package version 1.7.19 (Dray and Siberchicot, 2017) (Fig. S3).

3. Results

3.1. Density of nematodes at the end of the experiment

At the end of the experiment, the density of cp1 nematodes (*Brevibucca*, *Diploscapter*, *Oscheius*, *Panagrellus* and *Pristionchus*) was very low, below 2 individuals per g of dry soil (Fig. 1). This was also the case for the cp2 *Zeldia*. In contrast, the density for *Acrobeloides* and *Cephalobus* were significantly much higher, around 10 individuals per g of dry soil, which corresponds to the initial inoculum density. We did not find any nematodes in the control at the end of the experiment, suggesting efficient defaunation (Fig. 1).

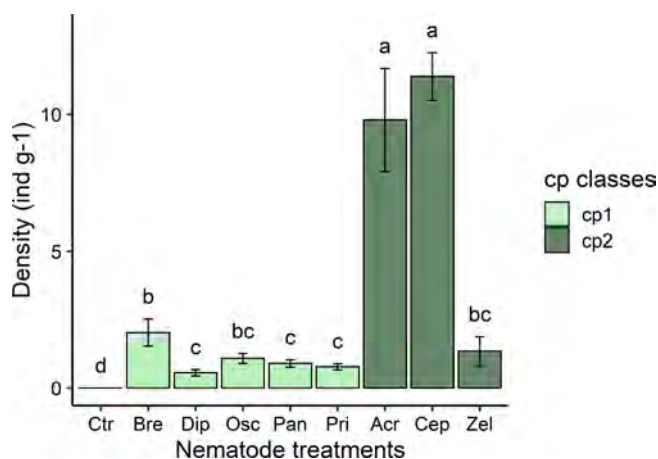


Fig. 1. Nematode density (number of individuals per g of dry soil) at the end of the experiment (50 days). The bars and whiskers correspond to mean and standard error ($n = 5$), respectively. Nematode treatments are without added nematodes (control « Ctr ») or with 8 species of nematodes added: « Osc »: *Oscheius akosreti*; « Bre »: *Brevibucca* sp.; « Dip »: *Diploscapter* sp.; « Pan »: *Panagrellus redivivus*; « Pri »: *Pristionchus pacificus*; « Acr »: *Acrobeloides butschlii*; « Zel »: *Zeldia* sp.; « Cep »: *Cephalobus* sp. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Letters (a, b, c and d) indicate significant paired *t*-test comparison at 5 % threshold after one-way ANOVA.

3.2. Plant biomass and nutrition

Final plant biomass was higher when we inoculated the bacterial-feeding nematode in comparison to the control (no nematodes), except for *Diploscapter*, *Acrobeloides* and *Cephalobus* (Fig. 2.A). The other nematode treatments significantly increased plant biomass by about 50 % compared to control. The highest plant biomass values were observed for *Brevibucca*, *Oscheius*, *Panagrellus*, *Pristionchus* and *Zeldia*. However, we did not observe any significant changes in the shoot:root ratio between the treatments (Fig. 2.B). Total plant N amount exhibited similar pattern as plant biomass, but with only *Acrobeloides* and *Cephalobus* not increasing plant N amount in comparison to control treatment (Fig. 2.C). All other taxa significantly increased total plant N accumulation, with the highest values found when *Brevibucca* and *Panagrellus* were added, with 59 % and 62 % increase in comparison to the control. Regarding total P amounts, the taxa *Diploscapter*, *Pristionchus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus* and *Zeldia* did not increase plant P accumulation compared to control, in contrast to *Brevibucca*, *Oscheius* and *Panagrellus* (Fig. 2.D). Again, the highest plant P amounts were observed for *Brevibucca* and *Panagrellus*, with 68 % and 71 % increase in comparison to the control.

When we compared the plant nutrition per cp classes, we observed significantly higher values of plant N (Fig. 3.A) and P (Fig. 3.B) amount for cp1 nematode taxa. On average, cp1 nematode taxa stimulated 24 % and 42 % more plant N and P uptake, respectively, in comparison to cp2 taxa. Finally, by calculating the net amount of N and P accumulated in plants during the growth period (recycled organic N and P rate expressed in percentage of initial organic N and P added), we showed that N from glutamate was much more recycled than P from phytate (Fig. 4). Control plants were poorly able to use both sources of N and P whereas some nematode treatments dramatically increased their use by plants. Remarkably, *Pristionchus*, *Cephalobus* and *Zeldia* increased more strongly N than P bioavailability, with the experimental points below the regression line (Fig. 4). In contrast, *Brevibucca*, *Oscheius* and *Panagrellus* were more efficient to recycle P from phytate, with percentages higher than the other nematodes ranging from 3 to 16 % (Fig. 4).

3.3. Root traits

Root length and area were significantly higher when *Brevibucca*,

Panagrellus, and *Zeldia* were inoculated in comparison to the control (Table 1). *Panagrellus* induced the highest root length and area, i.e. 115 % and 96 % more than the control, respectively. We did not observe significant changes in root tips and forks, even if the inoculation of nematode tended to increase the number of tips, except for *Acrobeloides*. To investigate root ramification, we computed root branching (number of tips per root length) and the distribution (slope of the line) of the number of tips (log-transformed) according to root length size classes at the end of the experiment (Fig. S4). We did not observe significant changes for these two proxies of root ramification.

3.4. Soil bacterial community composition

The soil bacterial community composition was significantly affected by nematode treatments as revealed by the NMDS (Stress 0.19, Fig. 5). Nematodes from the cp2 class affected the composition of bacteria in comparison to the control more than did the cp1 taxa (Fig. 5.A). However, the distance was more explained by the identity of species (Fig. 5.B). We did not detect *E. coli* in the soil samples, the bacteria on which nematodes were bred, indicating that our procedure of nematode preparation was efficient to discard these bacteria. Some bacterial taxa were significantly associated with some nematode taxa (Table 2).

3.5. Biological metrics fitting the effects of nematodes on plant functions and soil bacterial community

We compared the ability of the different metrics – the nematode species identity, the cp classes and some morpho-anatomical traits – to fit the variation of plant functions (Table 3). Root growth was poorly explained by cp classes ($R^2 = 0.12$) and by species identity ($R^2 = 0.32$). Using traits, we explained 54 % of the effect of nematodes on root traits (Table 3). Only three traits were selected by the PLS-model based the Variable Importance of Projection (VIP) values superior to 1, i.e. body length and width and relative egg size. Plant mass was also less explained by cp classes ($R^2 = 0.23$) or species identity ($R^2 = 0.40$) in comparison to traits ($R^2 = 0.73$). Several traits were selected, i.e. body length and width, the width of the basal bulb, the relative length of the digestive tube (c), the ability to produce dauer larvae and the relative egg size. Total plant N and P amounts showed the same patterns and the same traits were selected, i.e. they were best explained by traits with 76 % and 86 % of variance explained, respectively (Table 3).

Concerning the soil bacterial composition, its variation following nematode inoculation was to 12 % explained by the cp classes and 31 % by the species identity (Fig. 5). Using traits, we explained 76 % of the distance between the communities on the NMDS plan, 65 % and 71 % for the first and second dimension, respectively (Fig. 6). Six traits were selected to explain bacterial composition shifts, i.e. mouth width, procorpus width, ratio b, c, c' and dauer larvae (Fig. 6).

3.6. Direct versus indirect effects of nematodes on plant nutrition using SEM

We obtained an acceptable fit with a Chi-square of 66.59 and a P -value < 0.05 (Schermelleh-Engel et al., 2003) (Fig. 7). The values of the indexes GFI (0.95) and TLI (0.94) were next to 1 suggesting an appropriate model fit. Similarly, the RMSEA was inferior to 0.10 and not significant, indicative of good fit. The three latent variables (BFN, BC and RA) together explained 86 % of the total variance in plant nutrition. The direct effect of nematode traits on plant nutrition (estimate 0.27) was significant (Fig. 7) as well as the effect of root growth on plant nutrition (estimate 0.83). All factorial loads were significant except for the effective number of richness ($q = 0$; $R^2 = 0.03$) and the first PCA axis ($R^2 = 0.12$) of the bacteria composition latent variable. Accordingly, the bacterial composition was badly explained by the model with a R^2 close to 0.

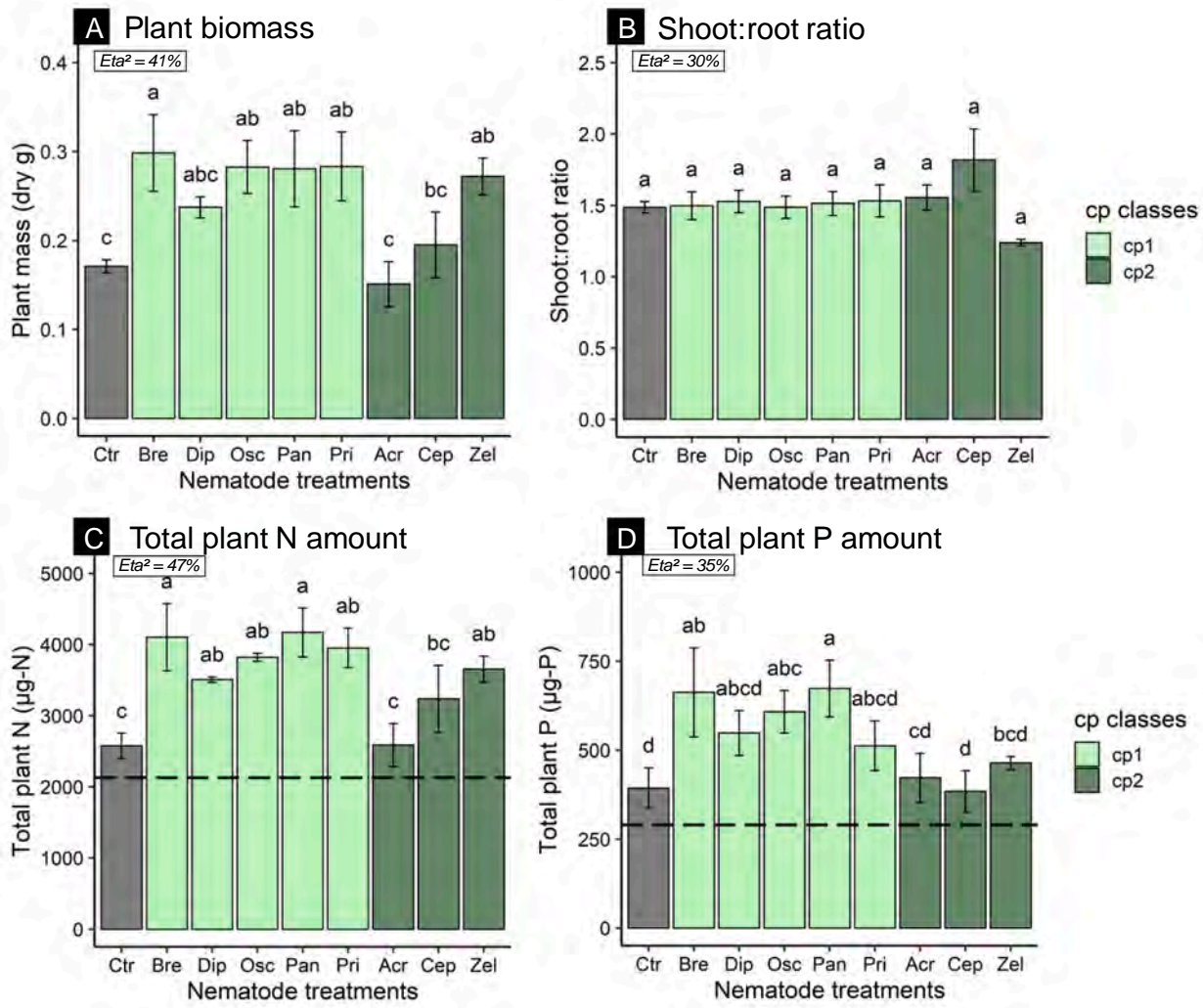


Fig. 2. Effect of nematode treatments on plant biomass (A), shoot:root ratio (B), total plant amount of N (C) and P (D). The bars and whiskers correspond to mean and standard error ($n = 5$), respectively. Nematode treatments are the same as in Fig. 1. Light and dark green correspond to cp1 and cp2 nematodes, respectively. Horizontal black dashed lines correspond to average initial N and P amounts in seeds. Letters (a, b, c and d) indicate significant paired t -test comparison at 5% threshold after one-way ANOVA.

4. Discussion

4.1. Density of nematodes at the end of the experiment

The nematode density at the end of the experiment does not reflect the variation in population size over time. The life strategies of bacterial-feeding nematodes has been well studied (Bongers, 1990; Bongers, 1999; Bongers and Ferris, 1999; Ettema and Bongers, 1993). Bacterial-feeding nematodes from the cp1 class are colonizers, known to increase rapidly in response to the supply of available carbon, while nematodes with higher cp values increase when carbon supply decrease (Forge et al., 2005; Liu et al., 2016; Wasilewska, 1998). We thus supposed that cp1 nematodes grew rapidly during the first weeks following amendment with glutamate and phytate (Venette and Ferris, 1997). The growth of roots and discharge of exudates from *Pinus pinaster*, a slow-growing tree, may not be sufficient to maintain the rapid growth of colonizer nematodes, which certainly quickly depleted bacteria. Their populations must have declined rapidly in contrast to cp2 nematodes. Importantly, variation in population growth rate following changes in bacterial density is generally greater for cp1 than cp2 nematodes (Venette and Ferris, 1998). This hypothesis is supported by Bouwman et al. (1994) who showed strong increase in the density of *Rhabditis* sp.

until the 26th day and then a strong drop until 180 days in a microcosm experiment. In contrast, *Acrobeloides bütschlii* showed a progressive increase during all the experiment. The low density of *Zeldia*, a cp2 taxa, is more difficult to explain and further demographic experiments in this soil are required to understand why the density of *Zeldia* was so low.

4.2. Are the effects of nematodes on plant growth and nutrition direct or related to bacterial community composition?

Our results confirmed the very low capacity of *P. pinaster* to use the organic N provided as glutamate (Plassard et al., 2000) and organic P provided as phytate (Irshad et al., 2012). Our observations confirmed also the stimulating activity of nematodes for plant growth and nutrition in a high P-sorbing soil (Ranoarisoa et al., 2020; Trap et al., 2021a). Most of the bacterial-feeding nematodes increased plant access to glutamate and phytate, probably by increasing mineralization of glutamate and phytate (Anderson et al., 1981; Ferris et al., 1997; Ferris et al., 1998; Griffiths, 1986).

Nematodes can increase soil N and P mineralization and plant nutrition through direct effects, resulting from the digestion of bacteria and excretion of nutrients, i.e. the N and P-ions excreted are directly taken up by the plant and not immobilized by the microorganisms (Trap

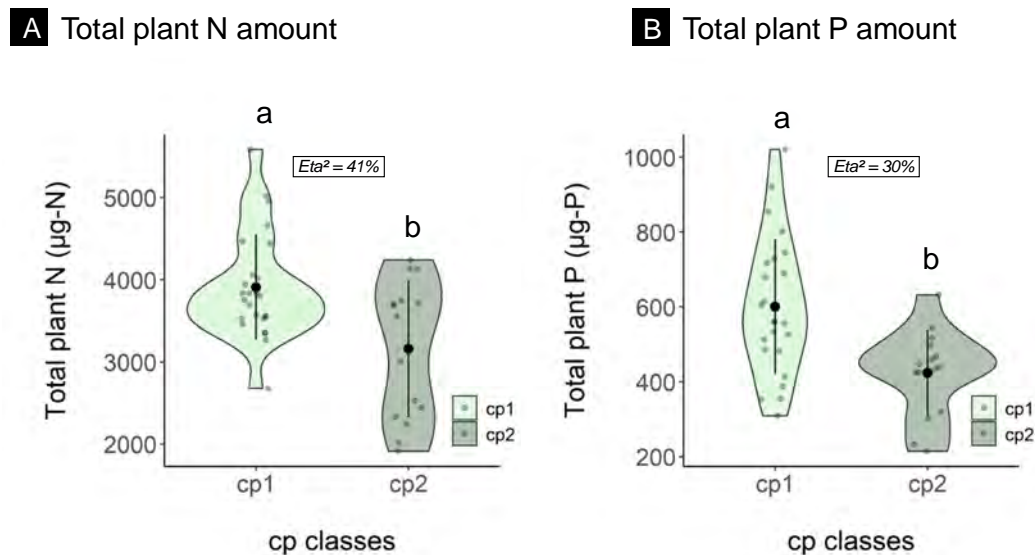


Fig. 3. Violin plot of (A) total plant N amount and (B) total plant P amount according to life strategy cp classes. The black circle and whiskers correspond to mean and standard deviation, respectively. Letters (a and b) indicates significant differences at 5% threshold after *t* test. “Eta²” corresponds to the eta-squared calculated from analysis of variance.

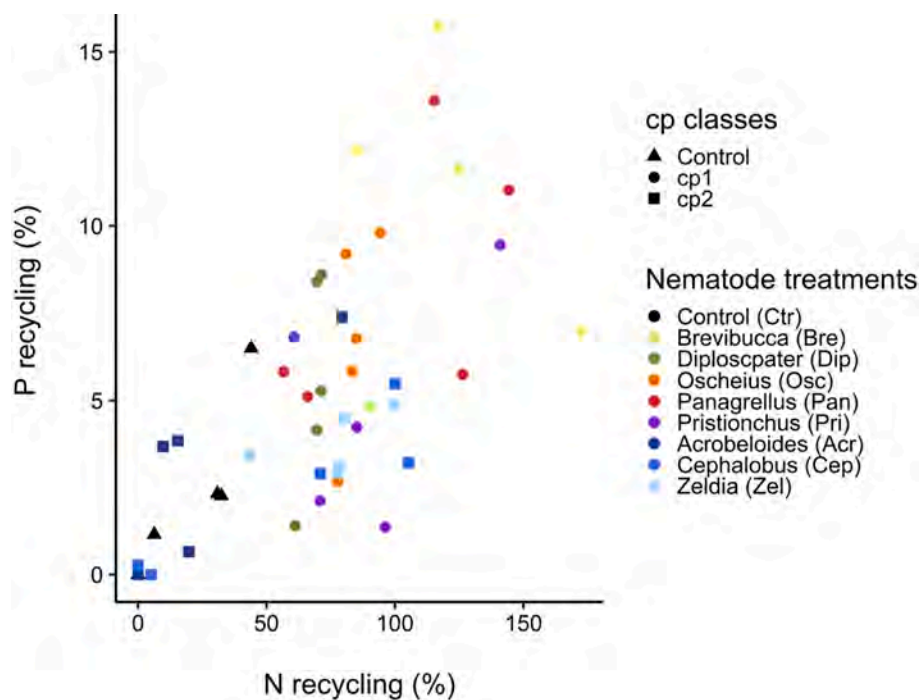


Fig. 4. Major Axis Regression (MAR) between recycled organic N and P rate expressed in percentage between net amounts of N or P accumulated in plants and initial amount of N (glutamate) and P (phytate) supplied in the microcosm according to nematode treatments. The black line is the regression line and the grey dotted lines correspond to 95% confidence interval.

et al., 2016). Our experimental data supported our hypothetical model tested by SEM and emphasized the significant direct effect of nematodes on plant nutrition, but also on root growth. Regarding P mineralization, this increase could be due to direct effects resulting from the ability of nematodes to hydrolyze phytate. We searched across the genomic database available for nematodes (<https://parasite.wormbase.org>) (Howe et al., 2017) against the phytase from *Aspergillus niger* (PhyA, NCBI reference sequence XP_001401713.2), the beta-Propeller phytase from *Bacillus subtilis* (PhyC, protein ACR78677.1. in NCBI) and the

phytase from *E. coli* (HAP, protein BBP31117.1 in NCBI). We found hits against PhyA in the genome of *Oscheius tipulae*. The genome of *Diploscapter pachys* retrieved hits against PhyC and HAP whereas no hit was found in the genome of *Panagrellus redivivus*. The presence of putative phytase in the genome of some nematode species raised therefore the question whether or not the nematodes are able to hydrolyze phytate by themselves. *Panagrellus* was among the most efficient nematode species to increase P recycling for the plant, suggesting that phytate mineralization is due to phytase activities from bacteria rather than from

Table 1
Mean (se) of root parameters (length, area, tips and forks) according to nematode treatments.

Sources of variations	Plant variables							
	Root growth [§]		Plant mass		Plant N amount		Plant P amount	
<i>'cp' classes</i>								
R ²	0.12		0.23		0.33		0.27	
P-value	0.033		0.004		<0.001		0.001	
Nematode species identity								
R ²	0.32		0.40		0.47		0.35	
P-value	0.041		0.005		0.001		0.032	
<i>Traits</i>								
R ²	0.54		0.73		0.76		0.86	
Q ²	0.31		0.50		0.48		0.93	
	SRP [§]	VIP ^{§§}	SRP	VIP	SRP	VIP	SRP	VIP
Body length	0.26	1.05	0.17	0.96	0.16	0.94	0.19	1.09
Body width	0.23	0.92	0.15	0.93	0.13	0.76	0.17	0.99
Basal bulb width	/	/	0.15	1.04	0.17	1.01	0.11	0.64
Relative digestive tube length (c)	/	/	-0.14	0.97	-0.19	1.12	-0.16	0.89
Dauer larvae	/	/	0.15	0.91	0.17	1.02	0.19	1.08
Relative egg size	-0.25	1.01	-0.19	1.14	-0.18	1.07	-0.21	1.19

Different letters (a,b and c) indicates significant post-ANOVA pairwise comparisons between treatments at 0.05 threshold.

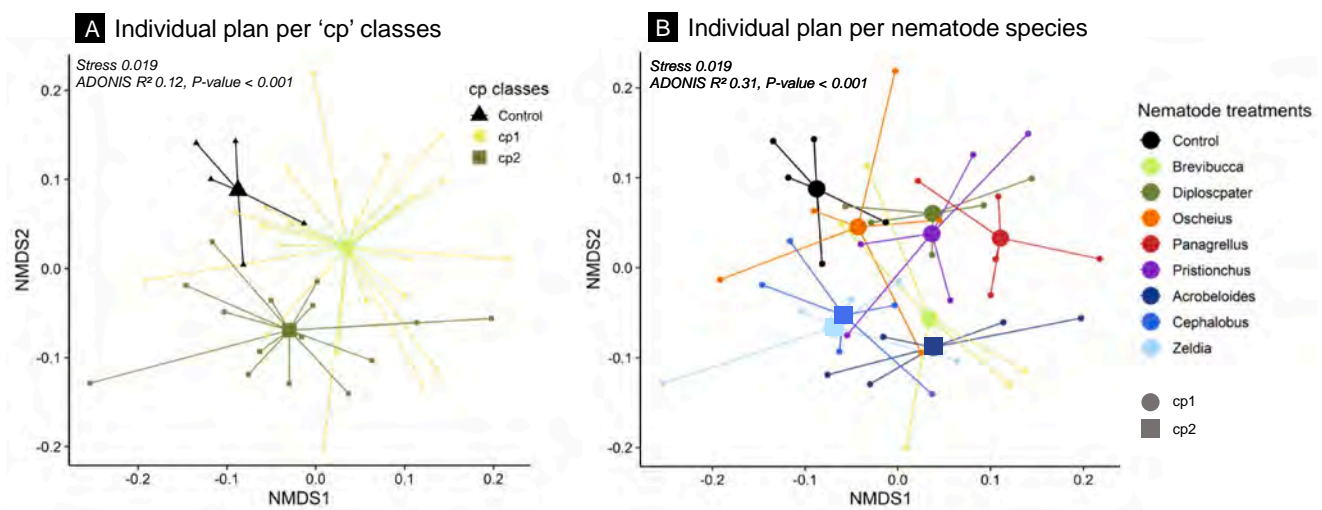


Fig. 5. Nonmetric Multidimensional Scaling with stable solution (NMDS) with Bray-Curtis distance on soil bacterial composition. Clusters of individual scores by cp classes (A) or by nematode species (B).

nematodes. Ferris et al. (1998) showed that smaller bacterial-feeding nematodes mineralized more N per unit of body weight than larger nematodes. Differential nematode population biomasses may explain the impact of nematodes on plant nutrition. This hypothesis is supported by the PLS model underlining the importance of body size (and relative egg size) to explain the effect of nematodes on plant nutrition, but also by the SEM underlining the importance of procorpus width, the digestive tube length and the life strategy.

Nematodes can also increase plant N and P nutrition via several indirect pathways. The first one is to increase the bacterial activity, by improving e.g. the dissemination of bacteria (García-Sánchez et al., 2021; Knox et al., 2004; Knox et al., 2003), the phytase activity of the bacteria (García-Sánchez et al., 2021), the plant root-bacteria contact (Horiuchi et al., 2005) or by stimulating growth of specific bacterial taxa through the release of organic compounds (Anderson et al., 1983). These effects could manifest as a strong change in the composition of the bacterial community. Here, we found that some bacteria were specifically associated with some nematode species. However, our experimental data did not support these expected indirect effects through the bacterial composition in the Structural Equation Model. In comparison

to protists, the ability of nematodes to select microbial cells appears limited (Jousset et al., 2009). Jousset et al. (2009) used *Caenorhabditis elegans*, a rhabditid species harboring a large tubular-shaped mouth. *C. elegans* is able to suck several bacterial cells per pharyngeal pump. Using fluorescence-labelled polystyrene beads, Fueser et al. (2019) showed that ingestion of the beads by six bacterial-feeding nematodes was dependent on their buccal cavity morphology. Here, we observed that the width of the mouth and the procorpus were important traits to explain the effect of nematode on bacterial community composition. Opportunist cp1 nematodes had lower impacts on the bacterial community composition than cp2. This result suggests that (i) morpho-anatomical traits may drive the effect of nematodes on bacteria (De Ley, 1992) and (ii) the ability of nematodes to select bacteria was probably underestimated using the model *C. elegans*. Regarding the identity of the bacterial families significantly associated with nematodes, it is speculative at this time to discuss the reasons why these taxa are those selected by the multi-level pattern analysis. The shifts in the relative abundance of these bacteria following the nematode inoculation could result both from selective effects via the food choice of the nematodes (Abada et al., 2009; Liu et al., 2017; Weber and Traunspurger,

Table 2

Significant association (function 'multipatt' from 'Indicspecies' package) between the bacterial taxa occurrence and nematode species treatments.

Bacterial taxa	Nematode taxa	R ²
Rickettsiaceae	Acroboloidea	0.58**
Rhizobiales	Acroboloidea	0.53*
Magnetospirillaceae	Acroboloidea	0.45*
Bdellovibrionaceae	Acroboloidea	0.41*
Diplorickettsiaceae	Brevibucca	0.63**
Woeseiaceae	Brevibucca	0.53*
Moraxellaceae	Cephalobus	0.45*
Xanthomonadaceae	Cephalobus	0.42*
Vulgatibacteraceae	Diploscapter	0.49**
Leptospiraceae	Panagrellus	0.60**
AKIW781	Panagrellus	0.58**
Chthoniobacteraceae	Pristionchus	0.53***
Geobacteraceae	Pristionchus	0.45*
Solirubrobacteraceae	Pristionchus	0.43*
Beijerinckiaceae	Without nematode	0.60**
Labraceae	Without nematode	0.58**
Brevibacellaceae	Without nematode	0.48**
Aneurinibacillaceae	Without nematode	0.41*

*P-value < 0.05; **P-value < 0.01; ***P-value < 0.001

2013) or from modification of the competitive relations among the bacterial cells. Indeed, the inoculation of nematodes may change the soil environment via the excretion of nutrients or undigested bacterial compounds. Concerning the SEM, it is possible that our manifest variables were not relevant to detect the variance needed to make these indirect effects significant. The traits (Cébron et al., 2021) of the associated bacteria (Liu et al., 2017), the nematode microbiome (Berg et al., 2016; Dirksen et al., 2016; Zheng et al., 2019) and the temporal changes of the associated bacteria would be interesting avenues to consider as manifest variables.

4.3. Bacterial-feeding nematodes and root ramification: the non-nutritional hypothesis

The inoculation of nematodes modified *P. pinaster* root traits, increasing root length and area and tended to increase tips formation. This pattern has already been observed as reviewed by Trap et al. (2016). But this study revealed high within-trophic group variations

Table 3

Fitting linear models for plant variables as responses variables, i.e. root growth (root length, root area, number of tips and forks), plant biomass (shoot and root biomass) and plant nutrition (plant N and P amounts) and cp classes, nematode species identity or traits as explicative variables.

Sources of variations	Plant variables							
	Root growth [§]		Plant mass		Plant N amount		Plant P amount	
'cp' classes								
R ²	0.12		0.23		0.33		0.27	
P-value	0.033		0.004		<0.001		0.001	
Nematode species identity								
R ²	0.32		0.40		0.47		0.35	
P-value	0.041		0.005		0.001		0.032	
Traits								
R ²	0.54		0.73		0.76		0.86	
Q ²	0.31		0.50		0.48		0.93	
	SRP [§]	VIP ^{§§}	SRP	VIP	SRP	VIP	SRP	VIP
Body length	0.26	1.05	0.17	0.96	0.16	0.94	0.19	1.09
Body width	0.23	0.92	0.15	0.93	0.13	0.76	0.17	0.99
Basal bulb width	/	/	0.15	1.04	0.17	1.01	0.11	0.64
Relative digestive tube length (c)	/	/	-0.14	0.97	-0.19	1.12	-0.16	0.89
Dauer larvae	/	/	0.15	0.91	0.17	1.02	0.19	1.08
Relative egg size	-0.25	1.01	-0.19	1.14	-0.18	1.07	-0.21	1.19

[§]Root length, area, number of tips, forks and cross were combined as proxy of root growth.

^{§§}SRP: Standard Regression Parameters; ^{§§§}VIP: Variable Importance in Projection.

among the nematode species. Jiang et al. (2019), by manipulating *Cephalobus* and *Mesorhabditis* taxa, showed species-specific effects of these nematodes in interaction with indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria on the growth of *Arabidopsis thaliana*. *Mesorhabditis* had more pronounced effects on soil IAA content, soil bacteria number, total root length and tips and plant IAA3 and IAA13 genes expression than *Cephalobus*. The inoculation of bacterial-feeding nematodes is known to increase the concentration of IAA in soil (Jiang et al., 2016), and probably induced non-nutritional pathways as protists do (Bonkowski and Brandt, 2002; Kreuzer et al., 2006; Mao et al., 2007). The non-nutritional or 'hormonal' hypothesis proposed by Bonkowski (2004) to explain the effects of protists on lateral root branching lies on selective grazing of microbial cells by the protists, causing a shift in microbial composition (Bonkowski et al., 2009) and altering microbe-root communication with strong consequences on plant internal auxin metabolism (Krome et al., 2009). Concerning nematodes, however, their ability to select bacterial cells appears limited (Jousset et al., 2009), at least for *Caenorhabditis elegans*. It is possible that different degrees of selectivity occur among nematode species according to their buccal shape and armature, leading to different shifts in microbial composition, as discussed below. However, the positive effects of bacterial-feeding nematodes on root branching are mostly observed when both nematodes and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) are inoculated (Jiang et al., 2019; Matus-Acuña et al., 2018). Nematodes may thus affect root architecture mostly by enhancing the activity of PGPR rather than by selecting specific microbial strains. In our study, the root length was significantly correlated with the number of tips (R² = 0.88, P-value < 0.05, data not shown). We showed that branching and the distribution of the number of tips per root length size classes was similar among the treatments, suggesting that the inoculation of nematodes alone (without PGPR) did not induce denser root ramification. We thus believe that the non-nutritional hypothesis was not supported by our data and this is the reason why we did not include these relationships in our assumption model tested by SEM.

4.4. Traits surpass cp classes and species identity to fit nematode-functions relationships

We first noticed that the different life strategies (cp classes) captured much of the variance of the functions in agreement with Bouwman et al. (1994). Bacterial-feeding nematode cp2 have more impact on plant growth and nutrition than cp1 genera but the latter caused more effect

A PLS regression parameters

PLS model (type 2)	NMDS 1	NMDS 2	Global model
Axes number	1	1	2
R ²	0.65	0.71	0.76
Q ²	0.43	0.74	0.74
Variable Importance in Projection			
<i>Mouth width</i>	1.01 (+)		0.91 (+)
<i>Procorpus width</i>	0.98 (+)	1.12 (-)	1.17 (-)
<i>ratio b</i>		0.87 (-)	
<i>ratio c</i>		0.94 (+)	
<i>ratio c'</i>	1.02 (+)		0.88 (+)
<i>Dauer larvae</i>		1.04 (-)	

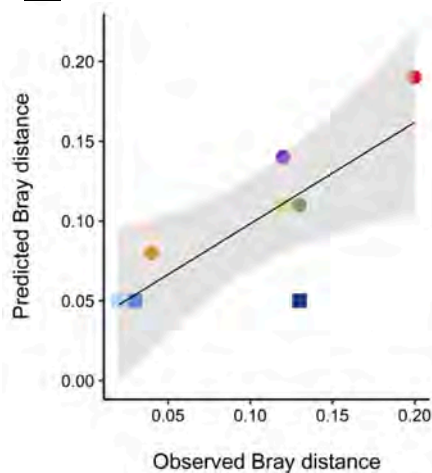
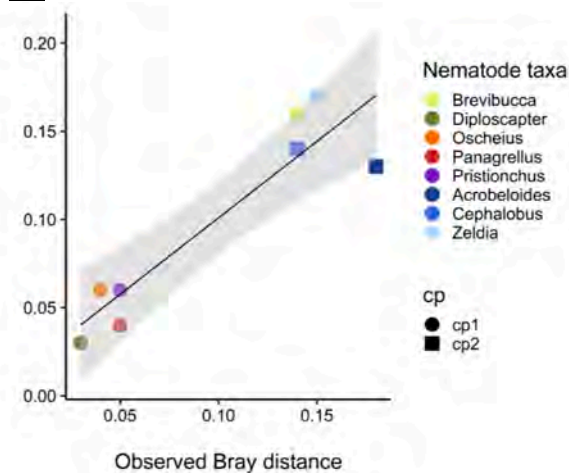
B Distance on NMDS1**C** Distance on NMDS2

Fig. 6. Relationships between soil bacterial community composition (response variables) and nematode traits (explicative variables). (A) PLS-regression parameters (R², Q², VIP). The scores of species on the two dimensions from the NMDS were used as response variables. Linear regression (black line) between observed and predicted distance among communities on the first dimension (B) and the second dimension (C). The grey area corresponds to the 95% confidence interval.

on the bacterial community composition. However, the traits explained more the effects of nematodes than cp classes and species identity did, irrespective of the target response variable. Unlike a categorical approach, the trait-based approach presents continuous values allowing to refine the biodiversity-function relationships. For instance, the relative egg ratio is a continuous trait related to life strategy and well correlated with the categorical cp scale (Bongers, 1990; Zullini and Pagani, 1989). Because the relative egg ratio varies within each cp group, it permits to take into account the variability in life strategy within each cp class. Morpho-anatomically related species, having similar effects on soil and plant functions, may be better predicted with traits, rather than with specific identity. An important point is that a large number of traits have not been selected by the PLS models. Thus, not all morpho-anatomical traits can be assumed to have effect on soil and plant functions. Also, the identity of effect traits varied according to the response variables. It is also possible that unmeasured traits may have a stronger explanatory capacity than those we have measured.

5. Limits and perspectives

By manipulating bacterial-feeding nematodes with contrasting morpho-anatomical features, we showed that traits, in comparison to species identity or cp groups, explain more the variable effects of nematodes on soil bacterial composition and plant growth and nutrition. The bacterial-feeding nematode traits are thus promising metrics to fit the

effect of these worms within the soil microbial loop framework. However, it is well known that the experimental conditions greatly affect the biodiversity-function relationship (Trap et al., 2021b). It is likely that the panel of traits explaining the effects of nematodes on soil and plant function may thus be dependent on the experimental protocol. In the future, it would be interesting to increase the spectrum of life strategy using cp3 nematode species (the cp4 or cp5 nematodes are difficult to keep in breeding), as well as the sampling over a longer period of time to quantify the activity of nematode taxa with cp values greater than 1, as observed for cp2 nematodes (Bouwman et al., 1994). Besides bacterial composition, it would be useful to investigate the abundance or biomass of bacterial communities using PLFA profiles or other methods such as flow cytometric quantification (Bressan et al., 2015; Khalili et al., 2019) or stable isotope probing in microbial phospholipid fatty acids (Watzinger and Hood-Nowotny, 2019) in combination with molecular analyses to test bottom-up hypothesis on nematode density at the end of the experiment and to evaluate the species-specific effects of nematode on bacterial groups. Finally, as discussed by Ranoarisoa et al. (2020), we used a simplified experimental system while natural ecosystems harbor more complex biodiversity, including top predators, and experiment huge variations in climatic conditions. As underlined by Mezeli et al. (2020), these experimental conditions are suitable to investigate the individual effects of nematode species on nutrient flows but limit our ability to extrapolate our results for *in situ* ecosystems. In this work, we increased the biological complexity of the soil, first by keeping its native

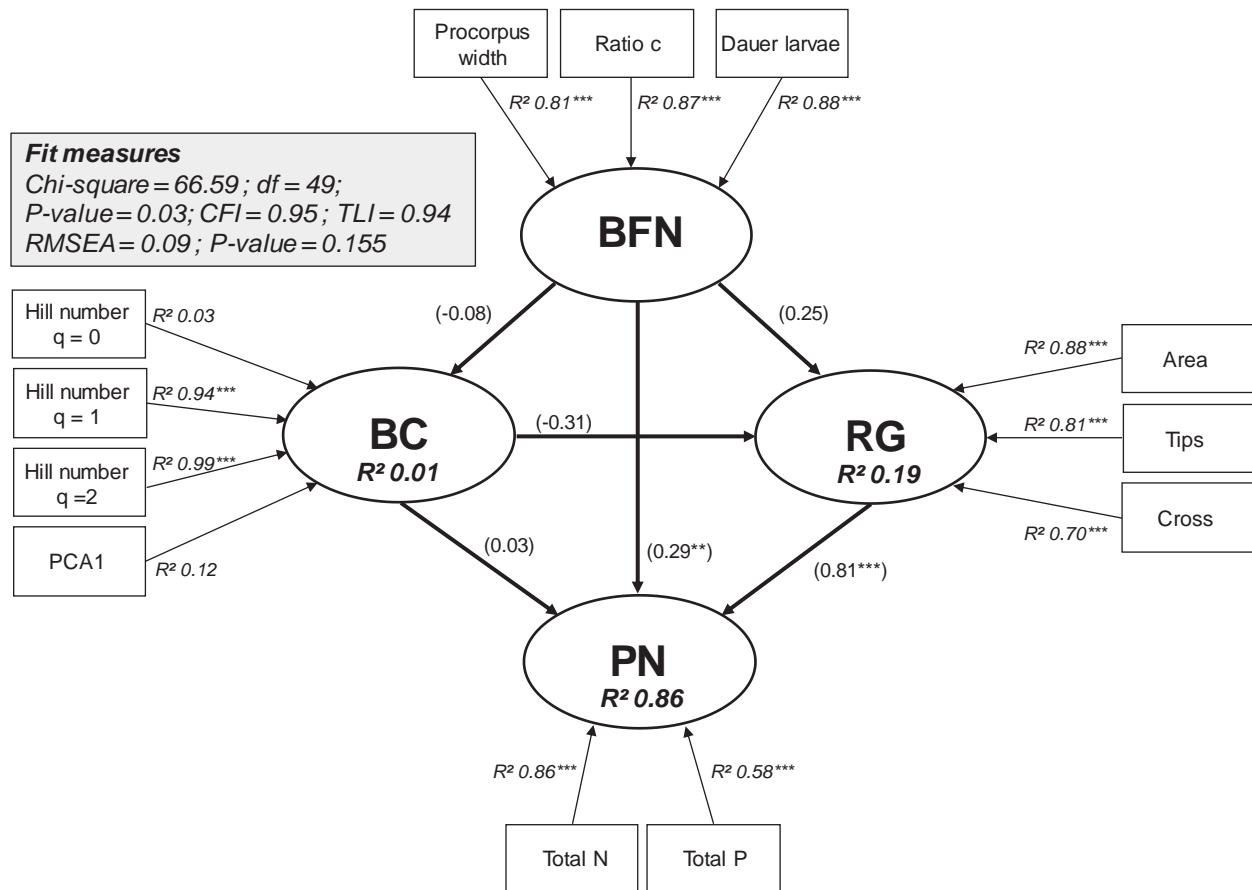


Fig. 7. Structural equation modelling estimate using the maximum likelihood method on our a priori model (see Fig. S2). The hypothesized causal structure included four latent variables, “functional diversity of bacterial-feeding nematodes (BFN)”, “soil bacterial community composition (BC)”, “root growth (RG)” and “plant N and P nutrition (PN)”. BFN was proxied by the maximal width of procorpus, the ratio *c* and the ability to produce dauer larvae. For BC, we selected the effective number of taxonomic richness, Shannon and Simpson indices (Hill numbers *q* = 0, 1 and 2, respectively) of the bacterial taxa significantly associated to nematode species and the first axis of a Principal Component Analysis performed on the whole bacterial community. RD was proxied by root area, the number of tips and cross. Total N and P accumulated in plant were used as manifest variables to construct the PN latent variable. Standardized path coefficients are shown between parentheses. Grey and black arrows indicate non-significant and significant cause-effect relationships, respectively. The grey box includes the fit measures, Chi-square and its probability level (P-value), the Comparative Fit Index (CFI), the Tucker-Lewis index (TLI), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and its probability level (P-value).

microbial community not eliminated by soil sterilization, and second by increasing nematode specific richness. We need to continue these efforts by including within-trophic level assemblages but also by adding other trophic levels. Team (2016).

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgments

This project was part of the ANR project (ANR-21-CE32-0004-01; France) awarded to J. Trap. The work was also supported by the program ‘Investments for the future’ (ANR-10-LABX-04-01) through the use of the Ecotrop platform from CeMEB labEx. We are grateful to Aurélien Richaud from the Laboratoire Evolution des Caenorhabditis (Institut de Biologie de l’Ecole Normale Supérieure, CNRS UMR 8197,

Paris, France) to provide us some nematode strains. We also want to thank Carlos Trives-Segura, Josiane Abadie and Nancy Rakotondrazafy for their help in the laboratory. We are grateful to the genotoul bioinformatics platform Toulouse Midi-Pyrénées and Sigenae group for providing computing resources thanks to Galaxy instance (<http://sigenae-workbench.toulouse.inra.fr>). We are grateful to the UMR Eco&Sols for having provided a grant to E. Ramstein.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116068>.

References

- Abada, E.A.E., Sung, H., Dwivedi, M., Park, B.-J., Lee, S.-K., Ahnn, J., 2009. *C. elegans* behavior of preference choice on bacterial food. *Mol. Cells* 28 (3), 209–213. <https://doi.org/10.1007/s10059-009-0124-x>.
- Anderson, R.V., Coleman, D.C., Cole, C.V., Elliott, E.T., 1981. Effect of the nematodes *Acrobeloides* sp and *Mesodiplogaster-Lheritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil. *Ecology* 62 (3), 549–555. <https://doi.org/10.2307/1937720>.
- Anderson, R., Gould, W., Woods, L., Cambardella, C., Ingham, R., Coleman, D., 1983. Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos* 40 (1), 75–80. <https://doi.org/10.2307/3544201>.

- Aquino, M., Plassard, C., 2004. Dynamics of ectomycorrhizal mycelial growth and P transfer to the host plant in response to low and high soil P availability. *FEMS Microbiol. Ecol.* 48 (2), 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.01.008>.
- Bardgett, R.D., Cook, R., Yeates, G.W., Denton, C.S., 1999. The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant Soil* 212 (1), 23–33. <https://doi.org/10.1023/A:1004642218792>.
- Berg, M., Stenuit, B., Ho, J., Wang, A., Parke, C., Knight, M., Alvarez-Cohen, L., Shapira, M., 2016. Assembly of the *Caenorhabditis elegans* gut microbiota from diverse soil microbial environments. *ISME J.* 10 (8), 1998–2009. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.253>.
- Blanc, C., Sy, M., Djigal, D., Brauman, A., Normand, P., Villenave, C., 2006. Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematodes and consequences on the structure of soil bacterial community. *Eur. J. Soil Biol.* 42, S70–S78. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.06.003>.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83 (1), 14–19. <https://doi.org/10.1007/BF00324627>.
- Bongers, T., 1999. The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant Soil* 212 (1), 13–22. <https://doi.org/10.1023/A:1004571900425>.
- Bongers, T., Ferris, H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol. Evol.* 14 (6), 224–228. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01583-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01583-3).
- Bonkowski, M., 2004. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytol.* 162 (3), 617–631. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01066.x>.
- Bonkowski, M., Brandt, F., 2002. Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biol. Biochem.* 34 (11), 1709–1715. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00157-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00157-8).
- Bonkowski, M., Villenave, C., Griffiths, B., 2009. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant Soil* 321 (1–2), 213–233. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0013-2>.
- Bouwman, L., Bloem, J., Van den Boogert, P., Bremer, F., Hoenderboom, G., De Ruiter, P., 1994. Short-term and long-term effects of bacterivorous nematodes and nematophagous fungi on carbon and nitrogen mineralization in microcosms. *Biol. Fertil. Soils* 17 (4), 249–256. <https://doi.org/10.1007/BF00383977>.
- Bressan, M., Gattin, I.T., Desaire, S., Castel, L., Gangneux, C., Laval, K., 2015. A rapid flow cytometry method to assess bacterial abundance in agricultural soil. *Appl. Soil Ecol.* 88, 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.12.007>.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48 (5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>.
- Casarin, V., Plassard, C., Souche, G., Arvieu, J.-C., 2003. Quantification of oxalate ions and protons released by ectomycorrhizal fungi in rhizosphere soil. *Agronomie* 23, 461–469. <https://doi.org/10.1051/agro:2003020>.
- Cébron, A., Zeghal, E., Usseglio-Polatera, P., Meyer, A., Bauda, P., Lemmel, F., Leyval, C., Maunoury-Danger, F., 2021. BactoTraits—A functional trait database to evaluate how natural and man-induced changes influence the assembly of bacterial communities. *Ecol. Ind.* 130, 108047. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108047>.
- Coleman, D.C., Cole, C.V., Anderson, R.V., Blaha, M., Campion, M.K., M., C., Elliott, E.T., Hunt, H.W., Shaefer, B., Sinclair, J., 1977. An analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. *Ecological Bulletins* 25, 299–309. <https://www.jstor.org/stable/20112592>.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119 (10), 1674–1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>.
- De Ley, P., 1992. The nematode community of a marginal soil at Camberene, Senegal, with special attention to functional morphology and niche partitioning in the family Cephalobidae. *Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen* 53, 109–153.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M., Moens, T., 2003. Influence of bacterivorous nematodes on the decomposition of cordgrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296 (2), 227–242. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00338-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00338-1).
- 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. *Environ. Microbiol.* 6 (7), 733–744. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00610.x>.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M., Moens, T., 2006. Role of nematodes in decomposition processes: does within-trophic group diversity matter? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 321, 157–166.
- Dirksen, P., Marsh, S.A., Braker, I., Heitland, N., Wagner, S., Nakad, R., Mader, S., Petersen, C., Kowallik, V., Rosenstiel, P., 2016. The native microbiome of the nematode *Caenorhabditis elegans* gateway to a new host-microbiome model. *BMC Biol.* 14 (1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0258-1>.
- Djigal, D., Brauman, A., Diop, T.A., Chotte, J.L., Villenave, C., 2004. Influence of bacterial-feeding nematodes (Cephalobidae) on soil microbial communities during maize growth. *Soil Biol. Biochem.* 36 (2), 323–331. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.10.007>.
- Djigal, D., Baudoin, E., Philippot, L., Brauman, A., Villenave, C., 2010. Shifts in size, genetic structure and activity of the soil denitrifier community by nematode grazing. *Eur. J. Soil Biol.* 46 (2), 112–118. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.12.001>.
- Dray, S., Sibberichot, M.A., 2017. Package 'ade4'. Université de Lyon, France.
- Dufrène, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67 (3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIJST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIJST]2.0.CO;2).
- Eisenhauer, N., Bowker, M.A., Grace, J.B., Powell, J.R., 2015. From patterns to causal understanding: structural equation modeling (SEM) in soil ecology. *Pedobiologia* 58 (2), 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.002>.
- Escudé, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., Maman, S., Hernandez-Raquet, G., Combes, S., Pascal, G., 2018. FROGS: find, rapidly, OTUs with galaxy solution. *Bioinformatics* 34 (8), 1287–1294. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx791>.
- Ettema, C.H., Bongers, T., 1993. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biol. Fert. Soils* 16 (2), 79–85. <https://doi.org/10.1007/bf00369407>.
- Ferris, H., Venette, R.C., Lau, S.S., 1997. Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets. *Soil Biol. Biochem.* 29 (8), 1183–1194. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00035-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00035-7).
- Ferris, H., Venette, R.C., van der Meulen, H.R., Lau, S.S., 1998. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant Soil* 203 (2), 159–171. <https://doi.org/10.1023/A:1004318318307>.
- Forge, T., Bittman, S., Kowalenko, C., 2005. Responses of grassland soil nematodes and protozoa to multi-year and single-year applications of dairy manure slurry and fertilizer. *Soil Biol. Biochem.* 37 (10), 1751–1762. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.013>.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., 2012. Package 'car'. R Foundation for Statistical Computing 16, Vienna.
- Franco, A.L.C., Knox, M.A., Andriuzzi, W.S., de Tomasel, C.M., Sala, O.E., Wall, D.H., 2017. Nematode exclusion and recovery in experimental soil microcosms. *Soil Biol. Biochem.* 108, 78–83. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.02.001>.
- Fu, S., Ferris, H., Brown, D., Plant, R., 2005. Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? *Soil Biol. Biochem.* 37 (11), 1979–1987. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.01.018>.
- Fueser, H., Mueller, M.-T., Weiss, L., Höss, S., Traunspurger, W., 2019. Ingestion of microplastics by nematodes depends on feeding strategy and buccal cavity size. *Environ. Pollut.* 255, 113227. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113227>.
- García-Sánchez, M., Souche, M., Trives-Segura, C., Plassard, C., 2021. The grazing activity of *Acroboloides* sp. drives phytate mineralisation within its trophic relationship with bacteria. *J. Nematol.* 53:e2021-21. doi: 10.21307/jofnem-2021-021.
- Grace, J.B., Bollen, K.A., 2006. The interface between theory and data in structural equation models. US Geological Survey Reston, VA. 10.3133/ofr20061363.
- Griffiths, B.S., 1986. Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the Ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp and the bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol. Biochem.* 18 (6), 637–641. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(86\)90087-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(86)90087-8).
- Griffiths, B.S., 1990. Approaches to measuring the contribution of nematodes and protozoa to nitrogen mineralization in the rhizosphere. *Soil Use Manag.* 6 (2), 88–90. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.1990.tb00812.x>.
- Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., van Haj, J.R., Faber, J.H., Verhoef, H.A., 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306 (5698), 1019–1020. <https://doi.org/10.1126/science.1101865>.
- Holajjer, P., Kamra, A., Singh, P., 2016. Influence of nematode-bacterial interactions on N and P mineralisation in soil and on decomposition of crop residues during aerobic composting. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 14 (2), 283–299. https://doi.org/10.15666/aer/1402_283299.
- Horiuchi, J.-I., Prithiviraj, B., Bais, H.P., Kimball, B.A., Vivanco, J.M., 2005. Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta* 222 (5), 848–857. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0025-y>.
- Howe, K.L., Bolt, B.J., Shafie, M., Kersey, P., Berriman, M., 2017. WormBase ParaSite—a comprehensive resource for helminth genomics. *Mol. Biochem. Parasit.* 215, 2–10. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2016.11.005>.
- Hunt, D.J., Luc, M., Manzanilla-López, R.H., 2005. Identification, morphology and biology of plant parasitic nematodes. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture* 2, 11–52. <https://doi.org/10.1079/9780851997278.0011>.
- 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. *Ecol. Monogr.* 55 (1), 119–140. <https://doi.org/10.2307/1942528>.
- Irshad, U., Villenave, C., Brauman, A., Plassard, C., 2011. Grazing by nematodes on rhizosphere bacteria enhances nitrate and phosphorus availability to *Pinus pinaster* seedlings. *Soil Biol. Biochem.* 43 (10), 2121–2126.
- Irshad, U., Brauman, A., Villenave, C., Plassard, C., 2012. Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant Soil* 358 (1–2), 148–161. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1161-3>.
- Jiang, Y., Wu, Y., Xu, W.S., Cheng, Y.H., Chen, J.D., Xu, L., Hu, F., Li, H.X., 2012. IAA-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes promote Arabidopsis thaliana root growth in natural soil. *Eur. J. Soil Biol.* 52, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.05.003>.
- Jiang, Y., Zheng, W., Wu, Y., Li, H., Cheng, Y., 2016. The interaction of bacterial-feeding nematodes and IAA-producing bacteria in gnotobiotic microcosm system. *J. Comput. Theor. Nanosci.* 13 (10), 6916–6921. <https://doi.org/10.1166/jctn.2016.5647>.
- Jiang, Y., Qian, H., Wang, X., Chen, L., Liu, M., Li, H., Sun, B., 2018. Nematodes and microbial community affect the sizes and turnover rates of organic carbon pools in soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.* 119, 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.001>.
- Jiang, Y., Wu, Y., Hu, N., Li, H., Jiao, J., 2019. Interactions of bacterial-feeding nematodes and indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria promotes growth of

- Arabidopsis thaliana* by regulating soil auxin status. *Appl. Soil Ecol.* 103447 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103447>.
- Jousset, A., Rochat, L., Pêcheur-Tarr, M., Keel, C., Scheu, S., Bonkowski, M., 2009. Predators promote defence of rhizosphere bacterial populations by selective feeding on non-toxic cheaters. *ISME J.* 3 (6), 666–674. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.26>.
- Katoh, K., Standley, D.M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Bio. Evol.* 30 (4), 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>.
- Khalili, B., Weihe, C., Kimball, S., Schmidt, K.T., Martiny, J.B., 2019. Optimization of a method to quantify soil bacterial abundance by flow cytometry. *MSphere* 4 (5), e00435–e1419. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00435-19>.
- Knox, O.G.G., Killham, K., Mullins, C.E., Wilson, M.J., 2003. Nematode-enhanced microbial colonization of the wheat rhizosphere. *FEMS Microbiol. Lett.* 225 (2), 227–233. [https://doi.org/10.1016/S0378-1097\(03\)00517-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1097(03)00517-2).
- Knox, O.G.G., Killham, K., Artz, R.R.E., Mullins, C., Wilson, M., 2004. Effect of nematodes on rhizosphere colonization by seed-applied bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 70 (8), 4666–4671. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.8.4666-4671.2004>.
- Kreuzer, K., Adamczyk, J., Iijima, M., Wagner, M., Scheu, S., Bonkowski, M., 2006. Grazing of a common species of soil protozoa (*Acanthamoeba castellanii*) affects rhizosphere bacterial community composition and root architecture of rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Biol. Biochem.* 38 (7), 1665–1672. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.11.027>.
- Krome, K., Rosenberg, K., Dickler, C., Kreuzer, K., Ludwig-Muller, J., Ullrich-Eberius, C., Scheu, S., Bonkowski, M., 2009. Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant Soil* 328 (1–2), 191–201. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0101-3>.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. The Netherlands.
- Legendre, P., Oksanen, M.J., 2018. Package 'lmodel2'. See <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.
- Li, X., Zhu, H., Geisen, S., Bellard, C., Hu, F., Li, H., Chen, X., Liu, M., 2020. Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Glob. Change Biol.* 26 (2), 919–930. <https://doi.org/10.1111/gcb.14821>.
- Liu, T., Chen, X., Hu, F., Ran, W., Shen, Q., Li, H., Whalen, J.K., 2016. Carbon-rich organic fertilizers to increase soil biodiversity: evidence from a meta-analysis of nematode communities. *Agr. Ecosyst Environ* 232, 199–207. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.015>.
- Liu, T., Yu, L., Xu, J., Yan, X., Li, H., Whalen, J.K., Hu, F., 2017. Bacterial traits and quality contribute to the diet choice and survival of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 115, 467–474. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.09.014>.
- Luo, D., Ganesh, S., Koolgaard, J., Luo, M.D., 2018. Package 'predictmeans'.
- Mamilov, A.S., Byzov, B.A., Pokarzhenskii, A.D., Zvyagintsev, D.G., 2000. Regulation of the biomass and activity of soil microorganisms by microfauna. *Microbiology* 69 (5), 612–621. <https://doi.org/10.1007/BF02756818>.
- Mao, X., Hu, F., Griffiths, B., Chen, X., Liu, M., Li, H., 2007. Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects? *Soil Biol. Biochem.* 39 (7), 1816–1819. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.01.027>.
- Matus-Acuña, V., Caballero-Flores, G., Reyes-Hernandez, B.J., Martínez-Romero, E., 2018. Bacterial preys and commensals condition the effects of bacterivorous nematodes on *Zea mays* and *Arabidopsis thaliana*. *Appl. Soil Ecol.* 132, 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.012>.
- McMurdie, P.J., Holmes, S., 2013. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PLoS ONE* 8 (4), e61217.
- Mezeli, M.M., Page, S., George, T.S., Neilson, R., Mead, A., Blackwell, M.S., Haygarth, P. M., 2020. Using a meta-analysis approach to understand complexity in soil biodiversity and phosphorus acquisition in plants. *Soil Biol. Biochem.* 142, 107695 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107695>.
- Morizet, J., Mingeau, M., 1976. Influence des facteurs de milieu sur l'absorption hydrique. Etude effectuée sur tomate décapitée en exsudation. i. facteurs nutritionnels. *Ann agron* 27, 183–205.
- Mulder, C., Vonk, J.A., 2011. Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 µm body size range. *Ecology* 92(10), 2004–2004. 10.1890/11-0546.1.
- Navarro, D., Navarro, M.D., 2021. Package 'lshr'.
- Neher, D.A., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J. Nematol.* 33 (4), 161–168.
- Ohno, T., Zibilske, L.M., 1991. Determination of low concentration of phosphorus in soil extracts using malachite green. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55 (3), 892–895. <https://doi.org/10.2136/sssaj1991.03615995005500030046x>.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Package 'vegan'. Community ecology package, version 2(9), 1–295.
- Perry, R.N., Moens, M., 2013. *Plant Nematology*. Cabi.
- Plassard, C., Bonafos, B., Touraine, B., 2000. Differential effects of mineral and organic N sources, and of ectomycorrhizal infection by *Hebeloma cylindrosporum*, on growth and N utilization in *Pinus pinaster*. *Plant, Cell Environ.* 23 (11), 1195–1205. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00630.x>.
- Postma-Blaauw, M., de Vries, F.T., De Goede, R., Bloem, J., Faber, J., Brussaard, L., 2005. Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia* 142 (3), 428–439. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1741-x>.
- Price, M.N., Dehal, P.S., Arkin, A.P., 2009. FastTree: computing large minimum evolution trees with profiles instead of a distance matrix. *Mol. Bio. Evol.* 26 (7), 1641–1650. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1741-x>.
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., Trap, J., 2021. Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 161, 108383 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., Glöckner, F.O., 2012. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucl. Acids Res* 41(D1), D590–D596. 10.1093/nar/gks1219.
- Rakotomalala, R., 2005. TANAGRA: un logiciel gratuit pour l'enseignement et la recherche. *Actes de EGC, RNTI-E3* 2.
- Ranoarisoa, M.P., Morel, C., Andriamananjara, A., Jourdan, C., Bernard, L., Becquer, T., Rabeharisoa, L., Rahajahalazaa, K., Plassard, C., Blanchard, E., J., T., 2018. Effects of a bacterivorous nematode on rice ³²P uptake and root architecture in a high P-sorbing ferrallitic soil. *Soil Biol Biochem* 122, 39–49. 10.1016/j.soilbio.2018.04.002.
- Ranoarisoa, M.P., Trap, J., Pablo, A.-L., Dezette, D., Plassard, C., 2020. Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with pythate. *Soil Biol. Biochem.* 107728 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107728>.
- Rodriguez-Kabana, R., Pope, M., 1981. A simple incubation method for the extraction of nematodes from soil. *Nematologica* 11 (2), 175–185.
- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., Mahé, F., 2016. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ* 4, e2584.
- Rosseel, Y., Oberski, D., Byrnes, J., Vanbrabant, L., Savalei, V., Merkle, E., Hallquist, M., Rhemtulla, M., Katsikatsou, M., Barendse, M., 2017. Package 'lavaan'. Retrieved June 17, 2017.
- Savin, M.C., Görres, J.H., Neher, D.A., Amador, J.A., 2001. Uncoupling of carbon and nitrogen mineralisation: role of microbivorous nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1463–1472. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00055-4).
- Schermelleh-Engel, K., Moosbrugger, H., Müller, H., 2003. Evaluating the fit of structural equation models: Tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *Meth. Psychol. Res.* 8 (2), 23–74.
- Schliep, K., Paradis, E., de Oliveira Martins, L., Potts, A., White, T.W., Stachniss, C., Kendall, M., 2021. Package 'phangorn'. R package version.
- Shao, Y., Bao, W., Chen, D., Eisenhauer, N., Zhang, W., Pang, X., Xu, G., Fu, S., 2015. Using structural equation modeling to test established theory and develop novel hypotheses for the structuring forces in soil food webs. *pedobiologia* 58 (4), 137–145. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.06.001>.
- Sohlenius, B., 1980. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos* 186–194. <https://doi.org/10.2307/3544181>.
- Team, R.C., 2016. RStudio: Integrated Development for R [Internet]. [cited 2015 Nov 20].
- Tenenhaus, M., 1998. *La régression PLS*. Paris.
- Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., Blanchart, E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant Soil* 398(1-2), 1-24. 10.1007/s11104-015-2671-6.
- Trap, J., Ranoarisoa, M.P., Raharijaona, S., Rabeharisoa, L., Plassard, C., Mayad, E.H., Bernard, L., Becquer, T., Blanchart, E., 2021a. Agricultural practices modulate the beneficial activity of bacterial-feeding nematodes for plant growth and nutrition: Evidence from an original intact soil core technique. *Sustainability* 13 (13), 7181. <https://doi.org/10.3390/su13137181>.
- Trap, J., Ranoarisoa, P.M., Irshad, U., Plassard, C., 2021b. Richness of rhizosphere organisms affects plant P nutrition according to P source and mobility. *Agriculture* 11 (2), 157. <https://doi.org/10.3390/agriculture11020157>.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., De Goede, R.G., Adams, B.J., Ahmad, W., Andriuzzi, W.S., 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572 (7768), 194–198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>.
- Vazquez, C., de Goede, R.G., Korhals, G.W., Rutgers, M., Schouten, A.J., Creamer, R., 2019. The effects of increasing land use intensity on soil nematodes: a turn towards specialism. *Funct. Ecol.* 33 (10), 2003–2016. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13417>.
- Venette, R., Ferris, H., 1997. Thermal constraints to population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 29 (1), 63–74. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00259-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00259-3).
- Venette, R.C., Ferris, H., 1998. Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 30 (7), 949–960. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00176-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00176-4).
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116 (5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Von Lieven, A.F., Sudhaus, W., 2000. Comparative and functional morphology of the buccal cavity of Diplogastrina (Nematoda) and a first outline of the phylogeny of this taxon. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 38 (1), 37–63. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0469.2000.381125.x>.
- Vonk, J.A., Breure, A.M., Mulder, C., 2013. Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types. *Agr. Ecosyst Environ* 179, 133–138. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.007>.
- Wasilewska, L., 1998. Changes in the proportions of groups of bacterivorous soil nematodes with different life strategies in relation to environmental conditions. *Appl. Soil Ecol.* 9 (1–3), 215–220. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00078-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00078-X).
- Watzinger, A., Hood-Nowotny, R., 2019. Stable isotope probing of microbial phospholipid fatty acids in environmental samples, Stable isotope probing. Springer, pp. 45–55.
- Weber, S., Traunspurger, W., 2013. Food choice of two bacteria-feeding nematode species dependent on food source, food density and interspecific competition. *Nematology* 15 (3), 291–301. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002679>.

- Wilschut, R.A., Geisen, S., 2020. Nematodes as drivers of plant performance in natural Systems. *Trends Plant Sci.* 26 (3), 237–247. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.10.006>.
- Wold, S., Sjostrom, M., Eriksson, L., 2001. PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometr Intell Lab* 58 (2), 109–130. [https://doi.org/10.1016/S0169-7439\(01\)00155-1](https://doi.org/10.1016/S0169-7439(01)00155-1).
- 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 (3), 315–331.
- Zheng, J., Dini-Andreote, F., Luan, L., Geisen, S., Xue, J., Li, H., Sun, B., Jiang, Y., 2022. Nematode predation and competitive interactions affect microbe-mediated phosphorus dynamics. *mBio* e03293–e13221. <https://doi.org/10.1128/mbio.03293-21>.
- Zheng, F., Zhu, D., Giles, M., Daniell, T., Neilson, R., Zhu, Y.-G., Yang, X.-R., 2019. Mineral and organic fertilization alters the microbiome of a soil nematode *Dorylaimus stagnalis* and its resistome. *Sci. Total Environ.* 680, 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.384>.
- Zullini, A., Semprucci, F., 2020. Morphological differences between free-living soil and freshwater nematodes in relation to their environments. *Nematology* 22(2), 125–132. doi: 10.1163/15685411-00003330.
- Zullini, A., Pagani, M., 1989. The ecological meaning of relative egg size in soil and freshwater nematodes. *Nematologica* 35 (1), 90–96.